



CLOSE SPECIES OF RODENTS OF THE SUPERFAMILY MUROIDAE IN THE FAUNA OF UKRAINE: TAXONOMY, BIOGEOGRAPHY, DIAGNOSTICS, AND ECOMORPHOLOGY

Igor Zagorodniuk 

Key words

rodents, Muroidea, taxonomy, distribution, differences, ecomorphology, East Europe

doi

<http://doi.org/10.15407/TU1903>

Article info

submitted 05.08.2019
revised 13.03.2020
accepted 14.05.2020

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Igor Zagorodniuk; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01030 Ukraine; Email: zoozag@ukr.net; orcid: 0000-0002-0523-133X

Abstract

The results of the revision of the species composition and related knowledge on taxonomy, biogeography, diagnostics, variability, and ecomorphology of polytypic groups of murine rodents in the superfamily Muroidea are presented. These are five former ‘large’ species: ‘wood mice’, ‘typical mice’, ‘water voles’, ‘pine voles’ and ‘common voles.’ Each of these groups is represented in the fauna of Ukraine and neighbouring countries by 2–3 species. The two most difficult for revision and for background monitoring are ‘wood mice’ and ‘common voles’, each of which is represented in the fauna of the region by three morphologically similar species of different kinship, among which one (the most genetically distant) is widely sympatric to the other two species that are allopatric. Among ‘wood mice’, such species are *Sylvaemus uralensis* (= *microps*) against the pair of *S. sylvaticus* + *S. witherbyi* (= *S. falzfeini*), and among the ‘common voles’ it is *Microtus levis* (= *rossiaemerdionalis*) against the pair of *M. arvalis* + *M. obscurus*. The other three pairs of species are generally more diverged (at least in terms of habitats and ecology, and in some cases morphology) and clearly less sympatric species. In the group of ‘typical mice’, *Mus ‘musculus’* (s.l.), there is a pair of synanthropic and exanthropic forms—*M. musculus* and *M. spicilegus* (= *M. sergii*), which usually do not interact in nature, and therefore are poorly diverged in morphology. In the group of ‘water voles’, there is an allopatric pair represented by the Carpathian–Rožtochchian (essentially mountainous, associated with meadows) and lowland hydrophilic forms, *Arvicola scherman* and *A. amphibius* (= *A. terrestris*). In the group of ‘pine voles’, there is a sympatric pair of species, one of them has limited distribution in the Carpathians (*Terricola tatricus*), but the other (*T. subterraneus*), being sympatric to the former in the Carpathians, also forms abundant populations in lowland forests, both in the forest zone and in the bairak steppe zone. Morphological differentiation between them is generally high, but the Eastern Carpathian form of *T. tatricus* is the smallest in a row of mountain forms of *Terricola* (*multiplex*, *tatricus*, and *zykovi*), which was the reason for its long-term non-recognition in the fauna of Ukraine. For all species, descriptions are presented, including five standard parts for this series of publications: general remarks, taxonomy (including nomenclature), distribution (including biotopes), diagnostics (including variability), and ecomorphology.

Cite as

Zagorodniuk, I. 2020. Close species of rodents of the superfamily Muroidea in the fauna of Ukraine: taxonomy, biogeography, diagnostics, and ecomorphology. *Therologia Ukrainica*, **19**: 3–26. [In Ukrainian, with English summary]

БЛИЗЬКІ ВИДИ ГРИЗУНІВ НАДРОДИНИ MUROIDAE У ФАУНІ УКРАЇНИ: ТАКСОНОМІЯ, БІОГЕОГРАФІЯ, ДІАГНОСТИКА, ЕКОМОРФОЛОГІЯ

Ігор Загороднюк

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

Close species of rodents of the superfamily Muroidea in the fauna of Ukraine: taxonomy, biogeography, diagnostics, and ecomorphology. — I. Zagorodniuk. — The results of the revision of the species composition and related knowledge on taxonomy, biogeography, diagnostics, variability, and ecomorphology of polytypic groups of murine rodents in the superfamily Muroidea are presented. These are five former ‘large’ species: ‘wood mice’, ‘typical mice’, ‘water voles’, ‘pine voles’ and ‘common voles.’ Each of these groups is represented in the fauna of Ukraine and neighbouring countries by 2–3 species. The two most difficult for revision and for background monitoring are ‘wood mice’ and ‘common voles’, each of which is represented in the fauna of the region by three morphologically similar species of different kinship, among which one (the most genetically distant) is widely sympatric to the other two species that are allopatric. Among ‘wood mice’, such species are *Sylvaemus uralensis* (= *microps*) against the pair of *S. sylvaticus* + *S. witherbyi* (= *S. falzfeini*), and among the ‘common voles’ it is *Microtus levis* (= *rossiaemeridionalis*) against the pair of *M. arvalis* + *M. obscurus*. The other three pairs of species are generally more diverged (at least in terms of habitats and ecology, and in some cases morphology) and clearly less sympatric species. In the group of ‘typical mice’, *Mus ‘musculus’* (s. l.), there is a pair of synanthropic and exanthropic forms—*M. musculus* and *M. spicilegus* (= *M. sergii*), which usually do not interact in nature, and therefore are poorly diverged in morphology. In the group of ‘water voles’, there is an allopatric pair represented by the Carpathian–Roztochchian (essentially mountainous, associated with meadows) and lowland hydrophilic forms, *Arvicola scherman* and *A. amphibius* (= *A. terrestris*). In the group of ‘pine voles’, there is a sympatric pair of species, one of them has limited distribution in the Carpathians (*Terricola tatricus*), but the other (*T. subterraneus*), being sympatric to the former in the Carpathians, also forms abundant populations in lowland forests, both in the forest zone and in the bairak steppe zone. Morphological differentiation between them is generally high, but the Eastern Carpathian form of *T. tatricus* is the smallest in a row of mountain forms of *Terricola* (*multiplex*, *tatricus*, and *zykovi*), which was the reason for its long-term non-recognition in the fauna of Ukraine. For all species, descriptions are presented, including five standard parts for this series of publications: general remarks, taxonomy (including nomenclature), distribution (including biotopes), diagnostics (including variability), and ecomorphology.

Key words: rodents, Muroidea, taxonomy, distribution, differences, ecomorphology, East Europe.

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

Submitted: 05.08.2019. Revised: 13.03.2020. Accepted: 14.05.2020.

Вступ

Пам'яті Миколи Воронцова (1934–2000), одного з моїх учителів, славного морфолога, ейдолога, еволюціоніста

Гризуні надродина Muroidea (= Muroidei) охоплюють в обсязі фауни України та суміжних країн три близькі родини — Cricetidae, Arvicolidae, Muridae (Павлинов & Лисовский 2012; Загороднюк & Ємельянов 2012), яким нерідко дають статус підродин однієї великої родини Muridae s. l. (напр. McKenna & Bell 1997) або двох родин — Cricetidae s. l. та Muridae (Wilson & Reeder 2005). Ця надродина (епіродина) є найбільш диференційованою на роди та види у всіх можливих обсягах — від фауни будь-якого природного регіону чи України в цілому до фауни континенту та світової фауни. І не випадково у складі цієї епіродина виявлено значну частку криптичного різноманіття, зокрема й видів-двійників, аловидів, квазівидів і форм неясного статусу, представлених і в Україні (Загороднюк 1998; Загороднюк & Ємельянов 2008). Загалом в обсязі фауни України таких двійникових груп сім (табл. 1).

Завдяки таким доповненням оцінки видового багатства Muroidae (Muroidei) складають 27 видів, що становить понад 1/2 відомих у складі фауни України видів гризунів, яких є 52, включно з сімома чужорідними (Загороднюк & Ємельянов, 2012; Zagorodniuk 2014).

Власне, завдяки саме цій групі гризунів маємо прояви всіх варіантів полівидовості, включно з морфологічно близькими видами, класичними (симпатричними) видами-двійниками, аловидами, квазівидами, видами у стадії становлення, екорасами тощо (Загороднюк & Ємельянов 2008). Отже, мовиться про все те різноманіття проявів і станів «видовості», яке почали визнавати вже після класичних фауністичних зведень 1950–1970-х років, коли списки регіональних фаун виглядали стабілізованими і всіма визнавалися, що подальші зміни стосуватимуться виключно уточнень меж ареалів та, інколи, валідних назв.

Проте, введення в практику діагностики й аналізу мінливості порівняльно-генетичних методик аналізу, зокрема й каріологічних і в цілому цитогенетичних, біохімічних тощо дало спочатку незначний, але надалі бурхливий розвиток таксономії, у бік не лише уточнення видових меж окремих найбільш показових пар, але й докорінної ревізії видового складу великих груп (Воронцов 1958; Воронцов *et al.* 1972). Прикладами успішних ревізій стали «водяні», «чагарникові» та «звичайні» «полівки», «хатні» й «лісові» «миші» (табл. 1).

Якщо «протилежна» група гризунів — non-Muroidae — у своїй варіативній таксономічній частині представлена виключно аловидовими комплексами (Загороднюк 2019), то ця група, Muroidae, подібно до кажанів (Загороднюк 2018), є більш диференційованою на рівні надвидових груп, і у їхньому складі є цілий спектр проявів виду. За індексом проблемності (Загороднюк & Ємельянов 2008) ця група посідає перше місце серед ссавців фауни України. Значною мірою це можна пояснити тим, що ця група є еволюційно наймолодшою, і тому в її складі є значна частка форм, що перебувають на початкових стадіях морфологічної диференціації (Загороднюк 2004), а, одночасно, і значна частка видів, що знаходяться в процесі свого розселення (Zagorodniuk 2019), внаслідок якого вони формують пари близьких симпатричних видів (Загороднюк 2005 *a*), натомість серед них фактично не відомі вимерлі в історичні часи форми. Натомість серед немисовидних такі приклади є численними.

Такі початкові стадії диференціації, як зазначено автором раніше, власне, і визначають триаду найважливіших міжвидових еволюційних взаємодій (Загороднюк 2011), а саме:

- у біогеографічній площині — співвідношення явищ парапатрії та симпатрії,
- у сенсі репродуктивних взаємодій — співвідношення явищ гібридизації/ізоляції,
- у сенсі екоморфології — диференціація в гільдії або конкурентне виключення.

Мета цієї праці — підбити підсумки таксономічних ревізій надродини «мишових» гризунів фауни України щодо їх криптичного різноманіття¹ та проаналізувати закономірності формування високого видового багатства й механізми його підтримання.

Таблиця 1. Варіативна частина видового списку теріофауни України, за якою відрізняються списки ссавців у оглядах різного часу протягом ХХ ст.>: фрагмент таблиці стосовно Muroidae (за: Загороднюк 2010)

Table 1. The variable part of the species list of mammals of Ukraine due to which faunal lists differ in fauna reviews published the 20th century: fragment of a table concerning Muroidae (after Zagorodniuk, 2010)

Група видів	«Нові» нині визнані види цієї групи	«Материнський» вид	Рік визнання*
лісові миші	<i>Sylvaemus witherbyi</i> — мишак степовий	був у складі <i>S. sylvaticus</i>	1989
лісові миші	<i>Sylvaemus uralensis</i> — мишак уральський	був у складі <i>S. sylvaticus</i>	1952/1980
хатні миші	<i>Mus spicilegus</i> — миша курганцева	був у складі <i>M. musculus</i>	1927/1989
водяні щурі	<i>Arvicola scherman</i> — щур гірський	був у складі <i>A. amphibius</i>	2001
чагарникові полівки	<i>Terricola taticus</i> — нориця татринська	був у складі <i>T. subterraneus</i>	1952/1988
звичайні полівки	<i>Microtus levis</i> — полівка лучна	був у складі <i>M. arvalis</i>	1969/1975
звичайні полівки	<i>Microtus obscurus</i> — полівка алтайська	був у складі <i>M. arvalis</i>	1991

* Визнання статусу загалом і наявності у фауни України (для *Mus spicilegus* був час забуття 1950–1990-х рр.).

¹ Розділ «Матеріал та методи» викладено у першій частині цього огляду (Загороднюк 2019).

Групи двійників і «малі» види в їх складі

Як зазначено вище, у складі фауни України є 5 таксонів, яких тривалий час розглядали як один вид, а поділ якого на дрібніші форми вважали необґрунтованим. Час і темп визнання їхньої неоднорідності відмінні у різних групах (табл. 1), проте загалом це сталося на межі 1980–1990-х років, що знівелювало всі наявні на той час огляди теріофауни. Проблема ця є значною мірою не вирішеною й дотепер, надто на рівні практичного застосування знань, зокрема у природоохороні, в санепідемслужбі, в музейній справі, в освіті тощо. До певної міри цей процес вдалося зрушити в царині підготовки Червоної книги України (див. далі). Окрім цього, стосовно частини груп дотепер немає однозначного визнання чи однозначного спростування видового рангу (напр., *Arvicola scherman*, *Microtus obscurus*) та актуальних назв (напр. *Microtus levis*, *Sylvaemus witherbyi*), а щодо багатьох «малих» видів не визначено межі поширення, надто в зонах очікуваної їх симпатрії, що суттєво позначається на визнанні чи невизнанні їх у складі фауни тих чи інших регіонів і навіть країн².

У низці випадків це визначається аловидовим статусом «малих» видів, оскільки його можна вільно трактувати — як видовий чи підвидовий, хоча часто це не надто принципово для вікарних форм (Загороднюк 2001). Зокрема, це відбувається в парах *Arvicola amphibius* + *scherman* та *Microtus arvalis* + *obscurus*. Власне, щодо аловидів питання їх картування і перевизначення колекцій значно спрощені, оскільки часто зводиться до перевизначень матеріалу за географічним критерієм. Так, власне «лісова миша», *Sylvaemus sylvaticus* (s. str.) відсутня в Криму, а її двійник *S. uralensis* — на Волино-Поділлі, *Terricola tatricus* (і проблема з її ідентифікацією) є тільки в Карпатах, а *Arvicola amphibius* + *scherman* фактично парапатричні, з межею по Поділлю та Розточчю (Загороднюк 2005 а та ін.). На схід від лінії Одеса-Суми, за винятком східних районів Луганщини і гірського Криму, група «звичайних полівок» представлена тільки видом *Microtus levis*, а в гірському Криму — тільки *Microtus obscurus* (ibid.). Тому географічні дані є вкрай важливим як для оцінки міжвидових взаємин, так і для перевизначення великих масивів колекційного матеріалу.

Описи таксономічної історії, діагностики чи поширення розглянутих у цьому повідомленні груп є розлогішими порівняно з попередніми розділами через те, що частина груп складена не двома, а трьома видами чи формами, яким надавали статус видів.

Група *Sylvaemus sylvaticus* (лісові миші)

Загальні зауваги. За останні 100 років еволюція поглядів на видовий склад «лісових мишей» України зазнала значних змін. Вихідною концепцією було визнання одного політипного виду, який від часів К. Кесслера й О. Черная позначали як *Mus sylvaticus*. Надалі завдяки дослідженням В. Переверзева (1915) розрізняли дві форми (як раси) — *Mus sylvaticus princeps* та *Mus sylvaticus mosquensis* (Шарлемань 1920)³; у сучасному розумінні — *Sylvaemus tauricus* + *sylvaticus* та *S. uralensis*. Першим про два види — *Mus sylvaticus* та *M. flavicollis* — написав Б. С. Вальх (1914) і з роками така точка зору стала загальною. Починаючи з огляду Мигуліна 1927 р., їх іменували *Sylvaemus sylvaticus* та *S. flavicollis* (Мигулін 1927), надалі віднесених до *Mus* (*Silvimus*) (Мигулін 1937), *Apodemus* (Корнеєв 1965 та ін.), а надалі — знову *Sylvaemus* (Загороднюк 1993), проте вже у складі 4 видів (Межжерин & Загороднюк 1989; Межжерин 1993, 1997; Загороднюк *et al.* 1997). Цей поворот (4 види) пов'язаний не з виявленням і підняттям рангів локальних географічних рас, а з системною ревізією, що показала наявність широко симпатричних видів «лісових мишей».

² Кричущим випадком невизнання загальноновизнаних видів є білоруський ретроградний тренд вважати «хромосомні» види «звичайних» полівок артефактами (див.: Машков *et al.* 2019).

³ За Шарлеманем (1920), «На території України поки що відомо два підроди [= підвиди — I. 3.] лісової миші: 1) лісова рудогорла миша, *Mus sylvaticus princeps* Вагг.-Нам. невелика, з ярко-рудюю барвою спини і рудим кружком на грудині та 2) лісова московська миша, *Mus sylvaticus mosquensis* Огп., дрібніша, рудувато-сіробіла, без рудого кружка на грудині. Перша відміна розмножена по всій Україні, другу знайдено тільки на Харківщині і мною в останній рік коло Київа.» (с. 36).

Завдяки цьому відбулася зміна концепції двох напіввидів чи (надалі) видів з широкою «гібридизацією» між ними (Ларина 1958) визнанням кількох широко симпатричних видів (Межжерин 1997), два з яких виявилися умовно «гібридними» між двома крайніми формами (de facto *S. tauricus* та *S. uralensis*). «Гібридизацію» пояснювало помітне перекривання практично всіх досліджених екоморфологічних ознак, які є подібними у всіх *Sylvaemus* (Загороднюк & Кавун 2000; Лашкова & Дзевєрин 2004). Врешті, жодне з досліджень колег-генетиків не показало наявності гібридів між «малими» видами *Sylvaemus*.

