



*Загороднюк І. В., Атамась Н. С. Морфологічна диференціація хом'яків (Cricetidae) Східної Європи: діагностична вага ознак та структура таксономічних взаємин // Доповіді НАН України. — 2005. — № 4. — С. 153–160. — Проведено аналіз мінливості метричних і меристичних ознак черепа у представників родини хом'якових та у суміжних груп східноєвропейських гризунів. Показано, що обсяг родини в рамках європейської фауни повинен бути обмежений трьома родами: *Cricetus*, *Cricetulus*, *Mesocricetus* (рід *Ellobius* має розглядатися у складі Arvicolidae). Наведено діагностичні особливості усіх розглянутих груп і показано, що досліджені роди формують таксономічний комплекс з такою структурою: *Cricetulus* + (*Cricetus*+*Mesocricetus*). Найбільш диференційованими є великорозмірні види. Симпатрія властива для найбільш диференційованої пари (*Cricetus*–*Cricetulus*), натомість морфологічно близькі форми (*Cricetus*–*Mesocricetus*, а за межами регіону також види *Mesocricetus* та *Cricetulus*) є парапатричними.*

УДК 599.323: 575.856

© 2005

І. В. Загороднюк, Н. С. Атамась

Морфологическая дифференциация хомяков (Cricetidae) Восточной Европы: диагностический вес признаков и структура таксономических отношений

(Представлено членом-корреспондентом НАН України І. Г. Емельяновим)

*A morphological differentiation of hamsters (Cricetidae) from the East Europe: diagnostic weight of signs and pattern of taxonomic relations. — I. V. Zagorodniuk, N. S. Atamas'. — The analysis of variability of both metric and qualitative characters of skull in representatives of family Cricetidae and related groups of East-European rodents is carried out. It is shown, that the volume of family within the European fauna should be limited to three genera: *Cricetus*, *Cricetulus*, *Mesocricetus* (genus *Ellobius* should be placed in Arvicolidae). Diagnostic features of all considered groups are given, and it is shown, that studied genera form a taxonomic complex with the following structure: *Cricetulus* + (*Cricetus* + *Mesocricetus*). The most differentiated are the large-size species. The sympatry is peculiar for the most differentiated pairs (*Cricetus*–*Cricetulus*) whereas morphologically closed forms are parapatric (*Cricetus*–*Mesocricetus*, outside of studied region — species of *Mesocricetus* and *Cricetulus*).*

Хомяковые (Cricetidae) представлены в современной фауне Восточной Европы немногими видами, распространенными преимущественно в степной зоне [1] и относящимися к отдельным родам: *Cricetulus migratorius*, *Cricetus cricetus* и *Mesocricetus raddei*; к этой же группе примыкает *Ellobius talpinus*. Их таксономическое сходство трактуется крайне противоречиво, что отражается в разнообразии точек зрения на их родственные отношения и проблемы диагностики. Задачей этого исследования стало выявление значимых для диагностики признаков для всех пар таксонов на основе изучения меристических и метрических особенностей краниального скелета. Исследование проведено на материале коллекции Национального научно-природоведческого музея (ННПМ) НАН Украины.

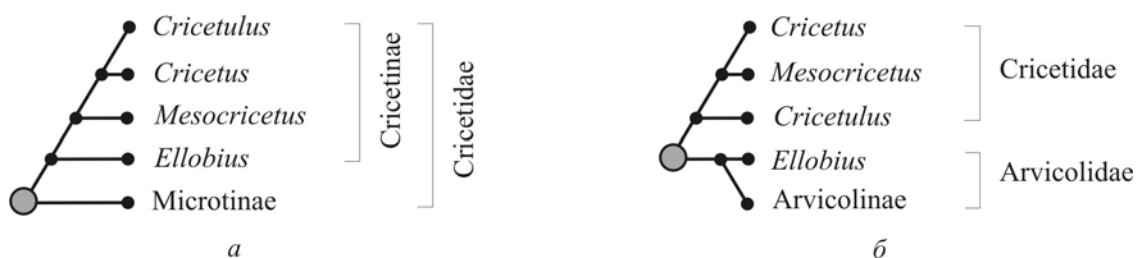


Рис. 1. Родственные отношения в семействе Cricetidae и структура ключа к определению европейских крицетид: *a* — по Громову [7], *б* — наша схема [5], отличием которой является отнесение слепушонок (*Ellobius*) к Arvicolidae и объединение в один надрод родов *Mesocricetus* + *Cricetus*.

