



CRANIOMETRIC DIFFERENTIATION OF SQUIRRELS (*SCIURUS VULGARIS*) OF DIFFERENT COAT COLOURATION FROM THE TERRITORY OF UKRAINE

Yulia Zizda 

Key words

geographical variability, colour phases, craniology, red squirrel, Ukraine

doi

<http://doi.org/10.53452/TU3004>

Article info

submitted 01.02.2025

revised 14.12.2025

accepted 30.12.2025

Language

Ukrainian, English summary

Affiliations

Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine (Lviv, Ukraine)

Correspondence

Yulia Zizda; Institute of Ecology of the Carpathians, NAS of Ukraine, 4 Kozelnytska Street, Lviv, 79026, Ukraine; Email: julcha@ua.fm; orcid: 0000-0002-8337-327X

Abstract

Sciurus vulgaris is a widespread and highly variable species by fur colour. Up to 40 subspecies are distinguished, although their nature has not been sufficiently studied. It is believed that coat colouration of the squirrel is determined by several genes, and such environmental factors as the type of forest and altitude above sea level affect the work of these genes; however, the purely adaptive nature of the differences may also be important. According to the analysed sources, the author hypothesised that different colour phases of squirrels can differ in cranial features, which may refute a purely adaptive hypothesis. Previous studies by the author revealed that several color phases of squirrels are widespread in Ukraine, the main of which are black, brown, red, and ginger, with a high level of variability within each. In the mountainous area (Carpathians), the coexistence of several color phases is observed, which are widespread at different altitudes, with the dominance of black and brown forms in the mountains, red in the lowlands, and ginger on the lowland, mainly in the anthropogenic zone. In the rest of Ukraine, only light-coloured squirrels (red and ginger) are widespread within the natural range. The study showed that color phases of squirrels differ by craniometric features: black and red forms, based on the Tst and CD criteria, differ in two craniometric features of the neurocranium; the red and ginger red forms differ in four features, two of which are related to the neurocranium, one to the upper and one to the lower jaw. The black (with brown) and red forms differ significantly in nine features: these are mainly the measurements of the upper jaw and the neurocranium. According to discriminant analysis, three groups can be distinguished with a small (up to 10%) overlap. In this case, red and black squirrels are located side by side, and red ones occupy a mixed intermediate position from both of them. It is possible to assume further colour and morphological differentiation of colour phases, especially the black form, taking into account the aspect that dark-colored squirrels in the Carpathian region are confined to mountainous and high-altitude areas and are relatively isolated from the other colour phases.

Zizda, Y. 2025. Craniometric differentiation of squirrels (*Sciurus vulgaris*) of different coat colouration from the territory of Ukraine. *Theriologia Ukrainica*, **30**: 18–30. [Ukrainian, with English summary]

Краніометрична диференціація вивірок виду *Sciurus vulgaris*, відмінних за забарвленням хутра, з території України

Юлія Зізда

Резюме. *Sciurus vulgaris* є широкопоширеним і дуже мінливим за кольором хутра видом, у межах якого розрізняють до 40 підвидів, природу яких досліджено недостатньо. Вважається, що колір хутра вивірки детермінований кількома генами і такі екологічні фактори як тип лісу та висота над рівнем моря впливають на роботу цих генів, проте може мати значення і суто адаптивна природа відмінностей. Відповідно до проаналізованих джерел автором сформульована гіпотеза про те, що різні кольорові форми вивірки можуть розрізнятися за краніальними ознаками, що може спростувати суто адаптивну гіпотезу. Попередніми дослідженнями автора встановлено, що в Україні поширено кілька кольорових форм вивірок, основними з яких є чорна, коричнева, червона та руда, з високим рівнем мінливості в межах кожної. У гірській місцевості (Карпати) спостерігається співіснування кількох кольорових форм, які поширені на різних висотах, з домінуванням чорної і коричневої форм в горах, червоної у низькогір'ях та рудої на рівнинах, переважно в антропогенній зоні; на решті території України в межах природного ареалу поширені тільки світлозабарвлені вивірки — червоні та руді. Проведене дослідження показало, що кольорові форми вивірок можна розрізнити між краніометричними ознаками: чорна і руда форми на основі критеріїв *Tst* та *CD* відмінні за двома краніометричними ознаками мозкової частини черепа; червона і руда форми відмінні за чотирма ознаками, з яких два виміри відносяться до мозкового черепа та по одному — для верхньої і нижньої щелепи. Чорна (з коричневою) і червона форми достовірно розрізняються за 9 ознаками: це переважно виміри верхньої щелепи і мозкового відділу черепа. Згідно з дискримінантним аналізом можна розрізнити три групи із незначною (до 10 %) зоною їх перекриття. При цьому руді та чорні вивірки розташовані поряд, а червоні займають змішену від обох них проміжну позицію. Можна припустити подальшу кольорову і морфологічну диференціацію кольорових форм, надто чорної форми, беручи до уваги той аспект, що у Карпатському регіоні темнозабарвлені вивірки приурочені до гірської і високогірної місцевості і є відносно ізольованими від інших кольорових форм.

Ключові слова: географічна мінливість, кольорові форми, краніологія, вивірки, Україна.

Вступ

Відомо, що вивірка лісова (*Sciurus vulgaris* L.) є широкопоширеним видом гризунів із найширшим ареалом серед усіх видів цього роду [Bosch & Lurz 2012]. Це дуже мінливий за кольором хутра вид, відомий із лісових регіонів Палеарктики, в межах якого розрізняють від 22 до 40 підвидів, відмінності та родинні стосунки яких досліджено недостатньо [Zizda 2005; Thorington *et al.* 2012: 74]. Різницю між популяціями вивірок [Ogden *et al.* 2005] та їх походженням з точки зору їх поширення також добре показують генетичні дослідження мітохондріальної ДНК [Thorington & Ferrell 2006: 41; Rózanowska 2025].

Вважається, що колір хутра цього виду вивірок визначається генетично, і синтез меланіну зумовлений кількома генами [Thorington & Ferrell 2006]. В свою чергу, такі екологічні фактори як тип лісу та висота над рівнем моря впливають на роботу цих генів та, відповідно, на інтенсивність забарвлення кольорової форми, що поширена на певній території, проте також є необхідність у додаткових дослідженнях цього аспекту [ibid.].

