Theriologia Ukrainica, **16**: 51–76 (2018)
http://doi.org/10.15407/pts2018.16.051

УДК 599.42:575.856(477)

БЛИЗЬКІ ВИДИ КАЖАНІВ У ФАУНІ УКРАЇНИ: ВІДМІННОСТІ ТА МІСЦЕ В СТРУКТУРІ УГРУПОВАНЬ

Ігор Загороднюк

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

Адреса для зв'язку: І. Загороднюк; ННПМ; вул. Богдана Хмельницького, 15, Київ, 01601 Україна;
e-mail: zoozag@ukr.net

Close bat species in the Ukrainian fauna: differences and position in the structure of communities. — I. Zagorodniuk. — Results of taxonomic revisions, analysis of identification criteria, spatial and ecomorphological differentiation of close pairs of species are summarised. Five superspecies are considered: *Myotis* "*myotis*", *Myotis* "*mystacinus*", *Plecotus* "*auritus*", *Pipistrellus* "*pipistrellus*", *Eptesicus* "*serotinus*" and other problematic pairs. The distribution of species by the forearm length as a key ecomorphological character (EMC) is analysed. It is shown that stable groups are formed from species with a wide distribution of EMC without their overlapping. However, superspecies, which include siblings and generally close species, are characterised by considerable spatial differentiation (allopatry). All pairs of close species are characterised by one of four statuses: 1) they are allopatric (e.g. the group *Eptesicus* "*serotinus*" and partly *Myotis* "*mystacinus*"), 2) they are marginally sympatric (*M.* "*myotis*"), 3) primary allopatry is disturbed by the expansion of one species into the range of another one (*Plecotus* "*auritus*"), 4) sympatry is unnatural and is determined by the synanthropy of one of the species (*Pipistrellus* "*pipistrellus*"). The phenomenon with the formation of guilds that include close species is analysed: in all cases, it should be a question of formal synanthropy, usually without symbiotopy, or secondary sympatry, due to the recent overlapping of geographical ranges or living in unnatural or substantially disturbed or transformed locations.

Key words: bats, taxonomy, distribution, differences, ecomorphology.

Близькі види кажанів у фауні України: відмінності та місце в структурі угруповань. — І. Загороднюк. — Підведено підсумки таксономічних ревізій, аналізу критеріїв ідентифікації, просторової та екоморфологічної диференціації близьких пар видів. Розглянуто 5 надвидів: *Myotis* "*myotis*", *Myotis* "*mystacinus*", *Plecotus* "*auritus*", *Pipistrellus* "*pipistrellus*", *Eptesicus* "*serotinus*" та інших проблемних пар. Проаналізовано розподіл видів за довжиною передпліччя як ключовою екоморфологічною ознакою (ЕМО). Показано, що стабільні групи сформовані видами з широким розподілом ЕМО без їх перекривання. Проте надвиди, які включають двійників та загалом близькі види, характеризуються значною просторовою диференціацією (алопатрією). Всі пари близьких видів характеризуються одним із 4х статусів: 1) вони алопатричні (напр. група *Eptesicus* "*serotinus*" і частково *Myotis* "*mystacinus*"), 2) вони маргінально симпатричні (*M.* "*myotis*"), 3) первинна алопатрія порушена експансією одного виду в ареал іншого (*Plecotus* "*auritus*"), 4) симпатрія є неприродною і визначається синантропією одного з них (*Pipistrellus* "*pipistrellus*"). Аналізується феномен формуванням гільдій, що включають близькі види: у всіх випадках мова має йти про формальну синантропію, тобто без проявів симбіотопії, або про вторинну симпатрію, внаслідок недавнього накладання ареалів та проживання одного з видів у неприродних або трансформованих місцезнаходженнях.

Ключові слова: кажани, таксономія, поширення, відмінності, екоморфологія.

Вступ

Серед складових криптичного різноманіття теріофауни особливо вирізняються кажани як група з найвищими показниками видового багатства. Кажани складають вагому частку у складі теріофауни України: за базовими зведеннями 1950–1960 рр. у фауні України визнавали від 22 видів 7 родів (Корнєєв, 1952, 1965) до 24 видів 10 родів (Абелєнцев, Попов, 1965). У подальших оглядах вказано вже 28 видів 11 родів (Загороднюк, 2001 а), у складі — один ви-

мерлий вид і два чужорідні, проте це лише оцінки змін за останні 1–2 століття (Zagorodniuk, 2014)[1]. Окрім цих 28 видів є ще три види зі статусом «фантомний» (*Rhinolophus euryale, R. mehelyi, Tadarida teniotis*), наявність яких спростована або не підтверджена. Фантомними були і два види у давніх переліках фауни, *Myotis ikonnikovi* та *Pipistrellus kuhlii*, перший з яких виявився новим для науки видом *Myotis alcathoe*, а другий став активним інвайдером, який тепер відомий по всій Україні. Врешті, в останньому зведенні щодо складу теріофауни України наведено вже 32 види, включно з фантомними та вимерлими (Загороднюк, Ємельянов, 2012), тобто повний список видів за півстоліття розширився на третину.

Кажани представляють собою найбільш динамічну частину теріофауни, що пов'язано з їхнім польотом та сезонними міграціями (Абелєнцев, Попов, 1965; Загороднюк, 2001 b), а також високою екологічною пластичністю, зокрема при виборі сховищ, у тому числі й антропогенних (Ребров, 2012; Годлевська та ін., 2016). Тому видовий склад кажанів може змінюватися так само динамічно у плині років, як він змінюється за сезонами року. Для частини видів можна припустити недавні їх вселення на територію України та розселення по ній, як це показано для *Pipistrellus kuhlii* (Загороднюк, Негода, 2001; Волох, 2002 та ін.) та *Plecotus austriacus* (Zagorodniuk, Postawa, 2007). Те саме можна говорити про деяких інших кажанів, зокрема й про *Pipistrellus pygmaeus* та аловидову пару *Eptesicus serotinus – lobatus* (Загороднюк, 2009 a), проте такі дані ще треба обґрунтовувати.

Отже, ми маємо феномен існування значного таксономічного багатства цієї групи ссавців у складі фауни України і одночасно потужну взаємодію кількох факторів його формування, у тому числі: 1) наявність криптичних видів, яких довгий час не визнавали, 2) наявність низки видів, які увійшли до складу регіональної фауни внаслідок нещодавнього вселення, 3) наявність численних випадків формування симпатрії близьких видів, екоморфологічна подібність яких є надто великою і не може бути пояснена природними чинниками (зокрема ємністю середовища та наявністю ефективних механізмів уникнення конкуренції та гібридизації).

Існує низка концепцій, що пояснюють такі високі концентрації таксономічного різноманіття і криптичного багатства фауни, зокрема й ідея про диференціацію близьких видів у зонах їхньої симпатрії (Воронцов, 1968) та протилежна концепція «зворотного ізоморфізму» (Степанян, 1983), в основі якої — пояснення феномену високого рівня криптичного різноманіття фауни внаслідок сходження еконіш в умовах проживання в подібних умовах. Ці питання у стосунку до теріофауни України розглянуто у праці автора про автогенетичні механізми формування двійникових комплексів (Загороднюк, 2003 c), що деталізовано у низці подальших спеціальних публікацій (Zagorodniuk, Postawa, 2007; Загороднюк, Дикий, 2009 a), зокрема й з розвитком цієї концепції, в основі якої лежить географічна мінливість і динаміка ареалів аловидів і видів-двійників (Загороднюк, 2003 b, 2004 a).

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

Матеріал і методи

Автором досліджено всі доступні колекції кажанів, які зберігаються в зоологічних фондах природничих музеїв України, і огляд яких представлено у зведеному каталозі кажанів, що містить не тільки огляд даних, але й значну кількість перевизначень (Загороднюк, Годлевська, 2001). В його основу покладено описи колекцій двох академічних музеїв — ННПМ (Загороднюк, Ткач, 1996) та ДПМ (Zagorodniuk, 1998 a)[2], а надалі ці відомості деталізовано і доповнено подальшими публікаціями колег (Башта, Шидловський, 2001; Шевченко, Золотухина, 2005; Годлевська, 2013) та у низці праць автора, цитованих далі. Завдяки цьому було перевизначено значну частку колекцій, з першочерговою увагою до груп близьких видів.

[1] Зрозуміло, що в різні періоди існування фауни кожний з наявних видів міг бути чужорідним, проте в контексті подій 1–2 століть цей статус в Україні мали *Plecotus austriacus* та *Pipistrellus kuhlii*.

[2] При згадках колекцій використано акроніми, запропоновані раніше (Загороднюк, Шидловський, 2014).

Система таксономічних взаємин видів і надвидових груп тут не розглядається, а приймається за загальновизнаними оглядами. Види наведено в систематичному порядку згідно зі зведеннями останнього часу як на рівні світової фауни (Wilson, Reeder, 2005), так і теріофауни України (Загороднюк, Ємельянов, 2012). Загальний огляд видів-двійників та проблем їх виявлення серед кажанів фауни України представлено в низці попередніх публікацій автора (Загороднюк, 1998 b, 2005; Загороднюк, Ємельянов, 2008; Zagorodniuk, 2014 та ін.).

Мова тут йтиме про таксономічну гетерогенність колишніх політипних видів, що представлені у фауні України двома або більше «малими» видами, які на практиці часто не ідентифікують, а в давніх оглядах (зведення 1950–1960 рр.) не визнавали або визнавали неоднозначно. Таких є 5 надвидів, однією з назв яких є «полівиди» (Загороднюк, 1998 b та ін.). Їх перелік представлено в табл. 1: мова про дві групи нічниць та по одній вуханів, нетопирів та пергачів (останніх додано лише 2007 року: Загороднюк, 2009 a). Підсумки ревізії складу цих груп, критерії ідентифікації та поширення в Україні «малих» видів, що входять до їхнього складу, представлено в першій частині цієї праці. Скорочення при назвах таксонів «s. amp.», «s. l.», «s. str.», «auct.» (sensu amplo, sensu lato, sensu stricto, auctotum) вжито у найпоширенішому їх значенні, аналогічно тому, як це представлено в авторському огляді проблеми двійниковості та дослідницького дальтонізму (Загороднюк, 2016: табл. 1).

При підготовці карт метою було окреслити області поширення, без наведення всього кадастру знахідок, який би вимагав надвеликого обсягу. При окресленні ареалів важливе значення мало розрізнення тих знахідок, які мають одночасний статус «sensu lato» та «sensu stricto», і тому є неоднозначними. Карти готувалися в різних форматах та різних програмах (Corel, MapInfo, qGIS, тощо), і тут зображення по можливості уніфіковано. Дані щодо Молдови взято з різних джерел, проте переважно з Червоної книги 2015 р. (Savin et al., 2015).

У другій частині цієї праці подано результати аналізу розподілу видів за екоморфологічними ознаками. Відповідно до прийнятих у попередніх дослідженнях критеріїв таких ознак (за: Hutchinson, 1959; Бигон и др., 1989) нами обрано для аналізу чотири — довжина передпліччя (*FA*), довжина черепа, основна довжина верхнього зубного ряду, довжина нижньої щелепи (Загороднюк, 2004 b, 2007; Zagorodniuk, Postawa, 2007 та ін.). При аналізі гільдії (друга частина дослідження) докладніше розглянуто першу з них (*FA*), і порівняння близьких видів проведено на фоні мінливості цієї ознаки у кажанів фауни України в цілому. При порівняннях використано коефіцієнт дивергенції Майра (*CD*) та відношення Хатчінсона (*HR*).

При аналізі мінливості *FA* та формуванні рядів даних для всього набору видів автором у доповнення до оригінальних даних використано ключові зведення щодо України та суміжних країн (зокрема: Абелєнцев, Попов, 1956; Pucek, 1984; Савицкий та ін., 2005). Такі дані щодо України узагальнено автором у низці діагностичних ключів та таблиць (зокрема: Загороднюк та ін., 2002; Загороднюк, 2009; Загороднюк, Дикий, 2009). Морфометричну базу доповнено даними з низки публікацій щодо різних груп, зокрема й нічниць (Покиньчереда та ін., 1999; Тищенко, 1999, 2003 а–б), підковиків (Zagorodniuk, 1999) тощо.

Таблиця 1. Надвиди (полівиди) кажанів, що представлені у фауні України двома та більше «малими» видами
Table 1. Superspecies (polyspecies) of bats, which are presented in Ukrainian fauna by two or more “small” species

Надвид та видів в України	Номінативна форма	Малі види у фауні України та рік визнання
Myotis myotis (s. l.), 2 види	*M. myotis* (s. str.)	*M. oxygnathus* *M. blythii* (у 1972–2001 як syn. *oxygnathus*)
Myotis mystacinus (s. l.), 4 види	*M. mystacinus* (s. str.)	*M. brandtii (1958/1978)* *M. aurascens (2000)* *M. alcathoe (2001) [M. ikonnikovi (1950)*]*
Plecotus auritus (s. l.), 2 види	*P. auritus* (s. str.)	*P. auritus wardi (1980 = austriacus)* *P. austriacus (1988)*
Eptesicus serotinus (s. l.), 2 види	*E. serotinus* (s. str.)	*E. lobatus (2009)*

* Нічниця Іконнікова — далекосхідний вид, під назвою якого описували знахідки *M. alcathoe*.

Групи двійників та «малі» види в їх складі

Як зазначено вище, у складі теріофауни України є 5 таксонів, які упродовж значної частини XX століття розглядали як один вид, поділ якого на дрібніші таксони вважали помилковим або необґрунтованим. У стосунку до різних груп кажанів час та темп визнання їхньої неоднорідності відмінні (табл. 1). Проте щодо всіх цих груп можна говорити про те, що ідентифікація «малих» видів є проблематичною, і на практиці ця проблема не вирішується, а зводиться до записування в результати спостережень або на етикетки тих назв, якими позначали «види» до їх розділення, тобто у колишньому найбільш широкому їх тлумаченні.

Тому в більшості публікацій та на етикетках значної кількості колекційних зразків виявляємо назви колишніх політипних видів, а по суті назви груп близьких видів. Попри це, такі відомості наводять в каталог колекцій і в публікаціях про склад фауни, по суті зводячи описи до рівня знань 50–100-річної давнини. Зокрема, коли в літературі вказують «вухань звичайний», або латиною «*Plecotus auritus*», то у багатьох випадках мова має йти лише про рід «вухань» (*Plecotus*) або надвид *Plecotus auritus* (s. l.), якщо тільки авторами не вказано, що вони розуміють цей таксон у вузькому розумінні (s. str.). Таких помилок є багато, і їх аналіз щодо хіроптерофауни України представлено у спеціальних публікаціях, зокрема щодо вусатих нічниць (Загороднюк, 1999), щодо нетопирів (Загороднюк, Негода, 2001), кажанів в цілому (Загороднюк, Годлевська, 2001), вуханів (Zagorodniuk, Postawa, 2007) тощо.

Група Myotis ex gr. myotis (великі нічниці)

Загальні зауваги. Це найбільші за розмірами нічниці у фауні Європи. Мова про два близькі види, статус яких звичайно визнають, хоча практика показує, що в польових умовах (переважно на зимівлі в підземеллях) цих нічниць облікують, визначаючи їх переважно за географією, і лише інколи звертаючи увагу на метричні показники, які, щоправда, не менш залежні від віку і статі, ніж від виду (Стрелков, 1972; Цыба, 1998). Види мають незначну зону симпатрії, а відмінності полягають в розмірах та розмірно-залежних ознаках. Найбільше ця група відома за зимовими знахідками колоній в підземеллях заходу і півдня України.

Таксономія. Група «великих нічниць» — надвид (*Myotis myotis* s. l.), що в обсязі фауни України включає два морфологічно близькі види — *M. myotis* s. str. (Borkhausen, 1797) та *M. oxygnathus* (Monticelli, 1885). Назва другого (дрібнішого) виду не стабільна. У О. Мигуліна його позначено «*oxignathus*» (Мигулін, 1938: 99), пізніше — як «*oxygnathus*» (Абелєнцев, Попов, 1956; Татаринов, 1956; Корнєєв, 1965 та ін.). Певний час його відносили до *M. blythii* (Tomes, 1857) і називали відповідною назвою (Стрелков 1972; Павлинов та ін., 1995; Загороднюк, 2001 а; Годлевская та ін., 2009), але згодом *M. blythii* розділили на декілька аловидів, з яких у Європі поширений *M. oxygnathus* (Ruedi, Mayer, 2001; Wilson, Reeder, 2005), тому його назву в описах фауни України повернуто (Загороднюк, Ємельянов, 2012). Між цими видами відомі випадки гібридизації, зокрема в Закарпатті та Буковині (Загороднюк, 2011); аналогічні дані отримано для суміжних популяцій з Румунії (Bachanek, Postawa, 2010).

Поширення. Рівень диференціації видів загалом «дозволяє» парапатрію (рис. 1). У Причорномор'ї, зокрема й у Криму, поширений *M. oxygnathus*, на північ від Карпат (Прикарпаття, Буковина, Поділля, Шацьк) — *M. myotis* s. str. (Абелєнцев, Попов, 1956; Загороднюк та ін., 1999 а; Годлевська та ін., 2005; Дикий, Сребродольська, 2008; Годлевская та ін., 2009). Симпатрія відома для Закарпаття та нижнього Дністра. На Закарпатті розмножуються переважно *M. oxygnathus*, при тому виключно в штучних сховищах (за літературою мова має йти про башти церков та стіни великих горищ), проте їх чисельно переважають *M. myotis* s. str. (Абелєнцев, Попов, 1956 та ін.). Є виразна тенденція до розширення ареалу *M. oxygnathus* на північ, вглиб ареалу *M. myotis*: такі факти відмічено в бортових печерах Дністра (Варгович, 1998), в печ. Буковинка та на півдні Вінниччини (Годлевская та ін., 2010) (див. рис. 1). Проте вважати це «переходом через Карпати немає підстав: це продовження «язика» поширення *M. oxygnathus* з Бессарабії, зокрема й Молдови, де вид відомий здавна (Васильев, Андреев, 1998). Відома також знахідка дрібного *M. myotis* з Розточчя, подібного до *M. oxygnathus* (колекція ННПМ), проте наразі там виявляють тільки *M. myotis* (Башта та ін., 2013).