Объем и диагноз группы. Хомяковых рассматривают в составе надсемейства Murgoidea в зависимости от принимаемой точки зрения как: 1) подсемейство Cricetinae семейства Muridae наравне с Murinae, Arvicolinae, Gerbillinae и др. [2], 2) отдельное от Muridae семейство Cricetidae, включающее Cricetinae, Arvicolinae и Gerbillinae [3], 3) отдельное от Muridae и Gerbillidae семейство Cricetidae, включающее Cricetinae и Arvicolinae [4], 4) отдельное от Muridae семейство Cricetidae, близкое к Arvicolidae [5]. Во всех случаях признается, что Cricetidae являются сестринской группой по отношению к Muridae и наиболее тесно связаны с Arvicolidae и Gerbillidae. Положение *Ellobius* etc. трактуется по-разному [6–8].

Cricetidae европейской фауны имеют следующие ключевые признаки. Носовые кости длиннее, чем коренные зубы и слуховые барабаны. Межглазничный промежуток с продольным срединным прогибом, по бокам которого (у старых особей крупных видов) развиваются левый и правый сегменты сагиттального гребня. Слезная кость хорошо заметна. Мандибула с относительно узкими и длинными отростками, нижний край углового отростка, как и у мурид, идет параллельно линии зубного ряда и не поднимается к сочленовному (как у арвиколид). Венечный отросток достигает высоты сочленовного, сочленовный поднимается под углом $\sim 30^\circ$ к линии зубного ряда (у полевок и *Ellobius* $\geq 45^\circ$). Жевательная поверхность коренных зубов состоит из 2 рядов бугорков (на обоих M1 их 6, на M2–3 — по 4), образующих при стирании поперечные дентиновые поля. Расположение бугорков на верхних коренных близко к альтернативному, на нижних — по-разному (с возрастом супротивное) [9].

Отличия хомяковых от близкородственных групп восточноевропейских Murgoidei обобщены в виде следующего ключа (табл. 1, структура показана на рис. 1). Его отличия от прежних ключей заключаются в таких двух положениях: 1) слепушонки (*Ellobius* etc.) рассматриваются за пределами Cricetidae (табл. 1), как сестринская группа Arvicolidae; 2) *Mesocricetus* и *Cricetus* рассматриваются как сестринские группы в пределах надрода *Cricetus* s.l., отличные от *Cricetulus* (ранее их рассматривали в составе *Cricetus* [3]).

Оценка метрических признаков. С целью определения диагностической ценности мерных признаков проанализированы выборки изучаемых видов из зоны их совместного распространения (коллекция ННПМ). Для анализа отобраны черепа взрослых особей (оба M3 вышли из альвеол). Всего изучено 37 экземпляров по схеме из 10 промеров (рис. 2). При оценке диагностической значимости промера для каждой пары видов определен коэффициент дивергенции как отношение разности выборочных средних к среднему значению стандартного отклонения («сигмы»): $CD = (X_1 - X_2) / \sqrt{sd_1^2 + sd_2^2} / 2$. За критический уровень принято $CD = 6$, при котором распределения не перекрываются [10].

По всем промерам изученные виды представляют собой закономерно убывающий ряд (табл. 2): от мелкого *Cricetulus* (CBL = 25,6 мм) до крупного *Cricetus* (CBL = 44,0). В паре *Cricetulus–Mesocricetus* CD > 6 имеют два признака: M13 (CD = 6,9) и m13 (CD = 7,1), тогда как в паре *Mesocricetus–Cricetus* наибольшей величиной является CD = 5,1 (IOR). По диагностической ценности для первой пары (*Cricetulus–Mesocricetus*) ведущее значение имеют следующие 5 промеров (в порядке уменьшения значений CD): m13, M13, MAL, CBL и MАН (все с CD > 3,5). Для пары *Mesocricetus–Cricetus* — IOR, M13, m13, ВОС и LFI (все с CD > 3,0). Следовательно, пару *Cricetulus–Mesocricetus* можно легко разграничить по метрическим признакам, но для диагностики второй пары следует опираться на качественные отличия.

