



УДК 599: 575.856

МІЖВИДОВА ГІБРИДИЗАЦІЯ І ФАКТОРИ ЇЇ ФОРМУВАННЯ НА ПРИКЛАДІ ТЕРІОФАУНИ СХІДНОЇ ЄВРОПИ

I. Загороднюк

*Луганський національний університет ім. Тараса Шевченка,
вул. Оборонна, 2, Луганськ 91011, Україна
e-mail: zoozag@ukr.net*

Розглянуто явище гібридизації як особливий тип міжвидових стосунків на прикладі ссавців східноєвропейської фауни. Це явище може тлумачитись і як відновлення панміксії, і як порушення ізоляції, залежно від рівня еволюційної диференціації популяцій. Різноманіття проявів гібридизації можна звести до шести основних варіантів, розглянутих окремо. Показано, що важливою у розвитку цих явищ є наявність пускових механізмів гібридизації. У випадку з експериментальною (вкл. тваринництво) гібридизацією ключовим фактором є штучне формування репродуктивних пар; у природних умовах таким фактором є зміна видових ареалів. Провідну роль у випадку з молодими видами відіграють процеси розселення аловидів у межах поширення їхніх сестринських видів. Східноєвропейська арена є зоною високої концентрації близьких видів і полігоном розвитку подібних багаторазових експансій та інвазій, пов'язаних із заселенням видами постгляціальних зон (у далекому минулому) або агроландшафтів (у недавньому минулому), а також міграціями фауни внаслідок глобальних змін клімату.

Ключові слова: гібридизація, міжвидові взаємодії, інвазії, еволюція.

ВСТУП

Гібридизація є результатом репродуктивної взаємодії двох особин, і в усіх тварин зі статевим розмноженням гібрид – це результат схрещування двох батьківських особин [103]. Попри це, поняття гібридизації частіше поширюють не на особин, а на популяції та види. У популяційних дослідженнях мова йде про такі явища, як панміксія або селективне схрещування, а у дослідженнях видів і форм у стадії видоутворення – про формування або порушення репродуктивної ізоляції [14]. Тобто формування гібридів на рівні окремих особин може мати різні наслідки або тлумачення при розгляді внутрішньопопуляційних і міжвидових взаємодій.

Предмет аналізу цієї праці – еволюційні взаємодії між близькими видами і видами у стадії становлення, для яких гібридизація може розглядатись як порушення репродуктивної ізоляції – одного з ключових критеріїв виду, відповідно до найширше визнаної «біологічної (ізоляційної) концепції виду». Об'єктом аналізу є близькі види ссавців фауни України і суміжних країн. У праці розглянуто випадки

міжвидової гібридизації, описані для ссавців східноєвропейської фауни, і проведено аналіз закономірностей їх прояву з огляду на такі положення:

- 1) гібридизація є явищем, яке поширюється на взаємодії молодих видів, зокрема аловидів, у процесі формування їх маргінальної симпатрії (що стається внаслідок розселення одного з них в область поширення іншого);
- 2) гібридизація може розглядатись як відновлення панміксії або як порушення ізоляції виключно залежно від вихідної точки зору дослідника на рівні еволюційної диференціації таксонів (підвидів, аловидів, квазівидів);
- 3) гібридизація між різними популяційними системами, які досягли видового рівня диференціації, виникає тільки або переважно внаслідок змін просторових взаємин цих видів і є ознакою, що супроводжує динаміку ареалів.

1. ПОСТАНОВКА ПРОБЛЕМИ

1.1. Ключова тріада і методологічні зауваги

З огляду на сформульовані вище положення, маємо комплекс із кількох взаємопов'язаних понять, що стосуються взаємодій близьких видів:

Таблиця 1. Зміст ключових понять, розглянутих у праці

Table 1. Content of key concepts considered in the article

Поняття	Зміст питання
Статус гібридів як проявів міжвидових взаємодій	Гібриди як прояви міжвидових взаємодій у еволюційно молодих видів, котрі перебувають у симпатрії (принаймні є маргінально симпатричними)
Гібридизація як репродуктивний критерій	Гібридизація як можливий критерій репродуктивної цілісності популяцій і належності їх до одного виду або як порушення репродуктивної ізоляції
Інвазійні процеси як тест на видовість* сестринських форм	Інвазія або експансія однієї форми в ареал іншої з формуванням зон їх контакту як фактор відновлення панміксії або тест на ізоляцію

* Тут, як і в попередніх працях [43, 47, 58], автор під цим поняттям розуміє відповідність тієї чи іншої таксономічної форми критеріям розгляду її як окремого («самостійного») виду.

Важливим положенням, на переконання автора, є стосунок розглянутих далі понять гібридизації та симпатрії до поняття близьких видів.

1) **Гібридизація та ізоляція як концепти** (поняття) при описах взаємодій біосистем від популяційного рівня і вище стосуються тільки або переважно взаємин близько споріднених і морфологічно подібних видів, як правило, у формі тесту на їхню видову самостійність. Тобто поняття поширюється на взаємини видів, які перебувають на ранніх етапах еволюційної диференціації як види одного надвиду, аловиди чи симпатричні види або квазівиди (тобто популяційні системи з обмеженою гібридизацією в окремих зонах перекривання їхніх ареалів).

2) **Симпатрія і алопатрія як концепти** стосуються, насамперед, взаємин близьких видів і видів у стадії становлення; їхнє коректне вживання можливе саме у стосунку до таких видів з огляду на репродуктивну ізоляцію та нерепродуктивні взаємодії (широту і поділ ніш, міграції, добову активність тощо). Це вказує на ключову роль біогеографічних ознак у з'ясуванні видового статусу популяцій. Зміни біогеографічних ознак означають зміни якостей виду, його критеріїв та інших

понять, пов'язаних з формуванням особливостей і відмінностей (екоморфологічні дистанції, внутрішньопопуляційна мінливість та ін.).

3) **Стосунок до близьких видів.** Названі поняття стосуються взаємин близьких видів. Необхідно відзначити, що наведені тлумачення гібридизації та симпатрії, хоча й не є новими, зустрічаються не часто, і обидва поняття вживають для найрізноманітніших ситуацій – від взаємин у межах колоній до міжродових взаємодій. У прийнятому в цій праці обсязі зазначені поняття стосуються тільки категорії «вид» як ключового рівня еволюційної диференціації популяцій¹.

Відповідно, для аналізу цієї проблематики важливі не стани алопатрії та не поняття ізоляції чи шляхів її удосконалення (про що написано багато теорій), а *стани симпатрії близьких видів і явища гібридизації між ними*. Такі дослідження мають стосуватися виключно природних популяцій, оскільки в умовах руйнування всіх можливих бар'єрів (у т.ч. й поведінкових) у штучних умовах фахівці можуть отримувати найрізноманітніші гібриди, у т.ч. між морфологічно відмінними (напр., між тхорами і норками, кіньми і віслюками, тиграми й левами [90, 120]) або цитогенетично відмінними видами («хромосомні види» полівок [85, 87]).

Найближчим до запропонованих тут тлумачень є визначення симпатрії у М. Тимофєєва-Ресовського з кол. [121], за якими симпатрія згадується у зв'язку із симпатричним *способом видоутворення*, котрий реалізується на основі попередньо сформованої в умовах ізоляції мінливості. Це положення узгоджується з авторською ідеєю щодо тлумачення еволюційних процесів у східноєвропейських ссавців на основі ампліфікаційної концепції виду [47] та інвазійної моделі видоутворення [44]. Ці моделі розвиваються далі з огляду на не випадковість формування явищ і процесів гібридизації у новосформованих зонах контакту ареалів (симпатрії в широкому розумінні) близьких видів східноєвропейських ссавців.

1.2. Явище міжвидової гібридизації

Центральним поняттям біологічної концепції виду є «репродуктивна ізоляція» [84] із застереженням про застосування цього явища тільки до амфіміктичних популяцій. За В. Грантом [20], *«межі біологічного виду відповідають межах, у яких відбувається схрещування між популяціями та інтерградація»* (с. 163). Ці «межі» порушуються численними описами міжвидових гібридів і гібридних популяцій [103], що призвело до потреби пом'якшити критерій ізоляції «дозволом» на 5–10% концентрацію гібридів [92]. Е. Майр [84], узгоджуючи БКВ з численними описами гібридів, інтерпретує міжвидову гібридизацію як взаємодію сестринських популяцій, «необґрунтовано названих видами».

Парадокси. Варто звернути увагу на кілька термінологічних проблем.

1) Поняття «гібрид» часто застосовують для нащадків віддаленого схрещування [98], тобто не членів однієї або суміжних популяцій, а для географічно та (або) морфологічно диференційованих форм (підвиди, аловиди, добре диференційовані види). Проте кожен гібрид є результатом розмноження двох конкретних особин, які ідентифікують себе як приналежні до єдиної популяції (отже, і виду). Тобто в основі міжвидової гібридизації фігурує така сама шлюбна пара, що і в дискусіях про панміксію як критерій цілісності виду.

¹ Як приклад стосунку цих понять саме до відносин між близькими видами, зауважимо: ніхто не обговорює симпатрію чи репродуктивну ізоляцію тхорів з ховрахами, проте актуальним є вивчення симпатрії й гібридизації тхора лісового зі степовим (*Mustela putorius / eversmanni*) і ховраха сірого з крапчастим (*Spermophilus pygmaeus / suslicus*).

2) Для випадку гібридних популяцій маємо протиріччя між визначенням виду через поняття популяції [58] і невизнанням гібридної популяції видом [84]. Проте є види гібридного походження (напр., слива [14], рудий вовк [152]). Сам факт прийняття міжвидової гібридизації суперечить тезі дивергентної еволюції та принципу монофілії, а поширення поняття «вид» на міжвидових гібридів породжує проблеми в застосуванні самих цих понять. Проте у разі зникнення в ході еволюції чи з кола об'єктів аналізу «батьківських» форм ми визнаємо гібрид видом (рис. 1, А).

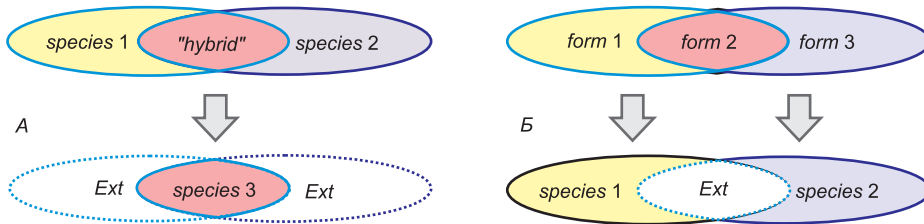


Рис. 1. Два альтернативні варіанти формування популяцій, які (рано чи пізно) визнають за нові види через зникнення «крайових» форм (А) або «проміжної» форми (Б). В обох випадках формоутворенню передують *редукція таксономічної структури і мінливості* вихідних популяційних систем (за: [39]). Видоутворення відбувається на стадії подальшої ампліфікації у нащадках успадкованого фрагмента мінливості (за [47])

Fig 1. Two alternative modes of evolution in populations that (sooner or later) are considered as new species due to the extinction of «marginal» forms (A) or intermediate one (B). In both cases, speciation is preceded by the reduction of taxonomic pattern and variation of the initial population (after [39]). Speciation occurs in the stage of further amplification of inherited fragment of variability in offspring (by [47])

3) Парадокс інтерпретаторів полягає у тому, що дві відмінні форми визнають приналежними до єдиного виду при наявності перехідної популяції, проте *ті самі форми при тих самих відмінностях* визнають за види, якщо на час прийняття систематичного рішення нічого не відомо про проміжні форми, або якщо такі форми вимерли (рис. 1, Б). Тобто визначення рангу популяції залежить від вихідних знань і є суб'єктивним [39]. При стартовому визнанні таксонів видами і подальшому виявленні гібридів між ними дослідники часто шукають підстави для визнання гібридизації спонтанною, обмеженою, спровокованою, що в обсязі європейської теріофауни яскраво проявилось у таксономічній історії *Mus musculus/domesticus* (напр., [136, 137, 164], огляд проблеми щодо України і суміжних країн: [36]).

4) Нерідко гібридами виявляються треті види або, навпаки, визнані таксони виявляються гібридами. Про це, зокрема, свідчить історія виявлення природної гібридизації у групі «лісових мишей» [79, 80], *Sylvaemus* sp., «гібридами» у яких виявилися інші види [15, 60]. Зворотні ситуації стосуються таксонів, які існують на стиках ареалів визнаних видів і для яких припускається гібридний статус (напр., ховрахи з групи *Spermophilus major*, «рудий вовк» *Canis rufus*, західний пергач *Eptesicus serotinus*). Докладніше про це далі.

Гібридизація й ізоляція. Явище гібридизації стосується бісексуальних популяцій і, очевидно, тісно пов'язане з поняттям і концепціями виду, зокрема з біологічною концепцією (БКВ)². Попри це, гібриди існують об'єктивно, і ссавці формують

² На відміну від неї, типологічна концепція не визнає статус гібридів, що відображено й у положеннях Міжнародного кодексу зоологічної номенклатури (ст. 1.3, 17.2, 23.8).

панміктичні популяції, в яких, як зазначено вище, кожна особина є гібридом своїх батьків. З цього випливає транзитивність поняття гібридизації на шкалі рівнів біологічної диференціації, що подібне до твердження про принципову схожість закономірностей і механізмів мікро- та макроеволюції [130].

Очевидно, що гібридизація є іманентною властивістю організмів, які формують амфіміктичні популяції, тобто такі популяції, в яких розмноження забезпечується статевим процесом, в основі якого – повна або часткова панміксія. Саме тому справа полягає не у можливості гібридизації як такої (фактичної або потенційної, спонтанної або регулярної, локальної або широкої), а лише у фертильності гібридів. Очевидно також, що рівень гібридизації зменшується у міру збільшення еволюційної диференціації таксонів. Власне, це означає відповідність поняття гібридизації поняттю «ізоляція», яке так само стосується тільки репродукції.

З огляду на екологію угруповань, сама наявність гібридів у природі є порушенням логіки, оскільки близькі види не можуть (не здатні) існувати в одному угрупованні через збіги їхніх екоморфологічних ознак [51, 53]. Отже, виходячи з цього, варто припустити вторинність явища гібридизації у близьких видів, як і самої симпатрії, та наявність певних *пускових механізмів* цієї гібридизації. Такими механізмами можуть бути виключно процеси формування зон симпатрії.

1.3. Симпатрія як фактор гібридизації

Тлумачення варіантів і поняття

Очевидно, що гібридизація можлива тільки за умови симпатрії (як природної, так і внаслідок точкових інтродукцій). Справедливе і зворотне: алопатрія — основний спосіб охорони генофонду від порушень генетичної цілісності й самобутності. Симпатрія, тобто співіснування на одній території, як ключовий фактор природної гібридизації може бути дуже різною. Основні її варіанти такі:

1) **типова широка симпатрія:** має місце жорсткий механізм репродуктивної ізоляції як основа «охорони» набутого генофонду. У частині випадків широка симпатрія можлива внаслідок формування двійниковості як вторинного явища для відносно добре дивергованих форм, відповідно до моделі «зворотного ізоморфізму» Л. Степаняна [115, 116] (прикладом у теріофауні Східної Європи є «вусаті» нічниця з групи *Myotis «mystacinus»* та «звичайні» полівки з групи *Microtus «arvalis»* [45]). Мова йде про збіги ареалів і біотопів, тобто «біотопну симпатрію».

2) **суміжна (умовна) симпатрія** означає поширення видів в одному ареалі, але без симбіотопії. Загалом статус близьких видів (з огляду на подібність їхніх екоморфологічних ознак) не передбачає симпатрію. Попри це, такі ситуації можливі: а) при розселенні синантропних видів у ареали екзантропів (напр., адвентивний *Mus musculus* в ареалі *M. spicilegus* [42]); б) при перебуванні свійських тварин у ареалі материнських форм (з контролем їх репродукції людиною і часто недоведеним видовим статусом). Така симпатрія особливо характерна для пар видів, з яких один є синантропом³. Такі близькі види нерідко мають значущі відмінності у виборі кормових біотопів або сховищ тощо.

3) **маргінально-симпатричні форми:** мова йде про існування (формування) зони контакту або незначного перекривання ареалів. Це найпоширеніша модель у гіпотезах географічного видоутворення та становлення («вдосконалення») механізмів репродуктивної ізоляції. Грант [20] та інші дослідники виокремлюють «пара-

³ Окрім згаданих *Mus*, також варто назвати: вуханя *Plecotus austriacus* в ареалі аборигенного *P. auritus*, нетопира *Pipistrellus pygmaeus* в ареалі аборигенних *P. nathusii* / *pipistrellus*.

патрію» як стан змикання ареалів, але без схрещування популяцій (аловидів). Попри це, контакт ареалів близьких форм у всіх добре досліджених ситуаціях закономірно супроводжується появою гібридів або спробами гібридизації [91]. Тракткування цього різниться і є суб'єктивним, залежним від вихідних знань дослідника [39], проте в усіх випадках стосується первинно алопатричних форм.

Від симпатрії до гільдії. Поняття «симпатрії» має стосуватися популяцій, які заселяють одну й ту саму територію (часто однакові біотопи), проте не схрещуються. Тобто мова має йти про формування різновидових угруповань, у яких близькі види займають подібні, але різні екологічні ніші та стають членами однієї гільдії. Існування в межах одного угруповання накладає на них певні обмеження, найвідомішим із яких є «принцип лімітованої схожості» Мак-Артура (для огляду даних щодо ссавців України див.: [53]). Для більшості пар близьких видів ссавців східноєвропейської фауни показано наявність значних перекивань екоморфологічних ознак [48, 51, 81], тобто порушення цього принципу, що можна пояснити тільки недавністю симпатрії, тобто неусталеністю меж ареалів і стосунків між видами.

Пускові механізми гібридизації

З усього спектра можливих механізмів формування гібридизації необхідно відзначити феномен формування самої зони симпатрії. Виходячи з домінуючої на сьогодні географічної моделі «видоутворення» [64], тобто визнаючи вихідною алопатрію близьких видів, варто говорити про симпатрію як підставу (провокацію) для гібридизації. Власне, симпатрія і є головним критерієм відповідності близьких видів рівню «самостійних» видів, тобто таких популяційних систем, які здатні до самостійного існування і генетично незалежні від суміжних видів.