Таксономія. Якщо окремішність і монотиповість *Sylvaemus flavicollis* (= *tauricus*) у межах східноєвропейських *Sylvaemus* є однозначною, то таксономія дрібних форм «лісових мишей» зазнала значних змін. Насамперед поява свідчень про поширення нового для Європи виду — *Apodemus microps*, описаного з території Словаччини (Kratochvil & Rosicki 1952; Kratochvil & Zeida 1962) — неочікувано завершилася знахідкою цього виду в Україні (Полушина & Вознюк 1980) і подальшою низкою реідентифікацій колекцій, зокрема й проведених у кінці 1980-х автором (колекції ННПМ та ЗММУ). Це дозволило виявити «*microps*» у багатьох районах України, країн Балтії та всього східноєвропейського простору до Уралу включно (Межжерин & Загороднюк 1989; Межжерин & Михайленко 1991; Загороднюк & Милютин 1992; Загороднюк & Межжерин 1992 та ін.). Проведений аналіз колекцій і публікацій показав, що більшість описів «*Apodemus sylvaticus*» стосувалися «нового» для фауни Європи виду *A. microps*, закономірно перейменованого нами на *Sylvaemus uralensis* (Загороднюк 1992a; 1993; Загороднюк & Милютин 1992). Врешті, ця ситуація була визнана в наступних оглядах (Громов & Ербаєва 1995; Zagorodniuk 1996b; Межжерин 1997).

У зв'язку з цим було переглянуто і суттєво скорочено перелік форм, які належать до *Sylvaemus sylvaticus* (s. str.), а для стабілізації номенклатури фіксовано неотип *sylvaticus* (Загороднюк 1993); показано, що на схід цей вид поширений не далі східних меж України й Білорусі (ibid.). Тобто, більшість описів «лісових мишей» в Україні й Білорусі стосувалися власне *S. sylvaticus*, а «лісових мишей» більш східних теренів — *S. uralensis*⁴. Подальші дослідження стосовно можливої диференціації всередині *S. sylvaticus* (s. str.) показали певний рівень окремішності східних і західних форм цього виду з межею приблизно по Дніпру, проте цим відмінностям не було надано вагомого таксономічного рангу (Michaux *et al.* 2003; Hooper *et al.* 2007; Гащак *et al.* 2008), і ця тема не отримала розвитку.

Ситуація зі степовими формами *Sylvaemus* виявилася не менш складною. При пошуках *A. microps* і реідентифікаціях «*A. sylvaticus*» автором з колегами виявлено низку місць спільного існування цього виду з *S. sylvaticus* (Емельянов *et al.* 1987), проте морфологічна неоднорідність вибірок залишала питання діагностики *S. sylvaticus* відкритим, що врешті було розв'язано колегами-генетиками (Межжерин 1987; Воронцов *et al.* 1989). Електрофорез протеїнів підтвердив припущення про окремішність приазовських «мишей», зокрема з Асканії-Нової, Чорноморського заповідника та Степового Криму, що дозволило описати новий вид — «*Apodemus falzfeini*» (Межжерин & Загороднюк 1989). Надалі було показано, що ця форма ідентична низці інших географічних форм степових *Sylvaemus*, включно з *fulvipectus*, *chorasanicus*, *hermonensis* та ін. (Загороднюк *et al.* 1997), для якої пропонували як найдавнішу назву спочатку *Sylvaemus arianus* (Blanford, 1881) (Zagorodniuk & Tkach 1996), а надалі — *Apodemus witherbyi* (Thomas, 1902) (Krystufek 2002)⁵.

⁴ Важливо обережно ставитися до вернакулярних назв і їх узгодження з науковими назвами. Російські колеги у зв'язку з тим, що більшість географічних популяцій колишнього «*A. sylvaticus*», поширених у РФ, мають бути перевизначені як *S. uralensis* (Загороднюк & Милютин 1992; Загороднюк 1993), залишили за *S. uralensis* назву «лісова миша» (Бобров *et al.* 2008: 76) або «мала лісова миша» (Павлинов & Лиссовский 2012). Для уникнення плутанини між *S. sylvaticus* (auct.) та *sylvaticus* (s. str.) в українській номенклатурі для «*S. sylvaticus*» запропоновано вживати номен «мишак європейський» (Загороднюк & Емельянов 2012), чим підкреслено особливості його ареалу і потребу відрізнити його від всіх східних «лісових мишей».

⁵ Борис Криштуфек зазначає: «*Mus arianus* is not a part of *A. uralensis* nor *A. hermonensis* but it might represent a junior synonym of *A. flavicollis*» (с. 49), «*witherbyi* might be a senior synonym of *A. hermonensis*» (с. 49); тобто «*arianus*» переходить до «*flavicollis*», а те, що автор називав «*arianus*», стає «*witherbyi*».

Поширення. Ключовими видами «лісових мишей», яких тривалий час розглядали у складі *S. sylvaticus* (s. l.) і які виявилися широко розповсюдженими по ареалу *S. sylvaticus* auct., стали: *S. uralensis* (= *microps*) та *S. witherbyi* (= *fulzfeini* = *fulvipectus* etc.). Тепер ми знаємо, що *S. uralensis* є широко симпатричним із *Sylvaemus sylvaticus* (насамперед на території України і частково інших країн), а *S. witherbyi*, найімовірніше, навпаки, є чітко парапатричним щодо *S. sylvaticus* (s. str.). Історія виявлення цих «нових» видів, а надто *Apodemus microps* нагадувала «парад фаунітетів», коли вид знаходили все у нових країнах і регіонах.

Щодо теренів Східної Європи основними здобутками, на думку автора, стало виявлення виду в українському Закарпатті (Полушина & Вознюк 1980) та в Молдові (Мунтяну & Савин 1981) як перші вказівки для фауни СРСР, що невдовзі було підтверджено і генетичними даними (Межжерин 1987). Найбільшою новиною стали перевизначення «лісових» мишей як *S. uralensis* з Естонії, пн.-сх. Білорусі та Валдаї на півночі Східної Європи (Загороднюк & Милютин 1992; Загороднюк & Межжерин 1992) та на її сході, зокрема на Полтавщині та Слобожанщині (Загороднюк 1993 та ін.). Ці дані підтвердили ідею про те, що більшість знахідок «лісової» миші з теренів СРСР на схід до Алтаю є насправді знахідками «*Apodemus microps*» (Межжерин & Загороднюк 1989; Межжерин & Михайленко 1991).

Тому після такого «рокірування» видів і визнання всіх «лісових мишей», поширених на схід від України й Білорусі як *Sylvaemus uralensis* (= *Apodemus microps*), новиною стали знахідки *S. sylvaticus* (s. str.) на межі України та РФ (Загороднюк 1993, 1994), що надалі підтвердили дослідження з використанням генних маркерів (Orlov *et al.* 1996; Стахеев *et al.* 2011). Це й найбільш просунуті на схід місця знаходження *S. sylvaticus* (рис. 1).

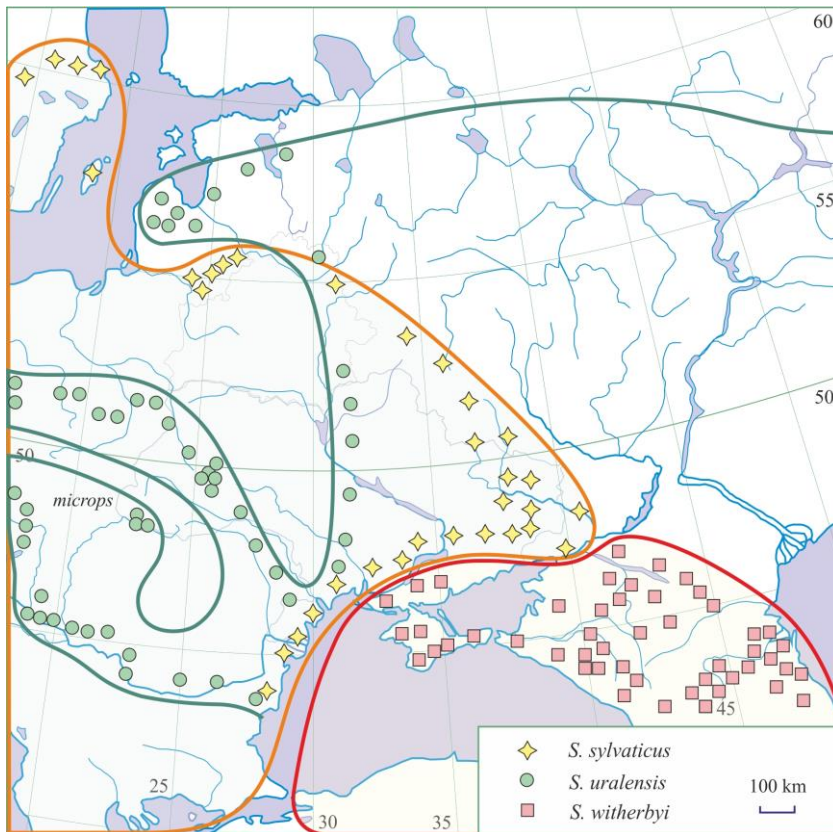


Рис. 1. Просторові взаємини малих видів «лісових мишей» (*Sylvaemus* ex gr. 'sylvaticus') у Східній Європі: *S. sylvaticus*, *S. uralensis*, *S. witherbyi* (за: Загороднюк 2005 а, зі змінами).

Для *S. sylvaticus* вказано найсхідніші знахідки, для *S. uralensis* — найзахідніші, для *S. witherbyi* — усі місця знаходження. Очевидна висока узгодженість меж ареалів усіх видів.

Fig. 1. Spatial relations of small species of *Sylvaemus* ex gr. 'sylvaticus' in Eastern Europe: *S. sylvaticus*, *S. uralensis*, and *S. witherbyi* (after: Zagorodniuk 2005 a, with modifications). For *S. sylvaticus*, the easternmost finds are shown, the westernmost for *S. uralensis*, and all records for *S. witherbyi*. The high consistency of the boundaries of the geographic ranges of all species is obvious.

У Східній Європі однією з найбільших загадок у поширенні цих видів стала Волино-Подільська петля ареалу *S. uralensis* (Загороднюк 2005 a), визнана і в інших оглядах (Kryštufek *et al.* 2016). Її автор пояснює наявністю двох центрів розселення — південно-західного (балкансько-паннонського) і східного, включно з уральським, кавказьким і кримським рефугіумами (Zagorodniuk 2020). Відсутність цього виду в західній і центральній Білорусі, на Волині, Поліссі й Поділлі виразно контрастує з його знахідками на півдні Польщі (Cichocki *et al.* 2011), Опіллі (Шевчик 1998), Литві (Juškaitis *et al.* 2016), пд.-сх. Білорусі (Саварин 2011). Наявні дані свідчать про ізолюваність ареалу *S. uralensis microps* від східніших форм, хоча в північному Причорномор'ї ареали наразі, ймовірно, сходяться⁶. Одночасно конфігурація ареалу *Sylvaemus witherbyi* цілком узгоджена з комплексом типово-степових видів, включно з *Microtus socialis*, *Stylodipus telum* тощо (Загороднюк 2019). Ареал *S. witherbyi* в рівнинному Криму і на материк у межах таврійських степів не перекривається з іншими *Sylvaemus*, проте у східному Приазов'ї та Передкавказзі ситуація складніша й ареали всіх відомих у регіоні видів мишаків переплетені, проте деталі цього треба уточнювати.

Діагностика. Усі види роду *Sylvaemus* виявляють значний рівень подібності, що визначається однотипним екоморфологічним типом усіх видів роду і значною подібністю всіх ознак, включно з краніальними, а надто ознак метричних. За метричними ознаками (зокрема й краніометричними) види настільки подібні, що відносно стабільне за результатами визначення можливе тільки з урахуванням статі (самці більші) й онтогенетичного віку (Загороднюк & Кавун 2000), а в низці випадків — лише за комплексом ознак, поєднаних у дискримінантну функцію (Загороднюк 1993; Лашкова *et al.* 2005). Окрім досліджень автора (Загороднюк & Федорченко 1993; Загороднюк 2004 та ін.) подібні результати показано і в дослідженнях багатьох інших колег (напр. Varčiová & Macholán 2009; Jojić *et al.* 2014; Barkaszi 2018 та ін.). У низці випадків важливу роль відіграє і знання географії, оскільки у всіх видів виразна географічна мінливість метричних ознак (Загороднюк 2005 b).

Оскільки всі види є дуже подібними за пропорціями, відмінності між ними виявляються за тими самими ознаками, які наводилися і в класичних працях, в яких визнавали тільки два найбільш поширені в Європі види — *Apodemus flavicollis* (= *tauricus*) і *A. sylvaticus*, а надто за довжиною лапки (при аналізі екстер'єрних ознак) і довжиною верхнього ряду кутніх зубів (при аналізі краніальних ознак) (Аргиропуло 1940 та ін.). Сучасні дані, отримані для всього комплексу близьких видів східноєвропейських *Sylvaemus* (а їх тепер визнають чотири), свідчать про ключову роль таких краніометричних ознак (за: Загороднюк 2004, 2007b): довжина зубних рядів, довжина різцевих отворів, довжина черепа, висота мозкової капсули.

Усі вони в різних комбінаціях були використані в запропонованих різними дослідниками дискримінантних функціях (див. вище), проте головною проблемою їх використання є потреба врахування віку і до певної міри статі, оскільки всі ці ознаки формують єдину плеяду, мінливість у якій збігається як при порівняннях видів, так і вікових груп. Тому важливим є контроль віку (насамперед за рівнем стирання зубних коронок і ступенем скульптурованості черепа) та увага для неметричних ознак (напр., лобно-тім'яний шов або задньопіднебінна вирізка) або ознак, які можуть бути трактовані як меристичні (напр., розміри та форма різцевих отворів). Такі ознаки автор пропонував і з успіхом використовував для розрізнення найбільш подібних видів з групи «малих» мишаків, зокрема при виокремленні зі складу групи «*sylvaticus*» видів *S. witherbyi* та *S. uralensis* (Загороднюк *et al.* 1997).

Ключовими меристичними ознаками в групі «малих» мишаків є: 1) форма лобно-тім'яного шва, 2) розмір і форма різцевих отворів, 3) форма задньопіднебінної вирізки (*ibid.*). Окремі приклади показано на рис. 2. Докладніше ці ознаки буде описано в наступному повідомленні (Zagorodniuk 2020). Кожний з видів вирізняється принаймні парою таких ознак, що є дуже важливим доповненням до діагностично вагомих метричних ознак, надто при аналізі субадультусних форм. Найбільш відмінним поміж інших є *S. witherbyi*.

⁶ Опис мережива ареалу *S. uralensis* у Східній Європі, надто між Дністром і Дніпром (включно з західними *S. u. microps* та східними *S. uralensis* s. str.) буде представлено в окремій праці (Zagorodniuk 2020).

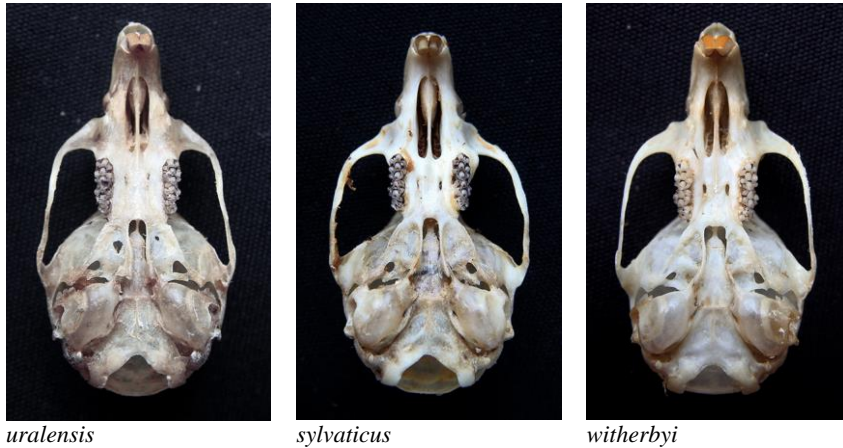


Рис. 2. Краніальні особливості дрібних *Sylvaemus*; приклади з ознаками дорзальної поверхні черепа: *a* — лобно-тім'яний шов, що формує округлу дугу у *S. witherbyi*; *b* — задній край різцевих отворів, великих і широких, найбільш наближених до M^1 у *S. sylvaticus*; *c*, задньопіднебінна вирізка у *S. witherbyi*, яка має широку кутасту форму тільки у цього виду.

Fig. 2. Cranial features of small *Sylvaemus* species; examples with characters on the dorsal skull surface: *a*, fronto-temporal suture, which forms a rounded arch in *S. witherbyi*, in contrast to the obtuse angle in *sylvaticus* and *uralensis*; *b*, posterior edge of *foramen incisivum*, large and wide and the closest to M^1 in *S. sylvaticus*; *c*, posterior palatal notch in *S. witherbyi*, which has a wide angular shape only in this species.

Екоморфологія. Сам факт, що види цього роду довгий час (до середини ХХ ст.) змішували, вважали одним або визнавали між ними широку гібридизацію при наявності географічної мінливості низки ознак, свідчить про значну роль екологічних факторів у формуванні мінливості. Завдяки можливості аналізу мінливості ознак у «чистих» вибірках виявлено низку особливостей, які не тільки розрізняють види, але й пояснюють таку мінливість. Так, у великорозмірних і схильних до дендрофілії *S. tauricus-ponticus* маємо виразно великі розміри тіла й черепа, контрастне забарвлення спини й черева та розвиток грудної плями, яка напевно є елементом камуфляжного забарвлення; у дрібних форм все навпаки. Найважливіші відмінності у період визнання «малих» видів стосуються черепних ознак. Можна бачити (рис. 3), що найбільші відмінності виявляються за краніальними екоморфологічними ознаками, як цього й «вимагають» правила лімітувальної схожості видів у гільдіях: найбільшими для всіх пар порівнянь є відмінності видів за довжиною зубного ряду ($CD = 4,6$), довжиною черепа ($CD = 3,2$) та розмірами слухових барабанів ($CD = 2,9$).