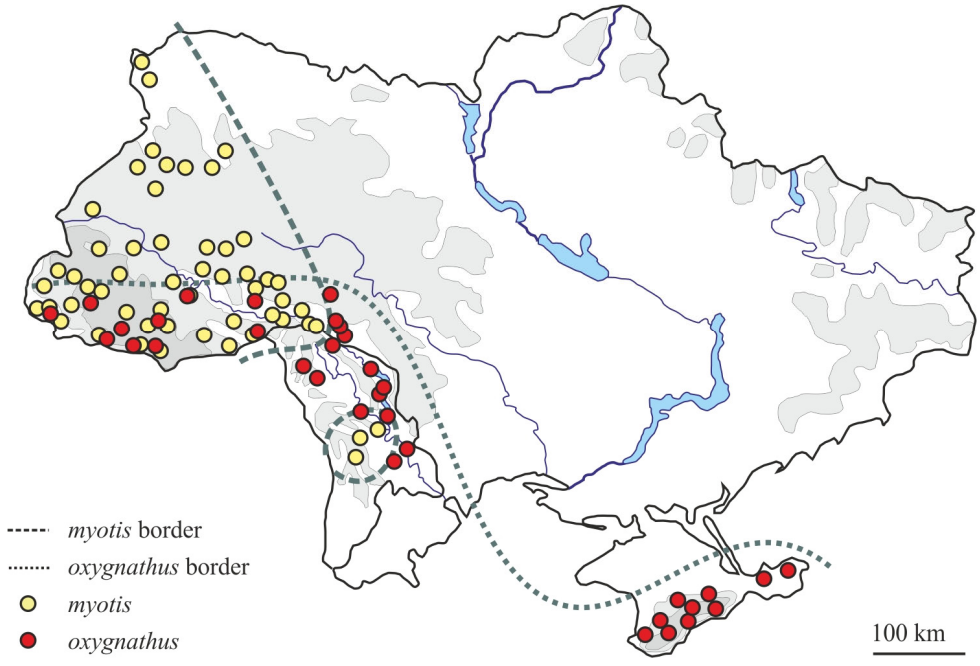


Рис. 1. Поширення близьких видів з групи «великих нічниць» — *Myotis myotis* (світлі кола) та *M. oxygnathus* (темні кола) в Україні (за: Загороднюк та ін., 1999 a; на основі даних з: Абелєнцев, Попов, 1956 та ін.).

Fig. 1. Ranges of close species from the group of "greater mouse-eared bats", *Myotis myotis* (bright) and *M. oxygnathus* (dark) in Ukraine (after: Zagorodniuk et al., 1999 a; based on data from: Abelentsev, Popov, 1956 etc.).

Діагностика. Ці два види завжди, хоч і з різним успіхом розрізняли на матеріалах з України, як раніше (Абелєнцев, Попов, 1956; Татаринов, 1956; Корнєєв, 1965), так і згодом (Загороднюк, 1998 b, Загороднюк та ін., 2002; Гхазалі, 2004). Проте, всі дослідники підкреслюють складність такої діагностики (Arlettaz et al., 1991) і зазначають відсутність однозначних екстер'єрних ознак, визнаючи надійними лише виміри черепа (у *oxygnathus* вони менші), проте всі вони кількісні, не якісні (Benda, Horacek, 1995). При ревізії колекцій частка перевизначень сягає 10–15 %. При діагностиці важливим критерієм є ареал, оскільки симпатрія в межах України обмежена (рис. 1). Також важливим є врахування статі й віку: за метричними показниками самки більші за самців (на 2–4 σ: рис. 2), а ростові криві більшого виду перекривають траєкторію меншого виду (див. рис. 2 а). Складність додають факти гібридизації, які виявлено в Закарпатті (Загороднюк, 2011) і припускаються для Буковини. Матеріали аналізу субфосильних матеріалів свідчать про давність гібридизації та про можливість визнання рівня диференціації цих двох форм як підвидів (Bogdanowicz et al., 2009).

Екоморфологія. Відмінності між видами є незначними, загалом можна говорити про накопичення відмінностей за розмірною компонентою: за провідними краніометричними ознаками *M. myotis* є більшим від *M. oxygnathus* на 3,81 σ (3,7–4,0) (Загороднюк, 2004 a, розрахунки за даними з Гхазалі, 2004). Найбільші відмінності проявляються за ознаками, що відповідають за розмірну диференціацію цих видів (довжина черепа, мандибули та її вінцевого відростка, тобто розміри апарату захоплення здобичі). Оскільки відмінності загалом незначні, у цієї пари відома лише маргінальна симпатрія, проте і вона очевидно вторинна. Важливим екоморфологічним фактом, який описано ще 1956 р.[3] і підтверджено автором, є те, що закарпатські *M. o. oxygnathus* відрізняються від кримських *M. o. omari* «дрібними розмірами тіла і ширшим та масивнішим черепом, значно крупнішим малим другим верхнім передкутнім зубом, розташованим в середині зубного ряду...» (Абелєнцев, Попов, 1956: 298), тобто має ще більш виразні відмінності від *M. myotis*, ніж *M. oxygnathus* в цілому.

[3] Аргументацію використано для обгрунтування підвидових відмін нічниць із Закарпаття та Криму.

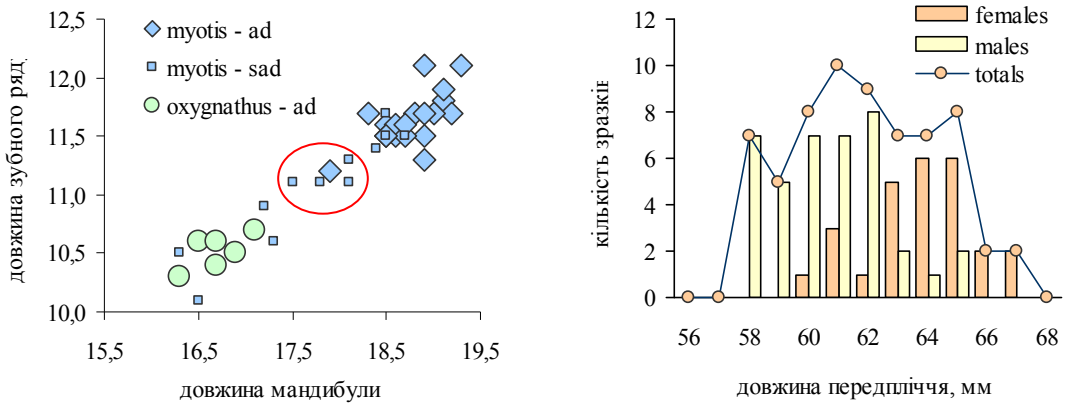


Рис. 2. Розмірна мінливість в групі великих нічниць: ліворуч — розподіл краніометричних ознак у закарпатських *Myotis myotis* та *M. oxygnathus* (за Загороднюк, 2011); праворуч — розподіл статей за розмірами передпліччя в межах подільської популяції *M. myotis* (за: Загороднюк, 2008). В першому випадку добре видно відмінності видів в умовах симпатрії і те, що молоді особини більшого виду перекриваються з дрібнішим видом; в другому випадку відмінності статей одного виду (навіть в умовах алопатрії), сягають значимих величин (співвідношення Хатчінсона HR = 1,54) через «потребу» зменшення конкуренції.

Fig. 2. Dimensional variation in the group of the greater *Myotis*: left — distribution of craniometrical characters in Transcarpathian *Myotis myotis* and *M. oxygnathus* (Zagorodniuk, 2011); right — distribution of sexes by forearm length in Podolian population of *M. myotis* (Zagorodniuk, 2008). In the first case, good differences appear between species in sympatric conditions as well as the fact that young individuals of the larger species overlap with the smaller species; in the second case, the differences between sexes of the same species (even under allopatry) reach significant values (Hutchinson's relation *HR* = 1.54) because of the "need" of reducing competition.

Те, що в симпатрії дрібніший вид стає ще дрібнішим, є частиною концепта Лека-Воронцова про дивергенцію близьких видів на стиках ареалів (Воронцов, 1968). Є дослідники, які вважають, що у нічниць переважає екоморфологічна конвергенція (Ruedi, Mayer, 2001).

Група Myotis ex gr. mystacinus (вусаті нічниці)

Загальні зауваги. Група «вусатих нічниць» представляє одних з найменших за розмірами тіла кажанів і найдрібніших нічниць фауни України. У складі фауни України і суміжних країн розрізняють до 4-х близьких видів різного ступеня подібності, різного часу та різного рівня визнання. Види є переважно маргінально симпатричними, і відмінності у більшості пар порівнянь є незначними і проявляються у розмірах та розмірно-залежних ознаках. На більшій частині території України ці нічниці є доволі рідкісними, звичайно з часткою в угрупованнях до 1–5 %; частка в колекціях лише 1,8 % (Загороднюк, Ткач, 1996), і лише в приморських районах вони відносно численні — близько 26 % (Годлевская та ін., 2011).

Таксономія. Найдавніші вказівки щодо таксономічної неоднорідності групи стосуються знахідки *Myotis ikonnikovi* в Закарпатті (Абеленцев, 1950), що спровокувало ревізії таксономії нічниць Центральної Європи і виявлення цього виду в низці країн (напр., Hanák, 1965)[4]. Як результат, було показано існування в Європі двох видів цієї групи, *M. mystacinus* та *M. brandtii*, та наявність стійких, хоча і дрібних відмінностей у вимірах черепа та формі баculюму між ними (Topal, 1958; Hanák, 1965; Ruprecht, 1974). Починаючи з 1978 р., з'явилися повідомлення про наявність цих двох видів на теренах Східної Європи, зокрема й України (Бунтова, Стрелков, 1978; Стрелков, Бунтова, 1982; Стрелков, 1983). Згодом ці два види визнано у зведеннях щодо фауни України (Загороднюк, 1998 a, 2001 a; Загороднюк та ін., 2002).

[4] Згодом зразок *Myotis ikonnikovi* s. Abelentsev виявлено в ННПМ і перевизначено як *M. mystacinus* (Zagorodniuk, 1998 b). Мотивом була перевірка припущення, чи цей єдиний відомий для України зразок «*ikonnikovi*» не є *M. brandti*? (На той час в обсязі європейської фауни розрізняли тільки *M. mystacinus* (s. str.) та *M. brandtii*. Лише в подальшому автор дійшов висновку, що мова мала йти про третій вид — *alcathoe*).

Одночасно відбулися нові подрібнення *M. mystacinus*, і з його складу виокремлено дрібну південно-західну (зокрема й балканську) форму *M. alcathoe* та південно-східну (зокрема приазовсько-кавказьку) *M. aurascens* Kuzjakin. Перший з них описано за матеріалами з Греції та Угорщини (Helversen, Heller, 2001), статус другого обґрунтовано тоді ж (Benda, Tsytsulina, 2000; Benda, 2004) і додатково ревізовано 2012 р.[5] (Tsytsulina et al., 2012). Доволі скоро ці види було визнано в офіційних переліках фауни України із застереженням тільки щодо *M. mystacinus* (Загороднюк, Ємельянов, 2012).

Поширення. Всі «малі» види мають в Україні межі свого поширення, і їхні ареали переважно парапатричні, проте є симпатрія між однією з пар (*brandtii* + *alcathoe*) (рис. 3). Однозначних даних щодо *M. mystacinus* s. str. немає, і він, ймовірно, відсутній. Вперше *M. alcathoe* в Україні описана як знахідка «нічниці Іконнікова» (Абеленцев, 1950). Цей найдрібніший вид нічниць поширений по більшій частині Європи (Niermann et al., 2007) і в Україні представлені найбільш східні популяції, виявлені на Закарпатті, в Західному Поділлі та на Львівщині (Bashta et al., 2011; Башта, 2014; Bashta et al., 2018).

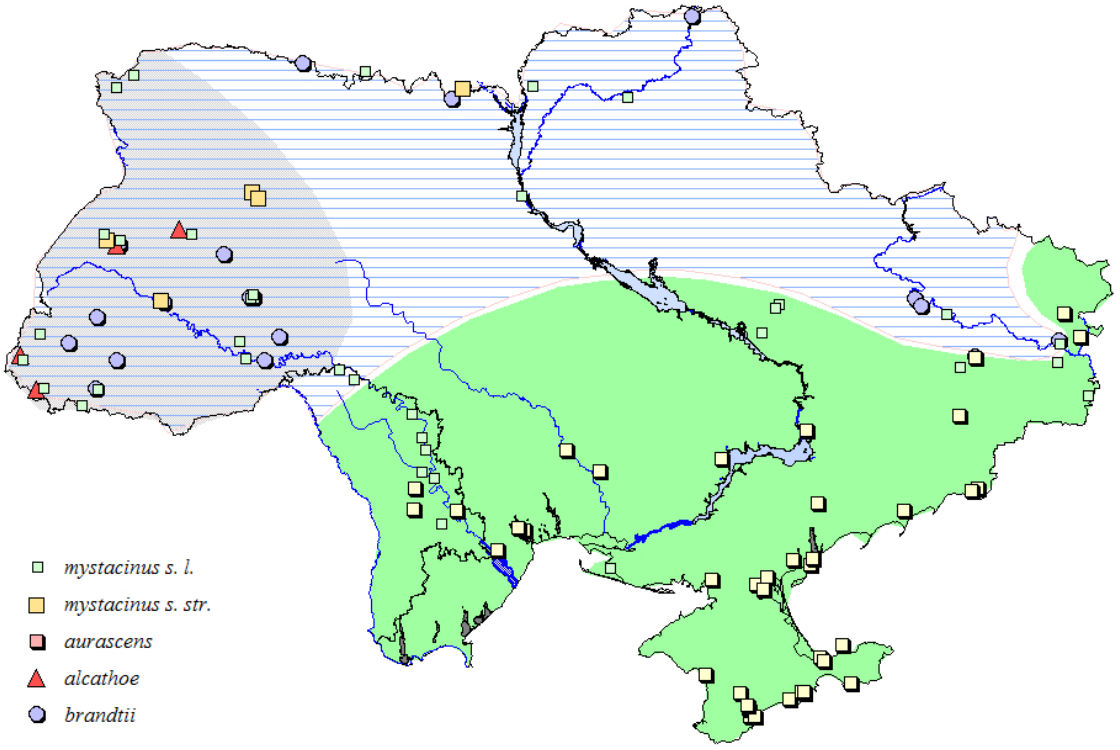


Рис. 3. Генералізована мапа поширення видів-двійників з групи «вусатих нічниць», *Myotis* ex gr. "*mystacinus*" (за різними джерелами): північ — *M. brandtii,* південь — *M. aurascens*, захід — *M. alcathoe*. Всі три види є алопатричними в комбінаціях *brandtii* / *aurascens*, *aurascens* / *alcathoe*, проте крайні (і тому найбільш відмінні між собою) ланки цього ланцюга — *brandtii* / *alcathoe* — формують широку зону симпатрії на заході України. Всі відомі знахідки *Myotis mystacinus* (s. str.) відносяться виключно до північно-західного сегменту надвидового ареалу, проте межі поширення цього виду та *M. alcathoe* однозначно не з'ясовані. Вся територія центральної України відноситься до зони вкрай низької рясноти надвиду в цілому.

Fig. 3. Generalized map of distribution of sibling species of "whiskered bats", *Myotis* ex gr. "*mystacinus*" (according to different sources): north — *M. brandtii,* south — *M. aurascens*, west — *M. alcathoe*. All three species are allopatric in combinations *brandtii* / *aurascens*, *aurascens* / *alcathoe*, but the extreme (and therefore the most distinct among themselves) links in this chain, i.e. *brandtii* / *alcathoe*, form a wide sympatry zone in the west of Ukraine. All known records of *Myotis mystacinus* (s. str.) belong exclusively to the northwestern segment of the superspecies range in Ukraine, but the boundaries of the distribution of this species and *M. alcathoe* are not clearly identified. The whole territory of Central Ukraine belongs to the zone of extremely low abundance of the superspecies as a whole.

[5] Ця ревізія припускає ідентичність *M. aurascens* Kuzyakin, 1935 та *M. sogdianus* Kuzyakin, 1934.

Переважна більшість описів і зразків «вусатої нічниці» з заходу України мають бути віднесені саме до *M. alcathoe*, незначна їх частина — до *M. brandtii* (Загороднюк, Дикий, 2009). Відома низка нових знахідок «малих» видів з цієї групи в різних регіонах України і суміжжя (Гащак та ін., 2013; Дребет, Ярошинська, 2016; Бронсков, 2017; Bashta et al., 2018; Dombrovski, 2018 та ін.), до дає важливий матеріал для детальних їх картувань.

Діагностика. Практично усі дослідники наголошують на подібності обох видів за зовнішнім виглядом та розмірами тіла, при цьому брандтову нічницю описують як трохи крупніший і темніше забарвлений вид (Wołoszyn, 1991; Стрелков, Бунтова, 1982). В останній праці підкреслено, що «жодних явних зовнішніх відмінностей між дослідженими видами не виявлено» (с. 1228), проте є сталі відмінності у морфології пеніса, бакулюму та передкутніх зубів. Загалом *M. brandtii*, перший з виокремлених видів цієї групи, має більші розміри (вкл. передпліччя, череп, мандибулу), відносно нижчий череп і більш видовжений його ростральний відділ (Ruprecht, 1974; Стрелков, Бунтова, 1982). Окрім того, це більш північний вид, і ареал є додатковим критерієм для визначення всіх «малих» видів цієї групи. Морфологічні відмінності всіх видів цієї групи загалом вкрай незначні (Dietz, von Helversen, 2004), проте дослідники засвідчують, що ними можна користуватися, зокрема в межах заходу, де сходяться ареали *M. alcathoe*, *M. mystacinus* та *M. brandtii* (Bashta et al., 2018). Зокрема, на відміну від всіх інших видів цієї групи найменший з них *M. alcathoe* має найменшу довжину передпліччя (30,7–32,5–34,5 мм), червоно-коричневий колір хутра без золотистих кінчиків, характерних для *M. mystacinus* та *M. brandtii*, буруватий колір мордочки і вух, і коротший трагус, дещо нижчий за вушну вирізку (Dietz, von Helversen, 2004 та ін.). У більшості пар порівнянь важливе значення має ступінь розвитку гіпоконуля на верхньому великому премолярі та співвідношення вершин всіх премолярів, а надто малих (рис. 4–5).