Формування симпатрії первинно алопатричних форм можливе тільки за умови змін їхніх ареалів, тобто умовою появи симпатричних двійників є динаміка ареалів і зміни угруповань. Ця теза, докладно розглянута раніше [44, 58], передбачає значну стабільність видів і угруповань у стабільних біомах, а також наявність еволюційних процесів (зокрема й видоутворення) насамперед у регіонах, у яких відбуваються зміни структури зональних або локальних угруповань.

Важливо відзначити загальновідому тезу палеонтологів про те, що нові види з'являються, як правило, в результаті прохорезу, алохтонно. Поява нового виду (нового для угруповання) в новому для цього виду угрупованні (і загалом у новому ареалі) може не бути «актом» видоутворення відносно материнських популяцій виду-вселенця; але така поява є однозначною подією для нового угруповання, а тим паче для наявних у ньому сестринських видів [44].

Власне, такі події і стають тестом на видовість, самим актом видоутворення і, принаймні у частині випадків, «провокацією» для гібридизації: як спонтанної, так і широкої, аж до формування зон інтерградації. Найшвидше такі процеси відбуваються у регіонах зі швидкими змінами природного середовища, викликаними як історичною динамікою екосистем, так і найновішими антропогенними трансформаціями та глобальними змінами клімату останнього часу. Значною мірою такі процеси провокуються змінами біогеографічних координат і розвитком штучних екомереж і транспортних потоків (лісосмуги, канали, греблі, придорожні смуги, мережі агроценозів і урбоценозів). Їхня роль у розвитку інвазій є ключовою [50, 150].

1.4. Матеріал і методологія дослідження

В основу цієї праці покладено результати 20-річних досліджень автора у царині криптичного (прихованого) різноманіття теріофауни України і суміжних країн.

У зв'язку з цим та виходячи зі специфіки різних систематичних груп і рідкості самого явища гібридизації, матеріал для дослідження був надзвичайно різномірним і збирався по часточках. Його основні складові:

1) аналіз усієї доступної літератури та неопублікованих даних і узагальнення цього масиву фактів для побудови загальної картини гібридизаційних процесів у популяціях ссавців регіону досліджень та в суміжних регіонах. Значна кількість такої інформації перевірялася на колекційних матеріалах зоологічних музеїв або на зразках, отриманих від авторів інформації. Чималу роль такі дані відіграли й у аналізі географічних складових гібридизації та побудові відповідних карт. Загалом опрацьовано не менше 2–3 тис. першоджерел, що містять або можуть містити інформацію про гібридизацію ссавців у обсязі фауни регіону та в обсязі проаналізованих систематичних груп. Дослідження щодо окремих проблемних груп опубліковано у вигляді окремих статей і тут тільки анонсовано;

2) аналіз колекційних зразків і еталонних колекцій – основа для пошуку, аналізу та перевірки даних про гібридні зразки, популяції, таксони. В усіх можливих випадках автором проаналізовано генетично типовані зразки (вкл. ідентифіковані за хромосомними числами, біохімічними генними маркерами тощо). Важливою складовою було вивчення колекційних зразків із регіонів, звідки описано «чисті» таксони, без слідів гібридизації, на основі чого велися порівняння з проблемними вибірками. Загалом проаналізовано не менше 1000 типованих зразків різних груп ссавців (переважна їх кількість стосувалася дрібних мишовидих гризунів). Наступною складовою було вивчення типових матеріалів, для чого розшукано (у низці випадків суттєво уточнено) і проаналізовано переважну більшість описів, найтиповіших зразків, лектотипів і топотипних вибірок таксонів, що згадуються для теріофауни регіону, а в низці випадків – також таксонів, що входять до складу поширених у межах дослідженої фауни надвидів, хоча й перебувають за межами регіону. Загалом переглянуто не менше 100 типових серій або голотипів ссавців;

3) цитогенетичний аналіз матеріалу (виготовлення препаратів хромосом) із зон, у яких очікувалися знахідки нових форм, включаючи й гібридні. Загалом підготовлено і розглянуто близько 800 препаратів, виготовлених автором, та близько 200–300 препаратів, переданих для аналізу колегами. Основними об'єктами такого аналізу були полівки (група *Microtus* «*arvalis*» та група *Terricola* «*subterraneus*»), мишівки (рід *Sicista* в цілому), ховрахи (рід *Spermophilus* в цілому); окремі препарати з ключових місцезнаходжень стосуються їжаків (рід *Erinaceus*), білозубок (*Crocidura*), мідиць (групи *Sorex* «*araneus*» та «*minutus*»), підковиків (група *Rhinolophus* «*hipposideros*») та ін. Додатково до цього проаналізовано (з урахуванням можливих помилок інтерпретації) фотографії хромосом із різних публікацій;

4) морфологічний аналіз матеріалу включав усі необхідні складові для детального розгляду мінливості видів і діагностики зразків. Для цього досліджувалися всі необхідні та прийнятні у дослідженнях різних груп системи ознак: екстер'єрні метричні (виміри тіла і його частин), меристичні (деталі морфології голови, кінцівок тощо), краніологічні (виміри черепа, його пропорції та морфологія окремих частин, топографія швів тощо), одонтологічні (особливості зубної системи і морфотипи зубів, у т.ч. їхньої жуйної поверхні). Такі дані узагальнювались у формі таблиць з меристичними і метричними ознаками, серій рисунків і фотографій. На основі цих досліджень розроблено (і опубліковано) низку ключів для ідентифікації близьких видів із застереженнями щодо проблем діагностики, з огляду на морфологічну подібність близьких видів і можливість виявлення гібридів;

5) біогеографічний аналіз є однією з головних складових дослідження, оскільки дає змогу локалізувати зони симпатрії близьких видів, райони експансій та інвазій, картувати місця виявлення гібридів тощо. Такий аналіз проводився як на друкованих мапах, так і в електронних їх версіях. Картування даних проведено з використанням картографічних основ під CorelDraw, а в останні роки переважна кількість даних документувалася засобами ГІС-програм на основі MapInfo. Описи даних створено в кількох різних системах: у вигляді текстових кадастрів, у формі електронних таблиць в офісних програмах, у супровідній інформації до картографічних даних безпосередньо в робочих шарах електронних мап;

6) біоетика від початку актуалізації цієї проблеми була частиною методології дослідження. В усіх можливих випадках автор уникав забою матеріалу і користувався всіма доступними способами для невилучення тварин з природи або прижиттєвих досліджень. Для цього опрацьовано вже наявні колекційні серії з усіх зоологічних музеїв України та суміжних країн (зоологічні музеї Києва, Львова, Ужгорода, Харкова, Луганська, Москви, Санкт-Петербурга, Кракова, Брно), робочі колекції окремих лабораторій і дослідників (загалом бл. 20 зібрань), матеріали, вилучені з пелеток хижих птахів (переважно сов, тисячі зразків). Значну частку у дослідженнях становив «супутній» матеріал: накопичення зразків тварин, загиблих з різних причин (знайдених на дорогах, біля нір і гнізд хижаків, у різноманітних антропогенних пастках тощо), «полювання» за зразками, які були приречені на знищення (зразки від господарників, матеріали СЕС та інших установ, що ведуть облік з вилученням, трофейні зразки, тимчасово доступні для вивчення);

7) методологія дослідження змінювалась упродовж самого дослідження. Початкова установка була типологічною відповідно до системи набутих знань і вихідних завдань таксономічних досліджень, якими займався автор на початках вивчення криптичного різноманіття (аналіз типових зразків, каріотипів, морфотипів тощо). Це виключало або класифікувало як порушення всі факти гібридизації, проте стало важливим наступним засобом для докладної перевірки кожного подібного факту. Розвиток інвазійних процесів, тлумачення ареалів як важливих ознак видів, аналіз динаміки видів (і їхніх ареалів), у т.ч. й морфологічно близьких, симпатрія яких виявляється вторинною і формується у порушення принципів лімітованої схожості, порушення біогеографічних та інших бар'єрів у взаємодіях близьких видів і їхній репродуктивній ізоляції — все це стало методологічною основою цього дослідження. Кожний окремий факт гібридизації має ознаки випадковості (як з огляду на долю виду і структуру популяції, так і з огляду на систему знань про них), проте в узагальненому вигляді такі дані формують цілісну картину, побудова якої і стала основним завданням цього дослідження.

2. ОГЛЯД ФАКТІВ І ПРИПУЩЕНЬ ЩОДО ГІБРИДІВ

2.1. Загальні уявлення про поширення гібридизації

Розглянуті тут дані наводяться не у систематичному порядку, а за основними варіантами прояву явища міжвидової гібридизації. Якщо у рослинному світі така гібридизація є надзвичайно поширеною [75 та ін.], то у тварин, особливо хребетних [91]⁴, гібридизація нерідко розглядається як виняткове явище. Понад те, наявність гібридів часто є критерієм для спростування гіпотез про видову окремішність, виходячи з домінуючої біологічної концепції виду [14, 84].

⁴ Тобто організмів зі складними репродуктивною поведінкою та індивідуальним розвитком, які формують амфіміктичні популяції з умовною панміксією і виразним статевим добором.

Попри це, міжвидові гібриди і гібридизація цілих популяцій з формуванням вузьких гібридних зон або широких зон інтрогресії описані для багатьох груп тварин. Одними з найбільш докладно вивчених є птахи [91, 92], щодо яких створено сучасні монографічні зведення [147]⁵. Стислий аналіз таких випадків у стосунку до фауни України є в огляді автора з Г. Фесенком [65]; серед них – підорлики, гуси, дятли, соловейки, синиці. Ще частіше гібриди зустрічаються серед нижчих тетрапод, зокрема амфібій. Понад те, в окремих випадках існують не тільки гібридні зони (як, напр., між кумками *Bombina variegata* × *bombina*), але й потужні гібридні комплекси, у т.ч. й з видами гібридогенного походження (*Pelophylax esculenta* complex) (для огляду див. [46, 94]). Виявлено міжвидову гібридизацію і у плазунів України, зокрема у аловидів гадюк [170] та між аловидами (підвидами?) прудкої ящірки [118, 171]. Поширення гібридизації серед амфібій інколи розглядається як позитивний фактор збільшення різноманіття [93].

2.2. Загальний огляд міжвидової гібридизації

У подальших викладах розглянуто випадки гібридизації у східноєвропейських ссавців і їхніх близьких родичів, згруповані за кількома типами (табл. 2).

Таблиця 2. Основні варіанти міжвидової гібридизації, розглянуті у цьому розділі
Table 2. Main variants of interspecies hybridization considered in this chapter

№	Варіант	Приклади
1.	Штучна міжвидова гібридизація	Копитні й хижі, полівки
2.	Гібриди свійських форм з дикими	Пси/вовки, коти, коні, свині
3.	Гібриди у <i>Mustela</i> , <i>Martes</i> і <i>Lepus</i>	Тхонори, тумаци, кідуци
4.	Гібридні таксони і псевдогібриди	«Гібридні» підвиди і види
5.	Квазівиди: гібридизація на стиках ареалів	Вивірки, сліпаки, щури, миші, мідичі
6.	Аловидові гібридні зони	Сарни, олені, полівки, ховрахи

2.2.1. Штучна міжвидова гібридизація

Гібридизація інколи є інструментом для селекції та створення порід чи груп тварин з важливими господарськими якостями. На це вказував ще Е. Майр [84], розглядаючи позитивну роль гібридизації. Існує велике різноманіття гібридних форм, отриманих штучним шляхом, переважно серед копитних і хижих.

Серед прикладів таких гібридів треба згадати мулів і лошаків (гібриди коня і віслюка), які мають важливі господарські ознаки. В умовах неволі отримано гібриди між яком і коровою (хайнак), зеброю і віслюком (зебрал), зеброю й конем (зеброїд), зубром і бізоном (зубробізон), різними видами верблюдів (нар), дромадером і ламою (кама) тощо. Більшість прикладів стосуються великих ссавців, зокрема всі тут згадані належать до надряду Ungulata. Відомі також гібриди між різними формами дельфінів, зокрема афалін і косаток, яких утримували в неволі.

Ще більше міжвидових гібридів відомо у хижих. Штучно виведеними є т.зв. «тхонорки» (рос. «хонорики») – гібриди між ♂ гібридного тхора (*Mustela putorius* × *eversmanni*) і ♀ норки (*M. lutreola*), отримані Д. Терновським 1968 р. Тхонорами інколи називають і природні гібриди *M. putorius* × *lutreola* (див. далі). Гібриди неодноразово отримано при спільному утриманні в неволі різних видів пантер (*Panthera* sp.): між

⁵ Огляд включає понад 200 с. бібліографії (с. 355–514) та індексів (515–583).

левом, тигром, пардусом і ягуаром [160]⁶. Усі вони, подібно до унгулят, мають власні назви (напр., гібриди лева і тигра – *P. liger* та *P. tigon*).

Відомими також є експериментально отримані гібриди між різними видами полівок (*Microtus* sp.), часто відмінних за хромосомними числами [85, 87, 88]. У більшості випадків мова йде про спровоковану гібридизацію в умовах неволі, за відсутності (зникнення, руйнування) біогеографічних і поведінкових бар'єрів і без можливості вибору тваринами шлюбних партнерів.

Весь цей досвід показує, що за певних умов близькі види легко гібридизують, і ці умови не є засадничо іншими, ніж при вселенні одних видів у ареали інших, особливо за низької щільності популяцій і без вибору шлюбних партнерів. Ця подібність пов'язана з тим, що гібридизація, за визначенням, починається з конкретної шлюбної пари. Фертильність гібридів – інше питання, і стерильність нерідко є частковою, лише в певних комбінаціях зворотних схрещувань [87].

2.2.2. Гібриди свійських форм із дикими

Традиційно свійські форми диких ссавців вважають окремими видами. Прикладами є пес свійський *Canis familiaris* проти вовка *C. lupus*, кінь дикий *Equus ferus* проти свійського *E. caballus* та десятки інших (кози, вівці, свині тощо). Особливістю таких гібридних форм є визначна роль людини в обмеженні або підтримці такої гібридизації. Як і у випадку зі штучними гібридами (див. 2.2.1), тут головними об'єктами гібридизації є різні форми копитних і хижих.

Копитні. В історії відновлених коней Пржевальського і загалом «дикого коня» (*Equus ferus* s. l.), що тепер вважається відновленим видом [125], значну роль відіграла «кров» коня свійського, *E. caballus* [70]⁷. Відомі часті випадки виявлення гібридів диких свиней зі свійськими в різних регіонах [72], зокрема й в Україні, у дельті Дунаю (О. Федорченко, особ. повід.; [11]). Поширена така практика і у мисливських господарствах Луганщини, де формування гібридних стад свиней стало звичайним біотехнічним заходом (О. Резнік, особ. повід.). Попри це, практика домішування дикої крові у популяції свійських ссавців (і навпаки) є не дуже поширеною, і часто відомі тільки спонтанні гібриди.

Вовко-псові гібриди (*Canis lupus* x *familiaris*) є одним із поширених явищ як у природі, так і в культурі. Описи таких гібридів з природи наводилися багаторазово (напр., [24, 104]), проте всі випадки можна розглядати як порушення структури популяції дикого хижака [34]. В Україні це характерно тільки для районів з неприродно низькою щільністю вовка і, очевидно, є наслідком браку шлюбних партнерів при «надлишку» у природі бродячих псів (С. Жила, особ. повід.). Тобто така ситуація є ненормальною і характерна тільки для районів з надмірною антропогенною трансформацією екосистем і порушеною структурою угруповань хижих. Попри це, останніми роками з'явилася чимало інформації про штучне розведення вовкопсових гібридів з метою отримання псів, наближених за фізичними якостями до вовків [30]. Відомі також численні гібриди псів і з койотами [148].

Коту. Є чимало повідомлень про можливість гібридизації kota лісового зі свійським (*Felis silvestris* x *catus*), проте у працях стосовно фауни України дослідники

⁶ В Інтернеті існує потужний ресурс про гібридизацію у ссавців: «Hybrid and mutant animals» <http://www.messybeast.com/genetics/hybrid-cats.htm>.

⁷ Добре відома також роль зубробізонів (*Bison bison* x *bonasis*) у відновленні кавказької популяції зубра [156], а також історія такого покруча, як «асканійський олень» [107], хоча ці приклади і стосуються не свійських, а умовно диких тварин.

описують тільки «чисті» вибірки (напр., [119, 123]). Нині домінуючою є точка зору про відсутність «чистих ліній» дикого kota у Європі [162]. Нещодавнє дослідження вибірок диких котів з України показало, що до 70% зразків є гібридами (або здичавілими *F. catus*), і лише 30% становлять «чисті» *F. silvestris* [127]. Про широку гібридизацію у цій групі повідомляють й інші дослідники [101].

2.2.3. Гібриди у *Mustela*, *Martes* і *Lepus* (тхонори, тумаци і кідуси)

Є кілька типових ситуацій з міжвидовою гібридизацією у середньорозмірних ссавців. Загалом такі приклади не засвідчують яку-небудь чітку закономірність і стосуються переважно випадкових реєстрацій гібридів. Попри це, звертає на себе увагу окремішність гібридів, через яку вони нерідко мають власні назви.

Комбінаторика гібридів *Mustela*. Хоча для більшості концепцій виду характерна неприйнятність міжвидової гібридизації, між багатьма видами *Mustela* описано гібриди: «норка × тхір темний», «тхір темний × степовий», «тхір степовий × солонгой» тощо [90, 120]. Можливі варіанти гібридизації узагальнено на рис. 2. Цікаво, що найчастіше випадки гібридизації стосуються найбільш подібних за хромосомними числами видів ($2n = 38-40$), що вже було відмічено в літературі [21]. Цікаво, що гібридизація стосується найбільших за розмірами видів, для яких характерні низька природна чисельність і найвищі рівні екоморфологічної подібності [56].