Анализ качественных признаков. Анализ прежних описаний и диагностических ключей [3, 7] позволил составить перечень признаков для диагностики рассматриваемых групп. Прежде всего отметим особенности, обычно предлагаемые в определителях, но диагностическая значимость которых оказалась низкой. Так, описания отличий групп по выраженности межглазничной перетяжки [7] отражают лишь тенденцию, но не отличия. Это же относится и к развитию гребней на черепе [7], которые ясно прослеживаются лишь у взрослых особей. Удобным признаком для разграничения пары *Cricetus – Mesocricetus* оказалась форма массетерной пластинки (как и топографически связанная с ней вырезка в височном отростке верхнечелюстной кости), однако прежние неясные описания здесь в корне изменены.

Таблица 1. Структура сходства и отличий надродовых групп европейских Cricetidae (s. l.)

<p>1 (2). Предглазничные отверстия при взгляде сверху образуют в межчелюстной кости глубокую вырезку, прикрытую сбоку расширенным массетерным отростком. Верхние коренные зубы с тремя рядами бугорков, на нижних — внешний ряд бугорков наполовину редуцирован. Muridae</p>	<p>2 (1). Предглазничные отверстия при взгляде сверху почти незаметны, сбоку обычно не прикрытые массетерным отростком¹. Верхние и нижние коренные зубы с двумя рядами бугорков или замкнутых в эмалевые петли дентиновых полей, следов трехрядности бугорков нет. Cricetidae (s. l.), 3</p>
<p>3 (4). Носовые кости длиннее, чем ряд коренных зубов и слуховые барабаны. Межглазничный промежуток с продольным прогибом. Слезная кость развита. Восходящая ветвь мандибулы прикрывает лишь заднюю часть M₃. Нижний край углового отростка параллелен линии зубов. Жевательная поверхность коренных состоит из двух рядов бугорков, которые при стирании образуют поперечные дентиновые поля. Cricetidae</p>	<p>4 (3). Носовые кости не длиннее, чем ряд коренных зубов или слуховых барабанов. Череп обычно с сагиттальным гребнем. Слезная кость редуцирована. Восходящая ветвь мандибулы прикрывает M₃ и частично M₂. Нижний край углового отростка поднимается вверх под углом ~30° от линии зубов. Жевательная поверхность коренных плоская и разделена на ряд треугольных призм. Arvicolidae, 5</p>
<p>5 (6). Резцы направлены вперед, эмаль на них белая. Резцовые отверстия короче 1/4 длины диастемы. Угловой отросток мандибулы почти слит с суставным. Третий коренной зуб меньше M₂. Жевательная поверхность коренных простая: складки эмали образуют ромбы с закругленными углами. Ellobiusinae</p>	<p>6 (5). Верхние резцы отвесные; их передняя поверхность с желтой эмалью. Резцовые отверстия длиннее 1/3 диастемы. Угловой отросток мандибулы развит. Третий коренной зуб не меньше M₂. Эмалевые петли на коренных зубах образуют ряд замкнутых треугольников с острыми вершинами. Arvicolinae</p>

¹ Имеется одно исключение — *Cricetus* (s. str.), что можно рассматривать как плезиоморфию.