Вивірки лісові, поширені у Франції, майже не мають тенденції до групування за географічним фактором, і вони не були ізольовані від інших популяцій протягом еволюційно значимого часу, що відрізняє їх від ситуації, що спостерігається в більшості інших європейських популяцій цього виду [Dozières *et al.* 2012]. Треба зауважити, що використання генетичних методів для виявлення різниці між кольоровими формами вивірок досліджено у географічному аспекті дуже фрагментарно, автору вдалося знайти подібні дослідження тільки для популяцій з Британії та Китаю. Серед британських вивірок також є й *Sciurus vulgaris*, генетичні дослідження якої показали, що популяції британських та решти європейських вивірок потенційно можуть належати до різних генетичних ліній [Barratt *et al.* 1999].

Також варто зауважити, що аналіз різних підвидів чи кольорових форм вивірок за краніометричними показниками часто не є пріоритетним, а генетичний аналіз є досить об'ємним та ресурсозатратним. Відповідно до проаналізованих джерел із цієї теми [Marr & MacLeod 2019] автором сформульовано гіпотезу про те, що різні кольорові форми вивірки в Україні в цілому та карпатському регіоні, зокрема, можуть розрізнятися і за краніальними ознаками.

Мета роботи — дослідити мінливість кольорових форм на основі колекційних зразків, накопичених у зоологічних музеях України, та порівняти їхні краніометричні ознаки за допомогою різних методів статистичного аналізу з метою оцінки відмінностей між ними.

Стан проблеми

На території України та на ближніх частинах суміжних країн відомо поширення кількох підвидів вивірки, особливості яких такі (за абеткою):

- *S. v. carpathicus* Pietruski, 1853 — типова гірська форма, відома з Карпат, передусім з високогір'я, зокрема з зони поширення ялинових лісів; типовий колір забарвлення — чорний або темно-коричневий; місцями ця форма «спускається» на прилеглі рівнини;
- *S. v. fedushini* Ognev, 1935 — підвид, відомий для території Білорусі і напевно очікуваний в українському Поліссі, має темно-коричневе або світло коричневе, каштанового кольору хутро та хвіст із червоним відтінком [Thorington *et al.* 2012];
- *S. v. fuscoater* Altum, 1855 — підвид, поширений на території Західної Європи та на Заході України, колір цих вивірок є насичено червоним [Thorington *et al.* 2012]. У Польщі підвид зустрічається у двох основних варіантах забарвлення — червоний і чорний, причому ці дві кольорові форми вільно схрещуються і дають потомство з темним забарвленням, є також особини з візерунчастою спиною [Rózanowska 2025]. Хутро на спині зазвичай темне, починаючи від коричневого, через червоний і сірий, до чорного, в той час як хутро на нижній стороні тіла світле, біле або кремове [Lurz *et al.* 2005]. Відзначається, що чорна форма вивірки зустрічається частіше в передгір'ях і горах [Zawidzka 1958].
- *S. v. varius* Barret-Hamilton, 1899 — рудий підвид, що трапляються у Польщі, де такі вивірки поширені в листяних і хвойних лісах, а також у міських парках [Wauters *et al.* 1992; Babińska-Werka & Żółw 2008]. Як зазначають останні уитовані автори, вивірки більш численні у міських парках Варшави, ніж у приміських. У Вроцлаві висока щільність вивірок відмічена у великих старих парках [Kopij 2014];
- *S. v. ognevi* Migulin, 1928 — підвид, поширений на території заходу рф; цей підвид очікуваний лине на пн.-сх. Чернігівщини [Mygulin 1938], має різні за забарвленням хутра відтінки, але взимку хутро завжди світло-сіре [Thorington *et al.* 2012];
- *S. v. ukrainicus* Migulin, 1928 — підвид, поширений на схід від Дніпра, колір хутра червоно-коричневий, взимку з попелястими волосинами [Zizda 2008; Thorington *et al.* 2012].

У давніх джерелах знайдено також вказівки на поширення в Україні ряду інших підвидів. Окрім вказаних вище, також згадано не раз такі, як *S. v. kessleri* Migulin, 1928; *S. v. formozovi* Ognev, 1935, проте дані про їх поширення неоднозначні. Ареали всіх раніше вказаних підвидів проаналізовано автором раніше [Zizda 2005, 2008].

Різні форми вивірок поширені у різних за структурою лісах — листяних, хвойних, мішаних, а також у лісопарках, де є різноманітні деревні насадження [Thorington & Ferrell 2006]. Висока щільність крон дерев впливає на використання середовища існування вивірками, оскільки це полегшує вільне пересування та забезпечує захист від хижаків [Flaherty *et al.* 2012]. Суттєвою загрозою для популяції вивірки є фрагментація середовища, і вид віддає перевагу великим лісовим масивам [Verboom & van Apeldoorn 1990].

Загалом підвиди мають відмінності у забарвленні, але, оскільки межі між ними не описано, автором використано підхід до формування вибірок не за ареалами підвидів, а за фактичними варіантами забарвлення. За даними автора [Zizda 2005, 2006, 2008], різноманіття кольорових форм вивірки в Україні (рис. 1) можна звести до чотирьох основних варіантів:

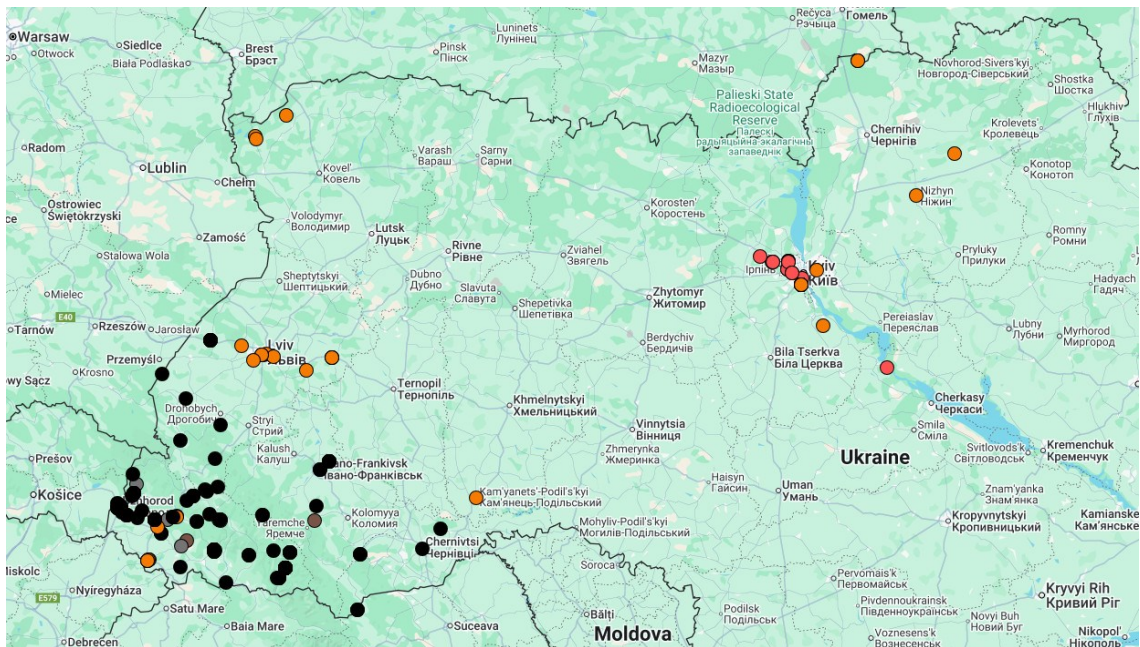


Рис. 1. Географічний розподіл знахідок досліджених кольорових форм вивірки. У авторській базі даних прийнято подрібнену градацію з визнанням таких шести основних груп кольорів: чорна, темна (з варіантом сіра), коричнева, червона, руда. Вихідний файл: [googlemap](#).

Fig. 1. Geographical distribution of the studied colour phases of squirrels. The author's database adopts a fine gradation with the recognition of the following six main colour groups: black, dark (including grey), brown, red, and ginger. Source file: [googlemap](#).

- 1) «чорна» — найтемніше забарвлені вивірки майже чорного кольору, які не змінюють забарвлення свого хутра взимку; типовий ареал — високогір'я Карпат, ялинові ліси;
- 2) «коричнева» — вивірки коричневих відтінків, які не змінюють забарвлення свого хутра взимку; типовий ареал — приміські зони в низькогір'ях Карпат;
- 3) «червона» — вивірки червоних відтінків, що змінюють забарвлення хутра взимку на сіре із ряботою; типовий ареал — рівнини України, включаючи рівнинне Закарпаття, Західне Полісся, Поділля, Подніпров'я;
- 4) «руда» — найсвітліше забарвлені вивірки, які взимку змінюють руде забарвлення хутра на сіре (окрім китиць, лап і хвоста); типовий ареал — схід і лісостеп України.

На південно-західному макросхилі українських Карпат поширені три кольорові форми вивірок: чорні, коричневі та червоні. Чорна та червона форми є просторово розмежованими і формують відносно нешироку зону спільного проживання, це переважно антропогенна зона регіону досліджень. Мішані популяції кольорових форм вивірки очевидно сформовані за рахунок їх взаємопроникнення у синантропне середовище і гібридизації, внаслідок життя їх на неприродних ділянках та порушення механізмів ізоляції у цій зоні [Zizda 2005, 2006].

Чорна форма вивірки поширена лише у гірських областях. Причиною підвищення різноманіття у синантропному середовищі може бути послаблення добору внаслідок наявності сприятливих умов для різних форм (мішані ліси — коричнева та червона форми, хвойні ліси — чорна; міста з різномірною рослинністю, — дві форми). Низька чисельність хижих — відсутність направленої добору — дозволяє підтримувати високий рівень мінливості.

Крім того, у синантропному середовищі спостерігається співіснування кількох кольорових форм, що, очевидно, відображає здатність вивірок адаптуватися до відповідних умов; натомість у природних оселищах кольорові форми, як правило, розділені просторово. На заході України кількісно переважають темні форми, проте існує й диференціація — чорна та коричнева форми поширені на висотах 200–1000 м, при цьому коричнева чисельна у антропогенній

зоні, а чорна — у природній зоні, надто у високогір'ї. Червона форма займає висоти від 100 до 500 м (як у природній, так і в антропогенній зонах); а руда поширена переважно в антропогенній зоні на висотах до 200 м, за межами Карпат [Zizda 2005].

За рядом краніометричних ознак кольорові форми вивірок можна розрізнити між собою. За рахунок збільшеної мінливості червоної форми спостерігається перекриття її морфологічних ознак із рудою і чорною та коричневою. Згідно цього можна припустити, що географічну мінливість виду зумовлює червона форма вивірки. Згідно з результатами факторного аналізу вплив кожного з досліджених факторів не перевищує 20 % [Zizda 2018]. Можна припустити, що на мінливість краніометричних ознак впливає комплексна дія різних факторів і форм мінливості виду. Спостерігається розмежування кольорових форм в гірських екосистемах із значним розривом у кількості реєстрацій між формами.

Кольоровий поліморфізм вивірки звичайної є пристосуванням виду до специфічних умов регіону [Zizda 2016]. Темнозабарвлені вивірки (чорна і коричнева форми) найбільш пристосовані до гірських умов регіону, його природних умов зволоження та лісорослинних умов. Для світлих форм (червоні на Заході України та руді за межами карпатського регіону) оптимальними для існування є передгірні та рівнинні умови [Zizda 2005].

Моделювання показало, що відповідно до сучасних змін біотопів існування цей вид до 2100 р., а, отже, і всі його підвиди, змістяться на північ [Kolomytsev & Prydatko-Dolin 2020]. У природних місцезнаходженнях міграція може відбуватися не прямо на північ, а через синантропізацію виду, особливо з території поширення *S. v. ukrainicus*, де очікується втрата відповідних ландшафтних екосистем на рівні понад 50 % [ibid.].

Формування в низці районів спільних поселень різних за забарвленням форм вивірки спонукало проаналізувати їх з огляду на можливу їх розмірну диференціацію відповідно до очікуваної диференціації в гільдіях [Begon et al. 1989; Zagorodniuk 2008, 2009], в яких можливо і диференціація внутрішньопопуляційні групи як от статі чи вікові групи, які ведуть себе як різні елементи гільдії [Zagorodniuk 2008; Syniavska et al. 2015].

Матеріал і методика

З метою виявлення кількості кольорових форм вивірки звичайної, дослідження їх морфометричних показників, вивчення розподілу різних кольорових форм в Україні, для статистичного аналізу, взято знахідки вивірки звичайної із зоологічних музеїв:

Національного науково-природничого музею та Державного природознавчого музею НАН України, Зоологічних музеїв Львівського та Ужгородського національних університетів, Ніжинського державного університету та Національного лісотехнічного університету України, Музею природи Харківського національного університету.