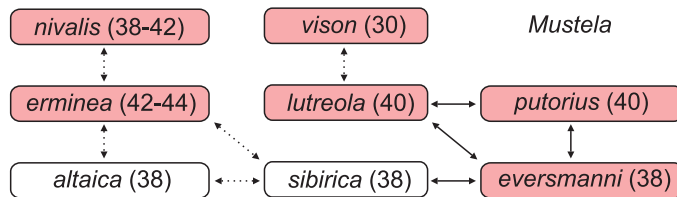


Рис. 2. Відомі й допустимі (пунктир) гібриди між видами *Mustela* (за даними з: [90], зі змінами). Види, відомі у фауні України, зафарбовано; у дужках – кількість хромосом ($2n$)

Fig 2. Known and possible (dotted lines) hybrids between *Mustela* species (data from [90]). Species known in Ukraine fauna are marked in color; in parenthesis: chromosome numbers

Гібриди тхора. Норку (*M. lutreola*) і тхорів (*M. putorius* / *eversmanni*) довгий час відносили до різних родів – *Lutreola* та *Putorius* [1, 119], – через що мова фактично йшла про міжродові гібриди. У той самий час численні припущення щодо гібридизації норки з візоном («американською норкою»), яких відносили до одного підроду, не підтверджені жодним зразком. На сьогодні ці два види належать до різних родів [165], а в місцях їх співіснування виявляють зовсім інших гібридів, зокрема гібридів між норкою європейською і тхором лісовим [159].

Гібриди *Mustela lutreola* × *putorius* нещодавно виявлені у Білорусі з частотою трапляння 0,8–1,9% від батьківських форм [159]. Раніше такі поміси виявив К. Татаринів при вивченні матеріалів хутрозаготівельних баз Ужгорода, Станіслава і Львова [119]. Допускалося це і у спеціальній літературі [18, 27]. Можна припустити нерегулярність і вторинність такої гібридизації, її випадковість в еволюції [143]. По-перше, такі зразки нечасті, а частота трапляння гібридів змінюється з роками [159]. По-друге, варто звернути увагу на конфігурацію ареалів цих видів з огляду на гіпотезу про недавнє проникнення *M. putorius* з півночі, на тлі виразної синантропізації цього виду [50].

Так само неоднозначними є взаємини *M. putorius* зі степовим тхором. К. Татаринів [119] описав кілька гібридів (за шкірками) і пов'язав появу гібридів із розселенням *M. evermanni* на захід, в ареал *M. putorius*, разом із розселенням ховрахів (на початку ХХ ст.). Дослідження Н. Полушиної [95, 96] не дали змоги виявити подібних гібридів на заході України; не засвідчують це і сучасні дані як автора, так і колеги ([12, 13], І. Дикий, особ. повід.). Попри це, *M. evermanni* однозначно є в Україні інвазійним видом, і у 20-х роках ХХ ст. був поширений на захід не далі від Казані [6], хоча інші дані дають підстави говорити, що він з'явився на сході України ще у кінці ХІХ ст. [55]. У кожному разі наявні дані свідчать про недавність явища гібридизації у тхорів і його зв'язок з інвазіями цих хижаків.

Кідуси (кідасу) – гібриди куниця (Martes). Такі гібриди відомі з природи й отримані у неволі [120]. У природі вони поширені на Уралі (басейн Печори), де сходяться ареали куни лісової (*Martes martes*) і соболя (*Martes zibellina*) [4]. Цей тип гібридів визначається певними морфологічними особливостями, завдяки чому добре відомий мисливцям (упізнаваність гібридів підкреслює їхня власна назва). Вони формуються лише в одному варіанті схрещувань: ♀ *martes* × ♂ *zibellina*, при цьому фертильними є тільки гібридні самки і тільки при паруванні з куною лісовою [90, 120]. Очевидне обмеження панміксії з виразним потоком генів у бік куни. Це певною мірою суперечить давнім згадкам соболів для Полісся і реконструкціям їхнього ареалу [89, 114], з чого можна припустити якраз зміщення межі між видами на схід, а не інтрогресію у бік лісової куниці (на захід).

Тумаку — відома назва гібридних форм зайців сірого (*Lepus europaeus*) і білого (*L. timidus*). Явище це нечасте, але добре відоме [90]. Зокрема, тумаків згадують у описах зайців з півдня Білорусі, де ці види мешкають разом, у т.ч. й з посиланням на два колекційні зразки [106]. З цього можна припустити, що формування гібридних особин трапляється тільки в місцях поступового зникнення біляка, тобто на південній межі його поширення. Натомість, заєць сірий упродовж ХХ ст. розширив на північ і особливо на схід свій ареал, збільшивши його площу на 45% [6], проте в районах недавньої інвазії вид не гібридизує. Інколи «тумаками» називають міжвидових гібридів *Mustela* [90], однак треба пам'ятати, що в польській зоологічній літературі ця назва вживається для куни лісової, *Martes martes* [155].

2.2.4. Гібридні таксони і псевдогібриди

Парадоксальним явищем є описи підвидів або видів, які мають гібридний статус або у яких такий статус припускається. У фауні регіону такі ситуації нечасті, але відомі, зокрема, у стосунку до ховрахів (*Spermophilus*), мишаків (*Sylvaemus*) і пергачів (*Eptesicus*). Відомою також є дискусія щодо можливої гібридизації вовка з койотом, результатом якої розглядають рудого пса *Canis rufus* [152, 153 та ін.].

Spermophilus. Перші дослідження каріотипної мінливості ховрахів з України показали наявність двох хромосомних рас «крапчастого ховраха»: *S. suslicus* (s. str.) із $2n = 34$ та *S. odessanus* з $2n = 36$. Аналіз цього надвиду дав змогу визнати видовий статус двох названих форм [64, 124]. Аналізуючи відмінності цих рас і збіг каріотипу *S. odessanus* з третім видом *S. pygmaeus*, дослідники сформулювали парадоксальну характеристику західної форми: «каріотип ховраха малого під шкуркою крапчастого» (М. Чорний і В. Гайченко, в: [64]). Важливо також, що І. Пузанов [100] описав із мікріччя Дніпра і Дністра *pygmaeus*-подібний підвид *S. suslicus* (*boristhenicus*). Статус цих підвидів і видів з огляду на гібридизацію між ними залишається відкритим (також див. далі), і наразі весь цей надвидовий комплекс позначається

як *транзитивна таксономічна система* [41]) з перехідним характером усіх ознак – від цитогенетичних до екстер'єрних. Ще одна унікальна ситуація описана І. Громовим [23] щодо форми *S. major heptneri* з північного Казахстану, яку він вважає перехідною (гібридною?) між *S. major* та *S. erythrogenys* і вагається в однозначному віднесенні її до одного з цих видів.

Sylvaemus. Детальні дослідження мінливості екстер'єрних ознак ще на початку ХХ ст. дали змогу припустити широку гібридизацію між видами «*Apodemus sylvaticus*» і «*A. flavicollis*» auct. У середині ХХ ст., особливо після праць Н. Ларіної [79, 80] виник бум на пошук і аналіз гібридів по всій Європі, в Україні й на Кавказі. Врешті було сформульовано гіпотезу про гібридний характер більшості південних популяцій цього надвиду. Подальший аналіз, у т.ч. дослідження типових зразків південних форм мишаків, показав, що гібридизації між видами немає, а гібридами виявилися інші види цієї ж групи (роду) [15, 60].

Eptesicus. Традиційно вважається, що у фауні Європи рід представлений двома добре диференційованими видами, яких певний час відносили навіть до різних родів: *E. serotinus* та *E. (Amblyotus) nilssonii*. Проте 2009 р. зі сходу України на підставі виявленої мінливості за ознаками, які вважалися стабільними на рівні роду, зі складу *E. serotinus* виокремлено новий вид, *E. lobatus* [57]. Того ж року за молекулярними даними з'ясовано, що західна форма *E. serotinus* є гібридною між північними *E. nilssonii* та східними «*E. serotinus*» [133], тобто *serotinus* = *nilssonii* × *lobatus*. Ця історія далека від розв'язки (зокрема, незрозумілими є підстави вважати описані ознаки саме слідами гібридизації), проте це є ще одним доказом того, що гібридизація часто виникає у групах із виразною динамікою ареалів, у т.ч. у «*E. serotinus*» на сході Європи [6].

Псевдогібриди. Існує кілька описів, які стосуються неправильних ідентифікацій видів. Описуючи фауну гризунів Київщини, О. Корнєєв [76] відзначив, що ним при аналізі шкірок у заготівлях «Союзхутровини» ідентифіковано 3 екз. *R. rattus*, які мали заготівельну назву «млинарський щур». Останнього заготівельники вважають гібридом хатнього і водяного щурів (тобто *Rattus norvegicus* × *Arvicola amphibius*). Цей приклад засвідчує подібний до ситуації з *Sylvaemus* факт визнання гібридом третього виду, коли дослідницьким шаблоном задана наявність двох видів. Дослідження мінливості й численних зразків і описів пацюків дає підстави говорити про те, що така ж плутанина багаторазово виникала і щодо кольорових форм пацюків, як меланістів *R. norvegicus* (чорнозабарвлених щурів сірих), так і хромістів *R. rattus* (рудозабарвлених щурів чорних) [37], яких дослідники неодноразово плутали або припустили існування гібридів між цими видами.

2.2.5. Квазивидами: гібридизація на стиках ареалів

Квазивидами називають таксони, що загалом досягли видового рівня диференціації, проте в окремих районах формують гібридні або насичені гібридами популяції [59, 140]. Власне, у зв'язку з цим їх часто не визнають за самостійні види. Такі приклади є численними в усіх групах тварин, зокрема, й серед ссавців Східної Європи (вивірки, сліпаки, щури, миші, мідіци).

Вуєрку (*Sciurus*). У регіоні поширено кілька форм *Sciurus vulgaris*, з яких найбільш визнаними є дві – рівнинна руда (підвиди групи «*vulgaris*») і чорна карпатська форма, відома як «*Sciurus carpathicus*», або як «*Sciurus vulgaris fuscoater*» [166]. Чорні та руді форми поширені загалом алопатрично [67], але в місцях їх симпатрії спостерігається висока мінливість забарвлення, що свідчить про їхнє змішування [68].

Отже, говорити про аловидовий статус цих двох форм немає підстав. Існує також проблема визначення статусу місцевих рудих форм і алтайсько-сибірських «телеуток», інтродукованих у басейні Дінця⁸ [108]. Телеутка сформувала тут власну область поширення (рис. 3), проте її взаємини з аборигенною формою не з'ясовані. За свідченнями І. Сахна [108], телеутка у Кременній схрещується з місцевою вивіркою, і зараз вважається, що ця форма «розчинилася» у місцевих популяціях *Sciurus vulgaris* [50], але зону їх контакту поки що не аналізували. На сьогодні телеуток розглядають у статусі групи підвидів вивірки рудої [23].

Сліпаки (*Spalax*). Після ревізії групи В. Топачевським [122] і М. Воронцовим з кол. [144] сліпаки були «мовчазною» групою, у т.ч. й центральний вид *S. microphthalmus*, допоки відмінності в інтерпретаціях морфології статевих хромосом не були переописані як популяційна мінливість каріотипу [82, 102]. Виявлений поліморфізм одночасно по 3-х структурних змінах з виразною географічною локалізацією складно інтерпретувати як популяційний, і за всіма ознаками він може розглядатись як результат гібридизації двох різних рас. Аналіз цих даних дав підстави припустити, що мова має йти про зону гібридизації двох форм: типової *S. microphthalmus* s. str. (основний ареал) та *S. typhlus* (Приазов'я) [77]. Відомо, що значна частина раніше описаних форм (у т.ч. хромосомних рас) цієї групи тепер визнана видами [165]; у значній кількості «малих» видів цього роду відомі зони гібридизації між окремими «хромосомними» видами (напр., [151]).

Щури (*Arvicola*). Надзвичайно проблемна група, в межах якої у стосунку до Східної Європи розрізняють два види: гірський *A. scherman* і рівнинний *A. amphibius*. Взаємини цих двох форм розглядали багаторазово (напр., [71, 97]), підсумки ревізії, проведеної автором [40], засвідчили можливість надання цим формам видового статусу, що прийнято в останньому огляді «Види ссавців світу» [165]⁹. У межах східноєвропейської фауни ситуація з таксономією і картина поширення загалом подібні до описаних вище для двох форм вивірки. Припускається, що гірська (плакорна) і амфібійна (рівнинна) форми можуть бути різними формами існування однієї популяції [149] і те, що між дрібними гірськими та великими рівнинними формами існують географічно проміжні [157]. Для карпатських форм гібридні (перехідні) популяції невідомі [40], проте з огляду на наявність зон інтрогресії між подібними за поширенням і статусом чорною та рудою вивірками, а також деякими амфібіями (*Bombina variegata* × *bombina* та *Lissotriton montandoni* × *vulgaris*) (для огляду див.: [46, 94, 131]) можна припустити наявність зони трансгресії між видами щура.

Муши (*Mus*). Упродовж усього XX ст. дослідники приділяли велику увагу визначенню статусу і дослідженню гібридної зони *M. musculus* та *M. domesticus* (для огляду див.: [36, 86]). Хоча ці форми мають відомі морфологічні, каріологічні й екологічні відмінності [137], між ними існує гібридна зона. Ця зона вузькою смугою (до 50 км) проходить від Швеції до Балкан і далі зміщується на схід (рис. 4). На сході вона значно розширюється, майже дорівнюючи ширині азійської території розселення всього надвиду. У багатьох регіонах, де тепер відома тільки *M. musculus* (вкл. Придунав'я і Закавказзя), за різними системами ознак відзначено сліди віддаленої гібридизації [83, 86]. Центральна Європа є місцем сходження найбільш диференційованих форм, через що і сформувалася вузька гібридна зона. Наявність широких зон інтеграції в Азії не дає змоги розглядати ці форми як види [165].

⁸ Також «телеутку» інтродуковано в Криму, проте там ця форма є ізольованою від інших [31].

⁹ Нові молекулярні дані засвідчують значно складнішу структуру таксономічних взаємин географічних форм *Arvicola* у Західній Європі та в Британії [154].



Рис. 3. Поширення вивірки телеутка на сході України: кружечки – знахідки в суцільному ареалі; квадрати – місця точкових інтродукцій; стрілка – можлива зона інтерградації

Fig 3. Range of the squirrel «teleutka» (*S. v. exalbidus*) on the East of Ukraine: circles – records inside solid range, squares – sites of point introductions; arrow – possible zone of intergradations

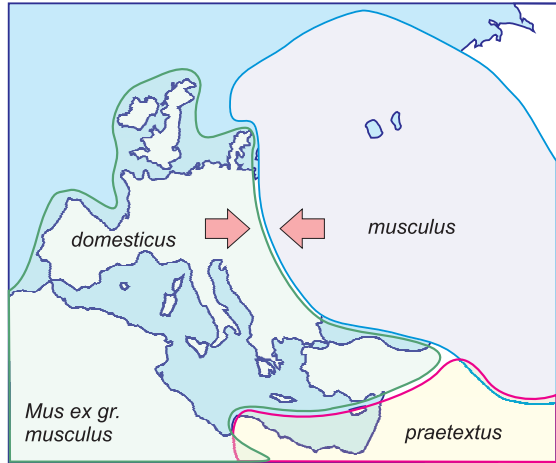


Рис. 4. Географічні взаємини між західнопалеарктичними формами надвиду *Mus musculus* (s. l.), для яких припускали видовий ранг, проте між якими виявлено гібридні зони (за: [136, 137], зі змінами автора)

Fig. 4. Geographical relations between West-Palaearctic forms of *Mus musculus* superspecies, which were tested for species rank, nevertheless hybrid zones were found between them (by [136, 137] with author changes)

Мідуці (*Sorex ex gr. «araneus»*). Цей надвидовий комплекс ставав об'єктом аналізу багато разів, зокрема у зв'язку з надзвичайною мінливістю каріотипу, і підсумки таких ревізій викладено у серії спеціальних збірок, центральною з яких є колективна монографія «Еволюція *Sorex*» [158]. Частина маргінальних форм уже отримала статус окремих видів (*granarius*, *daphaenodon*, *satunini* та ін.), для інших такий статус поки що припускається [168].

Складність у наданні або визначенні такого статусу пов'язана з наявністю гібридних зон і тим, що в основі відмінностей лежить перекомбінація варіантів робертсонівських транслокацій із виразною тенденцією до зменшення кількості хромосом у центрах поширення хромосомних рас і збільшенням їх у зонах контакту між расами [169]. Виразна тенденція до зменшення кількості хромосом є у Східній Європі в цілому, при цьому спостерігається концентричне зростання хромосомних чисел у міру віддалення від центру цього регіону [49]. У окремих районах Східної Європи виявлено зони контакту кількох різнорідних хромосомних рас, у т.ч. у Поліссі [69] та на Східноруській височині [9, 138], проте їхній статус не розглядається як видовий, і всі описи стосуються особливостей внутрішньовидової мінливості. Точка зору автора на статус гібридних зон між расами викладена в *Обговоренні*.

2.2.6. Аловидові гібридні зони

У значній частині випадків комплекс аловидів з гібридними зонами в зонах їх контакту нічим не відрізняється від квазівидів. Головною відмінністю є формальна неприйнятність видових рангів для квазівидів і визнання аловидів такими, що досягли видового рангу диференціації, а гібридизація їх зі суміжними видами – лише спонтанна. Приклади є у багатьох групах (ховрахи, сарни, полівки, нічниця).

Ховраху (*Spermophilus*). З цією групою ссавців пов'язані найвідоміші приклади міжвидової гібридизації. Особливістю групи є сувор алопатрія. Гібридні зони або окремі гібриди виявлено в усіх місцях, де видові ареали сходяться без чітких меж між ними (зокрема, річок). В обсязі фауни Східної Європи гібридизацію (природну) описано для більшості пар видів (рис. 5). Для поширених в Україні видів такі випадки описано для двох пар: *citellus* × *odessanus* (Буковина) [128] та *suslicus* × *pygmaeus* (Полтавщина [19], Луганщина [16]¹⁰). У праці В. Сивкова [109] зону контакту описано для Зміївщини, проте без гібридів. На сьогодні популяції ховрахів у районах описаних раніше зон контакту зникли [62], що обмежує аналіз проблеми.