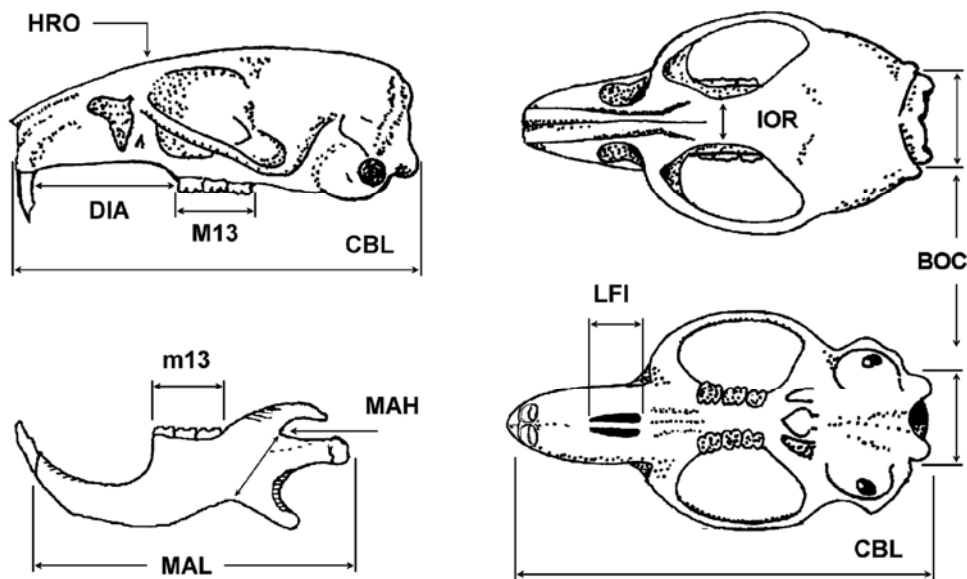


Рис. 2. Схема измерения черепа хомяков: BOC — затылочная ширина (по внешним краям мыщелков), CBL — кондилобазальная длина черепа (от переднего края межчелюстной кости до затылочных мыщелков), DIA — длина верхней диастемы (от альвеолы M^1 до внутреннего края резцов), HRO — высота рострума (от альвеолы M^1 до заднего края носовых костей), IOR — межглазничный промежуток, LFI — длина резцовых отверстий (наибольшая), m13 — длина нижнего ряда коренных зубов (альвеолярная), M13 — длина верхнего ряда коренных зубов (альвеолярная), MAL — длина мандибулы (от сочленовного бугорка до переднего края зубной кости), MAH — малая высота мандибулы (от вырезки в основании углового отростка до вырезки между сочленовным и венечным отростками).

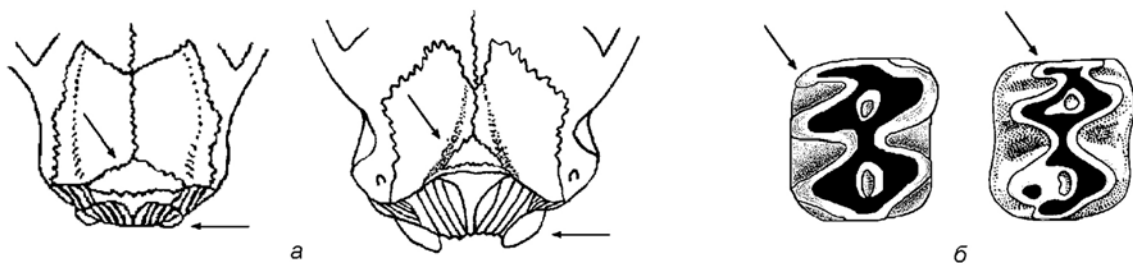


Рис. 3. Особенности строения затылочной области черепа (а) и жевательной поверхности среднего коренного зуба M^2 верхней челюсти (б). Слева — *Cricetulus* (*C. migratorius*), справа — *Cricetus* s. lato (*Cricetus cricetus* + *Mesocricetus raddei*). Схема строения M^2 у *Cricetus* — по Н. Воронцову [6: с. 234].

К этому следует добавить, что между видами имеются четкие отличия в форме углового отростка мандибулы и в расположении зубных рядов, а также альвеол в мандибуле.

Диагностика видов. На первом этапе исследования в основу ключа были положены тезисы из определителя Громова [3], почти без изменений изложенные в его новом издании [7]. Содержание этих тезисов пересмотрено, и в них внесены существенные изменения и дополнения (табл. 3). Главными группами признаков, которые отличают имеющиеся в фауне региона рода и виды, стали: общие размеры краниального скелета (длина черепа, мандибулы, коренных зубов), развитие сагиттальных гребней на черепе, форма масетерной площадки и верхней части предглазничного отверстия, степень редукции межтеменной кости, развитие венечного и углового отделов мандибулы (см. рис. 3, 4).