Всього опрацьовано 135 колекційних зразків вивірки із різних частин України (по суті всіх наявних у колекціях з повними наборами даних, вкл. місця знахідок), у т.ч. 76 зразків із заходу України, де сходяться ареали кількох різних кольорових форм. Всі особини чорної форми (72 екз., підвид *S. v. carpathicus*) походять з гірських районів Карпат, руді вивірки (57 екз., *S. vulgaris* s. str.) — здебільшого з рівнинних районів різних регіонів України (див. рис. 1). При дослідженні кольорової мінливості хутра вивірок завжди має місце виразна варіабельність інтенсивності (рівня пігментації) та колірності (рудих відтінків) забарвлення, через що формування вибірок можливе тільки при розкладанні їх в ряди мінливості.

Для краніометричного дослідження відібрано 59 черепів, зроблено 22 проміри (рис. 2). До уваги взято також дані з етикеток: довжина тіла (ДТ), довжина хвоста (ДХ), довжина лапи (ДЛ), довжина вуха (ДВ). Морфометричні матеріали частково опубліковано [Zizda 2018].

Досліджені вибірки проаналізовано з використанням низки статистичних методів, серед яких аналіз базової статистики: середнє значення, стандартне відхилення (σ) та коефіцієнт варіації (CV); проведено аналіз розподілу ознак за низкою критеріїв, зокрема: Колмогорова-Смірнова (K-S) та Лілієфорса (Lilliefors) і Шапіро-Уїлкса (W), для встановлення різниці між вибірками використано критерій Стюдента та коефіцієнт дивергенції Майра (t, CD).

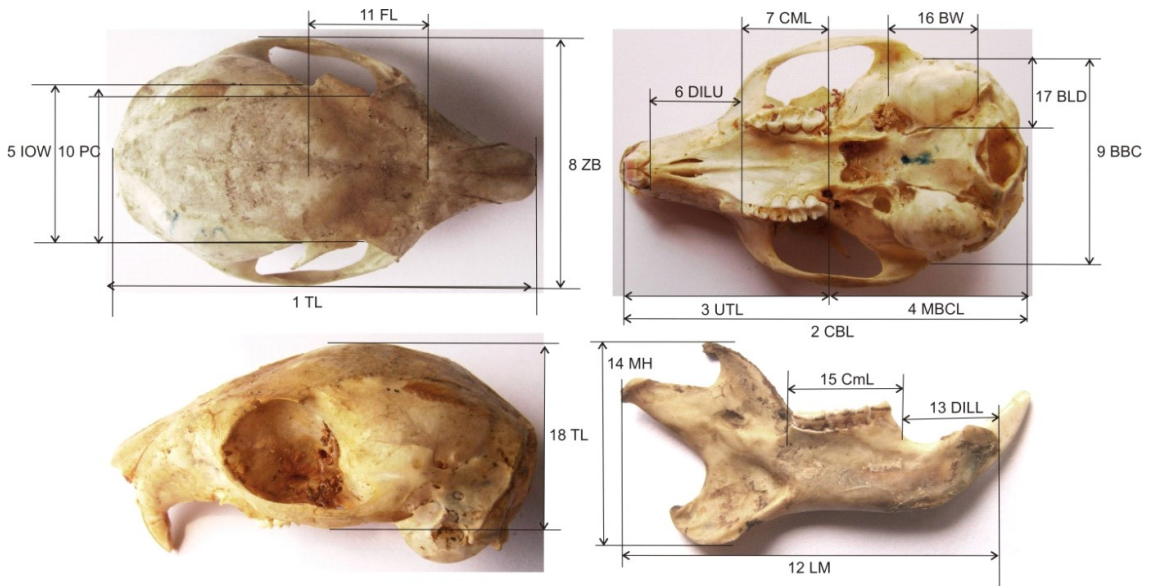


Рис. 2. Виміри черепа: 1) максимальна довжина черепа (МДЧ); 2) конділобазальна довжина черепа (КБД); 3) довжина лицевої частини черепа (ДЛЧЧ); 4) довжина мозкової частини черепа (ДМЧЧ); 5) міжочна ширина (МШ); 6) довжина верхньої діастеми (ДВД); 7) альвеолярна довжина верхніх корінних зубів (ДВЗ); 8) вилична ширина (ВШ); 9) потилична ширина (ПШ); 10) ширина між надочними вирізкам (ШНВ); 11) довжина чола (ДЧ); 12) довжина нижньої щелепи (ДНЩ); 13) довжина нижньої діастеми (ДНД); 14) максимальна висота нижньої щелепи (ВНЩ); 15) альвеолярна довжина нижніх кутніх зубів (ДНЗ); 16) ширина барабанної камери (ШБК); 17) довжина барабанної камери (ДБК); 18) висота черепа (ВЧ).

Fig. 2. Skull measurements: 1) maximum skull length (MSL); 2) condylobasal skull length (CBL); 3) facial skull length (FSL); 4) cerebral skull length (CML); 5) interocular width (IW); 6) upper diastema length (UDL); 7) alveolar length of upper molars (ALL); 8) zygomatic width (ZW); 9) occipital width (NW); 10) width between supernumerary incisors (SNI); 11) forehead length (FLL); 12) mandibular length (MJL); 13) mandibular diastema length (MDI); 14) maximum mandibular height (MMH); 15) alveolar length of lower molars (ALD); 16) tympanic chamber width (TMW); 17) tympanic chamber length (TCL); and 18) skull height (CH).

Різницю між групами кольорових форм визначали за допомогою непараметричної статистики, розрахунку коефіцієнта схожості двох незалежних вибірок за Колмогоровим-Смирновим та t-тестом Стюдента. Географічні та морфологічні відстані між групами також оцінювали за допомогою відстаней Махаланобіса [Kartashov 2008: 399; Fetisov 2018: 20].

Співвідношення різних форм групової мінливості краніометричних ознак у популяції вибірки досліджено з використанням методів дисперсійного (Nested designs, Over-parameterized model, Type III decomposition, General Linear Model, GLM) та дискримінантного аналізу.