Гібридизацію між *S. pygmaeus* та *S. suslicus* (s. str.) також виявлено і докладно досліджено (шляхом створення спільних поселень) у Поволжі [28, 29, 139]. Особливість гібридизації в цій парі полягає в тому, що ці види нерідко відносять до різних підродів, *Citellus* та *Colobotis*, відповідно [23]. Нещодавнє дослідження генетичних маркерів [32], узятих з колекційних зразків, показало поширення гібридизації у багатьох парах видів. Було з'ясовано, що по всьому правобережжю Середньої Волги поширений вид *S. major* та його гібриди з *S. suslicus*, причому поблизу типового місцезнаходження останнього. Докладніший аналіз популяцій з України див. далі.

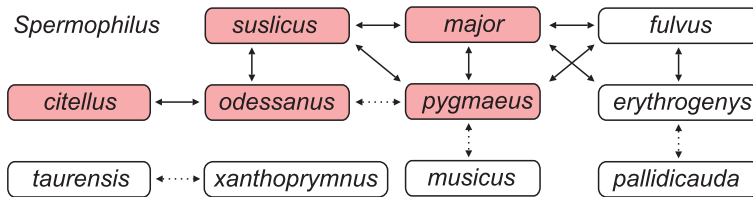


Рис. 5. Відомі та можливі варіанти міжвидової гібридизації у ховрахів (за: [33], зі змінами). Вказано потенційно можливі варіанти (пунктир) парапатричних видових пар. Види, поширені на теренах Східної Європи, подано кольором

Fig. 5. Known and possible variants of interspecies hybridization in sousliks (by [33] with author changes). Potentially possible variants are shown for parapatric species pairs. Species distributed in the Eastern Europe are marked in color

Мушкету (*Sicista ex gr. «subtilis»*) – одна з наймінливіших за кількістю хромосом груп ссавців Східної Європи: описано близько 7–8 різних хромосомних форм [61, 73, 74, 161], частину яких визнано самостійними видами [54, 111]. В усіх випадках головною підставою для поділу «вихідного» виду були відмінності у хромосомних числах і наявність у окремих хромосомних рас власних ареалів, а вже на другому місці – морфологічні особливості. За просторовим розподілом хромосомних форм надвид задовільно описується моделлю транзитивних таксономічних систем [49]. Крайні форми цього надвиду – приазовська *S. loriger*¹¹ та задонсько-волзька *S. subtilis* (s. str.) з цитогенетичної точки зору є однорідними ($2n = 26$ та $2n = 24$, відповідно). Поширені між ними на всьому проміжку між Дінцем і Волгою (переважно між Дінцем і Доном) популяції, які належать до колишнього підвиду *S. s. severtzovi*, характеризуються високою мінливістю каріотипу, яка перевищує сумарну мінливість

¹⁰Для ховрахів зі Стрільцівського степу (Мілове) описано каріотип, подібний до *S. pygmaeus* з $2n = 36$ і $NF = 72$, але з типовою для крапчастих ховрахів вторинною перетяжкою [16], що розглядають як результат віддаленої гібридизації *suslicus* × *pygmaeus*.

¹¹ Назву і видовий статус цієї форми відновлено лише 2009 р. [54].

надвиду [74] і не може бути однозначно інтерпретована як особливість ще одного виду. Докладніше див. далі.

Полієку (*Microtus ex gr. «arvais»*). У обсязі європейської фауни надвид включає три види-двійники, у тому числі два аловиди (*M. arvalis* s. str. та *M. obscurus*) і широко симпатричний з обома *M. levis* (= *M. rossiaemerdionalis*) [49, 52]. Історія їх визнання і дослідження дуже складна, і довгий час дослідники приділяли увагу перевірки видів на здатність формувати гібриди та картуванню видів з метою з'ясування особливостей поширення [85, 87, 112]. Такі дослідження проводилися переважно на основі каріологічних методик, і на сьогодні накопичено надзвичайно великий масив даних, обсягом не менше 2–3 тис. препаратів хромосом.

У жодному випадку гібриди не були виявлені, попри те, що в умовах експерименту отримано різні комбінації гібридів і зворотних схрещувань [85, 112]. Ситуація змінилася останніми роками при тестуванні гіпотези про статус аловидів *M. arvalis* (s. str.) та *M. obscurus*, обґрунтований ще 1991 р. автором [35]. Докладний аналіз можливої зони контакту їхніх ареалів дав змогу виявити змішані поселення у Володимирській обл. з особинами, що ідентифіковані як гібриди [8, 78]. Вузькість гібридної зони при визнанні видів у сучасних зведеннях [165] залишає за цим явищем локальний статус, і види продовжують бути об'єктом досліджень. Докладніше про цю групу див. далі.

Нічниці «великі» (*Myotis ex gr. «myotis»*). Попри давню історію визнання двох і більше видів у складі цієї групи у дослідників завжди існували проблеми з ідентифікацією двох видів у складі європейської фауни: *M. myotis* та *M. blythii* (= *oxygnathus*) [2, 117, 132]. Останніми роками виявлено, що між видами є значна подібність за мтДНК [146], яку надалі пов'язано з потужною інтрогресією, сучасною або колишньою [135]. Ця інтрогресивність за генетичними ознаками збігається і з описами морфологічної мінливості [134]. Види формують зону симпатрії в західних областях України, і там у вибірках із Закарпаття автором виявлено кілька зразків, які можуть бути ідентифіковані як гібридні (докладніше див. далі).

Їжаку (*Erinaceus*). Визначення видового статусу їжаків України і суміжних країн завжди вирізнялися різноманіттям позначень: *E. europaeus*, *E. e. danubialis*, *E. rumanicus*, *E. concolor* (для огляду див.: [63]). Таксономічна історія їжаків України почалася з опису форми «*Erinaceus europaeus rumanicus* var. *kievensis*», яку вже при описі визнано перехідною між *E. roumanicus* та *E. europaeus* [126]. У монографії В. Храчевича «Ссавці Поділля» і надалі у «Фауні України» їжаків Полісся названо «їжак звичайний» *E. europaeus* (s. str.), а їжаків лісостепу і степу позначено як їжак південний *E. europaeus roumanicus* [2, с. 211]. Аналіз матеріалів з різних частин Східної Європи за морфологічними, цитогенетичними і молекулярними ознаками [5, 63, 66] показав, що всі досліджені вибірки повинні належати до *E. roumanicus* (= *E. concolor* s. l.). Ці дослідження виходили з чіткої диференціації європейських їжаків на два «хромосомні» види, з яких на сході Європи очікувався *E. roumanicus* [142]. Ситуація ускладнювалася описами «морфологічних» гібридів, попри відсутність генетично підтверджених гібридів, проте такі описи було пов'язано з подібністю морфологічної мінливості обох видів [66]. Зразки, подібні до гібридів, знайдено і на півночі України [63], а для Білорусі за морфологічними критеріями припущено наявність гібридів *roumanicus* × *concolor* [105]. Докладніше про можливий статус гібридів див. далі.

Сарни (*Capreolus*). Історія визнання статусу *C. capreolus* та *C. pygargus* є давньою і тривалою [26, 113]. Для України вона почалася 1915 р. з праці О. Браунера [7], і з того часу всі дослідники наводять обидва види. Аналіз цієї історії викладено

у спеціальній праці автора [43], її гібридизаційна складова стисло викладена далі. Як було показано автором, мали місце кілька одночасних процесів – від фактичного винищення проміжних форм і штучного розселення видів на «вичищеній» від сарн території (щонайменше весь проміжок від Дінця до Волги) до соціального запиту на розведення європейської і азійської популяцій у різні таксони (а, по суті, трофейні категорії) [43].

Одночасно було показано, що гібридизація цих форм в умовах неволі є обмеженою, зокрема й через розміри тварин, оскільки самиці європейської сарни не могли розродитися крупними плодами від сибірських козлів [129]. У природі це явище майже не досліджено, і лише окремі стислі повідомлення актуалізували це питання [22 та ін.]. На мапах поширення видів зоною симпатрії позначено весь проміжок між середніми течіями Волги і Дону [25], проте описи симпатрії або поведінки видів у зоні симпатрії автору не відомі. Важливо зауважити, що за всіма реконструкціями (напр., [17]) надвид мав клінальну мінливість, яка була перервана штучно. Понад те, як показує аналіз, вся система доказів видовості [26] побудована на порівняннях географічно віддалених і крайніх за морфологією популяцій, без аналізу зони контакту цих форм [43]. Про статус популяцій з України та інтерпретації щодо гібридизації див. далі.

3. ОПИС І АНАЛІЗ ПОКАЗОВИХ СИТУАЦІЙ

У цьому розділі розглянуто окремі найпоказовіші приклади, які стосуються фауни регіону Східної Європи, тільки природних популяцій ссавців, і за якими є оригінальні дані або авторські узагальнення й оригінальні гіпотези.

3.1. Мозаїка хромосомних форм у мишівок (*Sicista subtilis* s. l.)

Група цих гризунів підпадає під визначення політипного виду з низкою хромосомних рас невизначеного статусу (історію див. вище). Попри це, історія їх опису супроводжувалася таксономічними актами з відповідними встановленнями нових таксонів, серед яких на сьогодні визнаними є три: власне *Sicista subtilis* ($2n = 24$), *S. loriger* ($2n = 26$) і географічно проміжна між ними *S. severtzovi* ($2n = 16-20$), з низкою рас неясного систематичного положення ($2n = 22, 26$) (рис. 6). Загалом описане на сьогодні різноманіття хромосомних рас (бл. 7–8) [61, 73, 74, 161] перевищує наявне у будь-якого іншого виду східноєвропейських ссавців. Тільки для мишівок, яких ідентифікують як *S. severtzovi* (на рис. 6 їх позначено колами), виявлено поліморфізм за трьома хромосомними перебудовами, причому майже в усіх детально досліджених місцезнаходженнях [3].

Їхній розподіл задовільно описується концепцією ТТС [49], проте наявність широкого поліморфізму (поліморфного виду?) саме в зоні контакту двох стабільних за каріотипами видів дає змогу говорити про широку гібридизацію між ними з виокремленням (ампліфікацією) мікроареалів окремих відносно стабільних хромосомних форм. На думку автора, зводити наявне різноманіття до простих таксономічних поділів (монотипні *S. subtilis* та *S. loriger*) і об'єднань (політипний *S. severtzovi* із суміжними расами) не є вирішенням проблеми, оскільки заміщує аналіз поняття квазівидів і поліморфних популяцій дилемою «вид/не-вид». Розподіл варіантів хромосомного поліморфізму у групі дає підстави припустити широкі гібридизаційні процеси в популяціях мишівок на Донець-Дінському міжріччі.

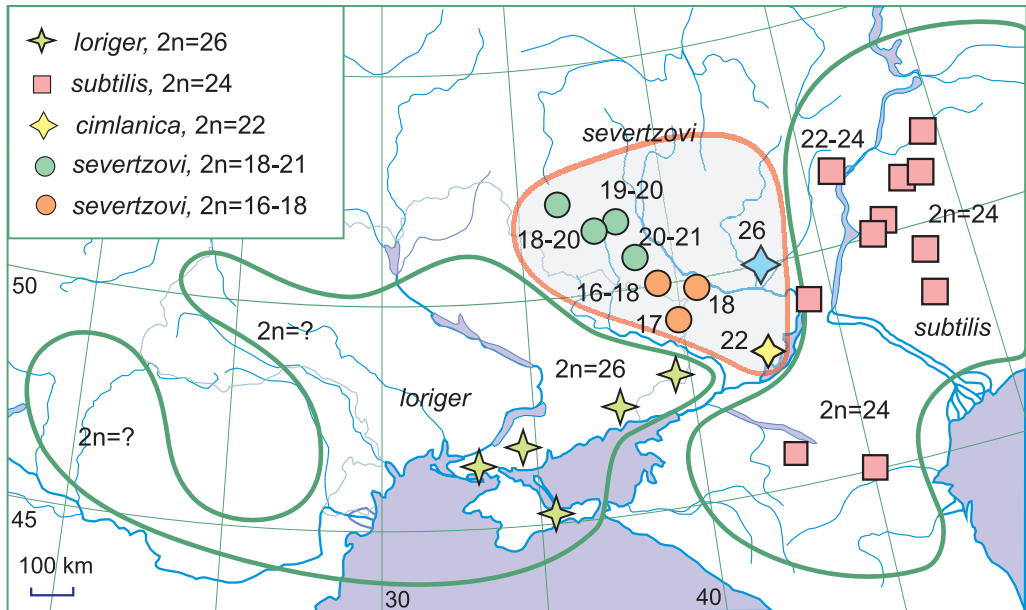


Рис. 6. Просторовий розподіл хромосомних рас мишівок групи *Sicista* ex gr. "subtilis" у Східній Європі (за різними джерелами, на основі рис. в: [49])

Fig. 6. Spatial distribution of chromosome races of the birch mice group *Sicista* ex gr. "subtilis" in the Eastern Europe (after different sources, based on the map from [49])

3.2. Фантомна гібридизація у їжаків (*Erinaceus*)

Початки таксономічної історії їжаків фауни України та суміжних країн пов'язані з описами гібридів або подібних до гібридів форм (див. вище). В Україні особини з гібридними ознаками *E. roumanicus* x *europaicus* виявлені на Чернігівщині [63]. Звертає на себе увагу географічна подібність повідомлень про ймовірних гібридів. Шарлемань [126] описував форму *kievensis* як перехідну між північнішими *E. europaicus* та південнішими *E. roumanicus* (описані ним зразки відповідають діагнозові *E. roumanicus* [63]). Те саме стверджується у «Фауні України» [2]; а автором виявлено три екз. (з давніх зборів) з Чернігівщини з проблемними ознаками, у т.ч. з нетиповими плямами і подібним до *E. europaicus* максиллярним індексом, позаяк за рештою індексів ці зразки були не відмінні від *E. concolor* [63]. Про їжаків, подібних до *E. europaicus*, на північному сході Білорусі повідомлено в останньому огляді теріофауни цієї країни [106]; наявність гібридів припускається на південному заході Польщі, де види симпатричні [155]. За цитогенетичними даними обидва види виявлені в окол. Кракова [145] і Москви [110], проте гібридів звідти не описано.

Важливим є також зауваження М. Шарлеманя [126] про те, що (скорочено) «перехідні екз. між *europaicus* та *roumanicus* є в колекції С. Огнева з Суражського повіту Чернігівської губ. і з Московського повіту. Проміжна форма їжака зустрічається у північній частині поширення південної форми». Тобто мова йшла не тільки про наявність проміжних форм, але й про північну межу *roumanicus* на широті Чернігівщини (тепер значно північніше). Можна припустити, що мало місце зміщення ареалів обох видів з інтрогресивною гібридизацією, сліди якої можуть бути відсутніми через стерильність і нечастість гібридів. Порівнюючи всі ці дані з реконструкціями

динаміки ареалів їжаків на сході Європи, можна припустити великі темпи розселення *E. roumanicus* на північ упродовж останніх 100 років. За даними М. Мазінга (особ. повід.), в Естонії *E. roumanicus* найімовірніше з'явився в результаті недавніх штучних інтродукцій з півдня. Ця гіпотеза може бути перевірена лише на давніх колекційних зразках, проте у випадку «наступальної» (поглинальної) гібридизації зі стерильними нащадками сліди її виявити буде дуже складно.

3.3. Інтрогресія аловидів сарни (*Capreolus*)

Історія сарн може розглядатися як спровокована людиною ситуація з диференціацією політипного виду на два аловиди і випадінням (винищенням) географічно проміжних форм [43]. Подальші відновлення втрачених популяцій ішли з обох боків: за рахунок переселення і частково природного розселення обох форм [25]: загалом було вселено до 3 тис. сарн, половина з яких – азійські. Сформована зона контакту була названа зоною симпатрії [25], проте без докладного її опису й аналізу. В окремих місцях монографії А. Данилкін з кол. [26] називають цю зону гібридною, проте в лапках. Надалі дослідники дійшли висновку, що в усіх місцях співіснування двох форм сарни йде широка гібридизація (див. [6]).

Досліджені автором зразки сарн із різних районів України та інших країн і повідомлення дають підстави стверджувати, що:

1) матеріали О. Браунера, що походять з різних районів Дніпропетровщини, включають як типових *S. capreolus*, так і *pygargus*-подібних особин з низкою метричних ознак, що зближують їх з європейською формою [43]; 2) принаймні на усьому проміжку від Дніпра до східних кордонів України мешкають типові європейські сарни (те саме стосується і Вороніжчини [99]), проте у зразків зі сходу, у т.ч. з Луганщини, виміри черепів є дещо вищими за типові для *S. capreolus*; 3) всі сучасні повідомлення про «сибірських кіз» з України, перевірені автором, стосуються крупних екземплярів *S. capreolus*; 4) гібридизація, якщо є, локалізована за межами України, на схід від Дону, і в межах популяцій з України домінує тільки європейський морфотип; 5) за браком фактичних даних про зону симпатрії сарн і через наявність повідомлень про присутність сарн на всьому проміжку від Дніпра до Волги можна говорити тільки про інтрогресію між цими двома формами, тобто широку гібридизацію і фактично панміксію¹². Це суперечить тезі про те, що «европейская и сибирская косули... относятся более чем к „хорошим“ видам» [26, с. 60].

3.4. Обмежена гібридизація у аловидів ховрахів (*Spermophilus*)

Докладний аналіз історії виявлення і дослідження гібридів подано вище. Як зазначено, на теренах Східної Європи виявлено кілька зон гібридизації, фактично в усіх місцях, де між видами немає гідрографічних меж, у т.ч. між *S. citellus* та *S. odessanus* на Буковині [128], між *S. suslicus* та *S. pygmaeus* на Луганщині [16] і в Поволжі [28, 29] (рис. 7). На сьогодні ховрахи суттєво скоротили чисельність і ареали (напр., [62]), тому аналізувати такі питання можливо тільки за давніми колекційними зразками. Важливими також є реконструкції ареалів і їхньої динаміки на підставі порівнянь географії місцезнаходжень різного часу.