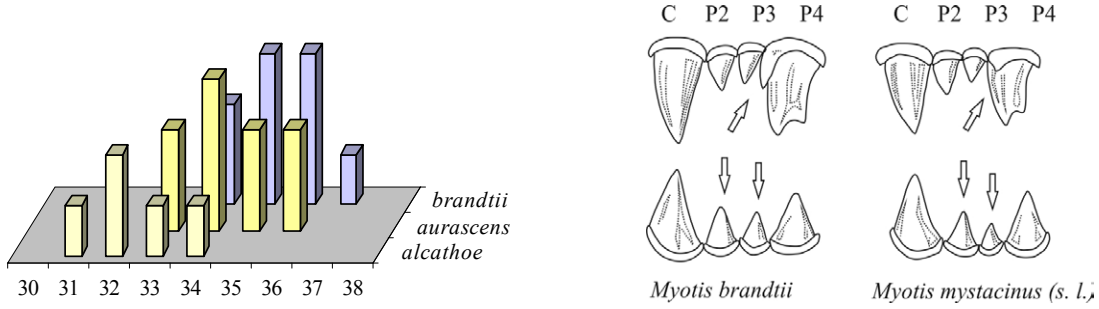


Рис. 4. Відмінності *Myotis brandtii* від інших «вусатих» нічниць (*mystacinus* s. l.): ліворуч — розподіл вимірів передпліччя у *M. brandtii* та *M. alcathoe* із заходу України; праворуч — відмінності відносних розмірів малих передкутніх зубів (P^2 і P^3 та P_2 і P_3) і ступеня розвитку гіпоконуля на цингулюмі P^4 у *M. brandtii* та *M. mystacinus* s. l. (обидва рис. за: Загороднюк, Дикий, 2009).

Fig. 4. Differences of *Myotis brandtii* from other "whiskered bats" (*mystacinus* s. l.): left — distribution of forearm length in *M. brandtii* and *M. alcathoe* from the west of Ukraine; right — differences in relative size of lesser premolars (P^2 with P^3 and P_2 with P_3) and the degree of development of hypoconule on the cingulum of P^4 in *M. brandtii* and *M. mystacinus* s. l. (both figs after: Zagorodniuk, Dykyy, 2009).

Рис. 5. Особливості *M. aurascens*, південного виду з групи «mystacinus»: нічниці з окол. м. Луганська (схід України) та Дмитрашківки Вінницької обл. (пд.-зах. України). Фото автора.

Fig. 5. Features of *M. aurascens*, the southernmost species of whiskered bats: specimens from Luhansk (E Ukraine) and Dmytrashkivka, Vinnytsia region (SE Ukraine). Photo by the author.

Таблиця 2. Порівняння довжини передпліччя* трьох «малих» видів нічниць групи «mystacinus» в умовах симпатрії та алопатрії (*HR* — співвідношення Хатчінсона)

Table 2. Comparison of the forearm length in the three "small" *Myotis* species from the "mystacinus" group under sympatry and allopatry (*HR* — Hutchinson Ratio)

Вид	Передпліччя: min-max, mean	*brandtii*	*alcathoe*
Myotis brandtii	34,7–36,6 (n = 30), 35,5 мм	—	
Myotis alcathoe	30,7–34,5 (n = 23), 32,5 мм	*HR* = 1,09 симпатрія	—
*Myotis aurascens***	32,5–36,6 (n = 112), 34,5 мм	*HR* = 1,03 алопатрія	*HR* = 1,06 алопатрія

* Таблиця є скороченою версією раніше опублікованої (Загороднюк, Дикий, 2009); окрім авторських даних, у розрахунки включено виміри, представлені колегами (М. Дребет, Л. Годлевська, В. Тищенко) та запозичені з літератури (Goldhamerówna, 1903; Стрелков, 1983; Тищенко, 2003 b; Ifrim, Valensius, 2006 та ін.); ** вид представлений в Україні формою, описаною з Приазов'я як *M. m. popovi* Strelkov (Стрелков, 1983 b).

Екоморфологія. Однією з провідних екоморфологічних ознак кажанів є довжина передпліччя (Загороднюк, 2007), дані щодо якої узагальнено в табл. 2. Як видно, пара з найбільш виразною симпатрією — *brandtii* + *alcathoe* — характеризується найбільшим рівнем диференціації: відношення Хатчінсона *HR* = 1,09 проти 1,03–1,06 для алопатричних пар порівнянь (табл. 2; Загороднюк, Дикий, 2009). Ці величини не досягають критичного *HR* = 1,26, яке означає уникнення конкуренції (Hutchinson, 1959; Загороднюк, 2007). Проте, структура мінливості свідчить саме про наростання відмінностей в симпатрії, що відповідає очікуваним моделям (Воронцов, 1968; Загороднюк, 2003 c, 2008). Отримане значення HR = 1,09 близьке до середніх *HR* для всіх двійників ссавців нашої фауни — *HR* = 1,10±0,05 (Загороднюк, 2007). Зокрема, подібні цифри отримано для вуханів *P. auritus* + *P. austriacus*, у яких за краніометричними даними *HR* = 1,08 (Zagorodniuk, Postawa, 2007). Симпатрія формується для найбільш диференційованої пари видів: найбільшого в групі *M. brandtii* з найдрібнішим *M. alcathoe*. Важливо, що давні описи «вусатиків» із заходу України (Goldhamerówna, 1903; Абелєнцев, 1950; Татаринов, 1956) стосуються тільки дрібних форм (FA = 30,5–32 мм), що дозволяє припустити прийшлий характер в цьому регіоні *M. brandtii*, хоча частина дослідників вважає нічницю вусату недавнім вселенцем в ареал *M. brandtii* (Hanák, 1970; Rybár, 1976).

Група Plecotus ex gr. auritus (звичайні вухані)

Таксономія. Історія таксономії кажанів роду *Plecotus* з України докладно розглянуто раніше (Загороднюк та ін., 1999 a), і попри подальші описи нових таксонів в Європі й на Кавказі (див.: Стрелков, 2006; Spitzenberger et al., 2006) ситуація щодо України не змінилася: тут є два види[6], проте до 1984 р. домінувала концепція «родовиду», і всіх вуханів відносили до *P. auritus* (s. l.). (Абелєнцев, Попов, 1956; Сокур, 1960; Корнєєв, 1965; Крыжановский, Емельянов, 1985). Першою вказівкою на таксономічну неоднорідність вуханів з України стала згадка для Закарпаття форми *P. auritus wardi* Thomas (Абелєнцев, 1950; Абелєнцев, Попов, 1956), назву якої слідом синонімізували з *P. auritus austriacus* (Bauer, 1956), а далі було показано наявність в Європі двох криптичних видів, *P. auritus* (s. str.) та *P. wardi* (Topal, 1958; Lanza, 1960). Нова згадка другої форми для України з'явилася 1980 р., коли для Закарпаття було описано *P. auritus austriacus»* (Крочко, 1980), що було враховано в огляді кажанів Карпат (Татаринов, Крочко, 1988) і подальших оглядах (Загороднюк, 1998 a, 2001 a та ін.) та ревізіях колекцій (Рупрехт, 1998; Загороднюк, Годлевська, 2001; Zagorodniuk, Postawa, 2007).

Поширення. Види широко симпатричні в Україні, проте ця симпатрія недавня. Основний ареал роду належить *P. auritus*, загалом це зона Полісся, Лісостепу і північного Степу (рис. 3). Перші знахідки нового виду, *P. austriacus*, зроблено в Закарпатті (Крочко, 1980) та на основі давніх колекцій з Одеси (1927 р., кол. ННПМ, det. W. Bogdanowicz).

[6] Третій вид, географічно близький до України, проте дотепер не виявлений на її теренах, *Plecotus macrobullaris*, відомий раніше як кавказький підвид «звичайного вуханя», описано 2002 року двічі як новий вид з Балкан (*P. microdontus* Spitzenberger, 2002) та Альп (*P. alpinus* Kiefer et Veith, 2002).

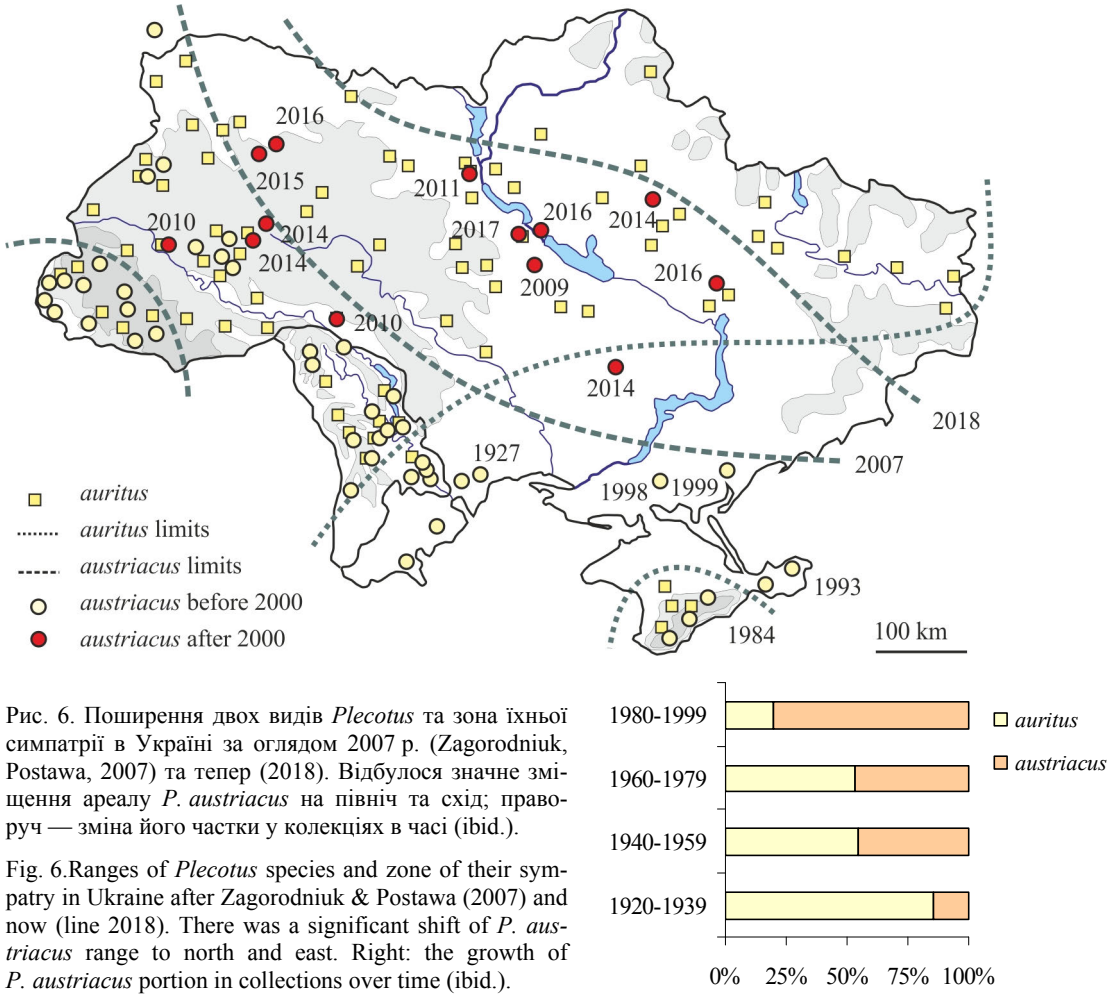


Рис. 6. Поширення двох видів *Plecotus* та зона їхньої симпатрії в Україні за оглядом 2007 р. (Zagorodniuk, Postawa, 2007) та тепер (2018). Відбулося значне зміщення ареалу *P. austriacus* на північ та схід; праворуч — зміна його частки у колекціях в часі (ibid.).

Fig. 6.Ranges of *Plecotus* species and zone of their sympatry in Ukraine after Zagorodniuk & Postawa (2007) and now (line 2018). There was a significant shift of *P. austriacus* range to north and east. Right: the growth of *P. austriacus* portion in collections over time (ibid.).

Першу карту з ареалами вуханів на сході Європи створено 1988 р. (Стрелков, 1988) та деталізовано для України 1999 р. (Загороднюк та ін., 1999). Подальший аналіз показав ознаки розширення ареалу в часі і зростання частки і географії виду в колекціях (рис. 6), що дозволило сформулювати гіпотезу експансії *P. austriacus* в Україні (Zagorodniuk, Postawa, 2007). У подальшому почався парад нових знахідок (Билушенко, 2009; Godlevskaya, 2012 та ін.), і на сьогодні ареал *P. austriacus* охопив Полісся та лівобережний Лісостеп. Найновішими є знахідки в Медоборах (2014; Капелюк, 2018), Кривому Розі (02.2014, О. Василюк, особ. повід.), Новомосковському районі Дніпропетровщини (2016, В. Манюк, особ. повід.), в Канівському заповіднику (8.05.2017, дані автора). У інших регіонах відомий тільки *P. auritus,* напр. у Центральному Поліссі (Гащак та ін. 2013) або на Луганщині (Rebrov, 2014), проте на Прикарпатті та Причорномор'ї, де *P. austriacus* є давно, його частка росте (Загороднюк, 2001; Zagorodniuk, Postawa, 2007)[7]. За останні 30 років зона симпатрії вуханів в Україні збільшилися утричі, і картографічні дані (рис. 6) дозволяють прогнозувати її подальше розширення.

Діагностика. На сьогодні накопичено багато відомостей про морфологічні відмінності наявних в Україні двох видів вуханів (Стрелков, 1988; Загороднюк та ін., 2002), і цю пару видів можна розглядати як найменш проблемну в діагностиці поміж усіх видів-двійників ссавців нашої фауни. Ключові екстер'єрні діагностичні ознаки численні.

[7] Важливо додати, що на Поділлі, судячи з перевизначень всіх доступних для ідентифікації зразків, були і є відомі тільки *P. austriacus* (Zagorodniuk, Postawa, 2007); те саме необхідно сказати про долину Дністра та розташовані уздовж цієї ріки різноманітні підземні місцезнаходження (Васильев, Андреев, 1998).

Рис. 7. Два види *Plecotus* з України: ліворуч — *Plecotus auritus* з-під Луганська (Гостра Могила, 17.10.2008, фото автора) та *P. austriacus* з-під Одеси (катакомби в окол. Северинівки, 08.2016, фото Д. Жданова). Праворуч — топографія п'яти найбільш значимих вимірів черепа та мандибули для діагностики видів *Plecotus* (за відношенням Хатчінсона всі вони *HR* = 1,10–1,16).

Fig. 7. Two species of *Plecotus* from Ukraine: left — *Plecotus auritus* from Luhansk (Hostra Mohyla, 17.10.2008, photo by the author) and *P. austriacus* from Odesa (catacombs near Severynivka, 08.2016, photo by D. Zhdanov). Right: topography of the 5 diagnostically most significant skull and mandible measurements of *Plecotus* species (according to and Hutchinson ratio they reach *HR* = 1.10–1.16).

Серед них — тон забарвлення черева, пігментованість козелків, ступінь розвитку надочних горбків та здуття навколо ринарію, форма пеніса; з краніальних ознак вирізняються виміри зубної системи, розмірів ікл та малих передкутніх зубі в, розвиток кутового виростка мандибули. Всі ці ознаки неодноразово описано в літературі і використано у визначниках (напр. Pucek, 1984; Стрелков, 1988; Загороднюк та ін., 2002; Zagorodniuk, Postawa, 2007).

Екоморфологія. Види вуханів активно розширюють свою симпатрію через найменше серед двійників нашої теріофауни перекриття екоморфологічних ознак (Загороднюк, 2004 b: CD = 3,0...4,1; за Zagorodniuk, Postawa, 2007: 3,7...4,6). Ці види мають високий ступінь розходження краніальних ознак, при тому всі найзначиміші серед них виявляються пов'язаними з апаратом захопленні їжі (виміри зубної системи) (рис. 7; за: Zagorodniuk, Postawa, 2007). показано, що симпатричні популяції вуханів є більш диференційованими, при тому за рахунок змін у *P. auritus*, який в симпатрії зміщується найбільше при розгляді усіх пар порівнянь, і це не пов'язано з географією. Проте має екологічну складову: *P. auritus* в симпатрії споживає більше дрібних і м'якотілих комах. Цей приклад є одним з небагатьох встановлених на практиці фактів конкурентного зміщення ознак (Postawa et al., 2012).

Група Pipistrellus ex gr. pipistrellus (малі нетопирі)

Таксономія. В історії таксономії групи довгий час не визначали не тільки наявність двійникової пари *P. pipistrellus* + *pygmaeus*, а й видовість цієї пари відносно *P. nathusii*. Напр. у Я. Зубка (Зубко, 1937) останню пару розглядають як підвиди. Перші публікації з однозначним визнанням пари *P. pipistrellus* + *nathusii* з'явилися 1956 р. (Абелєнцев, Попов, 1956), проте аналіз колекцій показав, що й використана в цитованій праці вибірка містить численні помилки і переважна більшість зразків «*P. pipistrellus*» є молодими *P. nathusii* (Загороднюк, Негода, 2001)[8]. Лише після виходу останньої цитованої праці, яка була ревізією тогочасних відомостей про нетопирів, було визнано пару *P. pipistrellus* + *P. pygmaeus*, відому до того як дві звукові форми звичайного нетопира, з частотами 45 кГц та 55 кГц (Jones, van Parijs, 1993; Barratt et al., 1997). Останню з них виявлено в Україні 2000 р. при проведенні детекторного семінару в Ядутах (Лимпенс, 2000), а наступного року було описано їхні генетичні відмінності, із вказівкою на знахідку *P. pygmaeus* у Дніпрі (Mayer, von Helversen, 2001).

[8] Зокрема, за підсумками перевизначення колекцій нами відмічено: «За літературними даними, ці кажани влітку представлені на більшій території України [...]. Проте наші дослідження зоологічних колекцій [...] свідчать, що цей вид здобували лише на Закарпатті і у Криму...» (с. 67). Тобто, було показано, що межі поширення (над)виду в Україні були значно вужчими (принаймні на час збору колекцій).

На сьогодні отримано відомості про таксономію й поширення пари «малих» нетопирів, *P. pipistrellus* + *P. pygmaeus*, по всій Європі, проте в Україні залишаються проблемними кілька речей на стику їх таксономії, поширення і діагностики: 1) катастрофічне плутання молодих *P. nathusii* з дорослими *P. pipistrellus* + *pygmaeus* (Загороднюк, Негода, 2001), що пов'язано з короткочасним перебуванням всієї цієї групи в Україні, до 5 міс. на рік (Загороднюк, 2001 b); 2) формальна подібність ультразвукових сигналів в ряду *nathusii–kuhlii–pipistrellus–pygmaeus* (бл. 30–40, 40–45, 45–50, 55–60 кГц), через що помилки неминучі (зокрема й прийняття сигналів *P. kuhlii* за *P. pipistrellus*), 3) невідомість для більшої частини загалу екологічних та морфологічних особливостей *P. pygmaeus*.