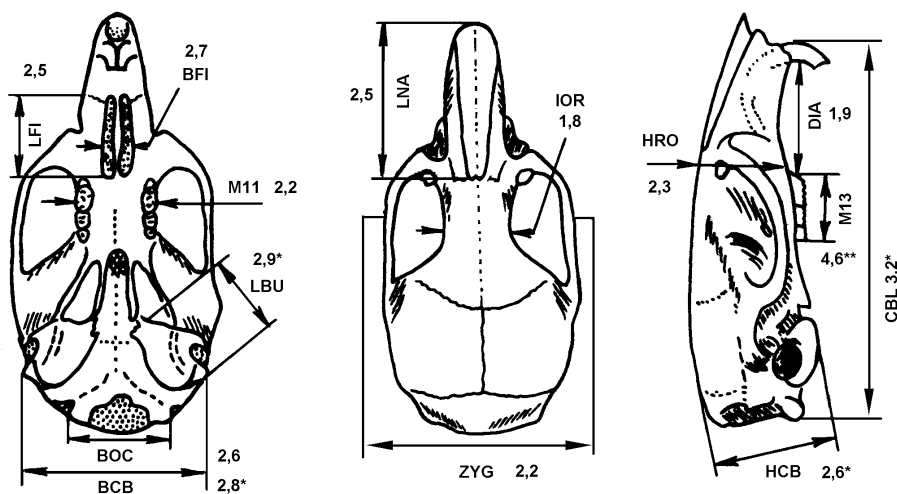


Рис. 3. Топографія відмінностей видів роду *Sylvaemus* за метричними ознаками черепа (за Загороднюк 2005b): цифрами позначено середні значення коефіцієнта дивергенції (CD) для всіх пар міжвидових порівнянь.

Fig. 3. Topography of differences between species of *Sylvaemus* by craniometric characters (after Zagorodniuk 2005b): numbers indicate the means of the coefficient of divergence (CD) for all pairs of specific comparisons.

Група *Mus ex gr. musculus* («хатні миші»)

Загальні зауваги. Історія досліджень видової диференціації роду *Mus* є найбільш давньою і багатозаровою. Фактично саме на цій групі було апробовано всі використані потім для ревізії інших груп морфологічні, генетичні, анатомічні, біогеографічні та інші підходи, включно з кладистикою, молекулярними маркерами тощо. Завдяки цьому тепер ця група вивчена найбільш докладно поміж всіх інших груп *Muroidea*.

Таксономія. На середину ХХ ст. все різноманіття групи *Mus* “*musculus*” було зведено до одного політипного виду зі 112 синонімами (Ellerman & Morrison-Scott 1951). Попри все, давніші описи особливих таксонів, серед яких була й курганцева миша, виводили нові дослідження на вихідні дані щодо наявності місцевих диких форм, з якими змішували чужорідних *Mus musculus*, зокрема мишу курганцеву (Вальх 1927; Мигулін 1937; Писарева 1948). Остання відома в різних працях (і переважно в працях різного періоду) під трьома різними назвами: 1) *Mus hortulanus* Nordmann, 1840 — у статтях переважно на межі ХІХ–ХХ ст., зокрема О. Браунера, а також і період перших ревізій нового часу (1990–ті роки), але, мова явно йшла про суміш курганцевих і екзантропних *M. musculus*, і як показано автором (Загороднюк 1996), тип однозначно стосується *M. musculus*); 2) *Mus sergii* Valkh, 1927 — поширена назва у публікаціях 1920–1940-х років, коли мишу курганцеву визнавали як вид, зокрема у базових зведеннях (Мигулін 1938); 3) *Mus spicilegus* Petenyi, 1882 — назва, відновлена у ревізіях 1990–2000-х, що прийнято й тепер, хоча типи чи морфологічні описи не відомі⁷.

Поширення. Надійним критерієм виявлення виду є курганці (дедалі далі), неодноразово описані в літературі (напр., Вальх 1927; Писарева 1948) — саме на підставі таких знахідок можна надійно картувати *Mus spicilegus* у різних регіонах (напр., Загороднюк 2002; Евстафьев 2015; Barkaszi & Zagorodniuk 2018 та ін.). Наявні дані свідчать, що в останні 20 років відбувається виразна експансія цього виду на північ і частково на схід. Загалом це можна пояснити глобальними змінами клімату, і визначені раніше кліматичні межі його поширення (Загороднюк & Березовский 1994) очевидно змістилися, завдяки чому площа ареалу в регіоні Східної Європи збільшилася принаймні удвічі (рис. 4). Можна припустити, що такі зміни є циклічними, і що у 1930-ті роки була подібна експансія виду, на користь чого свідчить чимало фактів, зокрема з аналізу давньої літератури. За оцінками автора (Загороднюк 2019), остання хвиля експансії цього виду триває 30 років (1990–2020) і дає зсув ареалу до 200 км на схід і до 100 км на захід та північ (що дає швидкість експансії порядку 5 км/рік).

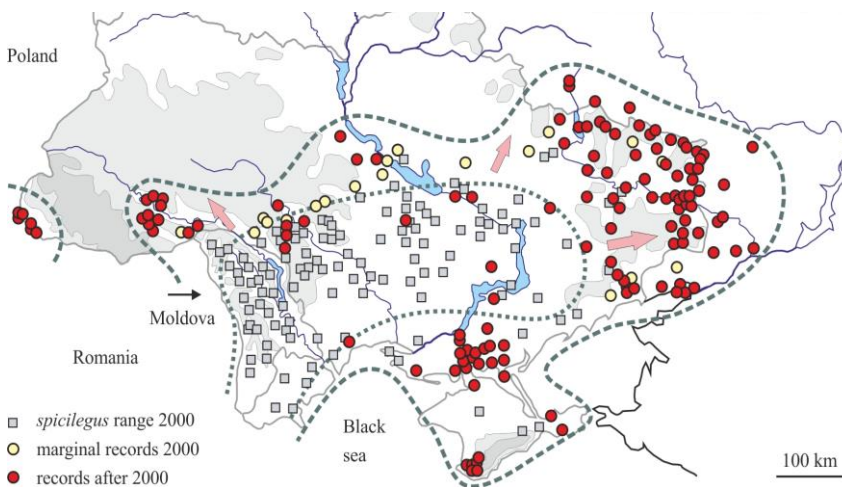


Рис. 4. Поширення *Mus spicilegus* у Східній Європі: червні значки — дані після 2000 р. (Загороднюк 2019); світлі — до 2000 р. (за: Загороднюк 2002), у т. ч. в основному ареалі (□) та на його краях (○).

Fig. 4. Distribution of *Mus spicilegus* in Eastern Europe: red circles—data after 2000 (Zagorodniuk 2019); light marks—data before 2000 (Zagorodniuk 2002) in the main range (□) and marginal records (○).

⁷ Придатних для ідентифікації виду морфологічних описів (як у О. Нордмана) не було, а відношення до мишей курганцевих зроблено на підставі етимології назви «*spicilegus*», що може бути перетлумачена як «збирач колосків» (проте такими збирачами могли бути й *Cricetus*, і *Microtus*). По суті *spicilegus* був аналогом прийнятого в описах з теренів Східної Європи *hortulanus*: після зведення Дж. Міллера (Miller 1912) назву *spicilegus* використовували для позначення всіх екзантропних *M. musculus* (s. l.) із Центральної Європи.



Рис. 5. Морфологія черепа і діагностичні особливості видів *Mus musculus* (ліворуч) і *M. spicilegus* (праворуч). Фото представлено І. Євстаф'євим, спеціально для цього огляду.

Fig. 5. Skull morphology and diagnostic characters of the species *Mus musculus* (left) and *M. spicilegus* (right). Photo courtesy of I. Evstafiev, especially for this review.

Діагностика. Види групи *M. «musculus»* (s. l.) є класичними двійниками, тобто широко-симпатричними й без однозначних відмінностей при використанні «традиційних» для визначників систем ознак. Проте відмінності є, і вони загалом суттєві. Перші три з них — по суті екологічні (Загороднюк & Березовский 1994): миша курганцева є виключним екзантропом, будує на зиму курганці й не видає добре відомого всім «мишиного» мускусного запаху. На відміну від неї, миша хатня активно заселяє синантропні місця, у природі трапляється переважно сезонно, видає характерний мускусний запах (який напевно сприяє не лише міченню території, але й аменсалізму). Важливо зазначити, що *M. spicilegus* будує курганці не кожного року і не в кожному місці перебування, а основним призначенням цих їхніх споруд є не так накопичення кормових запасів, але й створення повноцінного перекриття, що має захистити їх від зайвої вологи та від холоду (Євстаф'єв 2015, у друку).

Відмінності за черепними ознаками узагальнено у статті автора з підсумками ревізії цієї групи (Загороднюк 2002) та інших публікаціях (зокрема Полищук 2009). Загалом краніометричні ознаки не є ефективними для аналізу, і важливо звертати увагу на дрібні морфологічні деталі. Серед них відзначимо наступні: 1) передня грань M^1 у *M. spicilegus* прямовисна, за огляду збоку формує прямий кут з діастемою, позаяк у *M. musculus* цей кут виразно тупий, внаслідок значного розростання переднього кореня $M1$, що йде під кутом у діастему, 2) у верхньому зубному ряду останній кутній зуб (M^3) у *M. musculus* виразно зредукований, натомість у миші курганцевої він малий, проте в ряду M^1 – M^2 – M^3 займає нормальну для рівноспадного ряду позицію; 3) різцеві отвори (foramen incisivum) у *M. spicilegus* закруглені у проксимальній частині, а у миші хатньої видовжені, гостроверхівкові. І, врешті, важливою ознакою, яку можна вважати основною, є ширина виличної дуги у передній її частині: у *M. spicilegus* вилична дуга тонка (порядку 0,5–0,7 мм), її ширина лише трохи більша за виличний виросток верхньощелепної кістки (рис. 5). Ознака вперше описана О. Мигуліним (1937), а для її формалізації (переважно у працях західних колег) було введено поняття зигоматичного індексу як відношення ширини виличного відростка до ширини виличної кістки (Macholán 1996): у *M. musculus* цей індекс 0,3–0,6, у *M. spicilegus* — 0,7–0,9.

Екоморфологія. Виразних відмінностей за екоморфологічними ознаками між видами не виявлено. Серед відмінностей, що можуть мати екологічну інтерпретацію, — менші розміри *M. spicilegus*: у неї довжина тіла та лапки порівняно з *M. musculus* становлять $L = 60$ – 75 мм проти 75 – 95 мм та $Pl = 15$ – 16 мм проти 16 – 18 мм. Те саме стосується довжини вуха (12 – 13 мм проти 13 – 15). Відомою особливістю є також малі розміри тестикул у миші курганцевої — близько 3 – 4 х 6 – 7 мм проти 5 – 7 х 9 – 10 мм у *M. musculus* (І. Євстаф'єв, особ. повід.). Також курганцеві миші виглядають дещо більш довгохвостими ($Ca = 75$ – 80 % від довжини тіла), проте важливо пам'ятати про те, що відомо чимало довгохвостих підвидів *M. musculus*.

Група *Arvicola ex gr. amphibius* («водяні щурі»)

Загальні зауваги. Найзаплутаніша й найпроблемніша група європейських гризунів, щодо якої існує низка суперечливих класифікацій і пояснень мінливості, від визнання восьми видів (Miller 1912) до одного виду (Ellermann & Morrison-Scott 1951 та ін.). Однак, для цього надвиду показано надзвичайно високий рівень екогеографічної мінливості, яка суттєво перебиває всі інші прояви мінливості, включно з явищем гідробіонтності (Пантелеев 1968, 1996 та ін.), згідно з яким відбувається зростання розмірів і маси тіла у басейнах великих річок⁸. Проте, інтерпретуючи мінливість фактично виключно екоморфологічними закономірностями, дослідники відкидають усі інші типи мінливості й закликають спростовувати підвидові форми, піддаючи сумніву не тільки рівнинні (зокрема й басейнові) підвиди, але й таку виразно відмінну гірську форму, як *A. scherman* (Пантелеев 1996 та ін.). Останнім часом відновлено дискусії щодо статусу фосорійної форми з залученням морфологічних і молекулярних даних та обґрунтуванням її статусу як екораси (Kryštufek *et al.* 2014).

Таксономія. По суті класична таксономія відбивала погляди на екогеографічне «районування» *Arvicola*, з численними поділами та об'єднаннями різних форм (Загороднюк 2001). Зокрема, форму «*Arvicola taurica* Ognev 1923» було синонімізовано з *A. terrestris* (= *amphibius*)⁹, хоча цю форму визнано як окремий підвид, що характеризується великими розмірами тіла і краніальних ознак та виразним статевим диморфізмом, при якому самці є помітно більшими від самиць (Милютин 1939). Рівнинні форми є доволі однорідними за метричними ознаками (Загороднюк 2001). Понад те, на відміну від карпатських форм, кавказькі форми зберігають великі розміри, з чого слідує, що розміри визначаються не «ефектом гір» чи гідробіонтністю, а пов'язані з історією таксонів.

Карпатську форму автор розглядає як представника окремої альпійської групи, відомої як *Arvicola scherman*. Ця остання виразно відокремлена від інших *Arvicola*, і її окремішність неодноразово підкреслена багатьма дослідниками (напр., Barkaszi 2019), попри те, що ранг її трактують нарізно — то як вид (Киселюк 1997; Barkaszi & Zagorodniuk 2016a), то як підвид рівнинної *A. terrestris*, то як її екорасу (Kryštufek *et al.* 2014). За результатами досліджень автора ця гірська форма є виразно відокремленою від рівнинних форм. Східнокарпатську форму описано як окремий підвид — *A. s. gutsulius* (Загороднюк 2001)¹⁰. Тому тут наведено додаткові відомості. Типове знаходище: Чорногора, стаціонар ЛНУ «Квасівський Менчул», тип: ЗХ-С/т 934 в кол. ЗМД (♀ ad., leg. В. Кушнірук, 18.06.1957); виміри тіла у типу та всієї серії (в дужках, n = 23): L = 138 (130,0–153,5–175,0), Ca = 85 (56,0–78,7–100,0), Pl = 24 (23,0–25,6–28,0), Au = 12 (8,0–14,0–19,0), W = 117 (87,0–109,8–144,0) мм.

Поширення. Стандартні уявлення про поширення — зв'язок амфібійної форми з рівнинними та передгірними прибережно-водними угрупованнями, а ареал гірської форми (в межах регіону) обмежений субальпікою Карпат (рис. 6). Проте картина значно складніша. Рівнинна форма формує суцільний ареал у межах Лісостепу й Полісся, а у степову зону проникає тільки річищами великих водотоків (напр., Дніпро). Припущення про особливий статус нижньодніпровської форми «*Arvicola terrestris tauricus*», описаної у ранзі виду, не виправдане, і для цієї форми (як підвиду) показано неперервне поширення по всьому басейну Дніпра на північ до Прип'яті (Милютин 1939: 74). Донецька форма «*tanaitica*» формально відокремлено поширена в іншому басейні, проте фактично між ними чіткого розриву немає. Можна говорити тільки про незначну окремішність популяцій у просунутих глибоко в степ частинах

⁸ Ця гіпотеза базується переважно на енергетиці і тлумачить зростання розмірів тіла як механізм уникнення надмірних тепловтрат при плаванні; проте правдоподібним є й фактор кормності заплавлених біотопів.

⁹ Назву «*amphibius*» повернуто до вжитку лише 2001 р. (Загороднюк 2001). Важливо додати, що «вивільнення» назви «*terrestris*» важливе й тому, що в переважній більшості давніших праць її застосовували до фосорійних альпійсько-карпатських форм, що врешті було виправдане з екоморфологічної точки зору і конотативного навантаження назви: саме щурі групи «*scherman*» і є типовими «*terrestris*».

¹⁰ Основну частину опису цієї форми редакторами видання вилучено. Попри це, описані в тексті і таблицях цитованої статті (2001) метричні, екологічні та географічні особливості могли би вважатися достатніми, але формально опис неповноцінний, тому тут його доповнено й уточнено дані про тип.

ареалу (нижні течії Дніпра, Донця, Кубані, Волги), а також про ізольованість кавказької групи, в межах якої описано не менше семи номінальних таксонів (див. рис. 6).

Стосовно гірської форми з Карпат, *A. scherman*, то її ареал не обмежений лише горами (а тим паче, субальпікою), а простягається по північному макросхилу на північ принаймні до Розточчя. Як належні до неї перевизначено також і зразки щурів із Краківсько-Ченстоховської височини (проаналізовано черепи в кол. ISEZ). Північна межа так само неоднозначна, як те, чи є ці дві форми парapatричними, чи між ними формується зона маргінальної симпатрії. Наявні дані свідчать про парapatрію і те, що межа між двома формами в регіоні може бути проведена через такі 8 пунктів (за Загороднюк & Затушевський 2012, з доповн.):

- 1) Львівська обл., Жовківський р-н, с. Добросин (ЗМД¹¹, 2010, leg. А. Затушевський); 2) там само, Пустомитівський р-н, с. Солонка, (ЗМД, 2008, leg. М. Шевчук; Царик *et al.* 2000); 3) там само, с. Раковець (кол. автора, 2018, leg. В. Ходзинський); 4) там само, Жидачівський р-н, с. Отиневичі (ЗМКУ, 1950, ДПМ, 1950, Татаринов, Опалатенко); 5) Ів.-Франківська обл., Рогатинський р-н, с. Вишнів (спостереж., 1999–2002, А. Заморока, особ. повід.); 6) смт Солотвин (спостереж., 1985, 2000, leg. Б. Годованець, особ. повід.); 7) м. Косів («Станісл. краєзн. музей»: Татаринов 1956); 7) Чернівецька обл., Путильський р-н, р. Путила (leg. П. Горбик; Шнарович 1959).