Краніометричні ознаки розглядали як залежні змінні, а форми мінливості — як фактори, у т.ч. географія (Region) та колір (Color). Вплив кожного фактора (форми мінливості) розглядався окремо, без урахування їхньої взаємодії. Для кожної форми групової мінливості обчислювали частку (%) факторіальної дисперсії (s) в сумарній дисперсії (S) за кожною ознакою. Для того щоб оцінити достовірність впливу факторів використано критерій Уїлкса-Лямбда (Wilks' Lambda). Середні значення краніометричних ознак порівнювали за допомогою критерію Тьюкі (достовірним вважали значення $p < 0,05$) [Fetisov 2018: 20].

Критерій Тьюкі є підходом, що використовується у двобічній ANOVA (регресійний аналіз за участю двох якісних факторів), щоб оцінити, чи є змінні фактори адитивно пов'язаними з очікуваними значеннями змінної. Він може застосовуватися, коли немає реплікації значень в наборі даних, — ситуація, при якій неможливо безпосередньо оцінити загальну структуру регресії і все ще мати інформацію для оцінки помилки дисперсії.

Морфометрична характеристика вибірок

Досліджено зв'язок між рівнями морфологічної диференціації різних кольорових форм вивірки, диференційованих за географією. Для цього проведено порівняння трьох географічних вибірок: «захід», «центр» та «північ». У всіх кольорових форм ряд промірів має підвищену варіацію (табл. 1), серед них — 8 ознак:

- міжочна ширина (№ 5), довжина верхньої діастеми (6), потилична ширина (9), ширина між надочними вирізками (10), довжина нижньої діастеми (13), максимальна висота нижньої щелепи (14), ширина барабанної камери (16), довжина барабанної камери (17).

Проаналізовано нормальність розподілу ознак за показниками описової статистики (табл. 2). Статистично достовірні значення виділено в таблиці жирним. Відмінності виявлено:

- за всіма дослідженими показниками достовірними є значення $p \leq 0,05$ ознак: міжочна ширина (5), довжина верхньої діастеми (6), ширина між надочними вирізками (10); • за показниками Лілієфорса і Шапіро-Уїлкса — потилична ширина (9), максимальна висота нижньої щелепи (4), альвеолярна довжина нижніх кутніх зубів (15), ширина барабанної камери (16), висота черепа (18); • лише за показником Шапіро-Уїлксом — довжина нижньої щелепи (12), довжина нижньої діастеми (13).

Дослідження відмінностей між кольоровими формами вивірки

За t-критерієм Стьюдента та коефіцієнтом дивергенції CD порівнювали різні кольорові форми (18 краніометричних ознак, табл. 3).

Із наявних знахідок відібрано черепа, із яких вдалося зняти більшість необхідних промірів та була присутня інформація із точними відомостями про місце знахідки на етикетках (всього таких 59). Значення із достовірністю $p < 0,05$ у таблиці виділено жирним, із $p < 0,1$ — жирним курсивом. Із таблиці видно, що показників CD для проаналізованих 18 ознак із значеннями достовірності $p < 0,1$ немає. Якщо значення ознаки є достовірним із $p < 0,05$ для однієї із кольорових форм то для двох інших воно є достовірним тільки із $p < 0,1$ або форми достовірно не відрізняються.

Таблиця 1. Основні статистичні показники для вибірок вивірки за 18-ти ознаками черепа (жирним виділено ознаки з виразно високими показниками варіабельності)

Table 1. Main statistical parameters for squirrel samples by 18 skull features (characters with significantly high variability are highlighted in bold)

Ознаки	Кількість спостережень	Середнє значення	Варіанса	Стандартне відхилення (σ)	Коефіцієнт варіації (CV)
1. МДЧ	59	51,37458	6,367877	2,523465	4,91190
2. КДЧ	59	47,08305	5,832466	2,415050	5,12934
3. ДЛЧЧ	59	24,87373	2,479686	1,574702	6,33078
4. ДМЧЧ	59	22,14322	1,845557	1,358513	6,13512
5. МШ	59	16,82525	4,257008	2,063252	12,26283
6. ДВД	59	13,51814	4,745819	2,178490	16,11531
7. АДВКЗ	59	9,62424	0,201108	0,448450	4,65959
8. ВШ	59	31,31017	2,371619	1,540006	4,91855
9. ПШ	59	22,32525	6,187560	2,487481	11,14200
10. ШМНВ	59	16,62508	9,536850	3,088179	18,57542
11. ДЧ	59	13,05729	0,833427	0,912922	6,99167
12. ДНЩ	59	30,37731	4,203832	2,050325	6,74953
13. ДНД	59	7,69746	1,199519	1,095226	14,22841
14. МВНЩ	59	17,31138	5,996311	2,448737	14,14524
15. АДНКЗ	59	9,39690	0,247522	0,497516	5,29447
16. ШБК	59	10,82254	1,184705	1,088442	10,05717
17. ДБК	59	8,20085	0,665732	0,815924	9,94926
18. ВЧ	59	20,67356	1,832903	1,353847	6,54869

Таблиця 2. Тест нормальності розподілу ознак за основними показниками

Table 2. Test of normality of the distribution of features by main indicators

Ознака	N	max D	K-S	Lilliefors	W	p
1. ДЧ	59	0,107835	p > 0,20	p < 0,10	0,977292	0,335648
2. КДЧ	59	0,083638	p > 0,20	p > 0,20	0,969792	0,149406
3. ДЛЧЧ	59	0,086615	p > 0,20	p > 0,20	0,960580	0,053469
4. ДМЧЧ	59	0,097480	p > 0,20	p < 0,20	0,970351	0,158961
5. МШ	59	0,285907	p < 0,01	p < 0,01	0,762085	0,000000
6. ДВД	59	0,242156	p < 0,01	p < 0,01	0,740041	0,000000
7. АДВКЗ	59	0,076367	p > 0,20	p > 0,20	0,982587	0,558570
8. ВШ	59	0,073865	p > 0,20	p > 0,20	0,978075	0,363589
9. ПШ	59	0,161503	p < 0,10	p < 0,01	0,868821	0,000013
10. ШМНВ	59	0,287256	p < 0,01	p < 0,01	0,808200	0,000000
11. ДЧ	59	0,073139	p > 0,20	p > 0,20	0,981570	0,510014
12. ДНЩ	59	0,079351	p > 0,20	p > 0,20	0,954752	0,028128
13. ДНД	59	0,153680	p < 0,15	p < 0,01	0,857221	0,000006
14. МВНЩ	59	0,117590	p > 0,20	p < 0,05	0,918401	0,000739
15. АДНКЗ	59	0,163679	p < 0,10	p < 0,01	0,832000	0,000001
16. ШБК	59	0,135806	p > 0,20	p < 0,01	0,908704	0,000312
17. ДБК	59	0,078758	p > 0,20	p > 0,20	0,986521	0,757670
18. ВЧ	59	0,194759	p < 0,05	p < 0,01	0,905174	0,000231