Поширення. У зв'язку з ревізією таксономії важлива обережність у тлумаченні давніх знахідок *P. pipistrellus* auct. як «s. str.». Наприклад, численні вказівки двох видів нетопирів — *P. nathusii* та *P. pipistrellus* для всієї півночі України, від Шацька до Харкова, можуть стосуватися як молодих *P. nathusii*, так і *P. pygmaeus*, не *P. pipistrellus*. Саме це з'ясовано при ревізії колекцій нетопирів з України (всі давні), і більшість зразків перевизначено як молоді *P. nathusii* (Загороднюк, Годлевська, 2001), з чого припускається, що *P. pygmaeus* є недавнім вселенцем (Загороднюк, Негода, 2001: 67). Обліки нетопирів Чорнобиля та Києва показали, що з «малих» нетопирів тут є тільки *P. pygmaeus* (Влащенко та ін., 2012; Гащак та ін. 2013; дані автора). Аналогічні дані отримано і для сходу: хоча нещодавно вид «*P. pipistrellus*» наводили як звичайний для Харківщини (Зоря, 2005; Влащенко, 2005), Донеччини й Луганщини (Кондратенко, 1998; Петрушенко та ін., 2002), у подальшому присутність підтверджено тільки для *P. pygmaeus* (Загороднюк, Коробченко, 2008; Влащенко, Гукасова, 2010)[9].

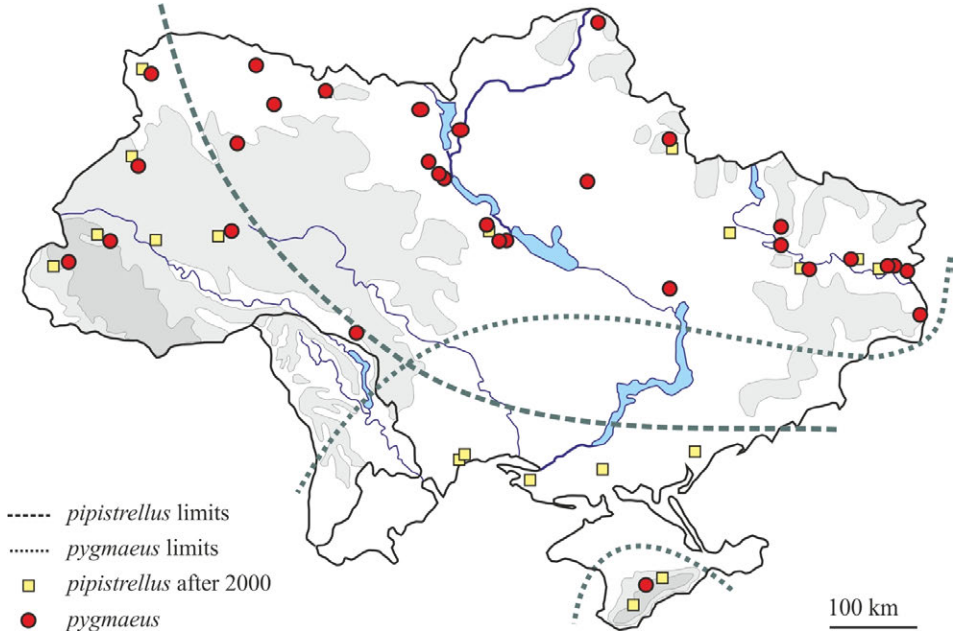


Рис. 8. Поширення двох криптовидів «звичайного» нетопира за сумою різних даних (деталі в тексті): *Pipistrellus pipistrellus* (s. str.) та *P. pygmaeus* (за: Загороднюк, 2005, з доповн.). Південна межа *P. pygmaeus* подібна до південної межі іншого «двійникового» виду — *Plecotus auritus*, натомість північна межа *P. pipistrellus* (s. str.) збігається з межею поширення *P. austriacus* до 2000 р. (див. рис. 6).

Fig. 8. Distribution of two cryptic species of "common" pipistrelle after different data: *Pipistrellus pipistrellus* and *P. pygmaeus* (after: Zagorodniuk, 2005, with additions). The southern border of *P. pygmaeus* is similar to the southern limit of another "sibling" species — *Plecotus auritus*, while the northern border of *P. pipistrellus* coincides with the distribution limit of *Pl. austriacus* before its wide expansion after 2000 (see: fig. 6).

[9] Зокрема, зібрані й описані О. Кондратенком як *P. pipistrellus* зразки нетопирів, передані ним у колекцію ННПМ, перевизначено автором як *P. pygmaeus*; те саме підтвердили і дослідження відповідних колоній.

Те саме припускається і для Подніпров'я (Годлевська, Ребров, 2018). Понад те, всі досліджені автором зразки з півночі та сходу України належні *P. pygmaeus*, а не *P. pipistrellus* (s. str.). Можна припустити, що сучасні вказівки на *P. pipistrellus* на основі ультразвуків пов'язані з неправильними ідентифікаціями *P. kuhlii*, недавнього вселенця. Однозначні знахідки *P. pipistrellus* (s. str.) стосуються заходу й півдня України (Кусьнеж та ін., 2012; Волох та ін., 2014), що раніше показано при ревізії колекцій (Загороднюк, Негода, 2001).

Щодо осілості й синантропності. Нетопири групи «*pipistrellus*» є сезонними мігрантами, проте *P. pygmaeus* завдяки синантропності може ставати осілим, що відмічено автором для Донеччини (Маріупольський краєзнавчий музей, 2013/2014, в групі *P. kuhlii*) та колегами для Черкащини (сільська школа в с. Мошни, 2017/2018, А. Білушенко, особ. повід.). Перехід до осілості змішує ареали самок і самців, в нормі у нетопирів різні (Стрелков, 1999 та ін.). Примітно, що в центральній Європі[10], де є літня симпатрія *P. pygmaeus* та *P. pipistrellus*, абсолютна більшість зимуючих особин є *P. pipistrellus* (Kaňuch et al., 2010), тобто осілим є останній. Літній ареал нетопира-пігмея в Україні асоціюють з великими водоймами, зокрема й озерами та річковими долинами (Загороднюк, 2005; Кусьнеж та ін., 2012; Башта та ін., 2013; Билушенко, 2016). Автор припускає, що ключовим фактор є не самі водойми, а наявність біля них значної кількості споруд літнього типу, доступних для облаштування виводкових колоній (звісно, біля води є й необхідна кількість різноманітних комах, а надто Diptera). Всі відомі автору материнські колонії *P. pygmaeus* розташовані у штучних сховищах (дача, садовий будинок, вагончик, водонапірна башта, церква, лісництво тощо), і цей факт також свідчить на користь того, що вид є чужорідним (Загороднюк, Коробченко, 2008).

Діагностика. Критеріїв видової ідентифікації нетопирів не багато (Dietz, von Helversen, 2004; Загороднюк та ін., 2002), а щодо пари *P. pipistrellus* (s. str.) та *P. pygmaeus* вони не завжди надійні. Навіть при порівнянні цієї пари з *P. nathusii* є проблеми, що засвідчило перевизначення ~70 % колекційних зразків нетопирів з України (Загороднюк, Негода, 2001). На практиці діагностика ускладнюється значною віко-статевою диференціацією, яка перекриває видові відмінності. У парі *P. nathusii* + *pygmaeus* ключові відмінності є розмірними і самки меншого виду подібні за розмірами до самців більшого, проте з урахуванням віку й статі проблем не виявляється (рис. 9). У парі *P. pipistrellus* + *pygmaeus* надійних діагностичних ознак мало, і вони неметричні. До них відносять відмінності у жилкуванні крилових болон та розвиток жовтуватих відтінків у забарвленні хутра у пігмея, включно з жовтуватим кольором пеніса у нього (темно-сірий у нетопира малого) та виразний міжніздревий шкірний валик, відсутній у нетопира малого (Dietz, von Helversen, 2004; Влащенко та ін., 2012). Найважливішим, за досвідом автора, є особливості жилкування крилової болони (рис. 9 внизу). В теренових умовах важливими додатковими ознаками є ультразвук та тип сховища: *P. pygmaeus* має найвищу частоту УЗ-сигналів (55–60 кГц) і поселяється в штучних сховищах[11].

Екоморфологія. Види пари *pipistrellus* + *pygmaeus* мають мінімальні морфологічні відмінності, а за екоморфологічними ознаками (виміри передпліччя та зубної системи) фактично не відмінні. Зменшення конкуренції відбувається через просторову диференціацію видів; відомо лише одне місце з наявністю обох видів, в Щацькому НПП (Куснєж та ін., 2012). Тестування гіпотези про можливі відмінності у розмірах здобичі, припущені через відмінності у частотах ультразвуків (45 проти 55 кГц), підтвердило наявність невеликих відмінностей з більшими значеннями зубних і щелепних вимірів у *P. pygmaeus* (Barlow et al., 1997). Механізмом зменшення конкуренції є диференціація літніх ареалів самок і самців: описані ареали (рис. 8) є виводковими, в яких виявляють тільки дорослих самок і прибулих (Стрелков, 1999; Негода, 2002). Можна говорити, що формування відомого в Україні ареалу відбулося тільки за рахунок розселення самиць *P. pygmaeus*, при тому лише на 4–5 міс. на рік (Загороднюк, 2001 b), і тільки в межах ареалу помітно більшого *P. nathusii*.

[10] Результати вивчення ДНК-маркерів від 463 зразків з Чехії, Словаччини, Румунії та Сербії.

[11] Єдиний відомий автору випадок поселення пігмея в природних сховищах — знахідка змішаної колонії *P. nathusii* + *pygmaeus* в старому дубі в Голосіївському лісі (Влащенко та ін., 2012).

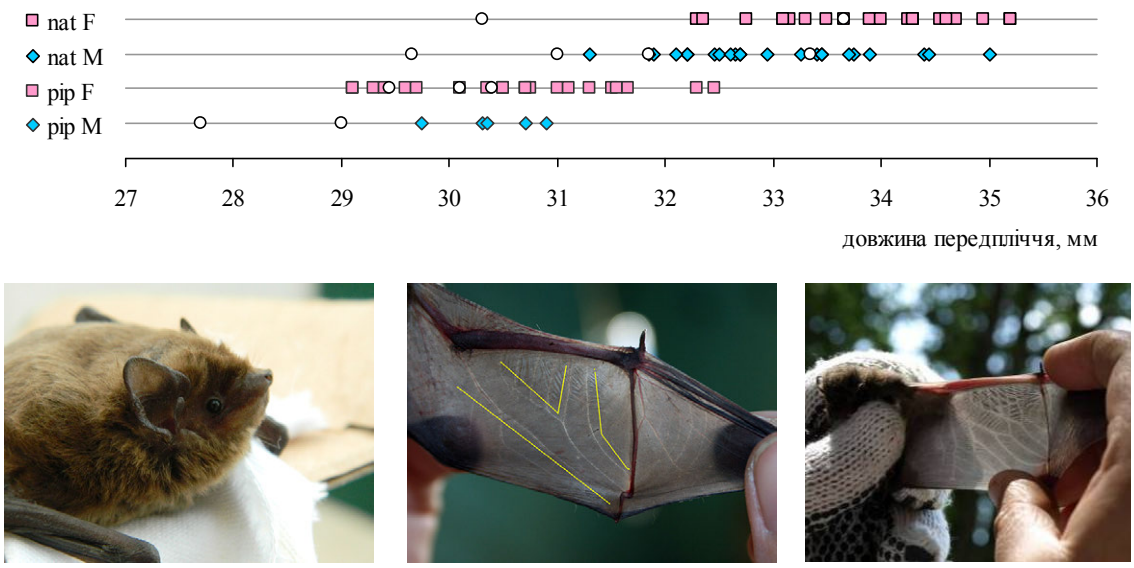


Рис. 9. Діагностичні особливості нетопирів групи *Pipistrellus nathusii–pipistrellus–pygmaeus*. Верхній граф — розподіл зразків з перевизначених колекційних вибірок *P. nathusii+pipistrellus* за статтю і віком (subadultus — білі значки). Нижній ряд — загальний вигляд нетопира *P. pygmaeus* та особливості жилкування його крилової болони (морфотип «гачі», Y, зразок з біостанції «Іллєнка») та альтернативний варіант, характерний для інших нетопирів («перерізана розвилка», Ұ), зокрема *P. nathusii* з тієї ж колонії.

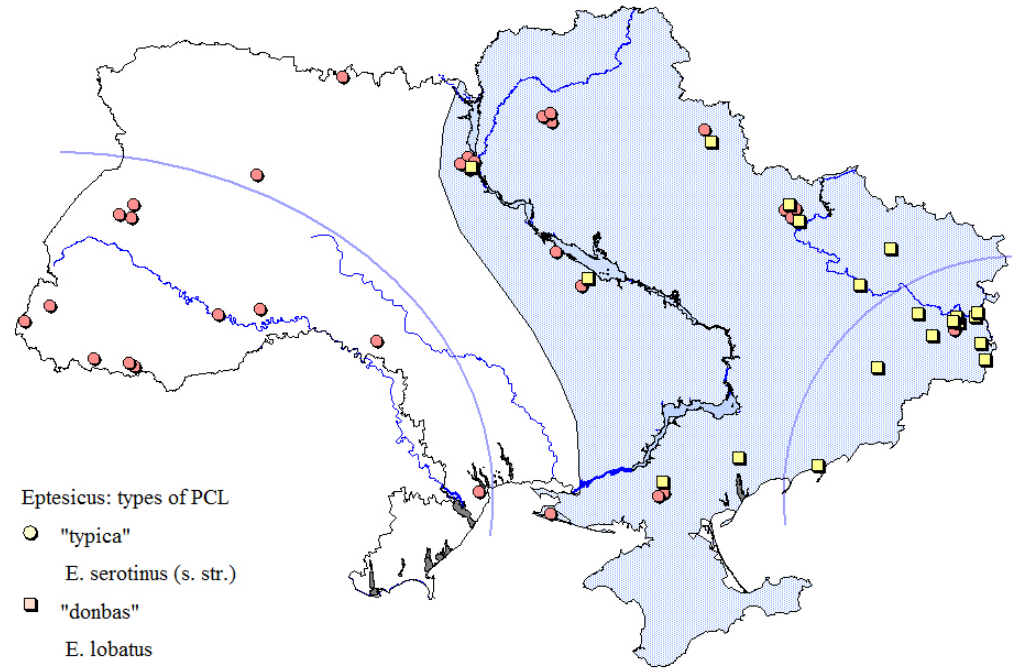
Fig. 9. Diagnostic features of pipistrelles from the group *Pipistrellus nathusii–pipistrellus–pygmaeus*. Upper graph — distribution of samples from re-identified samples of *P. nathusii* + *pipistrellus* by sex and age (white signs indicate subadults). Below (left to right): general view of *P. pygmaeus*, features of its wing bogs (morphotype "breeches", Y, sample from Illinka Biological Station) and an alternative variant typical for other pipistrelles (morphotype "cut in fork", Ұ), in particular *P. nathusii* from the same colony.

Група Eptesicus ex gr. serotinus (пізні пергачі)

Таксономія. Вид *Eptesicus serotinus* в обсязі фауни Європи до останнього часу розглядали як найбільш «мовчазний» з таксономічної точки зору, проте 2006 року було показано, що іберійсько-магрибська *E. isabellinus* є самостійним видом (Ibáñez et al., 2006). Кілька років потому з'явився опис ще одного виду — *E. lobatus* (Загороднюк, 2009 а)[12], який поширений на сході України і в суміжних районах Росії та Північного Кавказу (ibid.). Опис нових таксонів спровокував інтерес до подальшого пошуку таксономічної неоднорідності *Eptesicus*, зокрема із застосуванням молекулярних маркерів. Східних *Eptesicus serotinus* (s. l.), в ареал яких потрапляє і *E. lobatus,* було віднесено до групи «*turcomanus*» (Çoraman et al., 2013; Juste et al., 2013), хоча морфологічні відмінності цих форм свідчать про некоректність таких об'єднань. Наявні у автора дані дозволяють говорити про те, що форма lobatus є похідною від кавказьких та закавказьких форм і є подібною до вибірок з Грузії (ніяк не з *turkomanus*).

Поширення. Оскільки «малі» види пергача є алопатричними, давні описи їхніх ареалів (напр. Абелєнцев, Попов, 1956) цілком годні для аналізу. Описаний автором ареал *E. lobatus* (Загороднюк, 2009 а) пов'язаний зі східними теренами України, для яких вид раніше не вказували. Наприклад, перша однозначна реєстрація на Харківщині — 1936 р. (кол. ННПМ; Зубко, 1939), і всі перші зразки були з однозначно розвиненою епіблемою та кристою в ній (тобто *E. lobatus*); на півдні — найдавніший зразок (01.10.1939, ННПМ) походить з Бердянська, і він має розвинену епіблему; на Луганщині вид не був відмічений аж до 1956 р. (Абелєнцев, Попов, 1956); тепер в цих місцях пергач — найзвичайніший синантропний вид ссавців. Наразі пергачі заселили всю територію України (рис. 10). Очевидно, що східні терени були зоною прохорезу, вселення, і це зробила форма *E. lobatus*.

[12] Цей вид згодом названо «Пергач хозарський» (Загороднюк, Ємельянов, 2012).



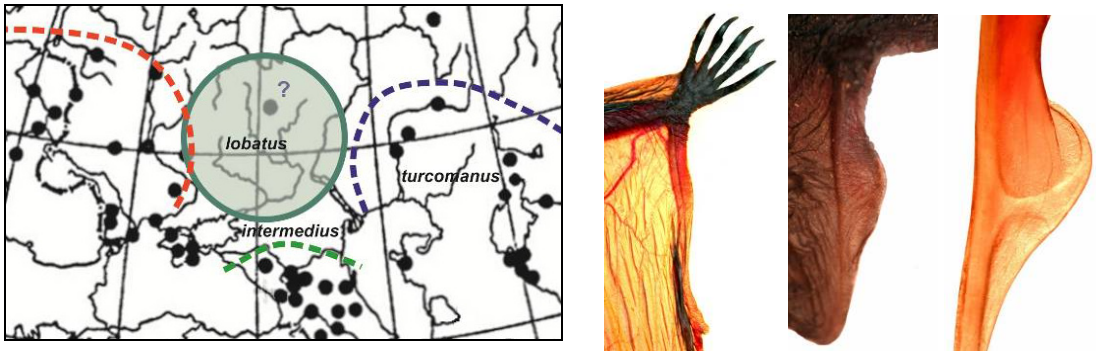


Рис. 10. Розподіл знахідок *E. lobatus* (морфотип «donbas-2») та *E.* cf. *lobatus* (морфотип «donbas-1») порівняно зі знахідками типової форми *E. serotinus* s. str. (морфотипи групи «typica») в Україні (Загороднюк, 2009 а, з доповненнями). Пунктир — східна межа суцільного ареалу *Eptesicus serotinus* (s. l.) за даними на 1956 р. (Абелєнцев, Попов, 1956). Заливка — ареал поширення лобатусних форм в цілому (морфотипи donbas-1+2). Внизу ліворуч — фрагмент карти з точками виявлення *Eptesicus serotinus* s. l. за даними на кінець 1940-х років (за: Кузякин, 1950: 388). Лінії поверх — межі поширення трьох форм: європейської *serotinus* (s. str.), кавказької *intermedius,* азійської *turcomanus*. Ареал форми *lobatus* розміщений в зоні, що була заселена однією з цих форм лише згодом, напевно з Кавказу. Праворуч — епіблеми *E. serotinus* (s. str.) та *E. lobatus*.