Діагностика. У багатьох випадках для ідентифікації матеріалу достатньо знати два параметри — місце знахідки (звичайно, й біотоп) та розміри тіла (довжина тіла та задньої лапки): карпатсько-розточанська форма *A. scherman* є дрібною та фосорійною, не пов'язаною з водоймами; натомість рівнинна *A. amphinius* є великорозмірною та гідрофільною. Усі вибірки карпатських (а з ними й інших альпійських) форм формують виразно окремішню групу, яка чітко виокремлюється за малими розмірами всіх метричних ознак. З розмірами пов'язана й низка інших розмірно-залежних ознак. Ключові відмінності узагальнено у таблиці (табл. 2): в переліку ознак і екстер'єрні, і краніальні, і зубні, і не лише метричні.

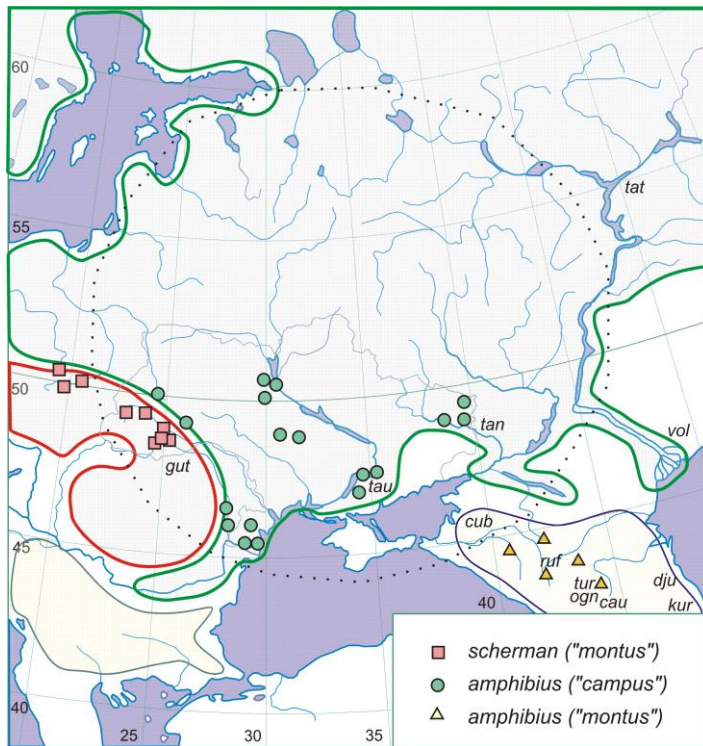


Рис. 6. Ареали екологічних рас *Arvicola* зі Східної Європи: дрібна гірська (*scherman*), амфібійна рівнинна (*amphibus campus*) й амфібійна гірська (*amphibus montus*). Значки — місця збору досліджених вибірок; літери — акроніми географічних форм *Arvicola*. Деталізація видових ареалів у регіоні Карпат подана окремою працею (Загороднюк & Затушевський 2012).

Fig. 6. Geographical ranges of ecological races of *Arvicola* from Eastern Europe: small-sized mountain form (*scherman*), amphibious lowland form (*amphibus campus*), and amphibious mountain form (*amphibus montus*). Icons mark the collection points of the studied samples; the letters are the acronyms of the geographical races of *Arvicola*. Details of distribution of the two species in the Carpathian region is presented in a separate article (Zagorodniuk & Zatushevskyy 2012).

¹¹ Як і в інших працях автора, тут використано поширені позначення колекцій, зокрема ЗМД — Зоологічний музей [ім. Бенедикта Дибовського] Львівського університету ім. Івана Франка; ЗМКУ — ЗМ Київського університету ім. Тараса Шевченка; ННПМ — Національний науково-природничий музей НАН України.

Таблиця 2. Відмінності видів *Arvicola* з території України — гірської та рівнинної форм (за: Загороднюк 2001, вибірково, зі змінами та доповненнями)Table 2. Differences between species of *Arvicola* from the territory of Ukraine: mountain fossorial and lowland amphibious forms (by: Zagorodniuk 2001, selectively, with changes and additions)

Група ознак	Щур гірський (<i>Arvicola scherman</i>)	Щур водяний (<i>Arvicola amphibius</i>)
Життєва форма, регіон	Плакорна (підземна) лучна форма, що населяє гірські та передгірні райони Карпат і Розточчя	Амфібійна рівнинна форма, мешканець берегової лінії рівнинних річок і ставків, типовий для зарослих заплав
Розміри тіла: довжина тулуба (L) та задньої лапки (P1)	Розміри відносно невеликі, L = 130–170 мм; лапка P1 = 23–27 мм, частіше 24–26 мм	Розміри найбільші серед аборигенних Arvicolinae: довжина тіла L = 170–200 мм, лапка P1 = 28–32 мм
Хвіст (Ca): абсолютна і відносна довжина	Хвіст короткий, 56–100 мм (часто 70–90), відносна довжина близько 50 % (54–56) від довжини тіла	Хвіст довший, понад 95 мм, звичайно 100–120 мм, його відносна довжина близько 60 % (58–62) довжини тіла
Довжина черепа	До 37,5 мм, звичайно 32–36 мм	Понад 37 мм, звичайно 37–44 мм
Тип диференціації емалі на кутніх зубах	Практично рівновелика на передніх і задніх гранях емалевих петель	Виразно диференційована: на нижніх молярах товща на передніх гранях
Задній відділ твердого піднебіння	Задньопіднебінні ямки (ЗПЯ) неглибокі, дрібно перфоровані	Задньопіднебінні ямки глибокі, грубо перфоровані

Така онтогенетична складова міжвидових відмінностей є очікуваною і збігається з закономірностями диференціації інших пар близьких видів. Точку зору автора на роль гетерохронній у проявах мінливості та формуванні міжвидових відмінностей (напр., Загороднюк & Кавун 2000) щодо щурів підтримують й інші колеги. Зокрема, це показано при дослідженні морфотипної мінливості зубів *Arvicola* (Попова 2002)¹². І саме це показано автором для гірських форм, при тому не всіх, а саме альпійсько-карпатських. Останні відрізняються від інших передгірних і гірських популяцій, зокрема й кавказьких, які не є дрібними й загалом не відмінні від рівнинних форм (Загороднюк 2001).

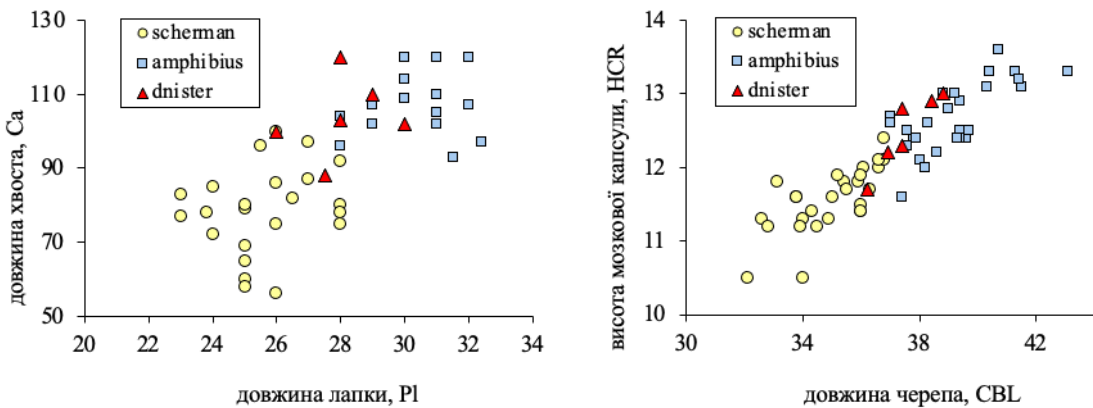


Рис. 7. Морфометричні особливості рівнинної та гірської форм *Arvicola* з території України — *A. amphibius* (блакитні квадрати) та *A. scherman gutschulius* (жовті кола). Трикутниками позначено зразки з середнього Придністров'я (в межах Івано-Франківщини, Тернопілля, Буковини), які за всіма своїми метричними ознаками є проміжними (гібрид?), проте у кожному разі подібні до рівнинної амфібійної форми.

Fig. 7. Morphometric features of lowland and mountain forms of *Arvicola* from the territory of Ukraine—*A. amphibius* (blue squares) and *A. scherman gutschulius* (yellow circles). Triangles indicate specimens from the middle Transnistria (within Ivano-Frankivsk, Ternopil, and Chernivtsi oblasts), which in all metrics are intermediate (hybrid?), but in any case most similar to the lowland amphibious form.

¹² Зокрема, встановлено, що «Важнейшим фактором формирования спектра морфологической изменчивости популяции (по крайней мере, у *Arvicola*) является генетически фиксированная реализация у взрослых особей признаков определенных онтогенетических стадий.» (Попова 2002: 91).

Екоморфологія. Розглянута тут видова пара проявляє низку унікальних особливостей, пов'язаних з їхньою алопатрією та з унікальними проявами географічної мінливості, по суті не відомими в інших ссавців (принаймні на рівні регіональної фауни).

По-перше, вони алопатричні, що загалом не мало би визначати їхню диференціацію, «по-кликану» симпатрією і тим паче симбіотопією. У них немає підстав для цього. Понад те, найбільш рівнинні форми *scherman* виглядають більшими за високогірних, що говорить про наявність «зустрічної» мінливості, коли види в умовах симпатрії демонструють сходження ознак. Це відповідає концепції зворотного ізоморфізму Л. Степаняна (1983), за якою близькі види в місцях, де фактори середовища на них діють однаково, стають більш подібними, ніж це слідує із загальних порівнянь цих видів. Такий спосіб диференціації знаходить своє пояснення в моделях диференціації внаслідок змін ареалів, зокрема в автогенетичних моделях, запропонованих автором (Загороднюк 2003).

По-друге, цей надвид (по суті весь рід *Arvicola*) демонструє надвисоку мінливість, яку ми не бачимо у жодного іншого виду арвіколін нашої фауни й загалом ссавців. Відмінності між гірською та рівнинною формами в розмірах перевищують такі між будь-якою іншою парою близьких видів, а «помножені» на відмінності в поширенні, екології та способі життя, вони взагалі неповторні, і важливо зауважити, що надвисока мінливість переважно формується за рахунок не гірської форми, а рівнинної. За моделлю П. Пантелєєва, яку він назвав «правилом гідробіонтності» (Пантелєєв *et al.* 1990; Пантелєєв 1996)¹³, щурі водяні зі заплавл великих річок є більшими за своїх родичів із малих річок та їх басейнів. Пояснювати малі розміри повха (*A. scherman*) його «нульовою» гідробіонтністю немає підстав, оскільки ця форма сягає у своєму поширенні не тільки Верхнього Дністра, але й Розточчя (див. рис. 6).

По-третє, важливо відмітити окремі екоморфологічні особливості, виразні в гірській формі. Головними є три, які цілком пояснюють екологію виду: 1) проодонтність, що проявляється у помітному спрямуванні вперед верхніх різців; така ознака, згадувана й раніше як особливість фосорійних форм щура (Загороднюк, 1993; Kleist 1996), може засвідчувати використання різців для риття; 2) формування виположеної потиличної площадки у гірській формі, яку автор розглядає як адаптацію до риття головою (Загороднюк, 1993, 2001); така площадка, умовно названа «по типу *Spalax*», звісно, не така виразна, як у інших землерійів, що транспортують ґрунт головою (Коробченко 2012), проте ця площадка є примітною.

Gryna Terricola ex gr. subterraneus («чагарникові полівки»)

Загальні зауваги. «Чагарникові полівки» — одна з найменш відомих у регіоні груп, види яких виявляють щоразу як щось дуже нове, хоча це одна з найдавніших в еволюційному сенсі груп *Microtus* (sensu lato) нашої фауни. У Східній Європі рід представлений одним широко розповсюдженим по всьому регіоні (крім степової зони й Криму) видом та одним ендеміком Карпат — *Terricola subterraneus* і *T. tatricus*. Сучасна історія досліджень і знань про цих полівок започаткована ревізією східноєвропейських *Terricola* (Загороднюк 1989) з подальшим детальним описом карпатської *Terricola tatricus* (Загороднюк *et al.* 1992) і докладно розглянута в нещодавніх оглядах карпатських гризунів — їх таксономії (Barkasi & Zagorodniuk 2016a) та особливостей поширення (Barkasi & Zagorodniuk 2016b).

На фоні потужних ревізій європейських форм цього роду (до 1989 р. їх відносили до *Pitymys*) популяції з України та інших країн Східної Європи залишалися слабо дослідженими, а робота з колекціями показала значну частку неправильних визначень, що дозволило суттєво збільшити обсяг знань про групу саме завдяки ревізії колекцій зоологічних музеїв. Прогресу в дослідженнях сприяли також цитогенетичні дослідження, що визначається високими рівнями диференціації видів *Terricola* за хромосомними числами.

¹³ Запропоновано фактично як нове екогеографічне правило (подібно до правил Бергмена, Глогера, Алена). Проте при його універсальності те саме варто було б очікувати в інших коловодних ссавців (напр. бобрів, ондатр, видр). Окрім проблеми тепловтрат тут могла відігравати роль і евтрофність водойм, що наростає до рівнин, проте питання це залишається відкритим.

Таксономія. Історія досліджень починається з першої знахідки цього роду у Східній Європі та опису *Pitymys ukrainicus* (Виноградов 1922), надалі віднесеного до *Microtus subterraneus*. Власне, до останнього відносили більшість європейських видів, зокрема й усі види з території цього регіону. Така точка зору зберігалася й після опису з території Західних Карпат у 1952 р. (і за 20 р. розгорнутого опису) нового виду — *Pitymys tatricus* (Kratovich 1952, 1970). Лише у 1988 р. вид було виявлено в матеріалах з України й описано як дрібну форму нориці татринської — *T. tatricus zykovi* (Загороднюк 1989). У зв'язку з високим рівнем цитогенетичної диференціації всіх палеарктичних *Pitymys*, як європейських, так і кавказьких, було звернуто увагу на наявність двох хромосомних рас у межах *subterraneus*, які було названо «*subterraneus*» (s. str.) (північна, з $2n = 54$) та «*dacius*» (південна, з $2n = 52$) (Загороднюк 1992b). Подальші цитогенетичні й молекулярні дослідження показали їхню конспецифічність і те, що відмінності між ними полягають в лише одній Робертсонівській транслокації (Macholán *et al.* 2001; Баскевич *et al.* 2007, 2018). На диво, дотепер не виявлено гетерозигот, дивом же є й те, що більш архаїчна форма мешкає на півночі (далі).

Поширення. Ареали видів *Terricola* є предметом окремого аналізу, оскільки виявлення цих видів нерідко є складною задачею, зокрема й через те, що чагарникові полівки вкрай слабо обліковуються традиційними однодобовими пастколініями чи в пелетках сов. Найефективніший спосіб виявлення — закладка ловчих канавок у типових для них біотопах, насамперед неморального типу, в мішаних чи листяних лісах і байраках, нерідко на розріджених ділянках чи біля узлісь (Загороднюк 1989, 2002). Узагальнені дані щодо поширення видів на Сході Європи представлено на карті (рис. 8). Вид *Terricola tatricus* є вузькоареальним ендеміком, пов'язаним виключно з карпатськими лісами, переважно в межах південного макросхилу Карпат. Натомість *T. subterraneus* є широкоареальним видом, який, щоправда, у багатьох регіонах залишається невідомим (аналіз див.: Загороднюк 2002).

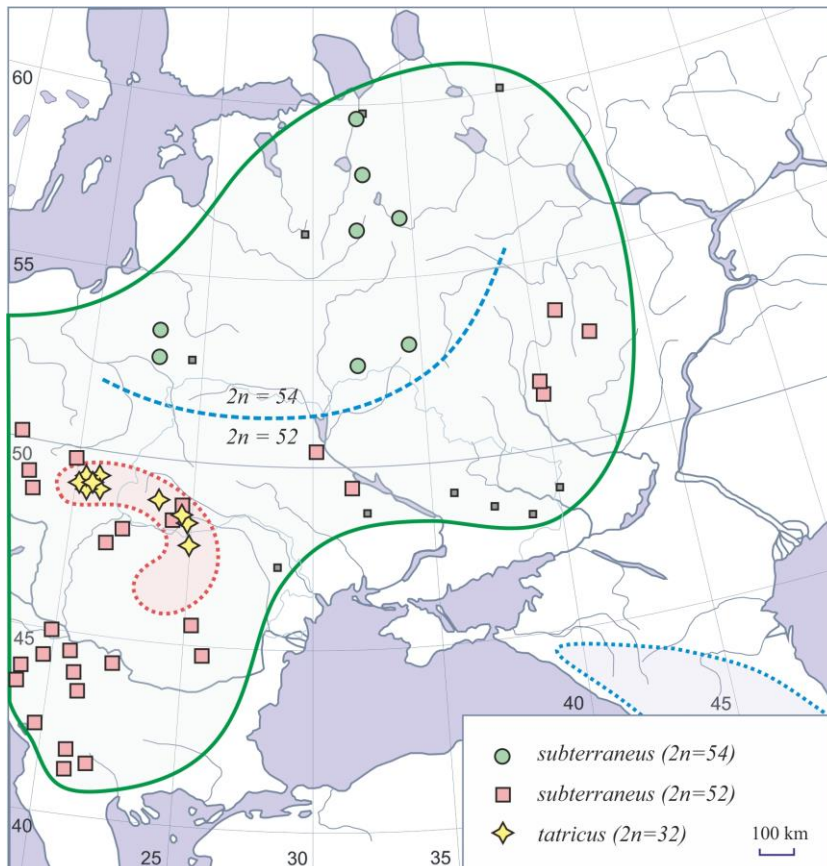


Рис. 8. Поширення видів *Terricola* на сході Європи за усією сумою даних: *T. tatricus* (Карпати) і двох хромосомних рас *T. subterraneus* (рівнини Східної Європи) із $2n = 52/54$ (за Загороднюк, 1989, 2002, 2005a; Баскевич *et al.* 2007, 2018). Блакитним пунктиром позначено найближчі знахідки кавказьких *T. daghestanicus*.