Таблиця 3. Варіації краніометричних ознак вивірок за критеріями Стюдента та Майра

Table 3. Variations of craniometric features of squirrels by Student's and Mayr's criteria

Вимір	Кольорові форми			Порівняння за t-st			Порівняння за CD		
	чорні та коричневі	чорвоні	світлоруді	T1/2	T1/3	T2/3	CD1/2	CD1/3	CD2/3
1. ДЧ	50,58±2,03	52,48±0,20	51,34±2,40	-2,85	-1,10	-1,32	-0,81	-0,34	-0,45
2. КДЧ	46,67±1,91	47,77±2,65	46,89±2,24	-1,68	-0,34	-1,04	-0,48	-0,11	-0,36
3. ДЛЧЧ	25,02±1,00	24,37±2,16	25,54±0,92	1,43	-1,67	1,96	0,41	-0,54	0,76
4. ДМЧЧ	21,69±1,09	22,51±1,57	21,80±1,22	-2,20	-0,32	-1,46	-0,62	-0,10	0,51
5. МШ	16,43±2,35	17,55±0,86	16,96±2,51	-2,09	-0,70	-1,00	-0,70	-0,22	-0,35
6. ДВД	12,95±0,93	14,06±3,09	13,32±1,73	-1,82	-0,91	-0,84	-0,55	-0,27	-0,31
7. АДВКЗ	9,61±0,52	9,64±0,34	9,72±0,47	-0,23	-0,67	0,57	-0,07	-0,22	0,19
8. ВШ	30,76±0,98	31,78±1,69	31,44±1,70	-2,68	-1,68	-0,59	-0,76	-0,51	-0,20
9. ПШ	21,88±3,12	22,92±1,43	22,91±1,10	-1,42	-1,23	-0,03	-0,46	-0,49	-0,01
10. ШМНВ	16,84±2,97	16,43±3,20	17,02±3,28	0,47	-0,18	0,54	0,13	-0,06	0,18
11. ДЧ	13,09±0,99	12,97±0,78	13,19±0,66	0,47	-0,34	0,88	0,14	-0,12	0,30
12. ДНЩ	29,81±1,00	31,36±2,33	30,15±2,25	-3,22	-0,71	-1,56	-0,93	-0,21	-0,53
13. ДНД	7,47±0,83	8,00±1,50	7,65±0,79	-1,58	-0,70	-0,80	-0,45	-0,22	-0,30
14. МВНЩ	16,36±2,06	18,45±2,51	16,77±2,63	-3,23	-0,57	-1,94	-0,92	-0,18	-0,65
15. АДНКЗ	9,40±0,39	9,40±0,41	9,29±0,30	0,05	0,94	-0,81	0,02	0,31	-0,28
16. ШБК	10,77±0,98	11,33±0,72	10,85±0,77	-2,23	-0,29	-1,91	-0,66	-0,10	-0,64
17. ДБК	8,09±0,83	8,34±0,92	8,18±0,52	-1,00	-0,38	-0,61	-0,29	-0,13	-0,22
18. ВЧ	20,33±1,53	20,90±0,94	21,46±0,82	-1,50	-2,66	1,87	-0,46	-0,96	0,64

Двох достовірних значень із $p < 0,05$ у різних кольорових форм не спостерігається. Значення ознак із різною достовірністю для двох різних кольорових форм присутні. Таких є 4: № 8 (ВШ), № 14 (ВНЩ), № 16 (ШБК), № 18 (ВЧ) (див. табл. 1). Ознаками із $p < 0,05$, які визначають мінливість між чорною і червоною кольоровими формами є наступні:

№ 1 (МДЧ): $t = -2,85$, $CD = -0,81$; № 4 (ДМЧЧ): $t = -2,20$, $CD = -0,62$; № 5 (МШ): $t = -2,09$, $CD = -0,70$; № 8 (ВШ): $t = -2,68$, $CD = -0,76$; № 12 (ДНЩ): $t = -3,22$, $CD = -0,93$; № 16 (ШБК): $t = -2,23$, $CD = -0,66$. Із $p < 0,1$ дві ознаки: № 2 (КБД): $t = -1,68$; № 6 (ДВД): $t = -1,82$.

Ознаками, які визначають мінливість між чорною і рудою формами, є:

із $p < 0,05$: № 18 (ВЧ): $t = -2,66$, $CD = -0,96$; № 8 (ВШ): $CD = -0,76$.

Із $p < 0,1$: № 8 (ВШ): $t = -1,68$.

Ознаками, які визначають відмінності між червоною і рудою формами, є:

із $p < 0,05$: № 3 (ДЛЧЧ): $CD = -0,76$; 14 (ВНЩ): $CD = -0,65$; № 16 (ШБК): $CD = -0,64$; № 18 (ВЧ): $CD = 0,64$; із $p < 0,1$: № 3 (ДЛЧЧ): $t = 1,96$; № 14 (ВНЩ): $t = -1,94$; № 16 (ШБК): $t = -1,91$; № 18 (ВЧ): $t = 1,87$.

Отже, чорна і руда кольорові форми за обома критеріями (t , CD) достовірно відмінні за двома краніометричними ознаками, обидві належать мозковому черепу.

Такими ознаками є висота черепа (із $p < 0,05$, показник CD становить 0,92, і вилична ширина ($p < 0,1$, показник CD для неї достовірний $p < 0,5$).

Червона і руда форми за показниками Tst , CD відрізняються за 4-ма ознаками із достовірністю $p < 0,1$. Мозковому черепу що належать два виміри, верхній і нижній щелепі — по одному виміру. Коефіцієнти відсінностей на ними становлять $CD = 0,64$ і $0,76$.

Чорна (разом із коричневою) і червона форми — за Tst достовірно розрізняються за найбільшою кількістю ознак — 9-ма (8 із коефіцієнтом достовірності $p < 0,05$, одна — із $p < 0,1$). Це переважно виміри верхньої щелепи і мозкової частини черепа. На нижній щелепі інформаційним виявився лише один вимір. Показники дивергенції Майра (CD) достовірний із $p < 0,05$ виявився для шести ознак і становить від 0,62 до 0,96.