Гібридизація *S. citellus* та *S. odessanus*. Опис випадків формування ховрахами європейськими і плямистими спільних поселень на Хотинській височині

¹² Гібридизація встановлена для всіх місць випуску сибірських сарн в ареалі європейських [6], у т.ч. й у віддалених Ленінградській і Псковській обл. [22]. А. Данилкін [25] залучає до зони симпатрії правобережжя Волги в межах Саратовської та Волгоградської обл.

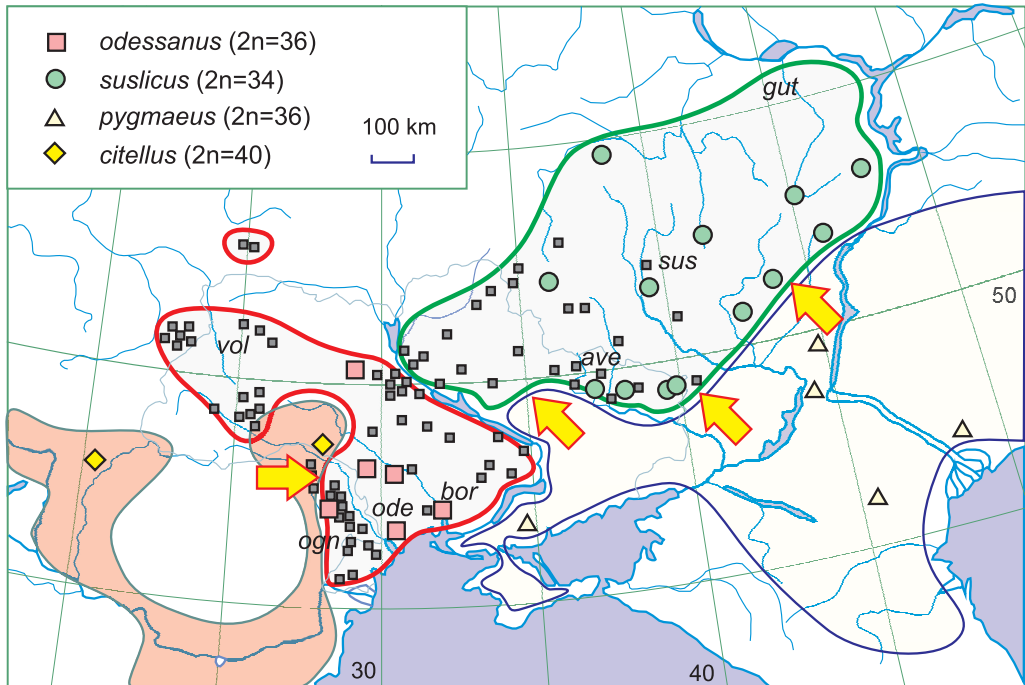


Рис. 7. Межі поширення і райони виявлення гібридних зон між видами східноєвропейських ховрахів (*Spermophilus*). Великі значки – місця вивчення каріотипів; дрібні значки – місця, звідки розглянуто морфологічні матеріали (за: [64], зі змінами автора); акронімами позначено типові місцезнаходження таксонів (три перші літери наукових назв)

Fig 7. Limits of distribution and regions in which hybrid zones between East-European species of sousliks (*Spermophilus*) were found. Large marks indicate localities with studied chromosome numbers, small marks are the places of morphological samples collections (by [64], with author changes); acronyms indicate type localities of all local taxa (by 3 first letters of scientific names)

у роботі І. Шнаревича [128] та наявність достойних колекцій у зоологічних музеях¹³ дали змогу зосередити пошуки слідів гібридизації на проміжку від Кишинева до Чернівців, як на Лівобережжі, так і на Правобережжі Дністра.

Гібридних особин виявлено у шести місцезнаходженнях (рис. 8). Найважливішим є факт виявлення гібридів у місцях, в яких у різні періоди були спіймані різні види (гібриди виявлено серед зразків з: Бричанський р-н Молдови, Кельменецький, Новоселицький, Сокирянський, Хотинський р-ни Буковини тощо). Аналіз цих даних і реконструкцій ареалів за колекційними зразками та публікаціями дає підстави говорити про суттєві зміни чисельності й ареалів багатьох видів. Зокрема, порівнюючи збори 1940-х і 1960–70-х років, можна відзначити суттєве зміщення меж поширення крапчастого ховраха на північний захід, тобто в межі ареалу *S. citellus*. Фактично всі гібридні особини виявлені у тих місцях і районах, де спочатку мешкали *S. citellus*, а потім – *S. odessanus* (= *suslicus* s. l.). Ці дані дають підстави говорити

¹³ Загалом база даних включає 527 записів про зразки ховрахів, у т.ч. з Національного науково-природничого музею, Державного природознавчого музею, зоологічних музеїв Львівського і Київського університетів, у т.ч. бл. 120 зразків із зон можливої симпатрії або парapatрії. Оскільки види добре розрізняються за забарвленням хутра (зокрема, плямистістю), визначення матеріалу проводили за особливостями забарвлення шкірок колекційних зразків.



Рис. 8. Зона взаємодії ховрахів подільського (●) та європейського (■) і місця виявлення гібридних особин (зірочки). Аналіз даних різної давнини свідчить, що тут мала місце широка гібридизація на фоні розселення *S. odessanus* в зону поширення *S. citellus* (фрагмент мапи з даними про знахідки різних форм ховрахів в Україні у різні періоди)

Fig. 8. Contact zone between Podolian (●) and European (■) sousliks and localities with hybrid specimens findings (asterisk). Analysis of data collected in different time shows that wide hybridization have occurred as a result of expansion of *S. odessanus* in the range of *S. citellus* (fragment of the map with data of the records of various suslik forms in different periods in Ukraine)

про інтрогресивну гібридизацію «наступального» (поглинального) типу, коли гібридизація супроводжувалася активним вселенням одного виду в ареал іншого. Порівняння різних джерел (від праць Браунера до сьогодення) дає змогу впевнено говорити про те, що розселення йшло на фоні помітного зростання чисельності ховрахів і збільшення заселеної ними площі. Можна припустити, що головним фактором, який сприяв цьому, було зростання площ розораних земель.

3.5. Гібридизація аловидів полівки *Microtus arvalis*

Ідея визнання двох груп хромосомних рас 46-хромосомних *Microtus arvalis* – «arvalis» та «obscurus», відомих з праць В. Малигіна [85], – сформована автором на підставі результатів ревізії даних про мінливість каріотипу цього надвиду (формально існувало понад 10 рас) і аналізу поширення й алопатричності цих двох форм [35]. Очікувана зона контакту ареалів лежить поза районами зі значущими біогеографічними бар'єрами, і перспективним був пошук місць співіснування цих аловидів з огляду на дуже малу, до 100 км, дистанцію між відомими крайовими знахідками (поновлена карта була представлена у праці автора 2007 р. [52]) і з огляду на вільне схрещування цих форм у неволі [85, 87]. Нові дані отримано російськими колегами завдяки матеріалам із Володимирської та суміжних областей [8, 78 та ін.], у місцях, де і припускалася зона контакту видових ареалів.

Нове узагальнення представлено на рис. 9, на якому показано напрямки імовірного розселення видів на рівнини Східної Європи з огляду на відомі плейстоценові рефугії [141, 163] та контури постгляцічної зони [10]¹⁴. Припущення про сходження

¹⁴ З цими контурами узгоджена більшість інших конфігурацій ареалів ссавців [49].

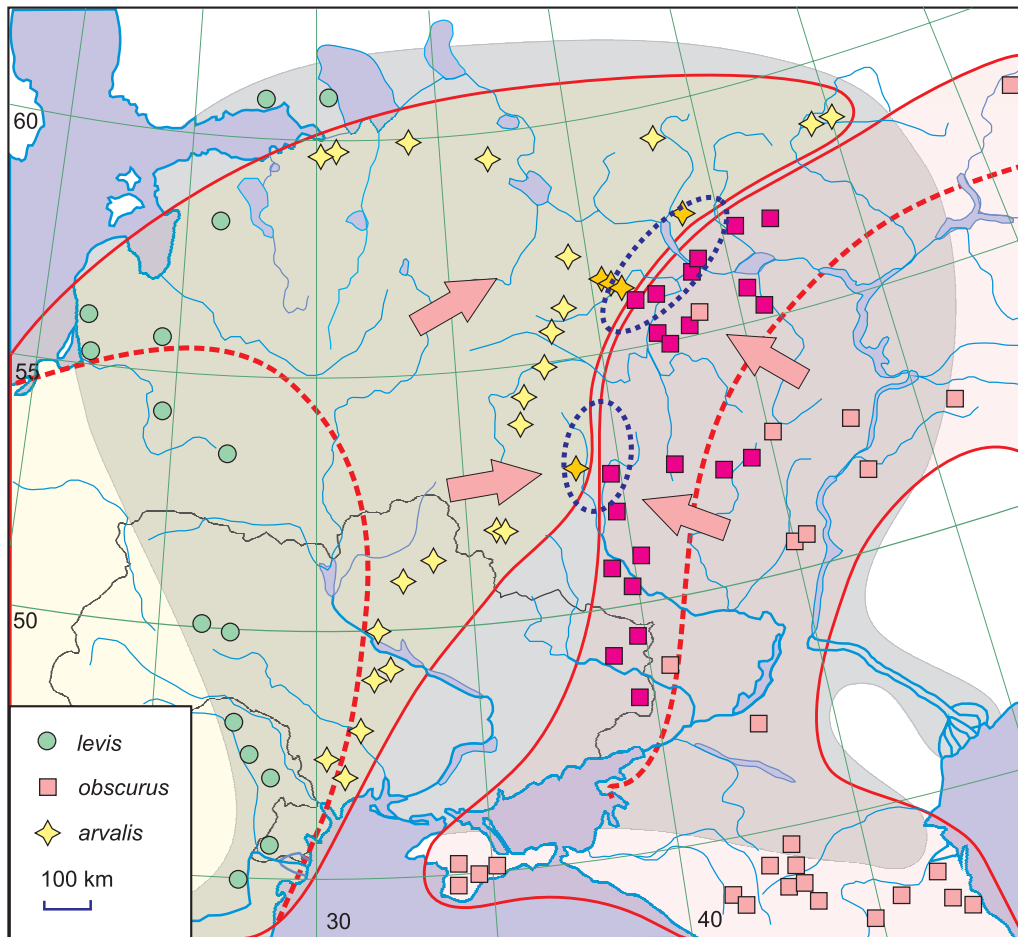


Рис. 9. Поширення аловидів 46-хромосомних «звичайних» полівок: *Microtus arvalis* (західна) та *M. obscurus* (східна форма) на фоні ареалу місцевого виду з цієї групи – *M. levis* (темний фон). Мапа є обраною реконструкцією автора 1991 [35] та 2007 рр. [52]. Темними значками показано найновіші дані (після 2000 р.), які свідчать про подальше сходження видових ареалів (переважно через розселення *M. obscurus*). Стрілками позначено напрямки імовірного розселення видів на теренах Східної Європи

Fig. 9. Distribution of 46-chromosome allospecies of the «common» voles: *Microtus arvalis* (western) and *M. obscurus* (eastern form) in the background of range of the local species from the same group, *M. levis* (gray filling). The map is an update of author's reconstructions of 1991 [35] and 2007 [52]. Dark marks correspond to the newest data (after 2000), that indicate further overlapping of species ranges (mainly due to *M. obscurus*). Arrows show most probably directions of species invasion in the East-European plain

видів унаслідок розселення висловлено в низці попередніх праць автора [35,49, 52], у т.ч. у зв'язку з тим, що така конфігурація ареалів не збігається з природною зональністю і біогеографічними координатами та не є усталеною, *тобто є відображенням процесу, що триває*. Це вказує на недавність зони контакту, і процес сходження ареалів *M. arvalis* *M. obscurus* буде тривати, у т.ч. й з огляду на антропогенні трансформації ландшафтів і створення системи екокоридорів для розселення цих видів (лучні смуги уздовж транспортних коридорів, агроценози тощо) [6].

Подальша еволюційна поведінка видів не може бути чітко спрогнозованою, і можливий весь спектр взаємодій – від формування локальних гібридних поселень до широкої інтерградації. З огляду на біотопні преференції видів (*M. arvalis* тягнє до агроценозів, *M. obscurus* – до природних місцезнаходжень), автор схиляється до прогнозу щодо подальшої обмеженої гібридизації, без широкої інтрогресії.

3.6. Гібридизація у великих нічниць (*Myotis s. str.*)?

Питання можливої гібридизації між двома близькими видами великих нічниць – *M. myotis* та *M. blythii* – піднімаються колегами регулярно, проте до публікації таких матеріалів справа часто не доходить (див. вище: 2.2.6). Подібність видів загальновідома [117, 132], а практика роботи з ними у теренових умовах показує, що їх розрізнення відносно впевнено можна провести тільки з урахуванням статі й віку зразків (самці дещо менші порівняно зі самками) [53, 134].

В Україні (та Східній Європі загалом) симпатрія цих двох видів відома тільки в Закарпатті та, ймовірно, на Буковині [2]. Аналіз колекційного матеріалу показав наявність кількох особин, які за своїми метричними ознаками помітно відрізняються від очікуваних значень. Такими, зокрема, є зразок з с. Великого Бичкова та зразок із с. Зачаття Іршавського р-ну. Останній особливо цікавий тим, що мова йде про дорослу (вік «ad1/2») самку, виміри якої виявилися помітно меншими не тільки від інших самок, але й від дорослих самців того ж виду з того ж регіону (рис. 10). Якби це був менший вид (*blythii*), то зразок мав би мати помітно більший вік (ad2/sen), а тому його ідентифіковано як гібрид.

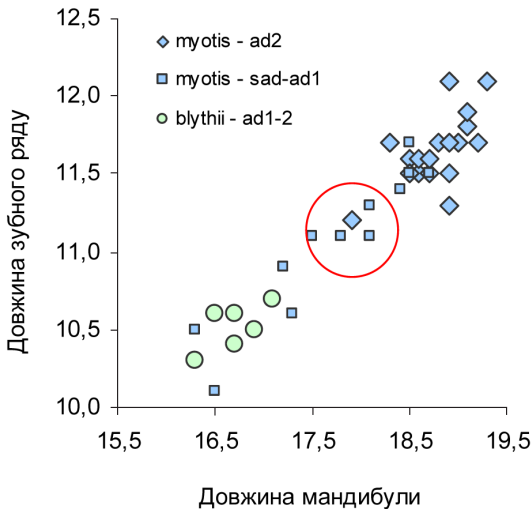


Рис. 10. Розподіл зразків *Myotis myotis* та *M. blythii* із прикарпатських областей (переважно із Закарпаття) за краніометричними ознаками, вагомими при діагностиці цих видів. Коло обведено ділянку, у яку потрапляють зразки, що мають ознаки міжвидових гібридів

Fig. 10. Distribution of *Myotis myotis* and *M. blythii* samples from Carpathian region (mainly Transcarpathian province) using skull measurements that are significant for diagnostics of these species. Circle indicates the area of scatter-plot, which have features of interspecies hybrid

3.7. Куниці, тхори і норки

Попри часті повідомлення в літературі про можливість або факти гібридизації різних пар близьких видів Mustelidae (огляд у розділі 2.2.3), в літературі щодо теріофауни України існує тільки одне повідомлення – К. Татарінова [119] – про ймовірні гібриди між *Mustela putorius* з *M. eversmanni* та з *M. lutreola*. Аналіз доступних авторів колекційних зразків (загалом бл. 350 екз.) не дав змоги виявити жодної гібридної особини. Проте необхідно відзначити надзвичайну плутанину у визначеннях

видів. Не враховуючи статеві відмінності й вікову мінливість видів [56], колектори нерідко плутаються у визначеннях видів, зокрема у групі, для якої гібридизація відмічена неодноразово: *Mustela lutreola* / *putorius* / *eversmanni*. Аналіз колекцій показав, що в деяких парах близьких видів частка помилкових визначень може сягати 20%. Оскільки нерідко виникають проблеми з визначенням видів, це може бути однією з причин відсутності повідомлень про гібридних особин.

Вагомою причиною відсутності гібридів можна вважати надзвичайно високу фрагментованість популяцій багатьох видів, за якої імовірність формування гібридних пар значно зменшується. Попри це, в записках автора є повідомлення луганського зоолога Г. Буракова (особ. повід.) про двічі здобутих ним гібридів куниць, *Martes martes* x *foina*. Наразі відбувається значне розширення ареалів обох видів: куни кам'яної – на північ і куни лісової – вглиб степової зони. Колишнє [1] і сучасне поширення цих видів на сході України помітно відрізняються, і значне розширення ареалу *Martes martes* в цьому регіоні може супроводжуватися формуванням мішаних пар. Проте ці зразки автор не мав змоги дослідити.

ОБГОВОРЕННЯ

4.1. Загальні висновки з проаналізованих даних

Аналіз узагальнених вище даних дає підстави говорити про те, що явище міжвидової гібридизації є реально існуючим у стосунку до теріофауни Східної Європи і в окремих групах тварин та в окремих парах видів є закономірним і частим.

Зокрема, звертає на себе увагу часте трапляння гібридів серед середньорозмірних (тхори, зайці, ховрахи) та великорозмірних ссавців (олені, сарни, пси), або принаймні найбільших у межах своїх груп (напр., великі нічниці) (табл. 3). Однією з причин цього автор вбачає велику частку (а часто і переважний тип) аловидових систем серед усіх варіантів просторових взаємин близьких видів у цих групах. На це автором було звернуто увагу неодноразово [38, 53 та ін.]. Менша частка таких прикладів для дрібних ссавців може бути пов'язана з меншою увагою до їхньої індивідуальної мінливості, через що гібриди можуть залишатися непоміченими.