Fig. 8. Distribution of *Terricola* species in Eastern Europe according to the sum of all data: *T. tatricus* (Carpathians) and two chromosomal races of *T. subterraneus* (plains of Eastern Europe) with $2n = 52/54$ (according to Zagorodniuk, 1989, 2002, 2005a; Baskevich *et al.* 2007, 2018). The closest range of the Caucasian *T. daghestanicus* are marked with a blue dotted line.

У межах ареалу *T. subterraneus* чітко розрізняються дві зони поширення — Лісостеп, у межах якого виявлено 52-хромосомну (південну) форму, та Полісся й Залісся, а також близькі до тайгового типу бореальні угруповання від Литви до Валдаю й Верхньої Волги, де поширена 54-хромосомна раса. Диференціація ареалу на ці дві географічні раси описана автором понад 30 років тому (Загороднюк 1989, 1992), проте дотепер майже не деталізована. Лісостепові й карпатські (субальпійські) популяції є відносно чисельними (Загороднюк 1992); на півночі вид загалом поширений значно більш спорадично (Истомин 1990 та ін.). Межа між поширенням 52/54-хромосомними формами проходить приблизно через північну межу України й далі прямує на північних схід у напрямку Верхньої Волги. Пояснити цю межу, як і ареал 54-хромосомної раси, якимись біогеографічними межами чи аналогіями з поширення інших пар близьких видів або їхніх внутрішньовидових рас на сьогодні неможливо¹⁴.

Діагностика. Насамперед важливо зауважити, що *Terricola* нерідко плутають з молодими *Microtus*, що підтверджують як практика спільних польових досліджень з іншими колегами, так і аналіз зоологічних колекцій (Загороднюк *et al.* 1992): всі східноєвропейські *Terricola* (включно з карпатськими й кавказькими) вирізняються дрібними розмірами, густим темним хутром, коротким хвостом (приблизно 1/3 від довжини тіла)¹⁵, дуже малими очима, тільки паховими молочними залозами у самиць, 5 плантарними горбками за задній лапі.

Усі три форми *Terricola* розрізняються за трьома системами ознак: 1) ареал і географічне положення відповідної знахідки (важливо для всіх видів і рас), 2) розміри тіла й черепа (тільки в карпатській парі видів), 3) хромосомні числа (Загороднюк 1989). У низці випадків діагностиці сприяють також одонтологічні ознаки, але вони не завжди є ключовими й однозначними. Алгоритм визначення є наступним. Першочерговим є аналіз географічного положення місця походження зразка, чому сприяє карта (рис. 8). Для хромосомних рас *T. subterraneus* ($2n = 52/54$) критерієм є тільки місце знахідки. Якщо мова про Карпатський регіон, то ідентифікація має стосуватися пари *Terricola tatricus* vs *subterraneus*. Цю пару нескладно розрізнити за морфометричними показниками й біотопами. Щодо морфометрії: *T. tatricus* є більшим за *T. subterraneus*, проте до метричних показників треба підходити ретельно їх вимірюючи та враховуючи онтогенетичний вік особин (за забарвленням, розвитком вторинних статевих ознак та відмінностями від інших там само зловлених особин). У нориці підземної $L = 81\text{--}105$, $P1 = 13,0\text{--}16,0$ мм, у татринської — $93\text{--}110$ та $16,0\text{--}17,0$ мм, відповідно. Щодо біотопів: ендемічний для Карпат *T. tatricus* пов'язаний із прирічковими біотопами, лісовими галявинами та вирубками, *T. subterraneus* найчастіше реєструють у субальпіці, надто у щавельниках і біловусниках (Рудышин 1987; Загороднюк *et al.* 1992).

Екоморфологія. Група чагарникових нориць представлена на більшій частині регіону алопатричними формами, суттєво відмінними від усіх суміжних *Microtus* s. lato, а тому їхня ніша й відповідні екоморфологічні особливості є унікальними й по суті ніяк не перекриваються зі симпатричними *Microtus*. Проте в Карпатах маємо пару симпатричних видів, взаємини яких становлять інтерес. Між ними є незначне, але виразне розходження за біотопами (див. вище), проте й екоморфологічні відмінності виразні. Насамперед вони проявляються в розмірах і розмірно-залежних ознаках: за всіма екстер'єрними та краніальними вимірами полівка татринська є більшою, і такі відмінності є значущими. За наведеними в огляді провідних діагностичних ознак близьких видів даними (Загороднюк 2004), провідна п'ятірка ознак за критерієм CD (табл. 3) дещо відмінна від п'ятірки за критерієм індексу Хатчінсона (HR). Понад те, жодна з ознак не досягає критичного $HR = 1,27$, що означає наявність значного перекриття екоморфологічних ніш. Це відбувається при тому, що за окремими ознаками за критерієм CD є повний гіатус ($CD > 6$ для мозкової висоти черепа, $HCran$) або суттєві відмінності ($CD = 4,48$ для порівнянь видів за кондиллобазальною довжиною черепа).

¹⁴ За хромосомними даними ця раса є найбільш архаїчною, проте поширена у постгляціальній зоні.

¹⁵ Серед унікальних особливостей *Terricola* є одна поведінкова, не раз відмічена автором при утриманні цих полівок у неволі: вони пересуваються, піднімаючи хвіст догори, що очевидно, є індикатором руху в норі з контролем склепіння та (або) наявності виходів чи порушень цілісності ходів.

Таблиця 3. П'ять ключових краниометричних ознак карпатських вибірок нориць підземної й татринської (за: Загороднюк 2004) за розрахунками коефіцієнта дивергенції (CD) та співвідношення Хатчінсона (HR)

Table 3. Five key craniometric characters of Carpathian samples of the European and Tatra pine voles (after: Zagorodniuk 2004) according to the coefficients of divergence (CD) and the Hutchinson ratio (HR)

Вимір черепа (тільки дорослі особини)	<i>subterraneus</i> , n = 31 (mean ± s.d.)	<i>tatricus</i> , n = 33 (mean ± s.d.)	CD	HR
СВL (довжина черепа кондилобазальна)	21,93 ± 0,53	24,57 ± 0,64	4,48	1,12
НСran (висота черепа мозкова)	7,49 ± 0,16	8,69 ± 0,22	6,15	1,16
ВСran (ширина черепа мозкова)	10,77 ± 0,24	11,83 ± 0,28	4,06	1,10
HRost (висота роструму, від М1)	5,38 ± 0,18	6,28 ± 0,26	4,02	1,17
М1-3 (довжина верхнього ряду кутніх)	5,49 ± 0,17	6,10 ± 0,15	3,83	1,11
Dia (довжина діастеми)	6,87 ± 0,23	7,88 ± 0,34	3,50	1,15
ВNas (довжина носових кісток)	2,58 ± 0,15	3,06 ± 0,20	2,73	1,19

Група *Microtus ex gr. arvalis* («звичайні полівки»)

Загальні зауваги. Одна з найвідоміших груп серед дослідників криптичного різноманіття фауни груп, що пов'язано і з широтою ареалу, і з високою чисельністю в багатьох типах лучно-степових і прилісних угруповань (у т. ч. й у викопних матеріалах). Додає значущості й величезне господарське значення «звичайних» полівок, оскільки вони активно заселяють агроценози та завдають економічних збитків, а так само є активними учасниками вогнищ низки зоонозів, надто туляремії. Полівки зручні для віварного утримання й розмноження, що також визначає їхню важливу роль у розвитку різного роду досліджень. Їм присвячено не одну дисертацію та монографію (напр. Соколов & Башенина 1994).

Таксономія. Щодо фауни України, йдеться про три види, які тривалий час об'єднували під спільною назвою «*Microtus arvalis*». Види нашої фауни, виокремлені з *M. arvalis* (auct.) — *M. levis* Miller, 1908 (полівка лучна) та *M. obscurus* Eversmann, 1840 (полівка алтайська). Хронологія їх виокремлення і ймовірні родинні стосунки показано на рис. 9. В основі ревізії таксономії, насамперед — особливості каріотипів (Мальгин 1983; Воронцов *et al.* 1984; Загороднюк 1991a). Старт ревізії почався 1969 р. з виявлення у межах вибірок типових (46-хромосомних) «звичайних» полівок двійника з $2n = 54$. Цей двійник мав довгу історію перейменувань і відомий під різними назвами, серед яких *M. subarvalis* Meyer *et al.* 1969, *M. epiroticus* Ondrias, 1966 та *M. rossiaemeridionalis* Ognev, 1924 (Мальгин 1983; Загороднюк & Ємельянов 2012 та ін.), а останнім часом вид пропонують перейменувати ще раз — на *M. mystacinus* de Filippi, 1865 (Mahmoudi *et al.* 2014), що, очевидно, маємо прийняти надалі й ми в оглядах фауни України та Східної Європи в цілому¹⁶. Ще однією помітною подією став новий поділ *M. arvalis* на *M. arvalis* (s. str.) та *M. obscurus* (Загороднюк 1991a). Щодо вернакулярних назв, то термін «звичайна полівка» залишено за надвидом у цілому, а для *M. arvalis* (s. str.) запропоновано видове означення «європейська», для двох інших — «лучна» (*levis*) та «алтайська» (*obscurus*) (Загороднюк & Ємельянов 2012).

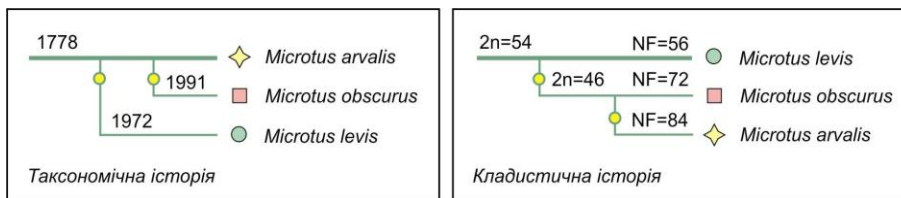


Рис. 9. Дві схеми взаємин видів групи *Microtus* «*arvalis*»: ліворуч — на основі таксономічної історії, праворуч — філогенез на основі змін каріотипу (за: Загороднюк 2007a).

Fig. 9. Two schemes of relationships of species of the *Microtus* 'arvalis' group: left—based on their taxonomic history; right—phylogeny-based according to probable changes in the karyotype (after: Zagorodniuk 2007a).

¹⁶ Щодо назви «*levis*» важливо зауважити, що типове місце знаходження цієї форми лежить у межах поширення 54-хромосомного виду, а його тип за краніальними ознаками цілком відповідає морфологічним особливостям цього виду (Masing 1999; дані автора на підставі аналізу фото, надісланих М. Мазінгом).

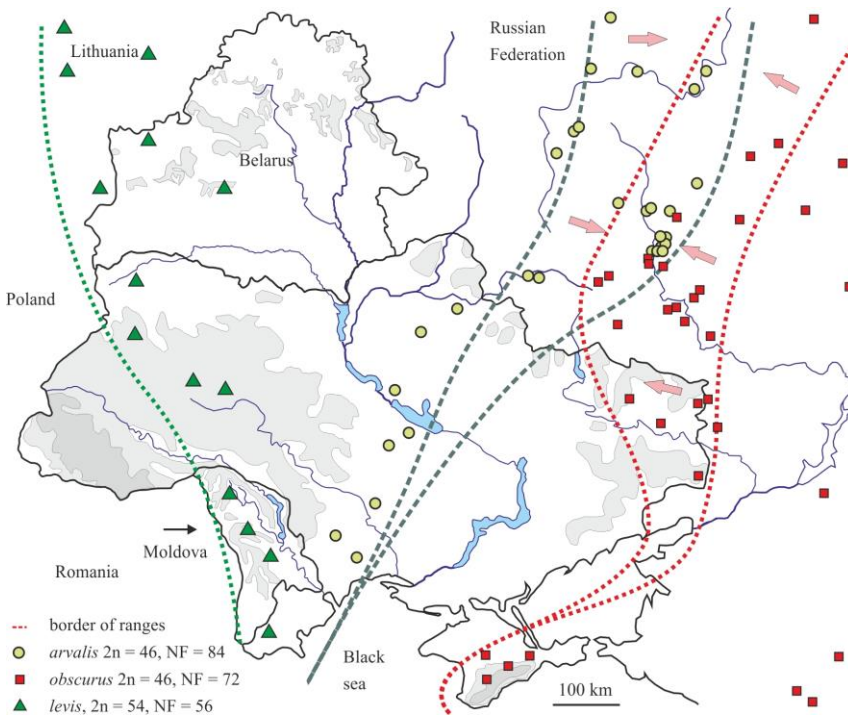


Рис. 10. Межі поширення та конфігурація зон симпатрії видів «звичайних» полівок у Східній Європі (за: Zagorodniuk 2019): *M. levis* (західна межа, зелені трикутники) та його двійників — *M. arvalis* (західний аловид) та *M. obscurus* (східний аловид).

Двома ключовими біогеографічними феноменами є: зона симпатрії *M. levis* vs *arvalis* (s. str.) (ліва частина мапи) та зона контакту ареалів *M. arvalis* та *M. obscurus* (правий край). Для двох останніх показано зміни меж їхнього поширення після 2000 р., які свідчать про сходження ареалів (стрілки).

Fig. 10. Distribution limits and configuration of sympatry zones of 'common vole' species in Eastern Europe (after: Zagorodniuk 2019): *Microtus levis* (western border, green triangles) and its two siblings—*M. arvalis* (western allospecies) and *M. obscurus* (eastern allospecies). Two key biogeographical phenomena are the zone of sympatry of *M. levis* vs *arvalis* (s. str.) (left part of the map) and the contact zone of the ranges of *M. arvalis* and *M. obscurus* (right part of the map). For the last two, changes in the limits of their distribution after 2000 are shown, which indicate the convergence of their ranges (arrows).

Поширення. Поширення видів групи «arvalis» не раз ставало предметом спеціальних досліджень, що значною мірою пояснювалося намірами з'ясувати межі ареалів і визначити зону їхньої симпатрії. Завдяки цьому було опубліковано низку праць, у т. ч. з кадастрами знахідок (Král *et al.* 1980; Мальгин 1983) та започатковано серію регіональних досліджень, у т. ч. щодо Литви (Mažeikytė *et al.* 1999), Естонії (Zagorodniuk *et al.* 1991), Білорусі (Манохина & Терехович 1979; Машков 2019), України (Загороднюк & Тесленко 1986; Загороднюк 2007a та ін.), Молдови (Загороднюк *et al.* 1993); чимало праць видано й щодо РФ. Автор провів низку відповідних ревізій та узагальнень, зокрема з метою аналізу просторових взаємин видів і закономірностей проходження меж їхніх ареалів та конфігурації зони симпатрії (Загороднюк 2005, 2007a, 2011; Zagorodniuk 2019) (рис. 10).

Окрім того, важливими є й особливості поширення видів за типами місцеперебувань. Так, полівка лучна (*levis*) тягнє до лучних біотопів, чагарників, узлісь, заплав¹⁷, позаяк полівка європейська (*arvalis* s. str.) нерідко виступає видом піонерним, часто мешканцем агроценозів і загалом трансформованих територій. Загалом це, за реконструкціями автора, й визначило швидко (в історичному мірілі) експансію виду на рівнини Східної Європи й формування зони симпатрії з *levis* та зони контакту з *obscurus* (Загороднюк 2005).

Діагностика. Види «звичайних» полівок належать до класичних двійників, тобто є широко симпатричними й без однозначних діагностичних ознак. Попри це, як і в багатьох інших групах, тут можуть знадобитися дві системи ознак — географія та «дрібна» краніальна морфологія за комплексом ознак. Зокрема, з урахуванням конфігурації зони симпатрії та описів

¹⁷ Важливо зазначити, що саме цей вид є мешканцем різноманітних маргінальних місць, включно з дельтами великих річок, чорноморськими островами та Шпіцбергеном (Загороднюк *et al.* 1991).

поширення можна впевнено ідентифікувати матеріал з регіонів, де симпатрії немає. Наприклад (див. мапу на рис. 10), у Гірському Криму мешкають виключно *M. obscurus*, а в Карпатах і в усіх прикарпатських областях України — тільки *M. arvalis* (s. str.), позаяк на всьому проміжку від лінії Одеса–Черкаси–Чернігів і на схід до Донеччини й Луганщини (окрім її східних теренів) — тільки *M. levis*. В усіх інших випадках (надто для трикутника «Одеса–Житомир–Чернігів») потрібно докладати зусиль до ідентифікації.