Проведено аналіз внесків окремих ознак у формування відмінностей між кольоровими формами. Зокрема, за результатами аналізу розподілу середніх значень краніометричних ознак за Тьюкі встановлено достовірно значущу різницю між географією розподілу вивірки та її кольоровою формою лише за одним показником — МДЧ.

За результатами дисперсійного аналізу вплив кольору виявився наступним: (Wilks' Lambda = 0,281; $p = 0,02$). Приклад із довжиною чола та ширини барабанної камери показані на рисунку 3. Максимальний вплив цього фактору встановлений для висоти черепа, ширини барабанної камери, довжини чола (13,6–16,0 % від загальної дисперсії). Зокрема отримані дані свідчать про те що довжина чола найбільша у рудих вивірок, а ширина барабанної камери — у червоних. На мінливість інших краніометричних ознак фактор забарвлення впливає слабо і його доля становить менше 10% від загальної дисперсії. Також варто відзначити що вплив цього фактора на мінливість 6 з 18 досліджуваних ознак (ДВД, ВШ, ШМНВ, ДНД, МВНЩ, ДБК) трохи більше 1% і не є статистично достовірним. Тобто абсолютні значення цих ознак у різних кольорових форм вивірок суттєво не відрізняються.

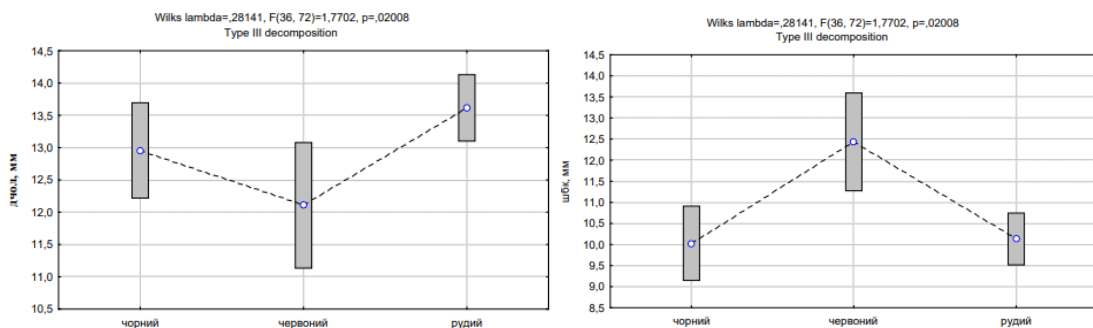


Рис. 3. Результати дисперсійного аналізу впливу кольору за показником Wilks' Lambda за довжиною чола (ліворуч) та шириною барабанної камери (праворуч).

Fig. 3. Results of the analysis of variance of the influence of colour on Wilks' Lambda index by forehead length (left) and width of the tympanic chamber (right).

Достовірний вплив географічної мінливості виявлено для краніометричних ознак № 13 (довжина нижньої діастеми) та 18 (висота черепа) (Wilks' Lambda = 0,309; $p = 0,04$). Максимальний вплив фактору відмічений для ознак № 16 (ширина барабанної камери), № 2 (кондило-базальна довжина черепа), № 11 (довжини чола) і № 4 (довжина мозкової частини черепа) (7,4–10,3 %).

Три ознаки — № 11 (ДЧОЛ), 16 (ШБК) та 18 (ВЧ) — показали найбільшу мінливість і тому помітний внесок у відмінності кольорових форм, яку оцінено з використанням кластерного аналізу (рис. 4). Зокрема, за ознакою № 16 (ширина барабанної камери) найбільше відрізняється від інших червона форма вивірки, за двома іншими проаналізованими ознаками (11 та 18) — чорна форма. Також варто зауважити, що ознака № 18 (висота черепа) має відокремлену позицію і розташована у другому кластері.

Згідно з проведеним дискримінантним аналізом, найкраще розрізнення кольорових морф виявляється при аналізі всієї сукупності вимірів: 18 краніометричних ознак та чотирьох базових вимірів тіла. Результати такого аналізу показано на рис. 5. Спостерігаються три відмежовані групи із досить незначною частиною їх перекриття. Приблизно із 10 % перекриваються профілі (хмари) чорної з червоною формами вивірок та хмари червоної із рудою кольорових форм. При цьому видно, що руді і чорні вивірки розподіляються поряд, проте відносно далеко одна від одної; червоні тут займають проміжну позицію між чорною і червоною.

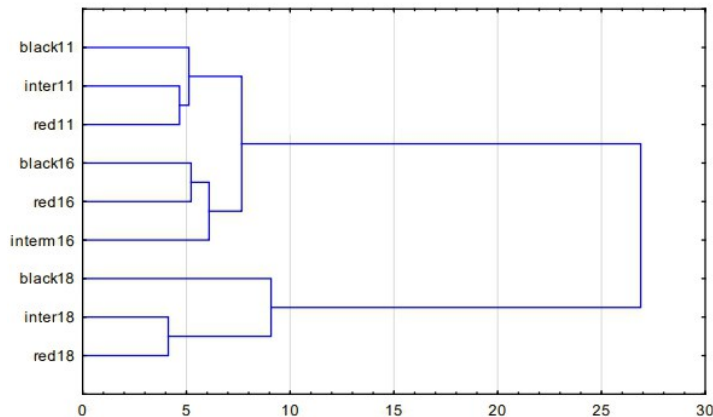


Рис. 4. Результати кластерного аналізу схожості кольорових форм за трьома ознаками: 11 (ДЧ), 16 (ШБК) 18 (ВЧ).

Fig. 4. Results of cluster analysis of similarity of colour phases by three features: 11) forehead length (FLL); 16) tympanic chamber width (TMW); and 18) skull height (CH).