Іншим важливим висновком є, на жаль, вкрай невеликий інтерес дослідників до згаданої індивідуальної мінливості та видової діагностики. Проблеми з розрізненням близьких видів нерідко є подібними до виявлення гібридів, оскільки знання мінливості закономірно породжує сумніви у всіх випадках, коли матеріал не відповідає прийнятним критеріям діагностики. Ця проблема є суто гносеологічною, проте цей факт може пояснювати низьку кількість реєстрацій, власне, через неготовність дослідників до виявлення зразків, які відрізняються від видової норми. Звісно, поява нових методик аналізу, включаючи генетичне маркування колекційних зразків, може змінити ситуацію, проте наразі цього немає, як і немає повідомлень про гібриди. Всі досліджені автором матеріали і ситуації принаймні 1–2 рази були досліджені іншими фахівцями (напр., ховрахи, великі нічниці, коти), проте у жодному з досліджень не звернуто увагу на проблеми з визначеннями за стандартним шаблоном.

Третьою, головною, особливістю цих даних є те, що переважна більшість реєстрацій випадків гібридизації (як спонтанної, так і широкої, з формуванням гібридних зон) виникає як «супровід» динаміки ареалів у парах близьких видів. Ця динаміка може бути природною (експансії) або штучною (інтродукції), проте в обох випадках це часто завершується формуванням не тільки зон вторинної симпатрії або, принаймні, маргінальної симпатрії, але й зон гібридизації. Це явище розглянемо окремо в наступній частині (4.3).

Таблиця 3. Випадки міжвидової гібридизації у природі серед ссавців Східної Європи (групи розміщено в систематичному порядку; дані подано вибірково)
 Table 3. Cases of natural interspecies hybridization among East-European mammals (groups are ranged in systematic order; data are presented selectively)

Приклад	Ситуація	Джерело даних*
Зайці (<i>Lepus europaeus</i> × <i>timidus</i>) на півдні Білорусі	Спонтанна гібридизація в районах спільного проживання цих видів; ймовірно зміщення меж ареалів на північ	Опис: [106]; див. розділ 2.2.3
Ховрахи (<i>Citellus suslicus</i>): <i>citellus</i> × <i>odessanus</i> , <i>suslicus</i> × <i>pygmaeus</i>	Аловиди (морфологічні дані; аналіз гібридизації неможливий через скорочення ареалів)	Опис: [128, 139]; див. розділ 2.2.6 та 3.4
Мишівки степові (<i>Sicista</i> ex gr. « <i>subtilis</i> »): хромосомні форми <i>severtzovi</i> (? <i>loriger</i> × <i>subtilis</i>)	Різноманіття хромосомних форм, які можуть бути визначені і як варіанти поліморфізму одного виду, і як результат гібридизації різних каріотипів	Опис: [74]; див. розділ 2.2.6 та 3.1
Полівки «звичайні» (<i>Microtus</i> ex gr. « <i>arvalis</i> »): <i>arvalis</i> s. str. × <i>obscurus</i>	Успішні схрещування в неволі, виявлення змішаних поселень з гібридами на півночі східноєвропейської рівнини	Опис: [8, 78]; див. розділ 2.2.6 та 3.5
Мишаки лісові (<i>Sylvaemus sylvaticus</i>): <i>sylvaticus</i> × « <i>tauricus</i> »	Симпатричні види, зокрема <i>S. falzfeini</i> = <i>arianus</i> ? (морфологічні дані, «гібриди» перевизначені як нові види)	Опис: [79, 80]; див. розділ 2.2.4
Їжаки «звичайні» (<i>Erinaceus europaeus</i>): <i>europaeus</i> × <i>roumanicus</i>	Аловиди (на стиках ареалів описано «морфологічні гібриди», не стверджені каріологією чи генетикою)	Опис: [2, 126]; див. розділ 2.2.6 та 3.2
Нічниця велика (<i>Myotis</i> ex gr. « <i>myotis</i> »): <i>myotis</i> × <i>blythii</i> в Закарпатті	При обліках звичайно всю групу позначають як « <i>myotis/blythii</i> »; особин з гібридними ознаками виявлено в Закарпатті	Опис: [2, 117]; див. розділ 2.2.6 та 3.6
Вовко-псові гібриди (<i>Canis lupus</i> × <i>familiaris</i>) на півдні ареалу <i>C. lupus</i>	Часта спонтанна гібридизація в регіонах з низькою чисельністю вовка і значною часткою бродячих псів (переважно Лісостеп)	Опис: [24, 104]; див. розділ 2.2.2
Коти (<i>Felis silvestris</i> × <i>catus</i>) на заході України і в Поділлі	До 70% «диких» котів є гібридами або здичавілими свійськими котами; гібридизація за рахунок постійного притоку <i>Felis catus</i>	Опис: [127]; див. розділ 2.2.2
Тхори (<i>Mustela putorius</i> × <i>eversmanni</i>) в Західній Україні	На фоні інтенсивного розселення степового тхора в ареал лісового (гібриди описано тільки за забарвленням хутра)	Опис: [119]; див. розділ 2.2.3
Норки і тхори (<i>Mustela putorius</i> × <i>lutreola</i>), прикарпатські обл. і Полісся	Спонтанна гібридизація (бл. 1% гібридів) у місцях симбіотопії в природних умовах (тільки екстер'єрні дані)	Опис: [119, 159]; див. розділ 2.2.3
Сарни (<i>Capreolus capreolus</i> × <i>pygargus</i>), міжріччя Дону і Волги	Описи симпатрії, що виникла внаслідок переважно штучного розселення, імовірна широка інтрогресивна гібридизація	Опис: [25]; див. розділ 2.2.6 та 3.3

* Наведено тільки найголовніші посилання на праці щодо теріофауни регіону.

4.2. Особливі ситуації: статус гібридних зон у мідіць і ховрахів

Аналіз мінливості мідіць (див. 2.2.5) дає змогу говорити про значну кількість гібридних зон між формами (хромосомними расами), які не досягли статусу видів. Самі гібридні зони з закономірно високим поліморфізмом і наявністю багатьох вільних від транслокацій хромосом (тобто великих значень $2n$) можуть трактуватися дуже по-різному — і як можливість популяцій схрещуватися (добір на користь вільних від транслокацій станів хромосом), і як вихідний стан каріотипу як видової ознаки. Виходячи з очевидної плезіоморфності тих каріотипів, у яких у Робертсонівські

транслокації залучена мінімальна кількість хромосом [49, 69, 167], а також значну концентрацію малохромосомних рас у зонах прохорезу (див. рис. у [49]), автор вважає найбільш життєздатною гіпотезу щодо вторинності локальних рас.

Ця модель, яку автор називає «комірковою», є аналогом ТТС (транзитивних таксономічних систем [41]). Кожна «робертсонівська» раса формується в межах локальної популяції та надалі ампліфікується (у термінології ампліфікаційної моделі видоутворення [47]). На полотні мінливості виду кожна така раса має вигляд комірки, що «просіла» (лунки), і глибина комірки відповідає зменшенню числа хромосом у цій локальній популяції. Цей процес особливо виразний у періоди фрагментації ареалів і формуванні його мережива. Відповідно, «гібридні зони» можуть розглядатись як вихідні стани каріотипного статусу прапопуляцій, тобто не є гібридними. Ця модель є парсимонійною і підтримується такими фактами: а) характерними для мідичь значними коливаннями чисельності; б) фрагментованим поширенням мідичь на рівні локальних популяцій і одночасно великою їх рухливістю; в) слабким зв'язком між конфігураціями рас і визнаними «морфологічними» підвидами та їхніми біогеографічними описами; г) подібністю всіх гібридних зон за наявністю «вільних» станів хромосом, що є вихідними для надвиду; д) подібністю просторової структури мінливості у межах кожної раси із загальною картиною поширення рас по ареалу з очевидним циркумглярціальним розподілом рас [49], зокрема не випадковим просторовим розподілом транслокацій з клади «*jl+hi+gm*», в межах яких далі спостерігається мозаїка інших транслокацій [158].

Зворотні твердження (які не можна виключати) фактично допускають первинність рас і вторинність гібридних зон між ними, а також наявність специфічного добору не в межах рас, а у гібридних зонах. Порівнюючи цю модель з ТТС у інших груп, можна відзначити те, що у ховрахів і сліпаків ця модель розвинулася з чіткою прив'язкою до біогеографічних координат (зокрема, до річкових долин як міжвидових меж). Відповідно, у місцях, де такі координати відсутні, ховрахи сформували зони гібридизації. У межах правиду ті ознаки (зокрема й варіанти каріотипу), які властиві сучасним формам, могли бути лише аберантними варіантами. Проте пульсації чисельності й ареалу з подальшою ампліфікацією набутих варіантів дали змогу кожній расі сформувати власний ареал з унікальними і малозмінними всередині раси комбінаціями ознак. Попри це, мінливість ключових ознак, напевно, наявна і в сучасних популяціях, інакше неможливо припустити формування одних рас у надрах інших (напр., 34-хромосомної форми ховрахів у межах вихідної для них 36-хромосомної [16, 41]). Кожна редукція чисельності і скорочення ареалу можуть вести до «зачистки» аберантних варіантів і навіть гібридних зон. Сучасний стан популяцій ховрахів у Східній Європі, з глибокою депресією чисельності і скороченням ареалів [62], красномовно свідчить про подібний стан у цей час.

4.3. Експансія або інвазія як «провокація» гібридизації

Природний шлях формування симпатрії – експансія, а при кардинальних змінах екосистем – інвазія. Відмінності між цими явищами малі (поступові розширення ареалів або швидкі вторгнення¹⁵). Особливості інвазійних процесів у ссавців східноєвропейської фауни розглянуто в окремій праці автора [50], в якій показано виразну спрямованість експансій у переважно північному керунку та широке залу-

¹⁵ Тривалість таких процесів вимірюється в одиницях, подібних до популяційних циклів.

чення у такі процеси видів із двійникових пар (принаймні одного з них). Однією з особливостей швидких вторгнень є те, що поява нових видів не супроводжується формуванням нового сегмента його географічної мінливості, а має місце лише ампліфікація ознак піонерних популяцій [47]. Іншою особливістю інвазій часто стає формування симпатрії видів-вселенців зі своїми сестринськими видами, відмінності від яких за екоморфологічними ознаками є вкрай низькими [48]. Все це призводить до конфлікту між видами [14, 51, 150], з якого можливі три виходи:

- 1) диференціація в симпатрії (вкл. морфологічну, біотопну тощо),
- 2) витіснення одного виду іншим (відомий принцип Гаузе),
- 3) гібридизація (відновлення панміксії або поглинання).

Очевидно, що всі три сценарії починаються з формування симпатрії. Проте у жодному мові не йде про формування ізоляційних механізмів, які згадуються в кожній спеціальній монографії про «проблеми виду» (напр., [14, 20, 84]). Найефективніший тип ізоляції видів – просторова (тобто алопатрія), що забезпечує від «небажаних» процесів усіх: 1) види – від порушень генофонду, 2) популяції – від порушення структури і мінливості, 3) особин – від нерезультативних репродуктивних витрат. У симпатрії виникають ризики міжвидової гібридизації та зрушень на цих трьох рівнях. Єдиним очевидним захистом самотності є відмінності, накопичені близькими видами до таких випробувань, включаючи системи розпізнавання «свій/чужий» та інші механізми прекопуляційної ізоляції.

За відсутності таких систем розпізнавання (або при помилках розпізнавання) будь-яке вселення одного виду в зону існування його вікаріату закономірно завершується «спробами» гібридизації, з різними її інтерпретаціями, проте з одним наслідком – формуванням шлюбних пар. Такі пари, як свідчать дослідження Є. Панова [91, 92], формуються незалежно від «стратегії» виду, і можуть бути оцінені як успішні чи неуспішні в мірилі конкретної пари, а не виду. Фертильність, життєздатність, плодючість – усі ці категорії реалізуються на рівні особин, менше – популяцій, а ще менше – на рівні видів. Отже, ізоляція, яка є важливою складовою в системі охорони генофонду виду, на рівні особини не є значимою для формування чи уникнення шлюбного союзу. В цьому можна бачити парадокс між еволюційною стратегією виду і життєвою стратегією особини, між можливою (потенційною) ізоляцією і притаманною кожній особині природною схильністю до панміксії. Врешті між біологічною і номіналістичною концепціями виду.

4.4. Інвазії як пусковий механізм гібридизації

Вихідна алопатрія багатьох еволюційно молодих і морфологічно подібних видів припускається у більшості випадків. Значною мірою це стосується й видів-двійників та морфологічно близьких видів ссавців Східної Європи. Це твердження підкріплюється не тільки суттєвими відмінностями центрів їхніх ареалів і розподілом зон імовірних рефугіумів фауни у Плейстоцені [141, 163], але й кількома визначними біогеографічними особливостями [49]. Ось ці особливості:

- 1) наявність у всіх видів з двійникових комплексів меж поширення в регіоні, що засвідчує важливість цього регіону як арени еволюційних подій;
- 2) невідповідність багатьох меж ареалів видів-двійників біогеографічним координатам і, отже, їхня історична неусталеність і недавність;
- 3) суттєва концентрація меж міжвидових взаємодій біля зон біогеографічних розломів, якими є долини великих річок і контури постгляційних зон;

4) однозначні процеси експансії видів у регіоні з виразними ознаками їхньої тривалості в наш час, що свідчить про неперервність змін ареалів;

5) формування широких зон симпатрії за рахунок колонізації агро- і урболандшафтів принаймні одним видом з кожної пари видів-двійників;

6) відсутність або звуженість зон симпатрії в історично стабільних частинах регіону і розширення зон симпатрії в районах прохорезів фауни в цілому;

7) асиметричність значної кількості біогеографічних взаємодій з часто більшою швидкістю розселення східних і південних форм, рідше – західних.

Східноєвропейська рівнина стала ареною розвитку таких інвазій та експансій різних груп тварин, зокрема й ссавців [49–50]. Приводячи до порушень вихідної алопатрії близьких пар видів, перед тим розділених гляціалами та іншими факторами глобальної фрагментації фаун, міграційні процеси не тільки суттєво змінюють склад фауни регіону або його частин, але й ведуть до формування умов, у яких близькі види стають парapatричними, а згодом – маргінально симпатричними або симпатричними. Такі процеси відбувалися не лише в минулому¹⁶. Сучасні глобальні процеси, пов'язані зі змінами ландшафтів і біомів (агроценози, заліснення, спустелення тощо) та розвитком штучних екомереж (лісосмуги, канали тощо) і транспортних мереж стали потужним фактором нових експансій.

Міграційні процеси торкнулися всієї теріофауни України [50, 55], а близько третини видів помітно змінили свої ареали. З них не менше 10–15 видів, включно з двійниковими парами, мають ознаки суттєвих зміщень меж ареалів, які відбувалися в недалекому минулому та (або) тривають тепер. З певністю це можна говорити про такі групи ссавців, як вухані, нетопіри, тхори, куниці, строкатки, «звичайні» нориці; найімовірніше це властиво й більшості інших груп. Аналіз фауни Слобожанщини засвідчує зміну 22% видового складу теріофауни за 160 років. [55]. Проте такі зміни позначаються не тільки на видовому складі фауни, але й на таких засадничих властивостях популяцій, як генетична цілісність і мінливість, стабільність екоморфологічного типу, взаємини зі суміжними видами. У стабільних угрупованнях усі міжвидові взаємодії побудовані на засадах співпраці видів у всіх проявах їхньої життєдіяльності, окрім репродукції [58]. Інвазії та експансії можуть кардинально змінювати цю ситуацію, провокуючи гібридизацію.

Теза про те, що стабільні види існують у стабільних угрупованнях, і зворотна теза про те, що в регіонах і біомах, які змінюються, види не можуть бути стабільними (див. [49; 58]), набуває ще одного відтінку: регіони з виразною історичною динамікою природних умов стають аренами розвитку інвазій та експансій, які ведуть не тільки до змін складу фауни, але й до змін, що стосуються самих видів як сутностей і проявів біорізноманіття, їхньої еволюції та, врешті, наших уявлень і про види, і про їхню еволюцію, і про біорізноманіття.

ВИСНОВКИ

1. В усіх доведених випадках міжвидова гібридизація є індукованою і пов'язана зі змінами ареалів, інвазіями або інтродукціями одних видів у ареали інших. Явище міжвидової гібридизації стосується переважно сестринських видів, що мають близькі екоморфологічні ознаки і формують змішані поселення.

¹⁶Реконструкції та моделі щодо формування симпатрії та відмінностей у двійникових парах ссавців Східної Європи представлено у спеціальних працях автора [44, 45, 47, 49].

2. Індукційними факторами гібридизації виступають: а) глобальні історичні зміни екосистем, зокрема вивільнені постгляціальні зони; б) глобальні сучасні зміни довкілля, зокрема зміщення меж природних зон, в) глобальні антропогенні трансформації, у т.ч. формування агроценозів і коридорів для розселення видів.

3. Східна Європа загалом і територія України зокрема стали ареною, на якій активно діють усі три групи факторів і відбуваються зміни біотичних угруповань, які ведуть до потужних міграційних процесів і до змін складу фауни, а разом із ними – і до формування зон взаємодії близьких видів.

ПОДЯКИ

Дякую колегам, які долучилися до обговорення піднятих у статті питань: проф. І. Ємельянову, І. Дикому, І. Доценко, М. Коробченко, М. Перегриму, Т. Поставі, проф. Л. Рековцю та М. Товпинцю. Моя подяка Г. Буракову, І. Дикому, М. Мазінгу, О. Рєзніку, О. Федорченку та С. Жилі за особисті повідомлення, використані у цій праці. Дякую Д. Вишневському, В. Пархоменку, Н. Атамась і Н. Новиченку за допомогу в пошуку важкодоступних джерел.