За відсутності генетичних маркерів ідентифікація можлива за краніальними ознаками. Проте у зв'язку з великою подібністю метричних ознак¹⁸ мова має йти не так про метрики, як про меристичні ознаки (рис. 11), за якими виявлено низку особливостей. Зокрема, такі порівняння проведено для пари широко симпатричних *M. levis* vs *M. arvalis* (s. str.) (Загороднюк 1991b; Zagorodniuk et al. 1991). Загалом на черепах, що походять від особин з відомим каріотипом, нами визначено від 6 (Загороднюк 1991b) до 8 (Zagorodniuk et al. 1991) немірних ознак, комплекс яких дозволяє ідентифікувати матеріал. Практика показала, що ключовими серед них є дві — форма (і розміри) різцевих отворів та глибина й перфорованість задньопіднебінних ямок, ЗПЯ (рис. 11 b): у *M. levis* різцеві отвори короткі, заокруглені, майже правильної форми, без витягнутих проксимальних кінців, а ЗПЯ глибокі та грубо перфоровані. Цінною додатковою ознакою є морфологія заднього нижнього моляра: у *M. arvalis* на M_3 (зі щічного боку) є гострий «дзьоб» на петлі, що біля M_2 (М. Товпинець, особ. повід.).

Екоморфологія. Розмірна диференціація між видами «звичайних» полівок відсутня. Ті ознаки, що проявляють хоч незначні рівні диференціації, фактично демонструють перекомбінацію ознак — одні дещо менші чи більш ювенільного типу в одного виду, інші дещо більші чи відповідають більш сенільним морфотипам у іншого виду. Все це засвідчує головне — симпатрія видів дуже недавня, і ще не відбулося коеволюційних змін, зокрема й змін в екоморфології. Незначні відмінності в парі *M. levis* vs *M. arvalis* (s. str.) полягають у дещо більших на метрикою і більш сенільних за станами ознаках у *M. levis* (мешканець корінних біотопів лучного типу), позаяк польові форми *M. arvalis* нерідко виглядають більш пedomорфними. Примітною є відмінність видів за розмірами й формою різцевих отворів (РО): автор не раз відмічав відмінності за цією ознакою у парах морфологічно близьких видів, і розміри РО менші у лучно-степових форм (напр., у *Microtus socialis*, *Sylvaemus witherbyi* тощо). Не виключено, що це пов'язано з функціональністю вормело-назального органу.

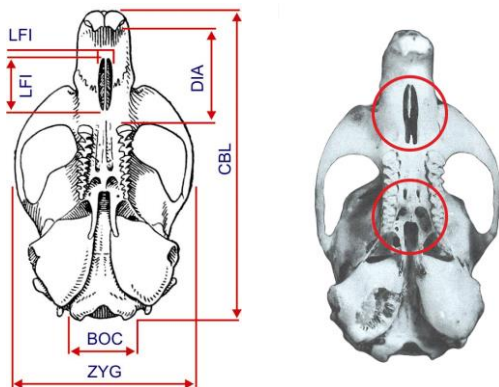


Рис. 11. Діагностично важливі краніальні ознаки для ідентифікації видів групи *Microtus* «*arvalis*»:

ліворуч — найвагоміші краніометричні ознаки (використано стандартні акроніми назв), що входять у п'ятірку ознак із найбільшим значенням коефіцієнта дивергенції (CD); ці ознаки є найефективнішими для створення дискримінантних функцій; ключова з них — довжина різцевих отворів (LFI);

праворуч — меристичні ознаки, відмічені поверх фото типового зразка *Microtus levis* (Британський музей, № 4.4.6.55, за: Masing 1999, редактовано). Колами обведено різцеві отвори та задньопіднебінні ямки.

Fig. 11. Diagnostically important cranial features for the identification of species of the *Microtus* 'arvalis' group: left—the most important craniometric features (standard acronyms of the names are used); which are included in the five features with the largest values of the coefficient of divergence (CD); these characters are the most effective for creating discriminant functions; the key one among them is the length of the incisive foramen (LFI); right—meristic features marked on the photo of the type specimen of *Microtus levis* (British Museum, No. 4.4.6.55, after: Masing 1999, edited). Incisive foramens and posterior palatine fossae are circled.

¹⁸ Дослідники не раз робили спроби знайти дискримінантні функції для низки промірів черепа (напр., Песков et al. 1997), проте точність розрахунків (а, отже й визначень) абсолютно нівелюється віковою мінливістю зразків та неоднозначністю багатьох точок і технік вимірювання, які різними дослідниками «бачаться» нарізно.

Питання охорони

Очевидно, що поділ видів, зокрема й відносно рідкісних) на 2–3 нових, менших, ставить питання про раритетність малих видів, і не тільки з огляду на їхню таксономічну унікальність, але й у зв'язку з тим, що кожний виокремлений «малий» вид є значно меншим від «материнського» за ареалом і чисельністю. Це було й однією з причин відмови у використанні номенів «звичайний» для позначення видів після їх поділу на два і більше.

Динаміка поділу видів спонукала дослідників (зокрема й автора) замислитися і над «офіційними» охоронними статусами «малих» видів. І такі пропозиції були висловлені й прийняті. Зокрема, з 2009 р. за ініціативою автора до Червоної книги України (ЧКУ) включено полівку татринську. Очевидно, що виразно екзантропний «малий» вид степових гризунів — *Sylvaemus witherbyi* — має розглядатися як індикатор цілинних степів і кандидат до ЧКУ. Подібні пропозиції було висловлено й зреалізовано і щодо низки «малих» видів немишовидих гризунів (зокрема, всі мишівки та крапчасті ховрахи) та кажанів (зокрема, всі вусаті нічніці та нетопири). Пропозиції щодо «малих» видів степових гризунів (Кондратенко *et al.* 2006) та гризунів Карпат були озвучені не раз (напр. Загороднюк & Баркасі 2018). А вперше ця тема була піднята при аналізі теріофауни України відповідно до «бернських» списків, у зв'язку із чим було підготовлено огляд «Аловиди бернських видів гризунів» (Загороднюк & Кондратенко 1999). І цей процес має продовжуватися, оскільки місця для дикої фауни все менше.

Подяки

Автор дякує всім колегами, які сприяли цьому дослідженню, роботі в теренових умовах, пошуку літератури, підготовці ілюстрацій, повідомленні унікальних даних. Насамперед моя подяка О. Кондратенку (Луганськ), М. Коробченко (Луганськ), М. Мазінгу (Тарту), С. Межжеріну (Київ), А. Милютіну (Тарту), І. Поліщуку (Асканія), З. Селюніній (Гола Пристань), І. Скільському (Чернівці), (Сімферополь), О. Федорченку (Київ) за сприяння у зборі та накопиченні первинних даних. Дякую кураторам зоологічних колекцій А. Затушевському (Львів), Ю. Іллюхіну (Харків), А. Крону (Ужгород), І. Павлінову (Москва), Т. Поставі (Краків), Ж. Розорі (Київ), Л. Шевченко (Київ), І. Шидловському (Львів), Є. Улюрі (Київ) за можливість роботи зі зразками. Щира подяка колегам, які брали участь в обговоренні окремих положень, зокрема Н. Атамась, М. Воронцову, В. Гайченку, І. Смельянову, Я. Зимі, В. Корабльову, Е. Ляпуновій, І. Павліновій, П. Пантелєєву, Л. Поповій, Л. Рековцю, М. Товпінцю. Моя подяка В. Константиновій, Л. Ластіковій та Т. Макаровій за допомогу в бібліографічному пошуку, З. Баркасі та С. Харчуку за коректуру тексту. Дякую рецензентам за зауваження.

Література

- Аргиропуло, А. И. 1940. *Семейство Мыши – Muridae*. Изд-во АН СССР, Москва, Ленинград, 1–169. (Серия: Фауна СССР, Млекопитающие; Том 3, вып. 5).
- Баскевич, М. И., Е. Ю. Крысанов, В. М. Малыгин, С. Ф. Сапельников. 2007. Новые данные по хромосомной изменчивости подземной полевки (*Microtus subterraneus*) на территории России и Украины. *Зоологический журнал*, **86** (3): 369–376.
- Баскевич, М. И., А. С. Богданов, Л. А. Хляп, Е. А. Шварц, Е. М. Литвинова. 2018. Таксономическая интерпретация аллопатрических форм млекопитающих на примере двух карноформ подземной полевки *Microtus subterraneus* из Восточной Европы. *Доклады Академии наук*, **480** (6): 751–755. [CrossRef](#)
- Бобров, В. В., А. А. Варшавский, Л. А. Хляп. 2008. *Чужеродные виды млекопитающих в экосистемах России*. КМК, Москва, 1–232.
- Вальх, Б. С. 1914. К вопросу об ожидаемом нашествии мышей и мерах к их уничтожению. *Бюллетень о вредителях сельского хозяйства*, № 2: 33–44.
- Вальх Б. С. 1927. О новом виде мыши (*Mus sergii* sp. nova). *Труды Харк. тов-ва дослідників природи*, **50** (2): 49–50.
- Виноградов, Б. С. 1922. Нахождение в Южной России рода *Ritumys* McMurtrie. *Известия Петроградской станции защиты растений от вредителей*, **3**: 7–10.
- Воронцов, Н. Н. 1958. Значение изучения хромосомных наборов для систематики млекопитающих. *Бюллетень МОИП, отд. биол.*, **63** (2): 5–36.
- Воронцов, Н. Н., И. И. Фомичева, О. К. Баранов. 1972. Перспективы и границы применения электрофоретических методов в таксономии млекопитающих. *Зоологический журнал*, **51** (12): 1864–1870.
- Воронцов, Н. Н., Е. А. Ляпунова, А. Н. Белянин, Б. Крал, Л. В. Фрисман, [et al.]. 1984. Сравнительно-генетические методы диагностики и оценки степени дивергенции видов-двойников обыкновенных полевков *Microtus arvalis* и *M. epiroticus*. *Зоологический журнал*, **63** (10): 1555–1566.
- Воронцов, Н. Н., С. В. Межжерин, Г. Г. 1989. Боевскоров, и др. Генетическая дифференциация видов-двойников лесных мышей (*Arodemus*) Кавказа и их диагностика. *Доклады АН СССР*, **309** (5): 1234–1238.
- Гашак, С., С. Хуфер, Ю. Маклюк, Х. Микс, Д. Виклифф, Р. Бейкер. 2008. О видовом разнообразии мышей рода *Sylvaemus* в Украине. *Праці Теріологічної школи*, **9**: 80–92.
- Громов, И. М., М. А. Ербаева. 1995. *Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны*. ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 1–468.
- Евстафьев, И. 2015. Итоги тридцатилетнего изучения мелких млекопитающих Крыма. Часть 1. *Праці Теріологічної Школи*, **13**: 20–34. [CrossRef](#)

- Емельянов, И. Г., В. А. Гайченко, И. В. Загороднюк. 1987. Находки *Arpodemus microps* на территории СССР. *Вестник зоологии*, **21** (2): 80.
- Загороднюк, И. В., С. В. Тесленко. 1986. Виды-двойники надвида *Microtus arvalis* на Украине. 1. Распространение *Microtus subarvalis*. *Вестник зоологии*, № 3: 34–40.
- Загороднюк, И. В. 1989. Таксономия, распространение и морфологическая изменчивость полевков рода *Terricola* Восточной Европы. *Вестник зоологии*, № 5: 3–14.
- Загороднюк, И. В. 1991a. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевков группы *Microtus arvalis* (Rodentia): таксономическая оценка. *Вестник зоологии*, **25** (1): 36–45.
- Загороднюк, И. В. 1991b. Систематическое положение *Microtus brevisrostris*: материалы по таксономии и диагностике группы "arvalis". *Вестник зоологии*, № 3: 26–35.
- Загороднюк, И. В. 1992a. Обзор рецентных таксонов Miroidea (Mammalia), описанных с территории Украины (1777–1990). *Вестник зоологии*, № 2: 39–48.
- Загороднюк И. В. 1992b. Географическое распространение и уровни численности *Terricola subterganeus* на территории СССР. *Зоологический журнал*, **71** (2): 86–97.
- Загороднюк, И., А. Милотин. 1992. Идентификация видов рода *Sylvaemus* Эстонии и прилегающих территорий. *Вестник зоологии*, № 4: 87.
- Загороднюк, И. В., С. В. Межжерин. 1992. Диагноз и распространение в Прибалтии *Terricola* и *Sylvaemus*. *Acta et Commentationes Universitatis Tartuensis*, **955**: 70–80. (Матлы I Балт. Териол. Конф., Кяэрику, 1990).
- Загороднюк, И. В., Н. Н. Воронцов, В. Н. Песков. 1992. Татранская полевка (*Terricola tatricus*) в Восточных Карпатах. *Зоологический журнал*, **71** (6): 96–105.
- Загороднюк, И. В. 1993. Идентификация восточноевропейских форм *Sylvaemus sylvaticus* и их географическое распространение. *Вестник зоологии*, **27** (6): 37–47.
- Загороднюк, И. В., А. А. Федорченко. 1993. Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. Сообщение 1. Таксономия и диагностика. *Вестник зоологии*, **27** (3): 41–49.
- Загороднюк, И. В., Михайленко, А. Г., Тесленко, С. В. 1994. Полевки рода *Microtus* в Молдове. В кн.: Соколов, В. Е., Е. В. Карасева (ред.). *Синантропия грызунов: Материалы II совещания. ИЭМЭЖ, Москва*, 88–91.
- Загороднюк, И. В. 1994. Новые для европейской части Российской Федерации виды грызунов (Rodentiformes). *Вестник зоологии*, **28** (6): 73.
- Загороднюк, И. В., В. И. Березовский. 1994. *Mus spicilegus* (Mammalia) в фауне Подолья и северная граница ареала этого вида в Восточной Европе. *Зоологический журнал*, **73** (6): 110–119.
- Загороднюк И. В. 1996. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщение 1. *Вестник зоологии*, **30** (1–2): 28–45.
- Загороднюк, И. В., Г. Г. Боескоров, А. Е. Зыков. 1997. Изменчивость и таксономический статус степных форм мышей рода *Sylvaemus*. *Вестник зоологии*, **31** (5–6): 37–56.
- Загороднюк, И. В. 1998. Политипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи. *Доповіді НАН України*, № 7: 171–178.
- Загороднюк, І., О. Кондратенко. 1999. Аловиди «бернських» видів гризунів. В кн.: *Ссавці України під охороною Бернської конвенції*. Київ, 192–197. (Серія: Праці Теріологічної Школи; випуск 2).
- Загороднюк І. В., К. Ю. Кавун. 2000. Вікова мінливість як основа формування міжвидових відмінностей у гризунів (Muriformes). *Доповіді НАН України*, № 3: 174–180.
- Загороднюк, И. В. 2001. Номенклатура и система рода *Arvicola*. *Водяная полевка. Образ вида*. Под ред. П. А. Пантелеева. Наука, Москва, 174–192.
- Загороднюк, И. В. 2002. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. 2. *Вісті Біосферного заповідника Асканія-Нова*, **4**: 130–140.
- Загороднюк, І. В. 2003. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців. *Доповіді НАН України*, № 11: 179–187.
- Загороднюк, І. 2004. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, **38**: 21–42.
- Загороднюк, І. 2005 a. Біогеографія критичних видів ссавців Східної Європи. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **17**: 5–27.
- Загороднюк, І. В. 2005 b. Закономірності прояву географічної мінливості у двійникових комплексах ссавців (на прикладі роду *Sylvaemus*). *Доповіді НАН України*, № 9: 171–180.
- Загороднюк, І. 2007a. Узгоджена генетична, біогеографічна та морфологічна диференціація у еволюційно молодих видів: аналіз групи *Microtus* "arvalis" (Mammalia). *Доповіді НАН України*, № 3: 175–181.
- Загороднюк, І. 2007b. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **20**: 5–13.
- Загороднюк, І., І. Ємельянов. 2008. Криптичне різноманіття ссавців у Східній Європі як відзеркалення багатоманітності проявів виду. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **22**: 166–178.
- Загороднюк, І. 2010. Криптичне різноманіття та зміни поглядів на склад теріофауни. *Праці Теріологічної Школи*, **10**: 13–27.
- Загороднюк, І. 2011. Міжвидова гібридизація і фактори її формування на прикладі теріофауни Східної Європи. *Studia Biologica*, **5** (2): 173–210.
- Загороднюк, І., А. Затушевський. 2012. Поширення видів-двійників щура (*Arvicola*) в зоні контакту їхніх ареалів на заході України. *Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку: Матеріали наук. конф. СПОЛОМ, Львів*, 15–19.
- Загороднюк, І. В., І. Г. Смелянов. 2012. Таксономія і номенклатура ссавців України. *Вісник Національного науково-природничого музею*, **10**: 5–30.
- Загороднюк, І., З. Баркасі. 2018. Ссавці Карпат у Червоній книзі України. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, **45**: 20–32. CrossRef
- Загороднюк, І. 2019. Близькі види немисових гризунів у фауні України: відмінності, біогеографія, екоморфологія. *Therologia Ukrainica*, **17**: 8–27.
- Зима, Я., И. Загороднюк, В. Гайченко, Т. Жежерина. 1991. Полиморфизм и хромосомная изменчивость *Microtus rossiaemeridionalis*. *Вестник зоологии*, **25** (4): 48–53.
- Истомин, А. В. 1990. Особенности распространения и биологии подземной полевки на северо-востоке ареала. *Вестник зоологии*, № 3: 61–63.
- Киселюк, О. І. 1997. Еколого-морфологічні особливості двох видів норичь роду *Arvicola* (Rodentia, Arvicolidae) фауни Східних Карпат. *Вестник зоологии*, **31** (5): 86–89.
- Кондратенко, О., І. Загороднюк, М. Товпинець. 2006. Нариси про рідкісні види степових ссавців для Червоної книги України. *Праці Теріологічної Школи*, **7**: 204–210.
- Коробченко, М. 2012. Мінливість та діагностична значимість краніальних ознак *Spalax microphthalmus*. *Праці Теріологічної школи*, **11**: 63–70. CrossRef
- Ларина, Н. И. 1958. К вопросу о диагностике близких видов — лесной и желтогорлой мышей. *Зоологический журнал*, **26** (4): 34–42.
- Лашкова, Е. И., И. И. Дзевеин. 2004. Возможная роль межвидовой конкуренции в формировании ареалов лесных мышей *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae). *Вестник зоологии*, **34** (6): 41–46.