Fig. 10. Distribution of findings of *E. lobatus* (morphotype “donbas-2”) and *E.* cf. *lobatus* (morphotype “donbas-1”) in comparison with records of typical form, *E. serotinus* s. str. (morphotype “typica”), in Ukraine (Zagorodniuk, 2009 a, with additions). Dotted line is the eastern limit of a continuous range of *Eptesicus serotinus* (s. l.) according to the data of 1956 (Abelentsev, Popov, 1956). The filling marks the area of distribution of lobatus-forms in general (morphotypes donbas-1+2). At the bottom to the left is a fragment of the map with the points of the finds of *Eptesicus serotinus* s. l according to the end of the 1940s (after: Kuziakin, 1950: 388). Dashed lines are the limits of distribution of three forms: European *serotinus* (s. str.), Caucasian *intermedius* and Asian *turcomanus*. Range of form *lobatus* is located in an area that was populated by one of these forms only later, probably from the Caucasus. Right: post-calcarial lobe in *E. serotinus* (s. str.) and *E. lobatus*.

Найзагадковішим є ареал *E. lobatus*: від початку припускалося, що цей ареал простягається на схід до Дону й Кубані та охоплює Передкавказзя (Загороднюк, 2009 а). Проте, далі на схід поширена форма *turcomanus*, дрібна і світла, без епіблеми, різко відмінна за описами (Огнев, 1928) та дослідженими колекційними зразками (кол. ННПМ та ЗМКУ).

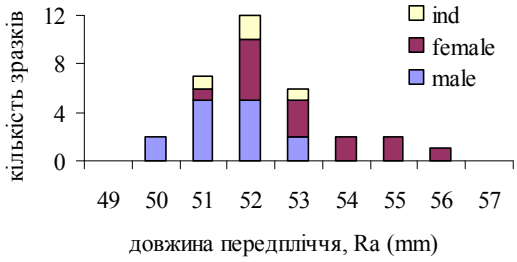


Рис. 11. Розподіл довжини передпліччя у самців і самок *E. lobatus*: модальні класи збігаються (Ra = 52 мм), проте у самок виразна асиметрія. У самок також значно більш розвинена (більша) епіблема.

Fig. 11. Distribution of forearm length in males and females of *E. lobatus*: modal classes coincide (Ra = 52 mm), but females have an expressive asymmetry. The females also have a much more developed (wider) post-calcar lobe.

Отже, *E. lobatus* могла вселитися тільки з Кавказу (рис. 10). Ця ідея підтверджується низкою інших розселень (вкл. з *Pipistrellus kuhlii*) та результатами аналізу морфології пергачів з Грузії (за сприяння А. Кандаурова, неопубл.): «донецькі» кажани подібні до закавказьких. Про поточну експансію свідчить і межа поширення *lobatus*, яка не збігається з жодною біогеографічною координатою, а, отже, є тимчасовою, тобто знаходиться у динаміці. Місце лобатусних форм в системі просторових взаємин *Eptesicus serotinus* (s. l.) показано на рис. 10.

Діагностика. Два наявні види майже ідентичні за морфологією. ключовою відмінністю є наявність і ступінь розвитку епіблеми, яка в нормі відсутня у виду і загалом, як вважається в літературі, у роду *Eptesicus* (огляд див.: Загороднюк, 2009 а). При тому мова не просто про епіблему, а епіблему з кристою (рис. 10, праворуч внизу). Важливо, що біологічною особливістю форми *E. lobatus* є виразна участь у поширенні сказу (Коробченко, Загороднюк, 2007; Загороднюк, 2009 а; аналогічну особливість відмічено у західної *E. isabellinus*. Власне, вид напевно було «пропущено» на сході України через те, що його тут фактично не було.

Екоморфологія. У надвиду виразний статевий диморфізм у розмірах, що може визначатися осілим способом життя і відсутністю диференціації ареалів. Суттєва правостороння асиметрія (рис. 11) свідчить про довший ріст самок або (та) довшу тривалість їхнього життя порівняно з самцями. Те, що довжина передпліччя відображає не тільки індивідуальну мінливість, але й загальні розміри тварини, підтверджується і кореляцією цього виміру з довжиною черепа. Варто підкреслити, що у самок (менше у самців) епіблеми досягає такого самого розміру й розвитку (з кристою), як у *Vespertilio murinus*, з чим була пов'язана частина помилок у визначеннях матеріалу, який передавали автору колеги. Більший розвиток епіблеми у самок збігається з більшими їх розмірами за довжиною передпліччя.

Обговорення та гіпотези

Розглянемо два ключові аспекти двійниковості: 1) гіпотези формування високого рівня двійниковості у кажанів в регіоні, зокрема й гіпотези щодо біогеографії видів та динаміки їх ареалів; 2) особливостей структури фауністичних комплексів на рівні регіону в цілому та закономірностей, які свідчать про механізми уникнення конфліктів внаслідок співіснування близьких видів, зокрема й їхньої просторової диференціації.

Динаміка видових ареалів

Біогеографія розглянутих тут близьких видів кажанів відзначається кількома важливими ознаками: 1) наявністю у всіх видів країв їхніх ареалів, 2) невідповідністю багатьох меж поширення «малих» видів межам природних зон; 3) виразною синантропністю одного з видів у складі двійникових комплексів; 4) наявністю ознак динаміки ареалів принаймні одного з видів у кожного двійникового комплексу; 5) вторинним і фактично нещодавнім формуванням синантропії в межах кожного з двійникових комплексів. У більшості випадків синантропія кажанів є помірною, що формується переважно в олігогемеробних зонах. Перша спроба реконструкцій щодо двійників зроблена 2006 року (Загороднюк, 2006).

Великі нічниці (Myotis ex gr. myotis). Щорічна динаміка, пов'язана з сезонними міграціями, провокує формування симпатрії *M. myotis* в Закарпатті з *M. oxygnathus*. Це посилене активним заселенням регіону південним *M. oxygnathus*: останній формує тут літні репродуктивні

групи (фактично весь літній ареал) майже виключно в штучних місцезнаходженнях (господарські будівлі, штольні, дзвініці церков, горища). Аналогічний процес триває в Прикарпатті, особливо на сході, в долині Дністра, по якій очевидне йде розселення *M. oxygnathus*: його знаходять у все більш відділених на захід місцезнаходженнях, зокрема у Вінницькій, Чернівецькій і Івано-Франківські областях. Йде формування синантропії та змішаних колоній з ознаками міжвидової гібридизації (зокрема на Буковині) (Загороднюк, 2011). Зустрічне розселення обох видів з випадками гібридизації визнається й колегами (Furman et al., 2014).

Вусаті нічниці (Myotis ex gr. mystacinus). Найскладніший за видовим складом і біогеографічною структурою комплекс, представлений переважно аловидами, що добре «розходяться» за регіонами. Два з них в цілому мають усталені ареали, що загалом збігаються з біогеографічними зонами: *M. brandtii* — Полісся та Лісостеп (а також частково Карпати і Крим) *M. aurascens* — Степова зона від Дунаю до Деркулу і відповідні приморські регіони (детальніше див. вище і на рис. 3). Третій вид (*M. alcathoe*) демонструє неусталені межі поширення і тому може розглядатися як такий, що знаходиться в процесі розселення, формуючи з *M. brandtii* широку зону симпатрії, що охоплює практично весь захід України.

Малі нетопирі (Pipistrellus ex gr. pipistrellus). В цій парі видів точність реконструкцій залежить від перевизначень, нагальність яких очевидна. Наявні на сьогодні дані свідчать, що більшість давніх (до середини XX ст.) місцезнаходжень стосуються тільки *P. nathusii*, а «малі нетопирі» однозначно були тільки на півдні та заході. Проте сучасне домінування *P. pygmaeus* в Лісостепу з одночасно з'ясованим фактом його приуроченості майже виключно до штучних сховищ дозволили припустити його чужорідний статус (Загороднюк, 2006; Загороднюк, Коробченко, 2008), з ймовірним розселенням (вселенням) на територію України зі сходу та вихідним популяційним його ядром на Кавказі[13]. На сьогодні фактично все Полісся і Лісостеп відносяться до зони поширення тільки *P. pygmaeus* (прилеглі райони Росії — те саме: Крускоп, 2007). У групі білосмугих нетопирів назріває ситуація, яка подібна до пари *Eptesicus serotinus–lobatus*: їх тепер поділяють на два аловиди — західний *Pipistrellus kuhlii* та поширений в Україні й прилеглих країнах *P. lepidus* (Sachanowicz et al., 2017).

Звичайні вухані (Plecotus ex gr. auritus). Одна з найбільш диференційованих двійникових пар, яка знаходиться в динаміці, при тому асиметричній — *P. auritus* як вид-абориген зберігає сталість ареалу, біотопної приуроченості та чисельності, натомість *P. austriacus* демонструє експансію, факт чого з'ясовано на основі аналізу давніх колекцій (Загороднюк, 2006; Zagorodniuk, Postawa, 2007). Очевидно, що інвазивність *P. austriacus* розвивалося хвилями, і з 1920 до 1990-х років був стазис, проте на новій хвилі глобального потепління почалася нова і потужна хвиля розселення, і вид посунувся на північ і схід принаймні на 500 км (див. рис. 6). Цей процес триває й далі. Відбувається взаємний вплив видів: у аборигенного *P. auritus* під тиском *P. austriacus* відбувається конкурентне зміщення ознак (Postawa et al., 2012). Синантропність інвайдера (*P. austriacus*) у цій парі є мінімальною порівняно з іншими надвидами.

Пізні пергачі (Eptesicus* ex gr. *serotinus). Давня літератури засвідчує відсутність пергача у багатьох нині заселених ним регіонах (Абелєнцев, Попов, 1956: 434), а контури й відома динаміка ареалу дозволяють припустити розселення *E. serotinus* з боку Карпат. Виявлена морфологічна диференціація західних і східних форм (з описом нового аловиду *E. lobatus*: Загороднюк, 2009 а) дозволяє говорити про різні рефугії, з яких йшло їх розселення. Поширена ще далі на схід форма *turcomanus* є найбільш відмінною від них за морфологією (Огнев, 1928; Смирнов, Курмаева, 2011; ця праця), тому немає підстав змішувати її з донбаськими *lobatus* чи кавказькими *intermedius*, хоча вони не є генетично ізольованими (Artyushin et al., 2009, 2012). Ареал *E. lobatus* в Україні — Дике Поле, найпізніше освоєне людиною, сформовані тут міські агломерації забезпечили розвиток місцевих популяцій вселенця. Окрім того, порівняння з ареалами інших пар близьких видів (Загороднюк, 2006), показує найбільшу подібність ареалу *E. lobatus* має з мишівкою *Sicista strandi*, а шляхи його ймовірного розселення є подібними до іншого вселенця — *Pipistrellus kuhlii* (Загороднюк, Негода, 2001).

[13] Одна з альтернативних гіпотез — середземноморське походження групи (Hulva et al., 2004).

Екоморфологічна диференціація

Висока концентрація видів-двійників кажанів у фауні України породжує ситуацію з надлишковим видовим багатством (Загороднюк, 2007), внаслідок чого формуються гільдії, відмінні від типового 3–5 сегментного розмірного ряду типу «малий-середній-великий вид» (Загороднюк, 2008). Така ситуація не є природною і формується через експансію одного близького виду в ареал іншого: після проникнення чужорідного синантропа в ареал місцевого екзантропа. Все це в нормі мало би вести до виникнення надмірної міжвидової конкуренції з одним із закономірних її наслідків: витіснення одного виду іншим, змішування (гібридизації) генофондів, просторово-часової диференціації. Проте, у кажанів ці виходи є неможливими через вузьку екоморфологічну нішу та малий період сезонної активності, а тим паче репродукції, тому диференціація близьких видів за біотопами, різної активності у просторі або часі в межах спільного географічного їх ареалу є обмеженою або й неможливою.

Для близьких видів найширшим місцем їхнього конкурентного розходження є простір (не час, не біотопи, не трофіка), видозмінений і розширений людиною — синантропні місцезнаходження. Такі місцезнаходження часто мало придатні для аборигенів, проте вони привабливі для чужинців через очевидні переваги (простір вільний від хижаків і конкурентів, сприятливі мікрокліматичні умови тощо). Як зазначено вище, у кожній групі двійників один з них є виразним або поміркованим синантропом і доволі нещодавнім вселенцем. Власне, завдяки синантропії адвентистів формуються переущільнені комплекси: через послаблення участі аборигенів і заселення чужинцями трансформованих біотопів і штучних сховищ.

Загальна система розмірної диференціації кажанів. На рівні родів всі кажани фауни України мають збіг на значеннях довжини передпліччя в інтервалі FA = 37–44 мм (Δ = 7 мм), при розкиді індивідуальних значень 28–69 мм (Δ = 41 мм). Наявність і вузькість зони перекриття всіх родів свідчить про лімітований екоморфологічний тип. Проте розподіл дуже асиметричний (табл. 3), більшість родів мають зміщення в малі значення і лише окремі — у великорозмірну групу. У межах всього «рукокрильного» комплексу (гільдія комахоїдних кажанів)[14] кожна група близьких видів (триба, рід, підрід, надвид) формує рівномірний розмірний ряд (табл. 3). В кожному такому ряду близькі види формують переважно алопатричні пари, лише в окремих випадках з вузькими зонами симпатрії.

Такими є видові пари *Plecotus auritus–austriacus, Myotis myotis–blythii, M. nattereri–emarginatus, M. aurascens–brandtii, Pipistrellus pipistrellus–pygmaeus* тощо. В кожній такій парі більший за розмірами вид має більший діапазон мінливості, нерідко на 50 % більший (див. табл. 3). Такий більший вид звичайно представлений і менш чисельними популяціями (як прямий наслідок відміченої асиметрії розмірів тіла у кажанів в цілому). Найбільша розмірна диференціація в субгільдіях має місце серед тих із них, які включають широко симпатричні види (наприклад, види з родів *Rhinolophus* та *Nyctalus*), що закономірно. В усіх інших випадках види мають суттєво диференціюватися за екологією та, відповідно, за іншими, окрім розмірних, ознаками, як це показано, наприклад, для *Myotis bechsteinii+nattereri* (сенсорна диференціація і стратегія полювання: Siemers, Swift, 2006).

У всіх випадках, коли мова йде про морфологічно близькі види (вони ж близькі і генетично), має місце майже виключно розмірна диференціація, в нормі присутня у всіх групах, що у складі нашої фауни не мають двійників — *Rhinolophus, Nyctalus* тощо (Загороднюк, 2008), і те саме автором показано для низки інших груп, що формують складно диференційовані багатовидові гільдії, — *Sylvaemus, Mustela,* Gliridae, Cervidae тощо (Загороднюк, 2008, 2009 b та ін.). У кожній такій гільдії місце кожного виду доволі суворо лімітоване.

[14] Структура угруповань кажанів України будується на диференціації субніш по суті тільки однієї трофічної групи — комахоїдних, що відрізняє її від інших груп, зокрема поширених у тропічних екосистемах з принаймні різними напрямками трофічних спеціалізацій та стратегій здобування харчу — комахоїдності, рибоїдності, нектароїдності, кровосисності, фруктоїдності (Findley, 1976; Aguirre et al., 2002). Кажани фауни України звичайно диференціюються лише за розмірами переважної здобичі, яка прямо пропорційна їхнім розмірам та обернено пропорційна частотам основних УЗ-сигналів (Загороднюк, 2003 a).

Таблиця 3. Мінливість довжини передпліччя у східноєвропейських кажанів (види ранжовано за розмірами)
Table 3. Variation of forearm length in East European bats (species arranged according to their body size)

Група та види	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70
Rhinolophus & Miniopterus																																													
Rhinol. ferrumequinum																									x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x										
Miniopterus schreibersii																		x	x	x	x	x																							
Rhinol. hipposideros											x	x	x	x	x	x	x																													
Plecotini																																													
*Plecotus austriacus**																x	x	x	x	x	x	x	x																							
Plecotus auritus															x	x	x	x	x	x	x																								
Barbastella barbastellus															x	x	x	x	x	x	x	x																							
***Myotis* s. str.**																																												
Myotis myotis																															x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	
Myotis blythii																															x	x	x	x	x	x	x	x	x	x	x			
***M. (Leuconoe* s. l.)**																																												
Myotis dasycneme																			x	x	x	x	x	x	x																				
Myotis bechsteinii																				x	x	x	x	x																				
Myotis nattereri																					x	x	x	x	x																				
Myotis emarginatus																					x	x	x	x	x																				
Myotis daubentonii																					x	x	x	x	x																				
M. (Selysius)																																													
Myotis brandtii																						x	x	x	x	x																				
Myotis aurascens																							x	x	x	x	x																		
Myotis alcathoe																								x	x	x																				
Pipistrellus																																													
Pipistrellus pygmaeus																																													
Pipistrellus pipistrellus																																													
Pipistrellus nathusii																																													
Pipistrellus kuhlii																																													
***Vespertilio* s. l.**																																													
Hypsugo savii																																													
Eptesicus nilssonii																																													
Vespertilio murinus																																													
Eptesicus lobatus																																													
Eptesicus serotinus																																													
Nyctalus																																													
Nyctalus leisleri																																													
Nyctalus noctula																																													
Nyctalus lasiopterus																																													

* Сірим підсвічено назви видів зі складу двійникових групи.