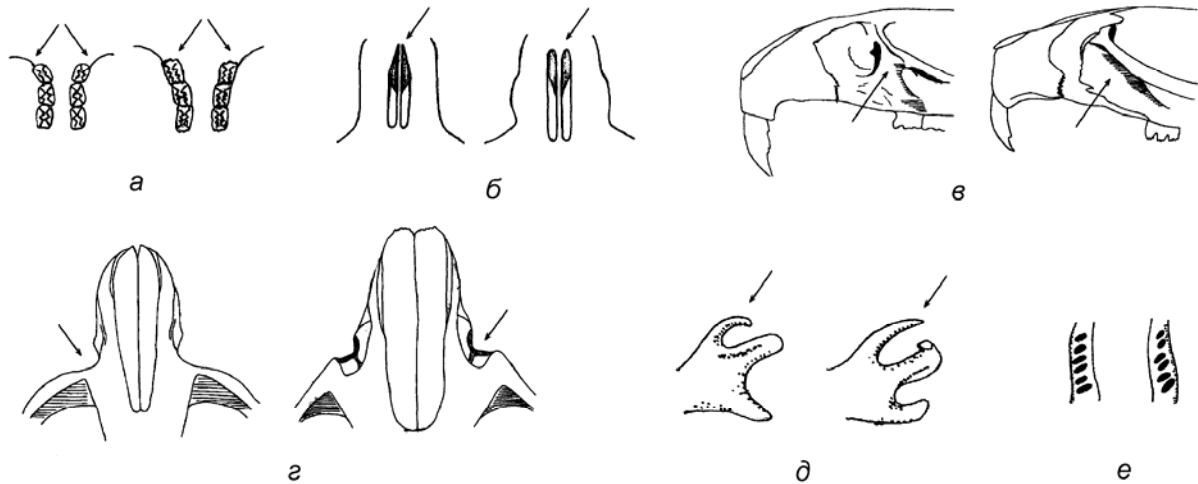


Рис. 4. Детали краниальной морфологии хомяковых: а — форма зубных рядов; б — форма резцовых отверстий; в — ширина массиверной площадки; з — верхний край подглазничного отверстия; д — форма венечного отростка мандибулы; е — расположение альвеолярных отверстий на мандибуле. Слева — *Mesocricetus raddei*, справа — *Cricetus cricetus*.

Обсуждение. Рассмотренная группа грызунов относится к числу одной из наиболее древних из имеющих в фауне Восточной Европы. В то же время уровни морфологической дифференциации современных видов оказываются умеренно высокими. Особенно четко это проявляется при анализе остеологического материала, как фоссильного, так и извлеченного из погадок хищных птиц. Это, прежде всего, относится к образцам, представляющим ранние возрастные стадии, когда пределы изменчивости метрических и меристических признаков оказываются сходными.

Важно отметить, что во всех случаях коэффициент дивергенции по краниометрическим признакам в паре *Cricetus*–*Mesocricetus* оказался крайне малым, соответствующим уровню очень близких видов других групп млекопитающих [10].

Таблица 2. Метрические характеристики трех видов хомяковых и величина отличий видов (CD) (коллекционные материалы ННПМ из разных районов Предкавказья)

Промер черепа	<i>C. cricetus</i> , n = 10		<i>M. raddei</i> , n = 10		<i>C. migratorius</i> , n = 17		Коэффициент дивергенции, CD		
	X±sd	CV	X±sd	CV	X±sd	CV	<i>C.c.</i> – <i>M.r.</i>	<i>M.r.</i> – <i>C.m.</i>	<i>C.c.</i> – <i>C.m.</i>
CBL	44,0 ± 5,2	11,8	37,7 ± 3,3	8,8	25,6 ± 1,7	6,6	1,4	4,3*	4,8
M13	7,9 ± 0,3	3,8	6,7 ± 0,3	4,5	3,9 ± 0,2	5,1	4,0*	6,9*	15,7*
IOR	6,1 ± 0,3	4,9	4,8 ± 0,2	4,2	3,8 ± 0,2	5,3	5,1*	2,7	9,0*
HRO	11,6 ± 1,0	8,6	9,5 ± 1,3	13,7	6,8 ± 0,5	7,4	1,8	2,4	6,1*
LFI	8,0 ± 0,8	10,0	5,8 ± 0,6	10,3	4,9 ± 0,4	8,2	3,1*	1,3	4,9
DIA	13,7 ± 1,5	10,9	11,1 ± 1,5	13,5	7,6 ± 0,6	7,9	1,7	2,8	5,3
BOC	10,2 ± 0,6	5,9	7,9 ± 0,7	8,9	6,2 ± 0,3	4,8	3,5*	2,6	8,4*
MAL	28,4 ± 2,9	10,2	23,3 ± 2,0	8,6	15,3 ± 1,1	7,2	2,0	4,5*	6,0
m13	7,8 ± 0,2	2,6	6,8 ± 0,3	4,4	3,9 ± 0,2	5,1	3,9*	7,1*	19,5*
MAN	8,4 ± 1,0	11,9	6,8 ± 0,4	5,9	4,7 ± 0,4	8,5	2,1	3,5*	4,9
CD ₅	—	—	—	—	—	—	3,9	5,3	11,7

Примечание. Звездочкой (*) отмечены значения CD, входящие в число пяти наибольших в данной паре сравнений; CD₅ — среднее значение для 5-ти ведущих признаков [10].