- Лашкова, Е. И., С. В. Межжерин, И. И. Дзевирин. 2005. Идентификация видов лесных мышей фауны Украины по экстерьерным и черепным признакам методами многомерного анализа. *Вестник зоологии*, **39** (3): 23–28.
- Мальгин, В. М. 1983. *Систематика обыкновенных полевков*. Наука, Москва, 1–206.
- Манохина, Н. В., В. Ф. Терехович. 1979. Хромосомный набор и таксономическое положение обыкновенной полевки Беларуси. *Вестник Белорусского университета*, **2** (3): 67–68.
- Машков, Е. И. 2019. Анализ кариотипа обыкновенной полевки, обитающей в природных экосистемах Беларуси. В кн.: С. В. Буга (гл. ред.). *Структура и динамика биоразнообразия*. Белорусский ун-т. Минск, 52–54.
- Машков, Е. И., Е. С. Гайдученко, И. А. Кришук, И. А. Соловей. 2019. Оценка плотности популяций видов рода *Microtus* долинных экосистем Беларуси. *Вестник Мэгілёўскага ўніверсітэта. Серыя В.*, № 2 (54): 96–109.
- Межжерин, С. В. 1987. Генетическая дивергенция лесных мышей подрода *Sylvimus*. *Доклады АН СССР*, **296** (5): 1255–1258.
- Межжерин С. В., Загороднюк И. В. 1989. Новый вид мышей рода *Arpodemus* (Rodentia, Muridae). *Вестник зоологии*, № 4: 55–59.
- Межжерин, С. В., А. Г. Михайленко. 1991. О видовой принадлежности *Arpodemus sylvaticus tscherga* (Rodentia, Muridae) Алтая. *Вестник зоологии*, **25** (3): 35–45.
- Межжерин С. В. 1993. Лесные мыши рода *Sylvaemus* Ognev et Vobriov, 1924 фауны Украины. В кн.: *Млекопитающие Украины*. Наукова думка, Киев, 55–63.
- Межжерин, С. В. 1997. Ревизия мышей рода *Arpodemus* (Rodentia, Muridae) Северной Евразии. *Вестник зоологии*, **31** (4): 29–41.
- Мигулин, А. А. 1927. Мыши северо-восточной Украины (б. Харьковской губ.). *Труды Харківського товариства дослідників природи*, **50** (2): 16–53.
- Мигулін, О. О. 1936. Новый підвид миші лісової малої, *Sylvimus sylvaticus charkovensis* subsp. n. *Збірник праць зоологічного музею АН УРСР*, **17**: 53–57.
- Мигулін, О. О. 1937. Курганчикова миша (*Mus sergii* Valch) як вид. *Збірник праць зоологічного музею*, **20**: 115–120.
- Мигулін, О. О. 1938. Звірі УРСР (матеріали до фауни). Вид-во АН УРСР, Київ, 1–426.
- Милотин, Н. Г. 1939 (1938). Водяная крыса (*Arvicola terrestris* L.), ее биология, хозяйственное и эпидемиологическое значение. *Записки Харьковского сельскохозяйственного института*, **1** (4): 39–119.
- Мунтяну, А. И., А. И. Савин. 1981. Морфологическая характеристика мышей рода *Arpodemus* Kaup (1829) Молдавии. *Адаптация птиц и млекопитающих к антропогенному ландшафту*. Кишинев, 66–79.
- Павлинов, И. Я., А. А. Лисовский (ред.). 2012. *Млекопитающие России: систематико-географический справочник*. Тов-во научных изданий КМК, Москва, 1–604. (Сборник трудов Зоол. музея МГУ; Том 52)
- Пантелеев, П. А. 1968. *Популяционная экология водяной полевки и меры борьбы*. Наука, Москва, 1–225.
- Пантелеев, П. А., А. Н. Терехина, А. А. Варшавский. 1990. *Экогеографическая изменчивость грызунов*. Наука, Москва, 1–374.
- Пантелеев, П. А. 1996. О внутривидовой систематике и таксономическом значении экстерьерных и краниометрических признаков у подвидов водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae). *Вестник зоологии*, **30** (3): 21–25.
- Пантелеев, П. А., А. Н. Терехина, А. А. Варшавский. 1990. *Экогеографическая изменчивость грызунов*. Наука, Москва, 1–374.
- Пантелеев, П. А. 1996. О внутривидовой систематике и таксономическом значении экстерьерных и краниометрических признаков у подвидов водяной полевки *Arvicola terrestris*. *Вестник зоологии*, **30** (3): 21–25.
- Переверзиев, В. В. 1915. К вопросу о систематическом положении харьковских лесных мышей. *Бюллетень о вредителях сельского хозяйства*, № 3: 14–19.
- Песков, В. Н., И. Г. Емельянов, С. В. Тесленко. 1997. Дискриминантный анализ морфологической дифференциации между *Microtus arvalis* и *M. rossiaemeridionalis*. *Вестник зоологии*, **31** (5-6): 100–103.
- Писарева, М. Е. 1948. К экологии и систематике курганчиковой мыши. *Научные записки Днепропетровского университета. Сборник работ биол. фак-та*, **32**: 227–248.
- Полищук, И. К. 2009. *Опыт оценки населения мелких млекопитающих Биосферного заповедника Аскания-Нова погадочным методом*. Аскания-Нова, 1–54.
- Полушина, Н. А., М. Н. Вознюк. 1980. Новые данные по *Arpodemus microps* Krat. et Ros. территории СССР. *Грызуны. Материалы 5 Всесоюзного совещания*. Наука, Москва, 37–38.
- Попова, Л. В. 2002. О природе морфотипической изменчивости зубов у грызунов рода *Arvicola*. *Вісник Луганського державного педагогічного університету імені Тараса Шевченка*, № 1 (45): 85–94.
- Рудышин, М. П. 1987. Экология подземной полевки в Украинских Карпатах. *Хомяковые фауны Украины*. Ин-т зоологии АН Укр., Киев, Ч. 2: 6–11. (Препринт; № 87.7).
- Саварин, А. А. 2011. Об обитании *Sylvaemus uralensis* (Pallas, 1811) на юго-востоке Беларуси и проблеме ее видовой диагностики. *Известия Гомельского государственного университета*, № 4 (67): 176–182.
- Соколов, В. Е., Н. В. Башенина. (ред.). 1994. *Обыкновенная полевка: виды-двойники Microtus arvalis и M. rossiaemeridionalis*. Наука, Москва, 1–432.
- Стахеев, В. В., А. С. Богданов, Д. И. Водолажский. 2011. Уточнение видового состава лесных мышей рода *Sylvaemus* на территории Ростовской области. *Генетика*, **47** (5): 660–670.
- Степанян, Л. С. 1983. *Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР*. Наука, Москва, 1–294.
- Царик, Й. В., І. В. Шидловський, О. В. Головачов, [et al.]. 2000. *Каталог рідкісних та червонокнижних видів тварин колекцій Зоологічного музею*. ЛНУ ім. І. Франка, Львів, 1–59.
- Шевчик, Л. Е. 1998. Видовой состав мышевидных грызунов (Muroidea, Mammalia) Тернопольщины (Украина). *Вестник зоологии*, **32** (5–6): 127–132.
- Шнаревич, И. Д. 1959. Млекопитающие Советской Буковины. В кн.: Шнаревич, И. Д. (ред.). *Животный мир Советской Буковины*. Под ред. И. Д. Шнаревича. Черновицкий гос. университет, Черновцы, 5–65. (Серия: Труды экспедиции по комплексному изучению Карпат и Прикарпатья. Том 7, серия биологических наук).

References

- Argyropulo, A. I. 1940. *Family of Mouse, Muridae*. Publ. House of USSR AS, Moscow, Leningrad, 1–169. (Series: Fauna of the USSR, Mammals; Vol. 3, Is. 5). (In Russian)
- Barčiová, L., M. Macholán. 2009. Morphometric key for the discrimination of two wood mice species, *Arpodemus sylvaticus* and *A. flavicollis*. *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae*, **55** (1): 31–38.
- Barkasi, Z. L., I. V. Zagorodniuk. 2016a. Spatial distribution of the micromammal fauna in the Ukrainian Carpathians. In: Skilsky, I. V., A. V. Yuzyk (Eds). *Regional Aspects of Flo-*

- ristic and Faunistic Research*. Druk Art, Chernivtsi, 5–11.
- Barkasi, Z., I. Zagorodniuk. 2016b. The taxonomy of rodents of the Eastern Carpathians. *Proceedings of the State Natural History Museum (Lviv)*, **32**: 137–154.
- Barkaszi, Z. 2018. Sibling mice species of the genus *Sylvaemus* Ognev, 1924 (Mammalia, Rodentia) in the Ukrainian Carpathians. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University. Series Biology*, **31** (31): 59–71. [CrossRef](#)
- Barkaszi, Z., Zagorodniuk, I. 2018. Living on the edge: distribution patterns of steppe mammals in Transcarpathia (Ukraine). *Studia Biologica*, **12** (3–4): 75–94. [CrossRef](#)
- Barkaszi, Z. 2019. A history of rodent research in the Ukrainian Carpathians. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, 46–47: 73–90. [CrossRef](#)
- Baskevich, M. I., E. Yu. Krysanov, V. M. Malygin, S. F. Sapelnikov. 2007. New data on the chromosomal variability of the pine vole (*Microtus subterraneus*) in Russia and Ukraine. *Zoologicheskii zhurnal*, **86** (3): 369–376.
- Baskevich, M. I., A. S. Bogdanov, L. A. Khlyap, E. A. Shvarts, E. M. Litvinova. 2018. Taxonomic interpretation of allopatric mammalian forms on the example of two karyofoms of *Microtus subterraneus* from Eastern Europe. *Doklady Biological Sciences*, **480** (6): 119–123. [CrossRef](#)
- Bobrov, V. V., A. A. Warshavsky, L. A. Khlyap. 2008. *Alien Mammals in the Ecosystems of Russia*. KMK, Moskva, 1–232. (In Russian)
- Cichocki, J., A. L. Ruprecht, A. Ważna. 2011. Distribution of pygmy field mouse (*Apodemus uralensis* (Pallas, 1811)) population in Poland: review of the studies and new data. *Fragmenta Faunistica*, **54** (1): 77–85. [CrossRef](#)
- Ellermann, J. R., T. C. S. Morrison-Scott. 1951. Checklist of Palaearctic and Indian Mammals, 1758 to 1946. British Museum (Natural History), London, 1–810.
- Emelyanov, I. G., V. A. Gaychenko, I. V. Zagorodniuk. 1987. Records of *Apodemus microps* in the territory of the USSR. *Vestnik zoologii*, **21** (2): 80. (In Russian)
- Evstafiev, I. 2015. Results of a 30-years-long investigation of small mammals in Crimea. Part 1. Introduction, fauna composition, ranges. *Proceedings of the Theriological School*, **13**: 20–34. (In Russian) [CrossRef](#)
- Gaschak, S., S. R. Hooper, Ju. Makluk, H. Meeks, J. Wickliffe, R. Baker. 2008. About species diversity of mice genus *Sylvaemus* in Ukraine. *Proceedings of the Theriological School*, **9**: 80–92. (In Russian)
- Gromov, I. M., M. A. Erbaeva. 1995. *Mammals of the fauna of Russia and adjacent territories. Lagomorphs and rodents*. ZIN RAS, St. Petersburg, 1–468. (In Russian)
- Jojić, V., V. Bugarski-Stanojević, J. Blagojević, M. Vujošević. 2014. Discrimination of the sibling species *Apodemus flavicollis* and *A. sylvaticus* (Rodentia, Muridae). *Zoologischer Anzeiger*, **253**: 261–269. [CrossRef](#)
- Juškaitis, R., L. Balčiauskas, P. Alejūnas. 2016. Distribution, habitats and abundance of the herb field mouse (*Apodemus uralensis*) in Lithuania. *Biologia*, **71** (8): 960–965. [CrossRef](#)
- Istomin, A. V. 1990. Features of the distribution and biology of the ground vole in the northeast of the range. *Vestnik zoologii*, No. 3: 61–63. (In Russian)
- Kleist, D. 1996. Stellung der oberen Incisivi und Proodontie bei terrestrischen und aquatischen Schemmäusen *Arvicola* terrestris. *Bonner Zoologische Beiträge*, **46** (1-4): 275–282.
- Kondratenko, O., I. Zagorodniuk, M. Tovpinets. 2006. Sketches about rare species of steppe mammals for new edition of the Red Data Book of Ukraine. *Proceedings of the Theriological School*, **7**: 204–210. (In Ukrainian)
- Korobchenko, M. 2012. Variability and diagnostic value of cranial characters of *Spalax microphthalmus*. *Proceedings of the Theriological School*, **11**: 63–70. (In Ukrainian) [CrossRef](#)
- Král, B., A. Belanin, J. Zima, [et al.] 1980. Distribution of *Microtus arvalis* and *M. epiroticus*. *Acta Sci. Nat. Brno*, **14** (9): 1–30.
- Kratochvil, J. 1952. Hrabosí rodu *Pitymys* McMurtrie v Československu. *Práce Moravskoslezské akademie věd přírodních*, **24** (8): 155–194.
- Kratochvil, J., B. Rosicki. 1952. Zur Bionomie und Taxonomie in der Tschechoslovakiei lebenden *Apodemus*-Arten. *Folia Zool. Entom.*, **15**: 57.
- Kratochvil, J., J. Zeida. 1962. Ergänzende Angaben zur Taxonomie von *Apodemus microps*. *Symposium Theriologicum (Brno, 1960)*. Publ. House CSAS, Praha, 188–194.
- Kratochvil, J. 1970. *Pitymys*-Arten aus der Hohen Tatra (Mam., Rodentia). *Acta scientiarum naturalium Academiae Scientiarum Bohemicae (Brno)*, **4** (12): 1–64.
- Krystufek, B. 2002. Identity of four *Apodemus* (*Sylvaemus*) types from the eastern Mediterranean and the Middle East. *Mammalia*, **66** (1): 43–52. [CrossRef](#)
- Kryštufek, B., T. Koren, S. Engelberger, G. F. Horváth, J. J. Purger, [et al.]. 2014. Fossorial morphotype does not make a species in water voles. *Mammalia*, **79** (3): 293–303. [CrossRef](#)
- Kryštufek, B., M. Sozen, A. Bukhnikashvili. 2016. *Apodemus uralensis*. *The IUCN Red List of Threatened Species* 2016: e.T1905A115059444.
- Kyseliuk, O. I. 1997. Ecological and morphological features of two vole species of the genus *Arvicola* (Rodentia, Arvicolidae) of the fauna of the Eastern Carpathians. *Vestnik zoologii*, **31** (5–6): 86–89. (In Ukrainian)
- Larina, N. I. 1958. On the issue of diagnostics of closely related species, the wood and the yellow-necked mice. *Zoologicheskii zhurnal*, **26** (4): 34–42. (In Russian)
- Lashkova, E. I., I. I. Dzeverin. 2004. Possible role of interspecific competition in the formation of geographical ranges of wood mice *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae). *Vestnik zoologii*, **34** (6): 41–46. (In Russian)
- Lashkova, E. I., S. V. Mezhdzerin, I. I. Dzeverin. 2005. Identification of wood mice species of the Ukrainian fauna using external and cranial characters by the multivariate analyses. *Vestnik zoologii*, **39** (3): 23–28. (In Russian)
- Macholán, M. 1996. Morphometric analysis of European house mice. *Acta Theriologica*, **41**: 255–275. [CrossRef](#)
- Macholán, M., M. G. Filippucci, J. Zima. 2001. Genetic variation and zoogeography of pine voles of the *Microtus subterraneus*/majori group in Europe and Asia Minor. *Journal of Zoology (London)*, **255** (1): 31–42. [CrossRef](#)
- Mahmoudi, A., J. Darvish, M. Aliabadian, M. Khosravi, F. N. Golenishchev, B. Kryštufek. 2014. Chromosomal diversity in the genus *Microtus* at its southern distributional margin in Iran. *Folia Zoologica*, **63** (4): 290–295. [CrossRef](#)
- Malygin, V. M. 1983. *Systematics of the Common Voles*. Nauka, Moscow, 1–206. (In Russian)
- Manokhina, N. V., V. F. Terekhovich. 1979. Chromosomal set and taxonomic position of the common vole in Belarus. *Bulletin of the Belarusian University*, **2** (3): 67–68.
- Masing, M. 1999. The skull of *Microtus levis* (Arvicolinae, Rodentia). *Folia Theriologica Estonica*, No. 4: 76–90.
- Mashkov, E. I. 2019. Analysis of the karyotype of the common vole living in the natural ecosystems of Belarus. In: S. V. Buga (ed.). *Structure and dynamics of biodiversity: Proceedings of Republ. Conf. Belarus*. State Univ., Minsk, 52–54.
- Mashkov, E., E. Gaiduchenko, I. Krishchuk, I. Solovei. 2019. Estimation of abundance of population of the genus *Microtus* species in valley ecosystems of Belarus. *Vesnik Magilev University. Series B.*, № 2 (54): 96–109. (In Russian)
- Mažeikytė, R., Baranauskas, K., Morkūnas, V., & Micevičius, E. 1999. Distribution of the sibling vole (*Microtus rosiaemeridionalis* Ognev, 1924) (Rodentia) in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica*, **9** (1): 3–15. [CrossRef](#)
- McKenna, M. C., S. K. Bell. 1997. *Classification of Mammals*