Очевидно, що малі відмінності (тобто двійниковість) виявляються при аналізі як малорозмірних, так і великорозмірних ссавців, проте найчастіше двійниковість поширена саме серед дрібнорозмірних тварин, що характерно і для ссавців в цілому (Загороднюк, 2008), а поміж них і для кажанів. Лідерами двійниковості серед кажанів фауни України поза сумнівом є малі нетопирі (*pipistrellus–pygmaeus*) та малі нічниці (*brandtii–aurascens–alcathoe*). Серед більших за розмірами кажанів (великі нічниці, пергачі) переважають аловиди.

Просторово-розмірна диференціація. У зв'язку з вищевикладеним очевидно, що кажани формують ту саму закономірно структуру просторово-розмірної диференціації, яка виявлена і описана автором для двійникових комплексів ссавців в цілому (Загороднюк, 2003 с, 2007). Відповідно, така диференціація як у великому просторі, так і в малому, може сприяти зменшенню конкуренції в межах гільдії. Цьому сприяють і внутрішньовидові механізми, неодноразово згадані вище, у тому числі розмірна і просторова диференціація статей, особливо яск-

рава виразна у малих нетопирів. Такі механізми докладно розглянуто автором раніше (Загороднюк, 2007). Головний висновок у цій царині — в просторі «розміри тіла vz перекриття ареалів» існує невипадковий розподіл видів: сестринські види, які мало розрізняються за розмірними ознаками, виявляються в стані алопатрії або парапатрії, більш диференційовані види формують маргінальну або й широку (вторинну) симпатрію.

Напівштучна природа випадків симпатрії у двійникових парах могла позначитися на рівнях їхньої диференціації: розселення одного виду в ареал іншого фактично відповідає ситуації з асиметричним зміщенням ознак (Загороднюк, 2007). Як відомо, при асиметричному зміщенні міжвидові відмінності є удвічі меншими порівняно з симетричним зміщенням (Schluter, 2000), що також є поясненням малого рівня диференціації досліджених пар. Подібні відхилення від очікуваних відношень Хатчінчона у розмірах близьких видів кажанів (HR = 1,26) в переущільнених угрупованнях відмічають й інші дослідники (McNab, 1971; Soriano, 2000), пояснюючи такий феномен частковим перекриванням трофічних ніш.

Очевидно, що останнє найкраще реалізується при сезонних спалахах рясноти кормових об'єктів і просторовій диференціації видів-конкурентів (а двійники за умовчанням є конкурентами). Звісно, сам фактор симпатрії робить неефективними механізми добору на користь екоморфологічної диференціації видів. Так само швидке розселення видів *не веде* до формування у них географічної мінливості (Загороднюк, 2004 а), що також обмежує процеси їхньої диференціації в умовах симпатрії, насамперед за їхніми екоморфологічними ознаками.

Понад те, життя в антропогенному середовищі і зокрема в антропогенних сховищах з пониженим пресом хижацтва, паразитизму і конкуренції за просторовий ресурс, а також сприятливими мікрокліматичними умовами остаточно послаблює можливий тиск добору. А це так само не сприятиме диференціації в близьких парах видів. Фактично в умовах урбанізації аборигени (в нормі екзантропи) ще більше вивільняють просторову нішу синантропів, і це також послаблює можливості добору. Отже, чужорідність разом зі схильністю прийшлих видів до синантропії забезпечили їх співіснування в угрупованнях з явно порушеним балансом у розподілі видів за градієнтами екоморфологічних ознак. Завдяки цьому тут формується надмірно ущільнена упаковка угруповань, в нормі для них не властива.

Наявні дані дозволяють припустити, що інвазійні процеси у хіроптерофауні відбулися в останні 50–100 років і тривають тепер. Відповідно, всі двійникові групи продовжують знаходитися в стані багаторічної динаміки ареалів, яка визначається не тільки глобальними кліматичними процесами, але й антропогенними трансформаціями природних середовищ та створенням нових важливих для них елементів середовища, насамперед сховищ.

Подяки

Автор красно дякує всім колегами, які сприяли цьому дослідженню, роботі в теренових умовах і з колекціями, пошуку літератури і виготовлені та доборі ілюстрацій, повідомленні нових і часто унікальних даних. Насамперед така моя подяка Т. Башті (Львів), О. Бронскову (Маріуполь), А. Білушенку (Черкаси), А. Влащенку (Харків), Б. Волошину (Краків), Л. Годлевській (Київ), Г. Голенко (Київ), І. Дикому (Львів), В. Домашлінцю (Київ), М. Дребету (Кам'янець), Ю. Зізді (Ужгород), М. Коробченко (Луганськ), П. Ліна (Ляйден), В. Негоді (Біла Церква), В. Покиньчереді (Рахів), Т. Поставі (Краків), В. Тищенку (Київ), П. Панченку (Одеса), В. Пархоменку (Суми), І. Поліщуку (Асканія), А. Прилуцькій (Харків), С. Реброву (Полтава), В. Форощуку (Луганськ) і багатьом іншим. Дякую А. Білушенку, О. Василюку, А. Кандаурову, В. Манюку за можливість використання в рукописі неопублікованих даних. Моя подяка З. Баркасі та К. Очеретній за коректорські правки тексту.

References • Література

Абеленцев, В. И. 1950. О летучих мышах Закарпатской и других западных областей УССР. *Наукові записки Київського державного університету,* **9**: 59–74.
[Abelentsev, V. I. 1950. On the bats of the Transcarpathian region and other western regions of Ukraine. *Naukovi Zapysky. Kyiv State University*, **9**: 59–74. (In Russian)]

Абелєнцев, В. І., Б. М. Попов. 1956. Ряд рукокрилі, або кажани – Chiroptera. *Фауна України. Том 1 (Ссавці), ви-*

пуск 1. Вид-во АН УРСР, Київ, 229–446.
[Abelentsev, V. I., B. M. Popov. 1956. Order Chiroptera, or bats. *In: Fauna of Ukraine. Volume 1 (Mammals), Issue 1*. Acad. Sci. Ukr. RSR Press, Kyiv, 229–446. (In Ukrainian)]

Башта, А. Т., І. Шидловський. 2001. Колекція рукокрилих (Chiroptera) Зоологічного музею ім. Б. Дибовського Львівського національного університету. *Наукові записки Державного природознавчого музею*, **16**: 41–45.
[Bashta, A.-T., I. Shydlovsky. 2001. Collection of bats (Chiroptera) in B. Dybowski Zoological Museum of the Lviv National University. *Scientific Notes of State Natural History Museum*. Lviv, **16**: 41–45. (In Ukrainian)]

Башта, А. -Т., О. Кусьнеж, І. Івашків. 2013. Видовий склад і просторовий розподіл рукокрилих (Chiroptera) Українського Розточчя. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, **63**: 44–50.
[Bashta, A.-T., O. Kusnezh, I. Ivashkiv. 2013. Species composition and spatial distribution of bats (Chiroptera) of Ukrainian Roztochia. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **63**: 44–50. (In Ukrainian)]

Башта, А.-Т. В. 2014. Рукокрилі (Chiroptera) регіону НПП «Північне Поділля» і прилеглих територій: перші результати досліджень. *Природа Західного Полісся та прилеглих територій*, **11**: 304–309.
[Bashta, A.-T. V. 2014. Bats of the National Park "Pivnichne Podillia" area: the first results of investigations. *Nature of the Western Polissia and Adjacent Areas*, **11**: 304–309. (In Ukrainian)]

Бигон, М., Дж. Харпер, К. Таунсенд. 1989. *Экология. Особи, популяции и сообщества. Том 2*. Мир, Москва, 1–477.
[Begon, M., J. L. Harper, C. R. Townsent. 1986. Ecology: *Individuals, Populations and Communities*. Sunderland, Mass Inc., 1–876. (English edition)]

Билушенко, А. А. 2009. Первая находка ушана серого, Plecotus austriacus (Chiroptera, Vespertilionidae), в Черкасской области. *Вестник зоологии*, **43** (2): 120.
[Bilushenko, A. A. 2009. The first finding of Plecotus austriacus (Chiroptera, Vespertilionidae) in Cherkassy region. *Vestnik zoologii*, **43** (2): 120. (In Russian)]

Билушенко, А. А. 2016. Рукокрылые парка Феофания в Киеве, Украина. *Plecotus et al*., **19**: 19–26.
[Bilushenko, A. A. 2016. Bats of Feofaniya park in Kyiv, Ukraine. *Plecotus et al*., **19**: 19–26. (In Russian)]

Бронсков, О. 2017. Знахідка нічниці степової (Myotis aurascens Kuzyakin, 1935) на південному сході України. *Праці Теріологічної школи*, **15**: 154–155.
[Bronskov, A. 2017. Finding of the steppe whiskered bat (Myotis aurascens Kuzyakin, 1935) in the Southeast of Ukraine. *Proceedings of the Theriological School*, **15**: 154–155. (In Ukrainian)]

Бунтова, Е. Г., П. П. Стрелков. 1978. Распространение и ландшафтная приуроченность Myotis mystacinus Kuhl, 1819 и Myotis brandti Eversmann, 1845 (Chiroptera). *Морфология, систематика и эволюция животных*. Зоологический институт АН СССР, Ленинград, 50–54.
[Buntova, E. G., P. P. Strelkov. 1978. Distribution and landscape affinity Myotis mystacinus Kuhl, 1819 and Myotis brandti Eversmann, 1845 (Chiroptera). *In: Morphology, Systematics and Evolution of Animals*. Zool. Institute, AS USSR, Leningrad, 50–54. (In Russian)]

Варгович, Р. 1998. Зимівля кажанів в гіпсових печерах Буковини і Поділля. *Праці Теріологічної школи*, **1** (Європейська ніч кажанів '98 в Україні): 117–123.
[Vargovich, R. 1998. Hibernation of bats (Chiroptera) in the gypsum caves of Bukovina and Podillia. *Proceedings of the Theriological School*, **1**: 117–123. (In Ukrainian)]

Васильев, А. Г., С. П. Андреев. 1998. Фауна рукокрылых (Chiroptera) подземелий долины Среднего Днестра. *Проблемы сохранения биоразнообразия Среднего и Нижнего Днестра*. Тез. Междунар. конф. Chisinau, 25–27.
[Vasiliev, A. G., S. P. Andreev. 1998. Fauna of bats (Chiroptera) of the underground shelters in the valley of the Middle Dnister. *Problems of Conservation of Biodiversity of the Middle and Lower Dnister*: Abstracts of the International Conference. Chişinău, 25–27. (In Russian)]

Влащенко, А. С. 2005. Современное состояние и динамика населения рукокрылых (Chiroptera) Национального парка «Гомольшанские леса». *Plecotus et al.,* **8**: 8–16.
[Vlaschenko, A. S. 2005. Current status and dynamics of bat population (Chiroptera) of the National Park "Gomolshanskie Lesa". *Plecotus et al.,* **8**: 8–16. (In Russian)]

Влащенко, А. С., А. С. Гукасова. 2010. Фауна и население рукокрылых (Chiroptera) проектируемого заказника Яремовский (Харьковская область). *Заповідна справа в Україні*, **16**, вып. 2: 64–70.
[Vlaschenko, A. S., A. S. Gukasova. 2010. Bat (Chiroptera) fauna and structure of assemblage of projecting protected area Yaremovske (Kharkiv region). *Nature reserves in Ukraine*, **16**, is. 2: 64–70. (In Russian)]

Влащенко, А. С., Е. В. Годлевская, К. А. Кравченко, В. Н. Тищенко, А. С. Гукасова, М. В. Судакова. 2012. Материалы по фауне рукокрылых национального природного парка Голосеевский. *Заповідна справа в Україні*, **18**, № 1–2: 51–58.
[Vlaschenko, A. S., L. V. Godlevska, K. O. Kravchenko, V. M. Tyshchenko, A. S. Gukasova, M. V. Sudakova. 2012. Contribution to bat fauna of Holosiyivsky National Park. *Nature Reserves in Ukraine*, **18**, № 1–2: 51–58. (In Russian)]

Волох, А. М. 2002. Особенности формирования приазовской части ареала средиземноморского нетопыря Pipistrellus kuhlii. *Вестник зоологии*, **36** (1): 101–104.
[Volokh, A. M. 2002. Forming of the Azov sea part of the Kuhl's pipistrelle (Pipistrellus kuhlii) range. *Vestnik zoologii*, **36** (1): 101–104. (In Russian)]

Волох, А. М., В. Д. Сіохін, І. К. Поліщук, П. І. Горлов. 2014. Дослідження кажанів на території українського Приазов'я за допомогою ультразвукового детектора в зоні впливу вітрової елект[р]останції. *Бранта: Сборник научных трудов Азово-Черноморской орнитологической станции,* **17**: 76–95.
[Volokh, A. M., V. D. Siokhin, I. K. Polishchuk, P. I. Gorlov. 2014. The study of bats by ultrasound detector in the zone of influence of wind farms in Ukrainian Azov region. *Branta: Collection of scientific works of Azov-Black-sea ornithological station,* **17**: 76–95. (In Ukrainian)]

Воронцов, Н. Н. 1968. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов. *Проблемы эволюции. Том 1*. Наука, Новосибирск, 202–207.
[Vorontsov, N. N. 1968. Divergence of related species on the contact zones of their ranges. *Problems of Evolution. Vol. 1*. Nauka Press, Novosibirsk, 202–207. (In Russian)]

Гащак, С. П., А. С. Влащенко, А. В. Наглов, К. А. Кравченко, А. С. Гукасова 2013. Фауна рукокрылых зоны отчуждения в контексте оценки природоохранного значения ее участков. *Проблеми Чорнобильської зони відчуження*, **11**: 56–78.
[Gashchak, S. P., A. S. Vlaschenko, A. V. Naglov, K. A. Kravchenko, A. S. Gukasova. 2013. Bats fauna of the Exclusion zone in concern of assessment of environmental value of its areas. *Problems of Chernobyl Exclusion Zone*, **11**: 56–78. (In Russian)]

Годлевська, О. В., Я. В. Петрушенко, В. М. Тищенко, І. В. Загороднюк. 2005. Зимові скупчення кажанів (Chiroptera) у печерах Центрального Поділля (Україна). *Вестник зоологии*, **39**, № 2: 37–45.
[Godlevska, O. V., Ya. V. Petrushenko, V. M. Tyschenko, I. V. Zagorodniuk. 2005. Winter aggregations of bats (Chiroptera) in caves of Central Podillia (Ukraine) *Vestnik zoo-*

logii, **39**, No. 2: 37–45. (In Ukrainian)]

Годлевская, Е. В., М. А. Гхазали, Т. Постава. 2009. Современное состояние троглофильных видов рукокрылых (Chiroptera) Крыма. *Вестник зоологии*, **43** (3): 253–265.
[Godlevskaya, E. V., M. A. Ghazali, T. Postawa. 2009. A current state of cave dwelling bat species (Chiroptera) of the Crimea. *Vestnik zoologii*, **43** (3): 253–265. (In Russian)]

Годлевська, О. В., В. М. Тищенко, М. А. Гхазалі. 2010. Сучасний стан популяцій троглофільних рукокрилих Поділля і Середнього Придністров'я (Україна). *Заповідна справа в Україні*, **16** (2): 53–64.
[Godlevska, O. V., V. M. Tyshchenko, M. A. Ghazali. 2010. A current status of cave-dwelling bats of Podillya and Middle Dniester River region (Ukraine). *Nature Reserves in Ukraine*, **16**, No. 2: 53–64. (In Ukrainian)]

Годлевская, Е. В., М. А. Гхазали, В. Н. Тыщенко. 2011. Результаты первого полномасштабного учета рукокрылых в подземельях Континентального Причерноморья Украины. *Заповідна справа в Україні*, **17** (1-2): 34–41.
[Godlevskaya, E. V., M. A. Ghazali, V. M. Tyshchenko. 2011. Results of the first full-scaled bat census in underground sites of the Continental Black Sea Region of Ukraine. *Nature Reserves in Ukraine*, **17** (1-2): 34–41. (In Ukrainian)]

Годлевська, Л., М. Ґхазалі, В. Тищенко. 2012. Результати обліків троглофільних видів рукокрилих Поділля та Середнього Придністров'я (Україна) у 2010–2011 рр. *Праці Теріологічної Школи*, **11**: 89–97.
[Godlevska, L., M. Ghazali, V. Tyshchenko. 2012. Results of the census of cave-dwelling bats in Podolia and Middle Dniester River region (Ukraine) in 2010–2011. *Proceedings of the Theriological School*, **11**: 89–97. (In Ukrainian)]

Годлевська, Л. В. 2013. Рецентні рукокрилі в колекції палеонтологічного музею ННПІМ НАН України. *Збірник праць Зоологічного музею*, **44**: 145–157.
[Godlevska, L. 2013. Recent bats in the collection of the paleontological museum of NMNH, NAS of Ukraine. *Zbìrnik Prac' Zoologičnogo Muzeй*, **44**: 145–157. (In Ukrainian)]

Годлевська, Л., П. Бузунко, С. Ребров, М. Гхазалі. 2016. Підземні сховища рукокрилих «непечерних» регіонів України, за результатами 2002–2015 рр. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна,* **71**: 178–189.
[Godlevska, L., P. Buzunko, S. Rebrov, M. Ghazali. 2016. Underground bat sites of "not-cave" region of Ukraine, on results of 2002–2015. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology,* **71**: 178–189. (In Ukrainian)]

Годлевська, Л., С. Ребров. 2018. Рукокрилі лівобережжя Дніпра в північній частині України. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 25–50.
[Godlevska, L., S. Rebrov. 2018. Bats of the Left-Bank Dnipro Region in the northern part of Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 25–50. (In Ukrainian)]

Гхазалі, М. А. 2004. Функціональна інтерпретація відмінностей в будові жувального апарата нічниці великої, Myotis myotis, та нічниці гостровухої, Myotis blythii. *Вестник зоологии*, **38**, № 2: 39–44.
[Ghazali, M. A. 2004. Functional interpretation of differences in the structure of masticatory apparatus of the mouse-eared bat species, Myotis myotis and Myotis blythii. *Vestnik zoologii*, **38**, No. 2: 39–44. (In Ukrainian)]

Дикий, І., Є. Сребродольська. 2008. Рідкісні і малочисельні види ссавців Шацького національного природного парку. *Праці Теріологічної школи*, **9**: 102–106.
[Dykyy, I., E. Srebrodolska. 2008. Rare and non-abundant mammal species of the Shatsk National Park. *Proceedings of the Theriological School*, **9**: 102–106. (In Ukrainian)]