1. *Абеленцев В.І. Куницеві*. Київ: Наук. думка, 1968. 280 с. (Фауна України. Т. 1, вип. 2).
2. *Абеленцев В.І., Підоплічко І.Г., Попов Б.М. Загальна характеристика ссавців. Комахоїдні, кажани*. Київ: Наук. думка, 1956. 448 с. (Фауна України. Т. 1, вип. 1).
3. *Анискин В.М., Горелов Ю.К., Ковальская Ю.М., Шаповалов А.С.* Изменчивость кариотипа темной мышовки *Sicista severtzovi severtzovi* (Rodentia). **Териофауна России и сопредельных территорий** (VII съезд Териолог. об-ва). Москва, 2003: 19–20.
4. *Анучин Н.А., Атрохин В.Г., Виноградов В.Н.* и др. (ред.). **Лесная энциклопедия**: В 2-х т. Москва: Сов. энцикл., 1985. 563 с.
5. *Банникова А.А., Крамеров Д.А., Василенко В.Н.* и др. Полиморфизм ДНК ежей рода *Eripaceus* и политипичность таксона *E. concolor* (Insectivora, Eripacidae). **Зоол. журн**, 2003; 82(1): 70–80.
6. *Бобров В. В., Варшавский А.А., Хляп Л.А.* **Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России**. Москва: КМК, 2008. 232 с.
7. *Браунеръ А.* Къ какому виду принадлежат козули Южной России и Крыма. **Зап. Крым. об-ва естествоиспыт**, 1915; 5: 112–114.
8. *Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н., Ковальская Ю.М.* и др. Цитогенетическое изучение парapatрической зоны контакта двух 46-хромосомных форм обыкновенной полевки в Европейской России. **Генетика**, 2010; 46(4): 502–508.
9. *Быстракова Н.В., Ермаков О.А., Титов С.В.* Хромосомный маршрут на Среднем Дону. **Вестник ВОГиС**, 2005; 9(1): 67–69.
10. *Величко А.А.* **Природный процесс в плейстоцене**. Москва: Наука, 1973. 255 с.
11. *Волох А.М.* Ссавці Придунав'я і особливості менеджменту їх ресурсів. **Заповідна справа в Україні**, 2000; 6(1–2): 28–34.
12. *Волох А.* Поширення і чисельність європейської норки (*Mustela lutreola* L., 1766) в Україні. **Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.**, 2004а; 38: 118–128.
13. *Волох А.М.* Сучасний стан популяції степового тхора (*Mustela eversmanni* Lesson, 1827) в Україні. **Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол.**, 2004б; 15: 105–109.
14. *Воронцов Н.Н.* **Развитие эволюционных идей в биологии**. Москва: Прогресс, 1999. 640 с.
15. *Воронцов Н.Н., Боескорое Г.Г., Межжерин С.В.* и др. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Rodentia, Muridae, *Apodemus*). **Зоол. журн**, 1992; 71(3): 119–131.
16. *Воронцов Н.Н., Ляпунова Е.А.* Хромосомы сусликов Палеарктики (*Citellus*, Marmotinae, Sciuridae, Rodentia). В кн.: **Млекопитающие: эволюция, кариология, фаунистика, систематика**. Новосибирск, 1969: 41–47.
17. *Гептнер В.Г., Насимович А.А., Банников А.Г.* **Парнокопытные и непарнокопытные**. Москва: Высш. школа, 1961: 174–216. (Серия «Млекопит. Сов. Союза». Т. 1).

18. Гептнер В.Г., Наумов Н.П., Юргенсон П.Б. и др. **Млекопитающие Советского Союза. Морские коровы и хищные.** Москва: Высш. школа, 1967; 2, ч.1. 1002 с.
19. Горбенко А.С. Некоторые особенности экологии сусликов *Citellus suslicus* Guld., *Citellus ruggtaeus* Pall. (Rodentia) на стыке их ареалов в условиях Среднего Приднепровья. В кн.: **Первый Международный конгресс по млекопитающим.** Москва: ВИНТИ, 1974; 1: 156.
20. Грант В. **Эволюция организмов.** Москва: Мир, 1980: 162–182.
21. Графодатский А.С., Шаршов А.А., Терновский Д.В., Терновская Ю.Г. Сравнительная цитогенетика Mustelidae (Carnivora). **Зоол. журн**, 1989; 12: 96–106.
22. Громов В.С. Вновь о гибридизации европейских и сибирских косуль. **Охота и охотн. хоз-во**, 1988; 11: 12–13.
23. Громов И.М. Род суслики – *Citellus* Oken, 1816. В кн.: Громов И.М., Ербаева М.А. **Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны.** СПб., 1995: 98–132.
24. Гурский И. Г. Гибридизация волка с собакой в природе. **Бюл. МОИП, отд. биол**, 1975. 1: 131–136.
25. Данилкин А.А. Ареал. Естественное и искусственное расселение. В кн.: **Европейская и сибирская косули: систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана** / Под ред. В. Е. Соколова. Москва: Наука, 1992: 64–85, 119–123.
26. Данилкин А.А., Марков Г.Г., Штуббе К. и др. Изменчивость и таксономия. В кн.: **Европейская и сибирская косули: систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана** / Под ред. В. Е. Соколова. Москва: Наука, 1992а: 22–63.
27. Данилов П.И., Туманов И.Л. **Куны северо-запада СССР.** Ленинград: Наука, 1981. 256 с.
28. Денисов В.П. Отношения малого и крапчатого сусликов на стыке их ареалов. **Зоол. журн**, 1961; 40(7): 1079–1085.
29. Денисов В.П., Стойко Т.Г. Экспериментальная гибридизация малого и крапчатого сусликов (*Citellus ruggtaeus* Pall., *C. suslicus* Guld.). **Журн. общ. биол**, 1984; 45(6): 847–852.
30. Домнич В.И., Петриченко В.В., Шестопалова Т.В. Проблемы гибридизации лаек с волками и другими породами собак. В кн.: **Сучасні проблеми біології, екології та хімії.** Збірка матеріалів II Міжнар. конф. (1–3 жовтня 2009 р.). Запоріжжя, 2009: 199–200.
31. Дулицький А., Дулицька О. Білка-телеутка та її теперішній статус у Криму. В кн.: **Фауна в антропогенному ландшафті.** Луганськ, 2006: 71–74. (Праці Теріологічної школи, вип. 8).
32. Ермаков О.А., Сурин В. Л., Титов С.В. и др. Изучение гибридизации четырех видов сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae) молекулярно-генетическими методами. **Генетика**, 2002, 38(6): 1–15.
33. Ермаков О.А., Титов С.В., Сурин В.Л., Формозов Н.А. Молекулярно-генетический анализ материнских и отцовских линий при гибридизации сусликов (*Spermophilus*: Rodentia, Sciuridae). **Бюл. МОИП. Отд. биол**, 2006; 111(5): 30–35.
34. Жила С. Вовки і дікі собаки: порівняльна екологія, поведінка, менеджмент. **Фауна в антропогенному середовищі.** Луганськ, 2006: 75–80. (Праці Теріологічної школи, вип. 8).
35. Загороднюк И.В. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевков группы *Microtus arvalis* (Rodentia): таксономическая оценка. **Вестн. зоологии**, 1991; 25(1): 36–45.
36. Загороднюк И.В. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщ. 1. **Вестн. зоологии**, 1996а; 30(1–2): 28–45.
37. Загороднюк И. Природна історія пацюка чорного (*Rattus rattus*) в Україні. В кн.: **Урбанізоване навколишнє середовище: охорона природи та здоров'я людини** / За ред. В. Костюшина. Київ, 1996б: 228–231.
38. Загороднюк И.В. Політичні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи. **Доп. НАН України**, 1998; 7: 171–178.
39. Загороднюк И.В. Вид в біології як неперервна система. В кн.: **Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення** / За ред. І. Г. Емельянова. Київ: Вірій, 2001а: 153–181.
40. Загороднюк И.В. Номенклатура и система рода *Arvicola*. В кн.: **Водяная полевка. Образ вида** / Под ред. П.А. Пантелеева. Москва: Наука, 2001б: 174–192. (Сер. «Виды фауны России и сопредельных стран»).

41. Загороднюк І.В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*). **Доп. НАН України**, 2002а; 9: 185–191.
42. Загороднюк І.В. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. **Сообщ. 2. Вісті Біосферн. заповідника „Асканія-Нова”**, 2002б; 4: 130–140.
43. Загороднюк І. В. Аловиди сарни (*Carpeolus*): природа відмінностей між ними і статус популяцій з України. **Вісн. Луганськ. держ. пед. ун-ту. Біол. науки**, 2002в; 1(45): 206–222.
44. Загороднюк І.В. Інвазія як шлях видоутворення. **Доп. НАН України**, 2003а; 10: 187–194.
45. Загороднюк І.В. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців. **Доп. НАН України**, 2003б; 11: 179–187.
46. Загороднюк І. В. Види нижчих тетрапод України: у природі та на папері. **Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.**, 2003в; 33: 80–90.
47. Загороднюк І.В. Біологічний вид як ампліфікована сутність: ознаки буферизації та механізми її зрушення. **Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол.**, 2004а; 14: 5–15.
48. Загороднюк І. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу. **Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.**, 2004; 38: 21–42.
49. Загороднюк І. Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи. **Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол.**, 2005; 17: 5–27.
50. Загороднюк І. Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань. В кн.: **Фауна в антропогенному середовищі**. Луганськ, 2006: 18–47. (Праці Теріологічної школи, вип. 8).
51. Загороднюк І. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона. **Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол.**, 2007; 20: 5–13.
52. Загороднюк І. Узгоджена генетична, біогеографічна та морфологічна диференціація у еволюційно молодих видів: аналіз групи *Microtus “arvalis”* (Mammalia). **Доп. НАН України**, 2007; 3: 175–181.
53. Загороднюк І. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. **Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол.**, 2008; 24: 11–23.
54. Загороднюк І.В. Таксономія і номенклатура немишовидних гризунів фауни України. **Збірник праць Зоол. музею**. Київ, 2008–2009; 40: 147–185.
55. Загороднюк І.В. Ссавці північного сходу України: зміни фауни та знань про її склад від огляду О. Черная (1853) до сьогодення. **Повідом. 1. Вісн. Нац. наук.-природн. музею**. Київ, 2008–2009; 6–7: 172–213.
56. Загороднюк І. Закономірності розмірної диференціації видів і статей у багатовидовій гільдії (на прикладі роду *Mustela*). **Наук. зап. Держ. природозн. музею**, 2009; 25: 251–266.
57. Загороднюк І. Морфологія епіблеми у кажанів та її мінливість у *Eptesicus “serotinus”* (Mammalia). **Вісн. Львів. нац. ун-ту. Сер. біол.**, 2009; 51: 157–175.
58. Загороднюк І.В., Ємельянов І.Г. Вид в екології як популяційна система та як компонент біотичного угруповання. **Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біол., Екол.**, 2003; 11(1): 3–13.
59. Загороднюк І., Ємельянов І. Криптичне різноманіття ссавців у Східній Європі як віддзеркалення багатоманітності проявів виду. **Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол.**, 2008; 22: 166–178.
60. Загороднюк І.В., Боескоров Г.Г., Зыков А.Е. Изменчивость и таксономический статус степных форм мышей рода *Sylvaemus*. **Вестн. зоол.**, 1997; 31(5–6): 37–56.
61. Загороднюк І.В., Кондратенко О.В. *Sicista severtzovi* та близькі до неї форми гризунів в Україні: цитогенетичний та біогеографічний аналіз. **Вестн. зоол.**, 2000; 15: 101–107.
62. Загороднюк І., Кондратенко О. Сучасне поширення і стан популяцій ховрахів (*Spermophilus*) на сході України. В кн.: **Теріофауна сходу України**. Луганськ, 2006: 211–214. (Сер.: Праці Теріологічної школи, вип. 7).
63. Загороднюк І.В., Мишта А.В. О видовой принадлежности ежей рода *Erinaceus* Украины и прилежащих стран. **Вестн. зоол.**, 1995; 29(2–3): 50–57.
64. Загороднюк І.В., Федорченко А.А. Аллопатрические виды грызунов группы *Spermophilus suslicus* (Mammalia). **Вестн. зоол.**, 1995; 29(5–6): 49–58.
65. Загороднюк І., Фесенко Г. Двійникові таксономічні комплекси серед птахів фауни Східної Європи. **Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол.**, 2004; 15: 5–19.

66. *Зайцев М.В.* К систематике и диагностике ежей подрода *Erinaceus* (Mammalia, Erinaceidae) фауны СССР. **Зоол. журн**, 1984; 63(5): 720–730.
67. *Зізда Ю.* Поширення чорної та рудої форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у Закарпатті та в суміжних областях України. **Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол.**, 2005; 17: 147–154.
68. *Зізда Ю.* Мінливість забарвлення хутра та аналіз поширення різних підвидів *Sciurus vulgaris*. **Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол.**, 2008; 22: 212–221.
69. *Иваницкая Е.Ю.* Кладистический подход в интерпретации цитогенетических данных: анализ кариотипов землероек (*Sorex: Insectivora*). **Труды Зоол. музея МГУ.** Москва, 1992; 29: 210–222.
70. *Кінь Пржевальського (Equus przewalskii Pol., 1881):* проблеми збереження та повернення в природу (Мат. VI Міжнар. симпоз., присв. 100-річчю розведення виду в заповіднику «Асканія-Нова»). Київ, 1999. 240 с. (Додаток № 11 до журн. «Вестник зоологии»).
71. *Киселюк О.І.* Еколого-морфологічні особливості двох видів норичь роду *Arvicola* (Rodentia, Arvicolidae) фауни Східних Карпат. **Вест. зоол.**, 1997; 31(5): 86–89.
72. *Князев С.П., Никитин С.В.* Филогенез и таксономические взаимоотношения внутривидовых форм свиней *Sus scrofa* (Suidae). **Зоол. журн**, 2004; 83(1): 105–118.
73. *Ковальская Ю.М., Тихонов И.А., Тихонова Г.Н.* и др. Новые точки находок хромосомных форм мышовок группы *subtilis* и описание *Sicista severtzovi cimlanica* subsp. n. (Mammalia, Rodentia) из среднего течения Дона. **Зоол. журн**, 2000; 79(8): 954–964.
74. *Ковальская Ю. М., Федорович Е. Ю.* К распространению хромосомных форм степной мышовки *Sicista subtilis* (Rodentia, Dipodoidea). **Зоол. журн**, 1997; 76(12): 1430–1433.
75. *Комаров В.Л.* **Учение о виде у растений.** Москва: Изд-во АН СССР, 1940. 212 с.
76. *Корнеев О.П.* Миші і норичі Київщини. **Праці Зоол. музею Київ. ун-ту**, 1941; 1: 191–286.
77. *Коробченко М., Загороднюк І.* Таксономія та рівні диференціації сліпаків (*Spalacidae*) фауни України і суміжних країн. **Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол.**, 2009; 26: 13–26.
78. *Лавренченко Л.А., Потапов С.Г., Булатова Н.Ш., Голенищев Ф.Н.* Изучение естественной гибридизации двух форм обыкновенной полевки (*Microtus arvalis*) молекулярно-генетическими и цитогенетическими методами. **Докл. РАН**, 2009; 426: 135–138.
79. *Ларина Н.И.* О некоторых особых случаях географических изменений близких видов. В кн.: **Проблемы зоогеографии суши.** Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1958: 129–137.
80. *Ларина Н.И.* К вопросу о диагностике близких видов – лесной и желтогорлой мышей. **Зоол. журн**, 1958; 26(4): 34–42.
81. *Лашкова Е.И., Дзевежин И.И.* Возможная роль межвидовой конкуренции в формировании ареалов лесных мышей *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae). **Вестн. зоол.**, 2004; 38(6): 41–46.
82. *Ляпунова Е.А.* **Видообразование и филогения некоторых видов млекопитающих на основе молекулярно-генетических подходов:** Автореф. дис. ... д-ра биол. наук (03.00.15 – генетика). Москва, 2002. 60 с.
83. *Мазин С.М.* Анализ t-полиморфизма *Mus musculus* s. str. В кн.: **Домовая мышь: происхождение, распространение, систематика, поведение** / Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш. (ред.). Москва, 1989: 123–127.
84. *Майр Э.* **Популяции, виды и эволюция.** Пер. с англ. Москва: Мир, 1974. 460 с.
85. *Малыгин В.М.* **Систематика обыкновенных полевков.** Москва: Наука, 1983. 208 с.
86. *Межжерин С.В., Котенкова Е.В., Михайленко А.Г.* Гибридные зоны. В кн.: **Домовая мышь: происхождение, распространение, систематика, поведение** / Котенкова Е.В., Булатова Н.Ш. (ред.). Москва: Наука, 1994: 37–50.
87. *Мейер М.Н.* **Комплексный таксономический анализ в систематике грызунов на примере серых полевков (род *Microtus*) фауны СССР:** Дис. ... д-ра биол. наук. (03.00.08 – зоология). Ленинград, 1984. 540 с.
88. *Мейер М.Н., Грищенко Т.А., Зыбина Е.В.* Экспериментальная гибридизация как метод изучения степени дивергенции близких видов полевков рода *Microtus*. **Зоол. журн**, 1981; 60(2): 290–300.
89. *Новиков Г.А.* **Хищные млекопитающие фауны СССР.** Москва; Ленинград: Изд-во АН СССР, 1956. 295 с. (Определители, издаваемые ЗИН АН СССР; вып. 62).
90. *Павлинов И.Я. (ред.).* **Млекопитающие** / Аверьянов А.О., Борисенко А.В., Варшавский А.А. и др. Москва: Изд-во АСТ, 1999. 416 с. (Большой энцикл. словарь).