- Above Species Level*. Columbia Univ. Press, N. Y., 1–631.
- Mezhzherin, S. V. 1987. Genetic divergence of the forest mice of subgenus *Sylvimus*. *Doklady AN SSSR*, **296** (5): 1255–1258. (In Russian)
- Mezhzherin, S. V., I. V. Zagorodniuk. 1989. A new species of mice of the genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae). *Vestnik zoologii*, № 4: 55–59. (In Russian)
- Mezhzherin, S. V., A. G. Mikhailenko. 1991. About species identity of *Apodemus sylvaticus tscheriga* (Rodentia) from Altai Mts. *Vestnik zoologii*, **25** (3): 35–45. (In Russian)
- Mezhzherin, S. V. 1993. Forest mice of genus *Sylvaemus* Ognev et Vorobiov, 1924 in fauna of Ukraine. *Mammals of Ukraine*. Naukova Dumka, Kyiv, 55–63. (In Russian)
- Mezhzherin, S. V. 1997. Revision of mice genus *Apodemus* (Rodentia, Muridae) of Northern Eurasia. *Vestnik zoologii*, **31** (4): 29–41. (In Russian)
- Miller, G. S. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe*. British Museum. London, 1–622. [CrossRef](#)
- Michaux, J. R., E. Magnanou, E. Paradis, [et al.] 2003. Mitochondrial phylogeography of the woodmouse (*Apodemus sylvaticus*) in the Western Palearctic region. *Molecular Ecology*, **12**: 685–697. [CrossRef](#)
- Munteanu, A. I., A. I. Savin. 1981. Morphological characteristics of mice of the genus *Apodemus* Kaup (1829) of Moldova. *Adaptation of Birds and Mammals to the Anthropogenic Landscape*. Kishinev, 66–79. (In Russian)
- Mygulin, A. A. 1927. Mice of the northern-eastern Ukraine (former Kharkiv province). *Proceedings of the Kharkiv Society of Nature Researchers*, **50** (2): 16–53. (In Russian)
- Mygulin, O. O. 1936. New subspecies of the lesser wood mouse, *Sylvimus sylvaticus charkovensis* subsp. n. *Zbirnyk Prats Zoolohichnoho Muzeiu*, **17**: 53–57. (In Ukrainian)
- Mygulin, O. O. 1937. Mound mouse (*Mus sergii* Valch) as a species. *Collection of Works of the Zoological Museum*, **20**: 115–120. (In Ukrainian)
- Mygulin, O. O. 1938. *Mammals of Ukrainian RSR (Materials to Fauna)*. Acad. Sci. Ukr. RSR, Kyiv, 1–426. (In Ukrainian)
- Myliutin, N. G. 1938 (1939). Water rat (*Arvicola terrestris* L.), its biology, economic and epidemiological significance. *Notes of the Kharkiv Agricultural Institute*, **1** (4): 39–119. (In Russian)
- Orlov, V. N., N. Sh. Bulatova, R. S. Nadjafova, A. I. Kozlovsky. 1996. Evolutionary classification of European wood mice of the subgenus *Sylvaemus* based on allozyme and chromosome data. *Bonner Zool. Beiträge*, **46** (1-4): 191–202.
- Pantelev, P. A. 1968. *Population Ecology of the Water Vole and Control Measures*. Nauka, Moskva, 1–225. (In Russian)
- Pantelev, P. A., A. N. Terekhina, A. A. Varshavsky. 1990. *Ecogeographic Variability of Rodents*. Nauka, Moscow, 1–374. (In Russian)
- Pantelev, P. A. 1996. On intraspecific systematics and taxonomic importance of exterior and craniometric characters in vole rat *Arvicola terrestris* subspecies (Rodentia, Cricetidae). *Vestnik zoologii*, **30** (3): 21–25. (In Russian)
- Pavlinov, I. Ya., A. A. Lissovsky (eds). 2012. *The Mammals of Russia: A Taxonomic and Geographic Reference*. KMK Scientific Press, Moscow, 1–604. (Archives of Zool. Mus. of Moscow Univ.; Vol. 52). (In Russian)
- Pereverziev, V. V. 1915. On the question of the systematic position of Kharkiv forest mice. *Bulletin on Pests of Agriculture and Control Them*, № 3: 14–19. (In Russian)
- Peskov, V. N., I. G. Emelyanov, S. V. Teslenko. 1997. Discriminant analysis of the morphological differentiation between *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis*. *Vestnik zoologii*, **31** (5–6): 100–103. (In Russian)
- Polishchuk, I. K. 2009. *Experience in assessing the population of small mammals in the Askania-Nova Biosphere reserve using by pellets method*. Biosphere reserve Askania-Nova, Askania-Nova, 1–54. [In Russian]
- Polushina, N. A., M. N. Vozniuk. 1980. New data on *Apodemus microps* Krat. et Ros. the territory of the USSR. *Rodents. Materials of the 5th All-Union Conference*. Nauka, Moscow, 37–38. (In Russian)
- Popova, L. V. 2002. On the nature of morphotypical variability of dentition in *Arvicola*. *Visnyk of the Luhansk University. Biological Sciences*, No. 1 (45): 85–94. (In Russian)
- Pysareva, M. E. 1948. On the ecology and taxonomy of the hillock mouse. *Scientific Notes of the Dnepropetrovsk State University. Collection of Works of Biol. Faculty*, **32**: 227–248. (In Russian)
- Rudyshin, M. P. 1987. Ecology of the European pine vole in the Ukrainian Carpathians. In: *Cricetids of Fauna of Ukraine (in 6 parts)*. Inst. Zool. Ukr. AS, Kyiv, Part 2. 6–11. (Series: Institute Zool. Ukr. AS, Preprint; № 87.7). [In Ukrainian]
- Savarin, A. A. 2011. On the habitat of *Sylvaemus uralensis* (Pallas, 1811) in the south-east of Belarus and the problem of its species diagnostics. *Izvestiya of Gomel State University*, № 4 (67): 176–182. (In Russian)
- Shevchuk, I. O. 1998. Species composition of mice-like rodents (Muroidea, Mammalia) of Ternopil Region (Ukraine). *Vestnik zoologii*, **32** (5–6): 127–132. (In Russian)
- Shnarevich, I. D. 1959. Mammals of the Soviet Bukovina. In: Shnarevich, I. D. (ed.). *Animals of the Soviet Bukovina*. Chernivtsi Univ., Chernivtsi, 5–65. (In Russian)
- Sokolov, V. E., N. V. Bashenina. (ed.). 1994. *Common vole: sibling species *Microtus arvalis* and *M. rossiaemeridionalis**. Nauka, Moscow, 1–432.
- Stakheev, V. V., A. S. Bogdanov, D. I. Vodolazhsky. 2011. Revision of the species composition of the wood mice from the genus *Sylvaemus* from the territory of Rostov oblast. *Russian Journal of Genetics*, **47** (5): 579–589. (In Russian) [CrossRef](#)
- Stepanian, L. S. 1983. *Superspecies and Sibling Species in Avifauna of the USSR*. Nauka, Moskva, 1–294. (In Russian)
- Tsaryk, J. V., I. V. Shydlovsky, O. V. Holovachov, et al. 2000. *Catalogue of rare animal species in collections of Zoological Museum*. Lviv Natl Univ., Lviv, 1–59. (In Ukrainian)
- Valkh, B. S. 1914. On the question of the expected invasion of mice and measures to extermination of them (with identification table). *Bulletin on Pests of Agriculture and Measures to Control Them (Kharkiv)*, № 2: 33–44. (In Russian)
- Valkh, B. S. 1927. About a new species of mouse (*Mus sergii* sp. nova). *Proceedings of the Kharkiv Society of Naturalists*, **50** (2): 49–50. (In Russian)
- Vinogradov, B. S. 1922. Finding of the genus *Pitymys* McMurtree in South Russia. *Izvestia of the Petrograd Plant Protection Station from Pests*, **3**: 7–10. (In Russian)
- Vorontsov, N. N. 1958. The importance of study of chromosome sets for the taxonomy of mammals. *Bulletin MOIP, Dept. biol.*, **63** (2): 5–36. (In Russian) [CrossRef](#)
- Vorontsov, N. N., I. I. Fomicheva, O. K. Baranov. 1972. Prospects and limits of application of electrophoretic methods in taxonomy of mammals. *Zoologicheskii zhurnal*, **51** (12): 1864–1870. (In Russian)
- Vorontsov, N. N., E. A. Lyapunova, A. N. Belyanin, B. Kral, L. V. Frisman, [et al.]. 1984. Comparative genetic methods for diagnostics and assessing the degree of divergence of sibling species of common voles *Microtus arvalis* and *M. epiroticus*. *Zoologicheskii zhurnal*, **63** (10): 1555–1566. (In Russian)
- Vorontsov, N. N., S. V. Mezhzherin, G. G. Boyeskorov, et al. 1989. Genetic differentiation of sibling species of wood mice (*Apodemus*) of the Caucasus and their diagnosis. *Doklady AN SSSR*, **309** (5): 1234–1238. (In Russian)
- Wilson, D. E., D.-A. Reeder. (eds). 2005. *Mammal Species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference (Third edition)*. Johns Hopkins Univ. Press, Baltimore, 1–2142.
- Zagorodniuk, I. V., S. V. Teslenko. 1986. Sibling-species of the *Microtus arvalis* superspecies in the Ukraine. I. *Microtus*

- subarvalis. *Vestnik zoologii*, (3): 34–40. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V. 1989. Taxonomy, distribution and morphological variation of the *Terricola* voles in East Europe. *Vestnik zoologii*, No. 5: 3–14. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V. 1991a. Karyotypic variation of 46-chromosome forms of the vole group of *Microtus arvalis* (Rodentia): a taxonomic evaluation. *Vestnik zoologii*, (1): 36–45. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V. 1991b. Systematic position of *Microtus brevisrostris*: Materials to the taxonomy and diagnostics of the "arvalis" group. *Vestnik zoologii*, No. 3: 26–35. (In Russian)
- Zagorodniuk, I., M. Masing, V. Peskov. 1991. Sibling-species of common voles in Estonia. *Eesti loodus*, (11): 674–678.
- Zagorodniuk, I. V. 1992a. A review of the recent *Muroidea* (Mammalia) described from the territory of Ukraine (1777–1990). *Vestnik zoologii*, № 2: 39–48. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V. 1992b. Geographic distribution and levels of abundance of *Terricola subterraneus* of the USSR territory. *Zoologicheskii zhurnal*, **71** (2): 86–97. (In Russian)
- Zagorodniuk, I., A. Miljutin. 1992. Identification of the *Sylvaemus* species from Estonia and adjacent territories. *Vestnik zoologii*, № 4: 53. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V., S. V. Mezhdzherin. 1992. Diagnostics and distributions of *Terricola* and *Sylvaemus* in Baltic Region. *Acta et Com. Univ. Tartuens.*, **955**: 70–80. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V., N. N. Vorontsov, V. N. Peskov. 1992. Tatra vole (*Terricola taticus*) in the Eastern Carpathians. *Zoologicheskii zhurnal*, **71** (6): 96–105. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V. 1993. Identification of East European forms of *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) and their geographic occurrence. *Vestnik zoologii*, **27** (6): 37–47. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V., A. A. Fedorchenko. 1993. Mice of the genus *Sylvaemus* in the Lower Danube Region. 1. Taxonomy and diagnostics. *Vestnik zoologii*, **27** (3): 41–49. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V., A. G. Mikhailenko, S. V. Teslenko. 1993. Voles of the genus *Microtus* in Moldova. In: Sokolov, V. E., E. V. Karaseva (eds). *Synanthropy of Rodents*. Proc. of 2nd Conf. IEMEZh, Moscow, 88–91. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. 1994. Rodent species new for the fauna of the European part of Russian Federation. *Vestnik zoologii*, **28** (6): 73. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V., V. I. Berezovsky. 1994. *Mus spicilegus* (Mammalia) in the fauna of Podolia and the northern border of its range in Eastern Europe. *Zoologicheskii zhurnal*, **73** (6): 110–119. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V. 1996a. Taxonomic revision and diagnostics of the rodent genus *Mus* from Eastern Europe. Communication 1. *Vestnik zoologii*, **30** (1–2): 28–45. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V. 1996b. Sibling species of mice from Eastern Europe: taxonomy, diagnostics and distribution. *Reports of the NAS of Ukraine*, No. 12: 166–173.
- Zagorodniuk, I., Tkach, V. 1996. What *Apodemus sylvaticus arianus* (Blanford, 1881) is? *Vestnik zoologii*, **30** (3): 20.
- Zagorodniuk, I. V., Boyeskorov, G. G., Zykov, A. E. 1997. Variation and taxonomic status of the steppe forms of genus *Sylvaemus*. *Vestnik zoologii*, **31** (5–6): 37–56. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V. 1998. Polytypic species: a concept and the presence in mammal fauna of the East Europe. *Reports of the NAS of Ukraine*, No. 7: 171–178. (In Ukrainian)
- Zagorodniuk, I., O. Kondratenko. 1999. Allopecies of the "Bern" species of rodents. In: *Mammals of Ukraine, Protected by the Bern Convention*. Kyiv, 192–197. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 2). (In Ukrainian)
- Zagorodniuk, I. V., K. Y. Kavun. 2000. Age variation as basis of formation of interspecies differences in rodents. *Reports of the NAS of Ukraine*, No. 3: 174–180. (In Ukrainian)
- Zagorodniuk, I. V. 2001. Nomenclature and system of genus *Arvicola*. In: Pantelejev, P. A. (ed.). *The Water Vole. Mode of the Species*. Nauka, Moskva, 174–192. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V. 2002. Taxonomic revision and diagnostics of the rodent genus *Mus* from Eastern Europe. 2. *News Biosphere reserve Askania-Nova*, **4**: 130–140. (In Russian)
- Zagorodniuk, I. V. 2003. Autogenic regularities of speciation in sibling complexes of mammals. *Reports of the NAS of Ukraine*, No. 11: 179–187. (In Ukrainian)
- 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)
- Zagorodniuk, I. 2005a. Biogeography of mammals' cryptic species in the Eastern Europe. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **17**: 5–27. (In Ukrainian)
- Zagorodniuk, I. V. 2005b. Regularities of the development of a geographical variation in sibling complexes of mammals (a case of genus *Sylvaemus*). *Reports of the NAS of Ukraine*, № 9: 171–180. (In Ukrainian)
- Zagorodniuk, I. 2007a. Coordinated genetic, biogeographical and morphological differentiation in evolutionary young species: analysis of the group *Microtus* "arvalis". *Reports of the NAS of Ukraine*, No. 3: 175–181. (In Ukrainian)
- Zagorodniuk, I. 2007b. Conflict through coincidence of niches in sibling species: estimation using Hutchinson ratio. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **20**: 5–13. (In Ukrainian)
- Zagorodniuk, I., I. Emelyanov. 2008. Cryptic diversity of mammals in Eastern Europe as reflection of variety of species phenomena. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **22**: 166–178. (In Ukrainian)
- Zagorodniuk, I. 2010. Cryptic diversity and changes of views on mammal fauna composition. *Proceedings of the Theriological School*, **10**: 13–27. (In Ukrainian) [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2011. Interspecies hybridization and factors of its formation in the East-European mammalian fauna. *Studia Biologica*, **5** (2): 173–210. (In Ukrainian) [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., A. Zatushevskyy. 2012. Distribution of the water vole sibling species (*Arvicola*) in the contact zone of their ranges in Western Ukraine. *State and Biodiversity of ecosystems of the Shatsk National Nature Park*. Proc. Sci. Conf. SPOLOM Press, Lviv, 15–19. (In Ukrainian)
- 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)
- Zagorodniuk, I. 2014. Changes in taxonomic diversity of Ukrainian mammals for the last three centuries. *Proceedings of the Theriological School*, **12**: 3–16. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I., Z. Barkaszi. 2018. Mammals of the Carpathians in the Red Data Book of Ukraine. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **45**: 20–32. (In Ukrainian) [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2019a. Close non-murid rodent species in the Ukrainian fauna: differences, biogeography, ecomorphology. *Theriologia Ukrainica*, **17**: 8–27. (In Ukrainian) [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2019b. Range dynamics in sibling species: facts and reconstructions for the mammal fauna of Eastern Europe. *Theriologia Ukrainica*, **18**: 20–39. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2020. Distribution and variation of mice group *Sylvaemus microps* & *uralensis* in Eastern Europe: fragmentation and clines. *Theriologia Ukrainica*, **20** (in press).
- Zima, J., I. V. Zagorodniuk, V. A. Gajchenko, T. O. Zhezherina. 1991. Polymorphism and chromosomal variability in *Microtus rossiaemeridionalis* (Rodentiformes). *Vestnik zoologii*, № 4: 48–53. (In Russian)