Дребет, М., О. Ярошинська. 2016. Перша знахідка нічниці північної Myotis brandtii в Чернівецькій області, Україна. *Праці Теріологічної Школи*, **14**: 147–148.
[Drebet, M., O. Yaroshynska. 2016. The first record of Brandt's bat Myotis brandtii in the Chernivtsi Region, Ukraine. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 147–148. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. В., В. В. Ткач. 1996. Сучасний стан фауни та історичні зміни чисельності кажанів (Chiroptera) на території України. *Доповіді НАН України*, No. 5: 136–142.
[Zagorodniuk, I. V., V. V. Tkach. 1996. The present state of fauna and the historical changes of abundance of the bats (Chiroptera) in the territory of Ukraine. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 5: 136–142. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. В. 1998 a. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи. *Доповіді НАН України*. № 7: 171–178.
[Zagorodniuk, I. V. 1998. Polytypic species: a concept and the presence in theriofauna of the East Europe. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 7: 171–178. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 1998 b. Полівиди кажанів Східної Європи та їх діагностика. *Праці Теріологічної школи*, **1**: 56–65.
[Zagorodniuk, I. 1998. Polyspecies of bats from the Eastern Europe and their diagnostics. *Proceedings of the Theriological School*, **1**: 56–65. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 1999. Помилкові вказівки виду Myotis mystacinus з України. *Вестник зоологии*, **33**, № 3: 110.
[Zagorodniuk, I. 1999. Erroneous records of Myotis mystacinus from Ukraine. *Vestnik zoologii*, **33** (3): 110. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І., В. Покиньчереда, В. Тищенко, І. Ковальова. 1999. Розділ 2. Ряд рукокрилих – Chiroptera. *Праці Теріологічної Школи*, **2**: 23–108.
[Zagorodniuk, I., V. Pokynchereda, V. Tyschenko, I. Kovaliova. 1999. Part 2. Order bats – Chiroptera. *Proceedings of the Theriological School*, **2**: 23–108. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 2001 a. Контрольний список родів і видів кажанів України. Загороднюк, І. (ред.). *Міграційний статус кажанів в Україні.* Українське теріологічне товариство, Київ, 42–46. (Novitates Theriologicae; Pars 6).
[Zagorodniuk, I. 2001. Checklist of bat genera and species from Ukraine. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Migration Status of Bats in Ukraine.* Kyiv, 42–46. (Novitates Theriologicae; Pars 6). (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 2001 b. Загальна картина динаміки хіроптерофауни України. *Міграційний статус кажанів в Україні*. Київ, 157–168. (Novitates Theriologicae; Pars 6).
[Zagorodniuk, I. 2001. General picture of bat fauna dynamics in Ukraine. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Migration Status of Bats in Ukraine.* Ukrainian Theriological Society, Kyiv, 157–168. (Novitates Theriologicae; Pars 6). (In Ukrainian)]

Загороднюк, І., В. Негода. 2001. Нетопири: Pipistrellus та Hypsugo. Загороднюк, І. (ред.). *Міграційний статус кажанів в Україні.* Укр. теріол. тов-во, Київ, 65–72. (Novitates Theriologicae; Pars 6).
[Zagorodniuk, I., V. Negoda. 2001. Pipistrelle bats of the genus Pipistrellus and genus Hypsugo. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Migration Status of Bats in Ukraine.* Kyiv, 65–72. (Novitates Theriologicae; Pars 6). (In Ukrainian)]

Загороднюк, І., Л. Годлевська. 2001. Кажани в колекціях зоологічних музеїв України: огляд і фенологічний аналіз даних. Загороднюк, І. (ред.). *Міграційний статус кажанів в Україні*. Київ, 122–156. (Novitates Theriologicae; **6**).
[Zagorodniuk, I., L. Godlewska. 2001. Bats on the collections of zoological museums of Ukraine: review and phenological analysis of data. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Migration Status of Bats in Ukraine*. Kyiv, 122–156. (Novitates Theriologicae; Pars 6). (In Ukrainian)]

Загороднюк, І., Л. Годлевська, В. Тищенко, Я. Петрушенко. 2002. *Кажани України та суміжних країн*. Національний науково-природничий музей НАН України. Київ, 1–

110. (Праці Теріологічної школи; Вип. 3).
[Zagorodniuk I., L. Godlevska, V. Tyshchenko, Ya. Petrushenko. 2002. *Bats of Ukraine and adjacent countries*. Natl. Mus. Nat. Hist., NAS of Ukraine, Kyiv, 1–110. (Proceedings of the Theriological School; Vol. 3). (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. В. 2003 a. Населення кажанів урбанізованих територій: добір видів за частотою ультразвукових сигналів. *Доповіді НАН України*, № 8: 184–189.
[Zagorodniuk, I. V. 2003. Bat communities in urban areas: species selection by the frequency of their ultrasonic signals. *Reports of NAS of Ukraine*, No. 8: 184–189. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. В. 2003 b. Інвазія як шлях видоутворення. *Доповіді НАН України*. № 10: 187–194.
[Zagorodniuk, I. V. 2003. Invasions as way to speciation. *Reports of NAS of Ukraine*. No. 10: 187–194. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. В. 2003 c. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців. *Доповіді НАН України*, № 11: 179–187.
[Zagorodniuk, I. V. 2003. Autogenic regularities of speciation in sibling complexes of mammals. *Reports of NAS of Ukraine*, No. 11: 179–187. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. В. 2004 a. Біологічний вид як ампліфікована сутність: ознаки буферизації та механізми її зрушення. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **14**: 5–15.
[Zagorodniuk, I. V. 2004. Biological species as amplify essence: attributes of buffering and modes of shifting. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*, **14**: 5–15. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 2004 b. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, **38**: 21–42.
[Zagorodniuk, I. 2004. Levels of morphological differentiation in closed species of mammals and the concept of hiatus. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **38**: 21–42. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 2005. Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **17**: 5–27.
[Zagorodniuk, I. 2005. Biogeography of mammals' cryptic species in the Eastern Europe. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*, **17**: 5–27. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 2006. Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань. *Праці Теріологічної школи*, **8**, 18–47.
[Zagorodniuk I. 2006. Adventive mammal fauna of Ukraine and a significance of invasions in historical changes of fauna and communities. *Proceedings of the Theriological School*, **8**: 18–47. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 2007. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія,* **20**: 5–13.
[Zagorodniuk, I. 2007. Conflict through coincidence of niches in sibling species: estimation using Hutchinson ratio. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*, **20**: 5–13. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. В., М. А. Коробченко. 2007. Кажани та ліссавіруси: аналіз даних з України та гіпотези міграції сказу в антропоценози. *Вісник Луганського педагогічного університету. Біологічні науки*, **16** (132): 104–116.
[Zagorodniuk, I. V., M. A. Korobchenko. 2007. Bats and lyssaviruses: analysis of cases from Ukraine and hypotheses of rabies migrations into anthropocenoses. *Visnyk of Luhansk Pedagogical University. Series: Biological Sciences*, **16** (132): 104–116. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 2008. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **24**: 11–23.
[Zagorodniuk, I. 2008. Mammal diversity and species richness of guilds. *Scientific Bulletin of Uzhgorod University. Series Biology*, **24**: 11–23. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І., І. Ємельянов. 2008. Криптичне різноманіття ссавців у Східній Європі як віддзеркалення багатоманітності проявів виду. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*. **22**: 166–178.
[Zagorodniuk, I., I. Emelyanov. 2008. Cryptic diversity of mammals in Eastern Europe as reflection of variety of species phenomena. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*, **22**: 166–178. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 2009 a. Морфологія епіблеми у кажанів та її мінливість у Eptesicus "serotinus" (Mammalia). *Вісник Львівського університету. Серія Біологічна*, **51**: 157–175.
[Zagorodniuk, I. 2009. Morphology of post-calcarial lobe in bats and its variation in Eptesicus "serotinus" (Mammalia). *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **51**: 157–175. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 2009 b. Закономірності розмірної диференціації видів і статей у багатовидовій гільдії (на прикладі роду *Mustela*). *Наукові записки Державного природознавчого музею*, Львів, **25**: 251–266.
[Zagorodniuk, I. 2009. Regularities in size differentiation of species and sexes from multispecies guild (example with genus *Mustela*). *Proceedings of the State Natural History Museum. Lviv*, **25**: 251–266. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І., І. Дикий. 2009. Нічниця північна (Myotis brandtii) на заході України: ідентифікація, поширення, екоморфологія. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, **49**: 111–127.
[Zagorodniuk, I., I. Dykyy. 2009. Brandt's bat (Myotis brandtii) in the Western Ukraine: identification, distribution, ecomorphology. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **49**: 111–127. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 2011. Міжвидова гібридизація і фактори її формування на прикладі теріофауни Східної Європи. *Біологічні Студії. Studia Biologica,* **5**, № 2: 173–210.
[Zagorodniuk, I. 2011. Interspecies hybridization and factors of its formation in the East-European mammalian fauna. *Studia Biologica*, **5**, № 2: 173–210. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. В., І. Г. Ємельянов. 2012. Таксономія і номенклатура ссавців України. *Вісник Національного науково-природничого музею,* **10**: 5–30.
[Zagorodniuk, I. V., I. G. Emelianov. 2012. Taxonomy and nomenclature of mammals of Ukraine. *Proceedings of the National Museum of Natural History,* **10**: 5–30. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І., І. Шидловський. 2014. Акроніми зоологічних колекцій України. Загороднюк, І. (ред.). *Зоологічні колекції та музеї.* Національний науково-природничий музей НАН України, Київ, 33–43.
[Zagorodniuk, I., I. Shydlovskyy. 2014. Acronyms for zoological collections of Ukraine. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Zoological Collections and Museums.* National Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Kyiv, 33–43. (In Ukrainian)]

Загороднюк, І. 2016. Криптичне різноманіття біоти, види-двійники та дослідницький дальтонізм. *Вісник Львівського університету. Серія Біологічна*, **71**: 3–30.
[Zagorodniuk, I. 2016. Cryptic diversity of biota, sibling species and researchers' daltonism. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **71**: 3–30. (In Ukrainian)]

Зоря, О. 2005. Ссавці Харківської області та їх видове багатство. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **17**: 155–164.
[Zorya, A. 2005. Mammals of the Kharkiv province and species richness. *Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology*, **17**: 155–164. (In Ukrainian)]

Зубко, Я. П. 1937. Нарис фауни Chiroptera південного сходу Одеської області. *Збірник праць Зоологічного музею АН УРСР*, **20**: 121–128.

[Zubko, Y. P. 1937. Essay on fauna of Chiroptera from south-eastern part of Odesa oblast. *Zbirnyk Prats of Zool. Mus. Acad. Sci. UkrRSR,* **20**: 121–128. (In Ukrainian)]

Зубко, Я. П. 1939. Пізній кажан (Eptesicus serotinus Schreb) на Харківщині. *Наукові записки Харківського педінституту*, № 1: 321–323.
[Zubko, Y. P. 1939. Serotine bat (Eptesicus serotinus Schreb) in Kharkiv region. *Naukovi Zapysky of the Kharkiv Pedagogical Institute,* No. 1: 321–323. (In Ukrainian)]

Ильин, В. Ю., Д. Г. Смирнов, Д. Б. Красильников, Н. М. Яняева. 2002. *Материалы кадастра рукокрылых Европейской России и смежных регионов*. Пенза, 1–64.
[Ilyin, V. Yu., D. G. Smirnov, D. B. Krasilnikov, N. M. Yanyaeva. 2002. *Cadastre Materials of Bats of European Russia and Adjacent Regions*. Penza, 1–64. (In Russian)]

Капелюх, Я. 2018. Результати досліджень кажанів у природному заповіднику Медобори. *Theriologia Ukrainica,* **16**: 95–98.
[Kapeliukh, Ya. 2018. The results of bat investigations in Medobory Nature Reserve. *Theriologia Ukrainica,* **16**: 95–98. (In Ukrainian)]

Корнієв, О. П. 1952. *Визначник звірів УРСР*. Радянська школа, Київ, 1–216.
[Korneev, O. P. 1952. *Key to mammals of Ukr. SSR*. Soviet School Press, Kyiv, 1–216. (In Ukrainian)]

Корнієв, О. П. 1965. *Визначник звірів УРСР. Видання друге.* Радянська школа, Київ, 1–236.
[Korneev, O. P. 1965. *Key to Mammals of USSR. Second Edition.* Soviet School Press, Kyiv, 1–236. (In Ukrainian)]

Крочко, Ю. І. 1980. Про знаходження європейського підвида вуханя (Plecotus auritus austriacus) у Закарпатській області. *Охорона природи та раціональне використання природних ресурсів*. Наукова думка, Київ, 181–182.
[Krochko, Yu. I. 1980. About finding of the European subspecies of the long-eared bat (Plecotus auritus austriacus) in the Transcarpathian Oblast. *In: Nature Conservation and the Rational Use of Natural Resources*. Naukova Dumka, Kyiv, 181–182. (In Ukrainian)]

Крускоп, С. В. 2007. К распространению нетопырей комплекса Pipistrellus pipistrellus/pygmaeus (Chiroptera, Vespertilionidae) в России. *Plecotus et al.,* **10**: 36–46.
[Kruskop, S. V. 2007. On distribution of pipistrelles from Pipistrellus pipistrellus/pygmaeus complex (Chiroptera) in Russia. *Plecotus et al.*, **10**: 36–46. (In Russian)]

Крыжановский, В. И., И. Г. Емельянов. 1985. Класс млекопитающие. Топачевский, В. А. (ред.). *Природа Украинской ССР. Животный мир.* Наук. думка, Киев, 197–234.
[Kryzhanovsky, V. I., I. G. Emelyanov. 1985. Class Mammals. *In:* Topachevsky, V. A. (ed.). *The Nature of the Ukrainian SSR. Animal World*. Naukova Dumka, Kyiv, 197–234. (In Russian)]

Кузякин, А. П. 1950. *Летучие мыши.* Советская наука, Москва, 1–444.
[Kuziakin, A. P. 1950. *Bats.* Sovetskaya nauka, Moskva, 1–444. (In Russian)]

Кусьнеж, О. В., І. В. Дикий, Є. Б. Сребродольська. 2012. Моніторинг колоній нетопирів (Pipistrellus) у Шацькому НПП. *Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного парку*. СПОЛОМ, Львів, 35–37.
[Kusnezh, O. V., I. V. Dykyy, E. B. Srebrodolska. 2012. Monitoring of the pipistrelle colonies (Pipistrellus) in the Shatsk National Park. *State and Biodiversity of ecosystems of Shatsk National Park*. SPOLOM, Lviv, 35–37. (In Ukrainian)]

Лимпенс, Г. 2000. Отчет о детекторных семинарах в Восточной Европе. Украина. *Novitates Theriologicae*, **1** (2): 28–28.
[Limpens, H. 2000. Reports about detector seminars in East Europe. Ukraine. *Novitates Theriologicae*, **1** (2): 28–28. (In Russian)]

Мигулін, О. О. 1938. *Звірі УРСР (матеріали до фауни).* Вид-во АН УРСР, Київ, 1–426.
[Myhulin, O. O. 1938. *Mammals of the Ukrainian RSR (Materials to Fauna)*. AS Ukr. SSR, Kyiv, 1–426. (In Ukrainian)]

Огнев, С. И. 1928. *Звери Восточной Европы и Северной Азии. Том 1*. Госиздат, Москва, Ленинград, 1–631.
[Ognev, S. I. 1928. *Mammals of Eastern Europe and Northern Asia. Volume 1*. Gosizdat, Moskva, Leningrad, 1–631. (In Russian)]

Павлинов, И. Я., А. В. Борисенко, С. В. Крускоп, Е. Л. Яхонтов. 1995. *Млекопитающие Евразии: систематико-географический справочник. Часть II: Non-Rodentia*. Изд-во Моск. ун-та, Москва, 1–336.
[Pavlinov, I. Ya., A. V. Borisenko, S. V. Kruskop, E. L. Yakhontov. 1995. *Mammals of Eurasia. Part II: Non-Rodentia.* Moscow University Press, Moscow, 1–336. (In Russian)]

Петрушенко, Я. В., О. В., Годлевська, І. В. Загороднюк. 2002. Дослідження населення кажанів в заплаві Сіверського Донця. *Вісник Луганського державного педагогічного університету. Біологічні науки*, № 1 [45]: 121–124.
[Petrushenko, Ya., L. Godlevska, I. Zagorodniuk. 2002. Investigations on bat communities in the Siversky Donets flood-lands. *Visnyk of the Luhansk Pedagogical University. Biological Sciences*, No. 1 [45]: 121–124. (In Ukrainian)]

Покиньчереда, В. Ф., І. В. Загороднюк, Т. Постава, М. Лабоха, В. В. Покиньчереда. 1999. Нічниця довговуха та кажан північний (Mammalia, Chiroptera) на заході України. *Вестник зоологии*, **33**, № 6: 115–120.
[Pokynchereda, V. F., I. V. Zagorodniuk, T. Postawa, M. Labocha, V. V. Pokynchereda. 1999. Myotis bechsteini and Eptesicus nilssoni in the West of Ukraine. *Vestnik zoologii,* **33**, No. 6: 115–120. (In Ukrainian)]

Ребров, С. 2012. Використання кажанами сховищ антропогенного походження (на прикладі Луганської області). Загороднюк, І. (ред.). *Динаміка біорізноманіття 2012*. Вид-во Луганськ. унів., Луганськ, 166–167.
[Rebrov, S. 2012. The use by bats of anthropogenic roosts in Luhansk Oblast. *In:* Zagorodniuk, I. (ed.). *Dynamics of Biodiversity 2012.* Luhansk University Press, Luhansk, 167–168. (In Ukrainian)]

Рупрехт, А. Л. 1998. Сведения о находках серого ушана (Plecotus austriacus) в Закарпатской области Украины. *Вестник зоологии*, **32**, № 4: 104–105.
[Ruprecht, A. L. 1998. Data on the findings Plecotus austriacus in the Zakarpatska province of Ukraine. *Vestnik zoologii*, **32**, No. 4: 104–105. (In Russian)]

Савицкий, Б. П., С. В. Кучмель, Л. Д. Бурко. 2005. *Млекопитающие Белоруссии*. Изд. центр БГУ, Минск, 1–320.
[Savitsky, B. P., S. V. Kuchmel, L. D. Burko. 1961. *Mammals of Belorus*. Minsk, Publicat. Centre of Belarus State University. 1–320. (In Russian)]