91. *Панов Е.Н. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц.* Москва: Наука, 1989. 512 с.
92. *Панов Е.Н. Граница вида и гибридизация у птиц.* В кн.: **Гибридизация и проблема вида у позвоночных.** Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1993: 53–95. (Сб. тр. Зоол. музея МГУ; т. 30).
93. *Писанець Є.М. Гібридизація як фактор збільшення біорізноманіття і стабільності екосистем (огляд деяких факторів та теоретичних аспектів).* В кн.: **Проблеми сталого розвитку України / НАН України,** [наук. ред. В. В. Волошин]. Київ: Лібра, 1998: 239–247.
94. *Писанець Є. Земноводні України.* Київ: Вид-во Раєвського, 2007. 192 с. (Серія визначників «Природа України»).
95. *Полушина Н.А. Экология, распространение и народнохозяйственное значение семейства куньих западных областей Украинской ССР:* Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Львов, 1955. 22 с.
96. *Полушина Н.А. Изменение распространения некоторых представителей семейства куньих на западе Украины.* В кн.: **Проблемы зоогеографии суши.** Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1958: 129–137.
97. *Полушина Н.А., Кушнірук В.А. До систематичного положення і екології малого водяного щура *Arvicola terrestris scherman*.* **Вісн. Львів. держ. ун-ту. Сер. біол.**, 1962; 1: 83–91.
98. *Попов М.Г. Географо-морфологический метод систематики и гибридизационные процессы в природе. Труды по прикл. ботанике, генетике и селекции,* 1927; 17(1): 221–290.
99. *Простаков Н.И. Состояние териофауны Среднего Подонья на пороге XXI века. Вестн. Воронеж. ГУ. Сер. химия, биология,* 2001; 2: 130–133.
100. *Пузанов И.И. О некоторых закономерностях распределения систематических признаков крапчатого суслика.* В кн.: **Проблемы зоогеографии суши.** Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1958: 203–209.
101. *Пузаченко А.Ю. Изменчивость некоторых черепных признаков у *Felis silvestris*, *Felis lybica* и *Felis catus* (Mammalia, Felidae).* **Зоол. журн.**, 1996; 75(7): 1078–1085.
102. *Пузаченко А.Ю., Баклушинская И.Ю. Хромосомный полиморфизм у обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (Rodentia, Spalacidae), по результатам дифференциального окрашивания.* **Генетика**, 1997; 33(6): 817–821.
103. *Рубцова З.М. Эволюционное значение гибридизации.* В кн.: **Развитие эволюционной теории в СССР /** Под ред. С.Р. Микилинского, Ю.И. Полянского. Ленинград: Наука, 1983: 116–129.
104. *Рябов Л.С. Новые данные о волках и их гибридах с собаками в Воронежской области. Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 1978; 83(3): 39–45.
105. *Саварин А. Могут ли в Белорусском Полесье обитать гибриды *Erinaceus concolor roumanicus* × *Erinaceus concolor concolor*?* В кн.: **Моніторинг і діагностика ссавців.** Луганськ, 2011: 147–150. (Праці Териологічної школи, вип. 10).
106. *Савицкий Б.П., Кучмель С.В., Бурко Л.Д. Млекопитающие Белоруссии.* Минск: Изд. центр БГУ, 2005. 320 с.
107. *Салганский А.А., Слесь И.С., Треус В.Д., Успенский Т.А. Зоопарк «Аскания-Нова» (опыт акклиматизации диких копытных и страусов).* Киев, 1963. 305 с.
108. *Сахно І.І. Результати акліматизації промислових звірів у Ворошиловградській області. Ворошиловград. пед. ін-т ім. Т.Г. Шевченка. Сер. фіз.-мат. і природн. наук,* 1956; 6: 16–30.
109. *Сивков В.В. Некоторые эколого-физиологические особенности крапчатого и малого сусликов на границе их ареалов в Харьковской обл. В кн.: **Вопр. экологии** (Мат. экол. конф., Киев) / Под ред. А.Ф. Крыштала. Москва: Высш. школа, 1962; 6: 137–138.*
110. *Соколов В.Е., Анискин В.М., Лукьянова И.В. Кариологическая дифференциация двух видов ежей рода *Erinaceus* на территории СССР (Insectivora, Erinaceidae).* **Зоол. журн.**, 1991; 70(7): 111–120.
111. *Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. Изменчивость кариотипа степной мышовки (*Sicista subtilis* Pallas) и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi*.* **Зоол. журн.**, 1986; 65(11): 1684–1692.
112. *Соколов В.Е., Башенина Н.В. (ред.). Обыкновенная полевка: виды-двойники *Microtus arvalis* Pallas, 1779 и *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924.* Москва: Наука, 1994. 432 с. (Виды фауны России и сопредельных стран).

113. Соколов В.Е., Марков Г.Г., Данилкин А.А. та ін. О видовом статусе европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*Capreolus pygargus* Pall.) косуль (краниометрическое исследование). Докл. АН СССР, 1985; 280(6): 1505–1509.
114. Сокур І.Т. Історичні зміни та використання фауни ссавців України. Київ: Вид-во АН УРСР, 1961. 84 с.
115. Степанян Л.С. Концепция надвида (superspecies) и пределы ее приложения. Зоол. журн, 1970; 49(5): 653–659.
116. Степанян Л.С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. Москва: Наука, 1983. 294 с.
117. Стрелков П.П. Остроухие ночницы; распространение, географическая изменчивость, отличия от больших ночниц. Acta Theriol, 1972; 17(28): 355–379.
118. Сухов Г.Ф. Обзор ящериц подрода *Lacerta* (Sauria), встречающихся в СССР. Труды Зоол. ин-та АН СССР, 1948; 7(3): 101–117.
119. Татаринев К.А. Звірі західних областей України (матеріали до вивчення фауни Української РСР). Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. 188 с.
120. Терновский Д.В. Биология куницеобразных. Новосибирск: Наука, 1977. 280 с.
121. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. Москва: Наука, 1973. 276 с.
122. Топачевский В. А. Слепышовые (Spalacidae). Ленинград: Наука, 1969. 248 с. (Фауна СССР. Т. 3: Млекопитающие. Вып. 3).
123. Турянин И.И. Кошачьи Украинских Карпат. В кн.: Изученность териофауны Украины, ее рациональное использование и охрана. Киев: Наук. думка, 1988: 91–95.
124. Фрисман Л.В., Кораблев В.П., Ляпунова Е.А. и др. Аллозимная дифференциация разнохромосомных форм крапчатого суслика (*Spermophilus suslicus* Guld., 1770, Rodentia). Генетика, 1999; 35(3): 378–384.
125. Червона книга України. Тваринний світ / За ред. І. А. Акімова. К.: Глобалконсалтинг, 2009. 624 с.
126. Шарлеман Э.В. Млекопитающие окрестностей г. Киева. Артоболевский В.М. (ред.). В кн.: Материалы к познанию фауны юго-западной России. Киев: Орнитол. об-во им. К. Ф Кесслера, 1915; 1: 26–92.
127. Шевченко Л.С., Песков В.Н. Дикая лесная кошка, *Felis silvestris* Schreber, 1777 (Felidae, Carnivora, Mammalia), в Украине. Вісн. Нац. наук.-природн. музею, 2008–2009; 6–7: 135–157.
128. Шнаревич И.Д. Млекопитающие Советской Буковины. В кн.: Животный мир Советской Буковины. Черновцы: Изд-во ЧГУ, 1959: 5–65.
129. Штуббе Г., Брухгольц З. Опыты по гибридизации европейской и сибирской косуль (*Capreolus capreolus* L. (1758) × *Capreolus capreolus pygargus* Pall. (1771)). Зоол. журн, 1979; 58(9): 1398–1403.
130. Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Вид и видообразование. В кн.: Яблоков А.В., Юсуфов А. Г. Эволюционное учение. Москва: Высш. школа, 1976: 183–202.
131. Янчуков А. В. Особенности сочетания генетических и морфологических маркеров в гибридной зоне краснобрюхой (*Bombina bombina* (L.)) и желтобрюхой (*Bombina variegata* (L.)) жерлянок. Доповіди НАН України, 2002; 11: 193–197.
132. Arlettaz R. Ruedi M., Ibanez C. et al. A new perspective on the zoogeography of the sibling mouse-eared bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*: morphological, genetical and ecological evidence. J. Zool. Lond, 1997; 242(1): 45–62.
133. Artyushin I.V., Bannikova A.A., Lebedev V.S., Krusko S.V. Mitochondrial DNA relationships among North Palaearctic *Eptesicus* (Vespertilionidae, Chiroptera) and past hybridization between Common Serotine and Northern Bat. Zootaxa, 2009; N 2262: 40–52.
134. Benda P., Horacek I. Biometrics of *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. Myotis, 1995; 32–33: 45–55.
135. Berthier P., Excoffier L., Ruedi M. Recurrent replacement of mtDNA and cryptic hybridization between two sibling bat species *Myotis myotis* and *Myotis blythii*. Proceedings of the Royal Society B: Biol. Sciences, 2006; 273: 3101–3109.
136. Bonhomme F., Catalan J., Britton-Davidian J. et al. Biochemical diversity and evolution in the genus *Mus*. Biochem. Genetics, 1984; 22(3–4): 275–303.

137. Bonhomme F. Evolutionary relationships in the genus *Mus*. **Cur. Top. Microbiol. and Immunol.** 1986; 127: 19–34.
138. Bulatova N., Searle J. B., Bystrakova N. et al. The diversity of chromosome races in *Sorex araneus* from European Russia. **Acta Theriol.** 2000; 45, Suppl. 1: 33–46.
139. Denisov V., Bielianin A., Jordan M., Rudek Z. Karyological investigations of two species *Citellus* (*Citellus pygmaeus* Pall. and *Citellus suslicus* Guld.). **Folia Biol.** Krakow, 1969; 17(3): 169–175.
140. Haffer J. Superspecies and species limits in vertebrates. **Z. Zool. Syst. Evol.-forsch.** 1986; 24: 169–190.
141. Hewitt G. N. Postglacial re-colonization of European biota. **Biol. Journ. of the Linnean Society.** 1999; 68: 87–112.
142. Holz H., Niethammer J. Gattung *Erinaceus* Linnaeus, 1758. **Handbuch der Säugetiere Europas.** Bd. 3/1 (Insectivora, Primates). Wiesbaden: AULA, 1990: 22–74.
143. Lode T., Guiral G., Peltier D. European mink-polecat hybridization events: hazards from natural process?. **Journ. of Heredity.** 2005; 96(2): 89–96.
144. Lyapunova E.A., Vorontsov N.N., Martynova L.Ya. Cytogenetical differentiation of burrowing mammals in the Palearctic. **Symposium Theriologicum II** (Proc. Intern. Symp. on Species and Zoogeography of European Mammals). Praha, Brno: Academia, 1974: 203–215.
145. Mandahl N. Variation in C-stained chromosome regions in European hedgehogs (Insectivora, Mammalia). **Hereditas.** 1978; 89(1): 107–128.
146. Mayer F., Helvesen O. von. Cryptic diversity in European bats. **Proceedings of the Royal Society, B: Biol. Sciences.** 2001; 268: 1825–1832.
147. McCarthy E.M. **Handbook of Avian Hybrids of the World.** Oxford, New York: Oxford University Press, Inc., 2006. 586 p.
148. Mengel R.M. A study of dog-coyote hybrids and implications concerning hybridization in *Canis*. **Journ. of Mammalogy.** 1971; 52(2): 316–336.
149. Meylan A. Fossorial forms of the water vole, *Arvicola terrestris* (L.), in Europe. **EPPO Bulletin.** 1977; 7(2): 209–218.
150. Mooney H.A., Cleland E. E. The evolutionary impact of invasive species. **Proceedings of NAS.** 2001; 98(10): 5446–5451.
151. Nevo E., Ivanitskaya E., Filippucci M.-G., Beiles A. Speciation and adaptive radiation of subterranean mole rats, *Spalax ehrenbergi* superspecies, in Jordan. **Biol. Journ. of the Linnean Society.** 2000; 69: 263–281.
152. Nowak R. Hybridization: the double-edged threat. **Canid News.** 1995; 3: 2–6.
153. Nowak R. M. The original status of wolves in Eastern North America. **Southeastern Naturalist.** 2002; 1: 95–130.
154. Piertney S.B., Stewart W.A., Lambin X. et al. Phylogeographic structure and postglacial evolutionary history of water voles (*Arvicola terrestris*) in the United Kingdom. **Molecular Ecology.** 2005; 14(5): 1435–1444.
155. Pucek Z. (red.). **Klucz do oznaczania ssakow Polski.** Warszawa: Panstw. Wydawn. Nauk., 1984. 388 p.
156. Pucek Z., Bielousova I.P., Krasnińska M. et al. **European bison *Bison bonasus*. Status survey and conservation action plan.** Gland, Switzerland and Cambridge, UK: IUCN, the World Conservation Union, 2004. 54 p.
157. Reichstein H. Gattung *Arvicola* Lacepede, 1799 – Schermäuse. In: Niethammer J., Krapp F. (eds.). **Handbuch der Säugetiere Europas.** Bd. 2/1, Nagetiere 2. Wiesbaden: Acad. Verlag, 1982. 209–252.
158. Searle J.B., Wójcik J.M. Chromosomal evolution: the case of *Sorex araneus*. In: Wójcik J.M., Wol-san M. (ed.). **Evolution of shrews.** Białowieża: Mammal Research Institute PAN, 1998: 219–268.
159. Sidorovich V. Finding on the ecology of hybrids between the European mink *Mustela lutreola* and polecat *M. putorius* at the Lovat upper reaches, NE Belarus. **Small Carnivore Conservation.** 2001; 24: 1–5.
160. Shuker K. **Mystery Cats of the World: From Blue Tigers to Exmoor Beasts.** London: Robert Hale, 1989. 256 p.

161. Sokolov V.E., Kovalskaya Y.M., Baskevich M.I. Review of karyological research and the problems of systematics in the genus *Sicista* (Zapodidae, Rodentia, Mammalia). **Folia Zoologica**, 1987; 36(1): 35–44.
162. Suminski P. Zur Problematik der Unterschiede zwischen der Wildkatze, *F. silvestris* Schr., 1777 und der Hauskatze, *F. catus* Lin. 1758. **Säugetier. Mitteil.**, 1977; 25(3): 236–238.
163. Taberlet P., Fumagalli L., Wust-Saucy A., Cossons J. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. **Molec. Ecology**, 1998; 7: 453–464
164. Thaler L., Bonhomme F., Britton-Davidian J., Hamar M. The house mouse complex of species: Sympatric occurrence of biochemical groups Mus 2 and Mus 4 in Rumania. **Z. Säugetierk.**, 1981; 46(3): 169–173.
165. Wilson D.E., Reeder D.M. (eds). **Mammal Species of the World**. Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. 2145 p. <http://www.bucknell.edu/msw3/>.
166. Zawadzka E. Geographical distribution of the dark phase of the squirrel (*Sciurus vulgaris fuscoater* Altum) in Poland. **Acta Theriologica**, 1958; 2(8): 160–174.
167. Zima J. Is the trend toward low 2Na numbers inescapable for *Sorex araneus* populations? **Memoires de la Societe Vaudoise des Sciences Naturelles**, 1991; 19(1): 63–168.
168. Zima J., Macholan M., Fillipucci M.G. et al. Karyotypic and biochemical status of certain marginal populations of *Sorex araneus*. **Folia Zoologica**, 1994; 43(1): 43–51.
169. Zima J., Fedyk S., Fredga K. et al. The list of the chromosome races of the common shrew (*Sorex araneus*). **Hereditas**, 1996; 125: 97–104.
170. Zinenko O.I. New data about hybridization between *Vipera nikolskii* Vedmederya, Grubant et Rudaeva, 1986 and *Vipera berus* (Linnaeus, 1758) and their contact zones in Ukraine. **Mertensiella**, 2004; 15: 17–28.
171. Zinenko O.I., Drabkin P.L., Rudyk O.M. Contact zone between two subspecies of the Sand lizard: *Lacerta agilis exigua* Eichw., 1831 and *Lacerta agilis chersonensis* Andr., 1832 in three regions of the Left-bank Ukraine. **Herpetologia Petropolitana** / Eds. Ananjeva N., Tsinenko O. St. Peterburg, 2005: 109–112.

INTERSPECIES HYBRIDIZATION AND FACTORS OF ITS FORMATION IN THE EAST-EUROPEAN MAMMALIAN FAUNA

I. Zagorodniuk

Luhansk Taras Shevchenko National University, 2, Oboronna St., Luhansk 91011, Ukraine
e-mail: zoozag@ukr.net

Phenomenon of hybridization as a special type of interspecies relationships is considered in relation to mammals of East-European fauna. Hybridization can be considered either as restoration of panmixia or as violation of isolation depending on the level of evolutionary differentiation of populations. Diversity of hybridization cases could be categorized in six main groups, analyzed separately. It is shown that principal aspect in the concept of hybridization is the presence of «trigger» mechanisms of this process. In case of experimental (incl. stock-raising) hybridization, the key factor is an artificial formation of reproductive pairs. In natural conditions, main factor provoking hybridization is the changing of species geographical ranges. The leading role in case of young species is played by the expansions of allospecies inside geographical ranges of their siblings. Territory of Eastern Europe is a zone of high concentration of cryptic biodiversity, as well as polygon for multiplying expansions. The expansions associated with colonization of post-glacial zones (in the past) and agricultural landscapes (recently), and with similarly directed migrations of fauna are the result of global climate changes.

Key words: hybridization, interspecies relations, invasions, evolution.

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ И ФАКТОРЫ ЕЕ ФОРМИРОВАНИЯ НА ПРИМЕРЕ ТЕРИОФАУНЫ ВОСТОЧНОЙ ЕВРОПЫ

І. Загороднюк

*Луганский национальный университет им. Тараса Шевченко
ул. Оборонная, 2, Луганск 91011, Украина
e-mail: zoozag@ukr.net*

Рассмотрено явление межвидовой гибридации в целом и как особый тип межвидовых отношений на примере млекопитающих восточноевропейской фауны. Гибридация может рассматриваться и как возобновление панмиксии, и как нарушение изоляции, в зависимости от уровня эволюционной дифференциации популяций. Разнообразие проявлений гибридации можно свести к шести основным вариантам, рассмотренным отдельно. Показано, что важным в развитии подобных явлений оказывается наличие пусковых механизмов гибридации. В случае с экспериментальной гибридацией ключевым фактором является искусственное формирование репродуктивных пар; в естественных условиях таким фактором является изменение видовых ареалов. Ведущую роль в случае с молодыми видами играют процессы экспансии, в т.ч. расселение одних видов в границы распространения сестринских видов. Восточноевропейская арена является зоной высокой концентрации близких видов и полигоном развития множественных подобных экспансий и инвазий, связанных с заселением видами постгляциальных зон (в далеком прошлом) или агроландшафтов (в недалеком прошлом), а также подобно направленными миграциями фауны вследствие глобальных изменений климата.

Ключевые слова: гибридация, межвидовые взаимодействия, инвазии, эволюция.

Одержано: 29.07.2011