Кроме того, оказалось, что диагностическая значимость одних морфологических структур явно переоценивалась, а иных — недооценивалась (напр., [3, 7]). Во многом это определяется наличием устойчивых экстерьерных отличий, ограниченным распространением группы и, соответственно, небольшим интересом исследователей к ней.

Таблица 3. Распределение диагностических признаков восточноевропейских Cricetidae

1 (2). Размеры небольшие: длина верхнего ряда моляров менее 5 мм (обычно 3,6–4,1). Межглазничная промежутка < 4,5 мм (3,6–4,2). Череп сверху гладкий: лобно-теменные и затылочный гребни отсутствуют либо (у старых особей) едва намечены. Ширина межтеменной кости составляет не менее половины ширины мозговой капсулы, а мыщелки выдвинуты за затылочную плоскость менее, чем на половину её высоты (рис. 3, а).

— Длина нижней челюсти менее 18 мм (13,5–16,9), длина нижнего ряда коренных менее 4,5 мм (3,4–4,2). Расположение бугорков на нижних коренных супротивное (у ad более строго). На М² гребень переднего цингулюма длинный и достигает края зуба (рис. 3, б).

..... *Cricetulus*: *C. migratorius* (хомячок серый)

3 (4). Ширина межглазничного промежутка до 5,2 мм (4,5–5,1). Длина верхних коренных до 7,5 мм (6,4–7,3). Верхние зубные ряды параллельны, но М¹ заметно развернут своей вершиной на щечную сторону (рис. 4, а). Резцовые отверстия резко сужены спереди (рис. 4, б). Массетерная площадка двояковогнутая, ее ширина в средней части заметно меньше высоты (рис. 4, в). Подглазничное отверстие едва прикрыто массетерной площадкой, его верхний край не формирует вырезку в скуловой дуге (рис. 4, з). Задний край височной кости раздваивается с образованием засочленовного отверстия (над слуховым отверстием)². На М² передний цингулюм без пятки с лингвальной стороны.

— Длина нижнего ряда коренных 6,3–7,1 мм. Скуловой отросток снаружи имеет форму глубокой выемки с выраженным бортом, и ее длина превышает длину нижнего ряда коренных. Венечный отросток крючкообразно загнут назад (рис. 4, д). Коронки зубов узкие, их длина в 2,5–3 раза превышает их ширину. Задние корни на нижних молярах незначительно (в 1,5 раза) шире их передних корней. Промежутки между альвеолярными отверстиями равновеликие, без выраженной парной группировки альвеол (рис. 4, е).

..... *Mesocricetus*: *M. raddei* (хомяк средний)

2 (1). Размеры крупные: длина верхнего ряда моляров более 6 мм (6,4–8,5). Межглазничная промежутка не менее 4,5 мм (4,5–6,5). Имеются лобно-теменные гребни, которые сближаются в области венечного шва. Межтеменная кость узкая, ее ширина не более 1/4 ширины мозговой капсулы; мыщелки выдвинуты за поверхность затылочного отдела на расстояние, равное половине ее высоты (рис. 3, а).

— Длина мандибулы более 18 мм (20,3–32,3), длина нижнего ряда коренных 6,3–8,1. Расположение бугорков на нижних коренных альтернативное. На М² гребень переднего цингулюма с лабиальной стороны короткий (длиной 1/3 ширины зуба) (рис. 3, б).

..... *Cricetus* s. lato (*Cricetus* + *Mesocricetus*), 3

4 (3). Ширина межглазничного промежутка более 5,5 мм (5,7–6,5). Длина ряда верхних коренных более 7,5 мм (7,6–8,5). Верхние зубные ряды равномерно расходятся вперед, М¹ не развернут в сторону (рис. 4, а). Резцовые отверстия в виде длинных овалов (рис. 4, б). Массетерная площадка с выпуклыми контурами, ее ширина превышает ее высоту (рис. 4, в). Верхний край подглазничного отверстия формирует глубокую вырезку в основе скуловой дуги (рис. 4, з). Задний край височной кости в виде сплошной пластинки и не формирует засочленовное отверстие. На М² передний цингулюм имеет развитую короткую пятку с лингвальной стороны³.