Смирнов, Д. Г., Н. М. Курмаева. 2011. О морфологическом статусе *Eptesicus serotinus* на Северном Кавказе. *Изв. Пензенского гос. пед. унив. Естест. науки*, **25**: 264–269.
[Smirnov, D, G., N. M. Kurmaeva. 2011. On the morphological status of Eptesicus serotinus in the North Caucasus. *News of the Penza State Pedagogical University. Natural Sciences*, **25**: 264–269. (In Russian)]

Сокур, І. Т. 1960. *Ссавці фауни України та їх господарське значення*. Держучпедвид., Київ, 1–211.
[Sokur, I. T. 1960. *Mammals in Fauna of Ukraine and Their Economic Value*. Derzhuchpedvydav, Kyiv, 1–211. (In Ukrainian)]

Степанян, Л. С. 1983. *Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР*. Наука, Москва, 1–294.
[Stepanian, L. S. 1983. *Superspecies and Sibling Species in Avifauna of the USSR*. Nauka, Moskva, 1–294. (In Russian)]

Стрелков, П. П. 1972. Остроухие ночницы; распространение, географическая изменчивость, отличия от больших

ночниц. *Acta Theriologica,* **17** (28): 355–379.
[Strelkov, P. P. 1972. Lesser mouse-eared bats: distribution, geographical variation, differences from the greater mouse-eared bats. *Acta Theriol.*, **17** (28): 355–379. (In Russian)]

Стрелков, П. П., Е. Г. Бунтова. 1982. Усатая ночница (Myotis mystacinus) и ночница Брандта (Myotis brandti) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщение 1. *Зоологический журнал*, **61** (8): 1227–1241.
[Strelkov, P. P., E. H. Buntova. 1982. Whiskered bat (Myotis mystacinus) and Brandt's bat (Myotis brandti) in the USSR and relationships between these species. Part 1. *Zoologicheskii Zhurnal,* **61** (8): 1227–1241. (In Russian)]

Стрелков, П. П. 1983. Усатая ночница (Myotis mystacinus) и ночница Брандта (Myotis brandti) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщение 2. *Зоологический журнал,* **62** (2): 259–270.
[Strelkov, P. P. 1983. Whiskered bat (Myotis mystacinus) and Brandt's bat (Myotis brandti) in the USSR and relationships between these species. Part 2. *Zoologicheskii Zhurnal*, **62** (2): 259–270. (In Russian)]

Стрелков, П. П. 1988. Бурый (Plecotus auritus) и серый (Plecotus austriacus) ушаны (Chiroptera, Vespertilionidae) в СССР. Сообщ. 1. *Зоологический журнал*, **67** (1): 90–101; Сообщ. 2. **67** (2): 287–292.
[Strelkov, P. P. 1988. Brown long-eared (Plecotus auritus) and grey long-eared (Plecotus austriacus) bat (Chiroptera, Vespertilionidae) in USSR. Part 1. *Zoologicheskii Zhurnal,* **67** (1): 90–101; Part 2: **67** (2): 287–292. (In Russian)]

Стрелков, П. П. 1999. Соотношение полов в сезон вывода потомства у взрослых особей перелетных видов летучих мышей (Chiroptera) восточной Европы и смежных территорий. *Зоологический журнал*, **78** (12): 1441–1454.
[Strelkov, P. P. 1999. Correlation of sexes in adult individuals of migratory bat species (Chiroptera, Vespertilionidae) from Eastern Europe and adjacent territories. *Zoologicheskii zhurnal*, **78** (12): 1441–1454. (In Russian)]

Стрелков, П. П. 2006. Кризис политипической концепции вида на примере рода Plecotus. *Plecotus et al.*, **9**: 3–7.
[Strelkov, P. P. 2006. The crisis of the polytypic species concept as illustrated by the genus Plecotus. *Plecotus et al.*, **9**: 3–7. (In Russian)]

Татаринов, К. А. 1956. *Звірі західних областей України*. Вид-во АН УРСР, Київ, 1–188.
[Tatarinov, K. A. 1956. *Animals of Western Regions of Ukraine*. Acad. Sci. Ukr. SSR, Kyiv, 1–188. (In Ukrainian)]

Татаринов, К. А., Ю. И. Крочко. 1988. Пути формирования фауны рукокрылых Украинских Карпат. Топачевский, В. А. (ред.). *Изученность териофауны Украины*. Наукова думка, Киев, 34–46.
[Tatarinov, K. A., Yu. I. Krochko. 1988. Ways of forming the fauna of the bats of the Ukrainian Carpathians. *In:* Topachevsky, V. A. (ed.). *Investigation of the Theriofauna of Ukraine*. Naukova Dumka Press, Kyiv, 34–46. (In Russian)]

Тищенко, В. 1999. Знахідки Myotis nattereri та Myotis bechsteini (Mammalia, Chiroptera) на півдні Тернопільської області. *Вестник зоологии*, **33**, № 3: 100.
[Tyshchenko, V. 1999. Finds of Myotis nattereri and Myotis bechsteini (Mammalia, Chiroptera) in the South of the Ternopil oblast. *Vestnik zoologii*, **33**, No. 3: 100. (In Ukrainian)]

Тищенко, В. 2003 a. Перші знахідки Myotis brandtii (Chiroptera) на Поділлі (Україна). *Вестник зоологии,* **37**, № 6: 72.
[Tyshchenko, V. 2003. First records of Myotis brandtii (Chiroptera) from Podolia (Ukraine). *Vestnik zoologii*, **37**, No. 6: 72. (In Ukrainian)]

Тищенко, В. М. 2003 b. Myotis mystacinus та M. brandtii (Chiroptera) в умовах симпатрії на Поділлі (Україна). *Вестник зоологии*, **37**, № 6: 90.
[Tyshchenko, V. 2003. Myotis mystacinus and M. brandtii (Chiroptera) from zone of sympatry in Podolia (Ukraine). *Vestnik zoologii*, **37**, No. 6: 90. (In Ukrainian)]

Цыба, А. 1998. Диагностика видов-двойников больших ночниц. *Праці Теріологічної школи*, **1**: 66–74.
[Ciba, A. 1998. Diagnostics of sibling-species of the mouse-eared bats. *Proceedings of the Theriological School*, **1**: 56–65. (In Ukrainian)]

Шевченко, Л. С., С. И. Золотухина. 2005. *Млекопитающие. Выпуск 2.* Насекомоядные, рукокрылые, зайцеобразные, грызуны. ННПМ НАН Украины, Киев, 1–238.
[Shevchenko, L. S., S. I. Zolotukhina. 2005. *Mammals. Issue 2.* Insectivores, bats, lagomorphs. National Museum of Natural History of Ukraine, Kyiv, 1–238. (In Russian)]

Aguirre, L. F., A. Herrel, R. van Damme, E. Matthysen. 2002. Ecomorphological analysis of trophic niche partitioning in a tropical savannah bat community. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biol. Sci.* **269**: 1271–1278.

Arlettaz, R., M. Ruedi, J. Hausser. 1991. Field morphological identifications of Myotis myotis and Myotis blythi (Chiroptera); a multivariate approach. *Myotis,* **29**: 7–16.

Artyushin, I. V., A. A. Bannikova, V. S. Lebedev, S. V. Kruskop. 2009. Mitochondrial DNA relationships among North Palaearctic Eptesicus (Vespertilionidae, Chiroptera) and past hybridization between common serotine and northern bat. *Zootaxa*, **2262**: 40–52.

Artyushin, I., V. Lebedev, A. Bannikova, S. Kruskop. 2012. A molecular reappraisal of the taxonomic status of Eptesicus serotinus turcomanus. *Vespertilio*, **16**: 31–42.

Benda, P., I. Horacek. 1995. Biometrics of Myotis myotis and Myotis blythi. *Myotis*, **32–33**: 45–55.

Bachanek, J., T. Postawa. 2010. Morphological evidence for hybridization in the sister species Myotis myotis and Myotis oxygnathus (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Carpathian Basin. *Acta Chiropterologica*, **12** (2): 439–448.

Barlow, K. E., G. Jones, E. M. Barratt. 1997. Can skull morphology be used to predict ecological relationships between bat species? A test using two cryptic species of pipistrelle. *Proc. Royal Society London, Series B: Biol. Sci.*, **264** (1388): 1695–1700.

Barratt, E. M., R. Deaville, T. M. Burland, M. W. Bruford, J. Jones et al. 1997. DNA answers the call of pipistrelle bat species. *Nature*, **387**: 138–139.

Bashta, A.-T., M. Piskorski, R. Myslajek, et al. 2011. Myotis alcathoe in Poland and Ukraine: new data on its status and habitat in Central Europe. *Folia Zoologica*, **60**, No. 1: 1–4.

Bashta, A.-T., I. Ivashkiv, A. Krokhmal. 2018. New records of Myotis alcathoe (Vespertilionidae, Chiroptera) in Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 163–165.

Bauer, K. 1956. Zur Kenntnis der Fledermausfauna Spaniens. *Bonner Zoologische Beiträge*, **7** (4): 296–319.

Benda, P., K. A. Tsytsulina. 2000. Taxonomic revision of Myotis mystacinus group (Mammalia: Chiroptera) in the western Palearctic. *Acta Soc. Zool. Bohem*., **64**: 331–398.

Benda, P. 2004. Myotis aurascens Kusjakin, 1935 — Steppen-Bartfledermaus. *In:* Niethammer, J., F. Krapp (eds). *Handbuch der Säugetiere Europas.* Aula-Verlag, Wiebelsheim, **4** (Fledertiere, Teil II/2): 1149–1158.

Bogdanowicz, W., R. A. van den Bussche, M. Gajewska, T. Postawa, M. Harutyunyan. 2009. Ancient and contemporary DNA sheds light on the history of mouse-eared bats in Europe and the Caucasus. *Acta Chiropterol.*, **11** (2): 289–305.

Çoraman E., A. Furman, A. Karataş, R. Bilgin. 2013. Phylogeographic analysis of Anatolian bats highlights the importance of the region for preserving the Chiropteran mitochondrial genetic diversity in the Western Palaearctic. *Conserv. Genet*., **14**: 1205–1216.

Dietz, C., O. von Helversen. 2004. *Illustrated Identification Key to the Bats of Europe.* Tubingen, Erlangen (Germany). Part 2. (Electronic publication. Ver. 1.0).

Dombrovski, V. C. 2018. Maternity colonies of Myotis brandtii

in the Polesie State Radiation-Ecological Reserve. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 91–94.

Findley, J. S. 1976. The structure of bat communities. *The American Naturalist*, **110**: 129–139.

Furman, A., E. Çoraman, Y. E. Çelik, T. Postawa, J. Bachanek, M. Ruedi. 2014. Cytonuclear discordance and the species status of Myotis myotis and Myotis blythii (Chiroptera). *Zoologica Scripta*, **43**: 549–561.

Godlevskaya, E. V. 2012. Expansion of Plecotus austriacus (Chiroptera, Vespertilionidae) range: first records in the Kyiv oblast (Ukraine). *Vestnik zoologii*, **46** (1): 88.

Goldhamerówna, R. 1903. Klucz do oznachania zwierząt krajowych, Nietoperze, Chiroptera. Kosmos, Lwów, 1–51.

Hanák, V. 1965. Zur Systematik der Bartelfledermaus Myotis mystacinus Kuhl, 1819 und des Vorkommen von Myotis ikonnikovi Ognev, 1912 in Europa. *Vestn. Ceskoslov. spol. zool*., **29** (4): 353–367.

Helversen, O., K.-G. Heller, F. Mayer et al. 2001. Cryptic mammalian species: a new species of whiskered bat (Myotis alcathoe n. sp.) in Europe. *Naturwissenschaften*, **88**: 217–223.

Hulva, P., I. Horáček, P. P. Strelkov, P. Benda. 2004. Molecular architecture of Pipistrellus pipistrellus/Pipistrellus pygmaeus complex (Chiroptera). *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **32**: 1023–1035.

Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, **93**, No. 870: 145–159.

Ibáñez, C., J. L. García-Mudarra, M. Ruedi, B. Stadelmann, J. Juste. 2006. The Iberian contribution to cryptic diversity in European bats. *Acta Chiropterologica*, **8** (2): 277–297.

Ifrim I., N. Valenciuc. 2006. Myotis brandtii, Eversmann 1845, new species for the Chiroptera fauna of Moldavia (Romania). *Analele Ştiinţifice ale Universităţii „AL. I. CUZA" Iaşi, s. Biologie animală*, **52**: 225–228.

Jones, G., S. M. van Parijs. 1993. Bimodal echolocation in pipistrelle bats: are cryptic species present? *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biol. Sci*., **251**: 119–125.

Juste, J., P. Benda, J. L. Garcia-Mudarra, C. Ibànez. 2013. Phylogeny and systematics of Old World serotine bats (genus Eptesicus, Vespertilionidae, Chiroptera): an integrative approach. *Zoologica Scripta*, **42** (5): 441–457.

Kaňuch, P., A. Fornůsková, T. Bartonička, et al. 2010. Do two cryptic pipistrelle bat species differ in their autumn and winter roosting strategies within the range of sympatry? *Folia Zoologica*, **59**, Is. 2: 102–107.

Lanza, B. 1960. Su due species criptiche di Orecchione: "Plecotus auritus" (L.) & "Plecotus wardi" Thomas (Mammalia, Chiroptera). *Monitore Zoologico Italiano,* **68**, No. 12: 7–23.

Mayer, F., O. von Helversen, 2001. Sympatric distribution of two cryptic bat species across Europe. *Biological Journal of the Linnean Society,* **74**: 365–374.

McNab, B. K. 1971. The structure of tropical bat faunas. *Ecology*, **52**: 352–358.

Niermann, I., M. Biedermann, W. Bogdanowicz, R. Brinkmann, Y. Lebris, et al. 2007. Biogeography of the recently described Myotis alcathoe von Helversen and Heller, 2001. *Acta Chiropterologica*, **9**: 361–378.

Postawa, T., I. Zagorodniuk, Ju. Bachanek. 2012. Pattern of cranial size variation in two sibling species Plecotus auritus and P. austriacus (Chiroptera: Vespertilionidae) in contact zone. *Journal of Zoology (London)*, **288** (4): 294–302

Pucek, Z. (red.). 1984. *Klucz do oznaczania ssakow Polski.* Panstw. Wydaw. Nauk., Warszawa, 1–388.

Rebrov, S. 2014. Long-eared bats of Plecotus genus in Luhansk region. *Studia Biologica*, **8**, № 2: 141–148.

Ruedi, M., F. Mayer. 2001. Molecular systematics of bats of the genus Myotis (Vespertilionidae) suggests deterministic ecomorphological convergences. *Mol. Phylogen. Evol*., **21** (3): 436–448.

Ruprecht, A. 1974. The occurrence of Myotis brandtii (Eversmann, 1845) in Poland. *Acta Theriologica,* **19**, No. 6: 81–90.

Rybár, P. 1976. A craniometric comparison of holocene populations of Myotis mystacinus (Kuhl, 1819) and M. brandti (Eversmann, 1845). *Bijdragen tot de Dierkunde*, **46**: 71–79.

Sachanowicz, K., M. Piskorski, A. Tereba. 2017. Systematics and taxonomy of Pipistrellus kuhlii (Kuhl, 1817) in Central Europe and the Balkans. *Zootaxa*, **4306** (1): 53–66.

Savin, A., S. Andreev, V. Nistreanu. 2015. Bats. *In:* Munteanu, V. (ed.). *The Red Book of the Republic of Moldova.* I. E. P. Ştiinţa, Chişinău, 239–254.

Schluter, D. 2000. Ecological character displacement in adaptive radiation. *The American Naturalist*, **156**, Supplement (October): S4–S16.

Siemers, B. M., S. M. Swift. 2006. Differences in sensory ecology contribute to resource partitioning in the bats Myotis bechsteinii and Myotis nattereri (Chiroptera). *Behavioral Ecology and Sociobiology*, **59** (3): 373–380.

Soriano, P. J. 2000. Functional structure of bat communities in tropical rainforests and Andean cloud forests. *Ecotropicos*, **13** (1): 1–20.

Spitzenberger, F., P. P. Strelkov, H. Winkler, E. Haring. 2006. A preliminary revision of the genus Plecotus (Chiroptera, Vespertilionidae) based on genetic and morphological results. *Zoologica Scripta,* **35** (3): 187–230.

Topal, G. 1958. Morphological studies on the os penis of bats in the Carpathian Basin. *Ann. Hist.-Nat. Mus. Nat. Hungarici* (ser. nova), **50** (9): 331–342.

Tsytsulina, K., M. H. Dick, K. Maeda, R. Masuda. 2012. Systematics and phylogeography of the steppe whiskered bat Myotis aurascens Kuzyakin, 1935 (Chiroptera, Vespertilionidae. *Rus. J. Theriol.*, **11**, No. 1: 1–20.

Wilson, D. E., D.-A. Reeder (eds). 1993. *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference (2nd ed.).* Smithsonian Inst. Press, Washington, London, 1–1206.

Wilson, D. E., D.-A. Reeder (eds). 2005. *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference (Third edition)*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, 1–2142.

Wołoszyn, B. W. 1991. *Jaki to nietoperz? Polowy klucz do oznaczania nietoperzy krajowych*. Krakowskie Wydawnictwo Zool., Krakow, 1–56.

Zagorodniuk, I. 1998 a. Bats in the Lviv Natural History Museum: description and comparative analysis of the collection. *Proc. State Natural History Mus. Lviv*, **14**: 77–82.

Zagorodniuk, I. V. 1998 b. Whiskered bats (Myotis ex gr. mystacinus) in Ukraine. *In:* Uhrin, M. (ed.). *Abstracts: 2nd Intern. Conf. on Carpathian Bats*. Nova Sedlica, 13–14.

Zagorodniuk, I. V. 1999. Taxonomy, biogeography and abundance of the horseshoe bats in Eastern Europe. *Acta zoologica cracoviensia,* **42** (3): 407–421.

Zagorodniuk, I. 2001. Species of the genus Plecotus in the Crimea and neighbouring areas in the Northern Black Sea Region. *In:* Woloszyn, B. W. (ed.). *Proceedings of the VIII ERBS. Vol. 2: Distribution, Ecology, Paleontology and Systematics of Bats.* Platan Publ. House, Krakow, 159–173.

Zagorodniuk, I., T. Postawa. 2007. Spatial and ecomorphological divergence of Plecotus sibling species (Mammalia) in sympatry zone in Eastern Europe. *Proceedings of the State Natural History Museum, Lviv,* **23**: 215–224.

Zagorodniuk, I. 2014. Changes in taxonomic diversity of Ukrainian mammals for the last three centuries: extinct, phantom, and alien species. *Proceedings of the Theriological School*, **12**: 3–16.