— Длина нижнего ряда коренных зубов 7,3–8,1 мм. Скуловой отросток с внутренней части имеет форму неглубокой выемки, длина которой не превышает длину нижнего ряда коренных. Венечный отросток полого наклонен назад (рис. 4, д). Коронки зубов широкие, их длина примерно в 1,5–2 раза превышает их ширину. Задние корни на нижних молярах массивны и приблизительно в 2 раза шире их передних корней. Промежутки между альвеолярными отверстиями с явной парной группировкой (рис. 4, е).

..... *Cricetus*: *C. cricetus* (хомяк пестрый)

² Описываемый признак подобен известному для пары *Mus* – *Sylvaemus* (см. напр., [7]).

³ Признак приводится по Н. Воронцову [6] (см. также рис. 3, б, справа).

Однако в настоящее время виды этой группы пребывают в процессе явного сокращения ареала и уменьшения численности, и накопление материала по современному состоянию их популяций следует проводить щадящими методами исследования, например с использованием погачочного материала [11, 12]. На основе результатов данной работы предлагаем следующий краткий ключ к определению видов по черепным признакам.

- 1 (2). Все коренные зубы с двумя рядами бугорков на жевательной поверхности..... *Cricetidae* → 3
 2 (1). Верхние коренные с тремя рядами бугорков или треугольными призмами *non-Cricetidae*
 3 (4). Длина коренных менее 5 мм, сагиттального гребня нет *Cricetulus migratorius*
 4 (3). Длина коренных более 6 мм, сагиттальный гребень есть *Criceti* → 5
 5 (6). Резцовые отверстия сужены спереди. Массетерная площадка узкая *Mesocricetus raddei*
 6 (5). Резцовые отверстия овальные. Массетерная площадка широкая *Cricetus cricetus*

Из результатов этого исследования также следует несколько важных выводов. В частности, по сумме всех значимых морфологических особенностей слепушонок (*Ellobius*) следует рассматривать как сестринскую группу Arvicolidae и считать их сходство с *Cricetidae* плезиоморфным, т. е. основанным преимущественно на исходно общих признаках (на подобной точке зрения ранее настаивали В. Топачевский и Л. Рековец [8]). Во-вторых, таксономический комплекс “*Cricetus–Cricetulus–Mesocricetus*” — по крайней мере в масштабах европейской фауны — по результатам проведенного нами исследования должен рассматриваться в такой иерархии: *Cricetulus*+(*Mesocricetus*+*Cricetus*) см. рис. 1, б).

И, наконец, важно отметить, что число признаков, отличающих виды один от другого, явно растет с увеличением общих размеров животных: если отличия мелкого *Cricetulus* от других крицетид состоят главным образом в метрических признаках, то в паре *Mesocricetus*+*Cricetus* большинство отличий касается качественных особенностей (форма, пропорции). При этом наибольший из них (*Cricetus*) является наиболее удаленным от наименьшего (*Cricetulus*) по всему комплексу признаков, как количественных, так и качественных. Подчеркнем, что широкая представленность в териофауне Восточной Европы двойниковых комплексов (собственно двойники, аллоиды, морфологически близкие виды и др.) распространяется на это семейство в наименьшей степени именно в связи с тем, что хомяковые отличаются относительно большими размерами. Ранее нами показано, что у относительно крупных животных проблемные пары образованы преимущественно алопатричными или маргинально симпатричными формами [13].

Именно такие комплексы формируют представители рассмотренного семейства (см. [14, 15]): широкую зону симпатрии формирует наиболее дифференцированная пара *Cricetulus*+*Cricetus* (табл. 4), а пара наиболее сходных *Mesocricetus*+*Cricetus* является парapatричной. Алопатричными являются и слабо дифференцированные «малые виды», известные в пределах *Cricetulus* и *Mesocricetus* (напр., *M. raddei* — *M. newtoni* — *M. brandti*).

Таблица 4. Уровень сходства крицетид фауны Восточной Европы и ведущие дифференцирующие признаки (при $CD > 6$ и отношении средних значений $H > 1,4$)

Таксон	Ареалы	Отличия, CD_5	Ведущий признак
<i>Cricetus</i> — <i>Mesocricetus</i>	парапатрия	$CD_5 = 3,9$	для всех $CD < 6$ и $H < 1,4$
<i>Mesocricetus</i> — <i>Cricetulus</i>	узкая симпатрия	$CD_5 = 5,3$	m13 ($CD = 7,1$, $H = 1,74$)
<i>Cricetus</i> — <i>Cricetulus</i>	широкая симпатрия	$CD_5 = 11,7$	m13 ($CD = 19,0$, $H = 2,00$)

Важно отметить, что признаками, вносящими наибольший вклад в различия симпатричных форм, во всех парах сравнений являются промеры зубных рядов и, прежде всего, длина ряда коренных зубов (см. строку «M13» в табл. 2), различия по которым заметно превышают постоянную Хатчинсона ($H = 1,26$).

Авторы выражают признательность руководителю исследовательской темы чл.-кор. НАН Украины И. Емельянову (Институт зоологии НАН Украины) за помощь в организации исследования, а также академику НАН Украины В. Топачевскому, С. Золотухиной, Л. Рековцу, В. Несину (ННПМ НАН Украины) за многочисленные консультации и предоставленный для анализа материал.

1. Загороднюк І. В. Степове фауністичне ядро Східної Європи: його структура та перспективи збереження // Доп. НАН України. — 1999. — № 5. — С. 203–210.
2. Musser G. G., Carleton M. D. Family Muridae // Wilson D. E., Reeder D. M. (eds.). Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference. — 2nd ed. — Washington: Smithsonian Inst. Press, 1993. — P. 501–756.
3. Громов И. М. Сем. Cricetidae — хомякообразные // Млекопитающие фауны СССР / Громов И. М., Гуреев А. А., Новиков Г. А. и др. — Москва, Ленинград: Изд-во Акад. наук СССР, 1963. — Часть 1. — С. 470–638.
4. Павлинов И. Я., Яхонтов Э. Л., Агаджанян А. К. Семейство Cricetidae Fischer, 1817 // Млекопитающие Евразии: Систематико-географический справочник / Под ред. О. Л. Россолимо. — Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1995. — Часть 1: Rodentia. — С. 78–117. — (Сб. тр. Зоол. музея МГУ, Т. 32).
5. Загороднюк І. В. Ключі до визначення вищих таксонів звірів фауни України і сусідніх регіонів та принципи їх побудови // Вестник зоологии. — 1998. — 32, № 1–2. — С. 126–150.
6. Воронцов Н. Н. Низшие хомякообразные (Cricetidae) мировой фауны (Ч. 1: Морфология и экология). — Ленинград: Наука, 1982. — 451 с. — (Фауна СССР, Новая серия, № 125. Млекопитающие. Т. 3, вып. 6).
7. Громов И. М. Сем. Хомячьи — Crictidae // Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / Под ред. И. М. Громова, М. А. Ербаевой. — Санкт-Петербург, 1995. — С. 297–501.
8. Топачевский В. А., Рековец Л. И. Новые материалы к систематике и эволюции слепушонок номинативного подрода *Ellobius* (Rodentia, Crictidae) // Вестник зоологии. — 1982. — № 5. — С. 47–54.
9. Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов. — Новосибирск: Наука, 1967. — 240 с.
10. Загороднюк І. В. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття хіатусу // Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2004. — Вип. 38. — С. 21–42.
11. Атамась Н. Використання пелеток птахів родини Lagidae під час вивчення мікротеріофауни // Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол. — 2002. — Вип. 30. — С. 3–7.
12. Кондратенко А. В., Товпинец Н. Н. Млекопитающие в питании сов Донецко-Донских и Донецко-Приазовских степей // Вестник зоологии. — 2001. — 35, № 6. — С. 95–98.
13. Загороднюк І. В. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доп. НАН України. — 1998. — N 7. — С. 171–178.
14. Пантелеев П. А. Грызуны Палеарктики: состав и ареалы. — Москва: ИПЭЭ РАН, 1998. — 118 с.
15. *Handbuch der Säugetiere Europas* / Eds. J. Niethammer, F. Krapp. — Wiesbaden: Acad. Verlag, 1982. — Bd. 2/1 (Nagetiere. 2). — 649 S.

Национальный научно-природоведческий музей
НАН Украины, Киев
Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
НАН Украины, Киев

Поступило в редакцию 02.04.2004