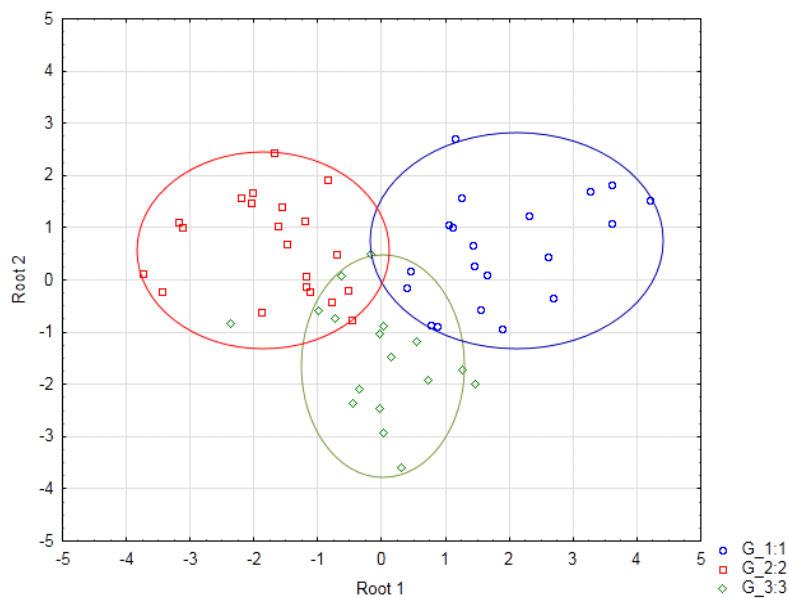


Рис. 5. Різниця між кольоровими формами вивірок згідно з результатами дискримінантного аналізу за 22 краніометричними ознаками: G1:1 — чорна + коричнева форма, G2:2 — руда форма, G3:3 — червона форма.

Fig. 5. Differences between colour phases of squirrel according to the results of discriminant analysis by 22 craniometric characters: G1:1—black + brown form, G2:2—red form, and G3:3—red form.

Хмари чорно-забарвлених і червоних вивірок перекриваються більше, ніж чорних і рудих за забарвленням хутра. Руда і червона кольорові форми мають приблизно таку ж зону перекриття хмар, як і чорна з червоною кольоровими формами. Між популяціями спостерігається більша різниця у віддаленості хмар, ніж у межах однієї форми. Тобто спостерігається аналогічна ситуація із тією, як поширені різні кольорові форми у природі [Zizda 2005].

З метою вияснити, чи відстань між популяціями різниться більше, ніж морфологічна дистанція ознак в середині популяцій, нижче продемонстровано результати аналізу морфологічних і фізичних дистанцій Махаланобіса. Відстані між хмарами становлять: чорна / червона 8,16; чорна / руда — 10,69; червона / руда — 10,53.

Отже, наявні відмінності у хмарах і згідно відстаней Махаланобіса показали, що чорні вивірки віддалені від червоних найменше (відстань Махаланобіса — 8,16), але кількість ознак, які вказують на відмінність між цими формами—найбільша (9 — за критерієм Стюдента). Червоні вивірки займають проміжну позицію по віддаленості від чорної до руді кольорових форм. Згідно з оцінками відстані Махаланобіса червоні вивірки більше схожі до чорних, ніж до рудих. Відстані Махаланобіса між темними і світлими популяціями вивірок та між червоною і рудою (світлими вивірками) близькі за значенням. Проте, згідно з результатами дискримінантного аналізу, ці кольорові форми мають видиму різницю лише за двома ознаками черепа. Тенденція така, що чим ближче географічно знаходяться кольорові форми, тим більшу сукупність морфологічних ознак треба, щоб відрізнити їх між собою.

Різниця між коричневими і чорними формами проявляється лише при сукупній оцінці не менше 12 ознак із 18-ти досліджених. Тобто побачити на даному етапі розвитку кольорового поліморфізму різницю між найближчими кольоровими формами складно. Можливо, це і буде відповіддю на питання про те, чому між близькими кольоровими формами вивірок у Карпатах (чорні й коричневі) раніше не спостерігали відмінностей ні морфологічних, ні генетичних [Sidorowicz 1958; Zawidzka 1958; Bilokon *et al.* 2014]. Отже, кольорові форми вивірки можна розрізнити за комплексом краніометричних ознак. Можна припустити подальшу диференціацію чорної форми, беручи до уваги те, що у Карпатському регіоні чорні вивірки приурочені до гірської місцевості і є помітно ізольованими від інших. Три інші форми мають стабілізовані морфотипи, і у багатовимірному просторі їхні профілі майже не перекриваються.

Висновки

Аналіз колекційних серів показав, що при надзвичайно широкій географічній мінливості забарвлення (від чорних і темно коричневих до червоних, рудих і світлорудих) існує великий поліморфізм і всередині кожної регіональної вибірки, через що відмінності форм виявляються лише на серіях, з яких надалі і бралися краніометричні дані.

За рядом краніометричних ознак шляхом статистичних інструментів черепа від різних кольорових форм вивірок можна розрізнити між собою. Чорна і руда форми за обома критеріями (Tst та CD) відмінні за двома ознаками мозкового відділу черепа (висота і вилична ширина). Чорна з коричневою разом і червона форми достовірно розрізняються за найбільшою кількістю ознак (8 із коефіцієнтом достовірності $p < 0,05$). Це переважно виміри верхньої щелепи і мозкового черепа. На нижній щелепі інформаційним виявився лише один вимір. Показник CD виявився достовірним для 6 ознак. Червона і руда кольорові форми відрізняються за кількома ознаками із коефіцієнтом достовірності $p < 0,1$.

За результатами дисперсійного аналізу вплив кольору виявився максимальним для ознак «висота черепа», «ширина барабанної камери», «довжина чола» (13,6–15,0 % від загальної дисперсії). Довжина чола найбільша у рудих вивірок, а ширина барабанної камери — у червоних. Достовірний максимальний вплив географічної мінливості виявлено для ширини барабанної камери, конділобазальної довжини черепа, довжини чола і мозкової частини черепа (7,4–10,3 %). За рахунок збільшеної мінливості червоної форми спостерігається перекриття її морфологічних ознак із рудою і чорною. Можна припустити, що географічну мінливість виду зумовлює червона (по суті проміжна) форма вивірки.

Отримані результати щодо міри схожості найбільш мінливих ознак (довжина чола, ширина барабанної камери та висота черепа) за допомогою кластерного аналізу показали, що за ознакою «ширина барабанної камери» найбільше відрізняється від інших червона форма вивірки, а за двома іншими — чорна; ознака «висота черепа» має відокремлену позицію.

Найкраще розрізнення різних кольорових морф має місце при аналізі всіх вимірів разом: 18 вимірів черепа та 4 вимірів тіла. Матеріал статистично розділяється на три групи, які відповідають колоритним формам, з незначним їх перекриттям. Найкраще розходження в парі рудих і чорних вивірок, червоні займають рівновіддалену проміжну позицію.

Згідно з оцінками відстані Махаланобіса червоні вивірки за краніометричними ознаками більше схожі до чорних, ніж до рудих. Відстані Махаланобіса між темними і світлими популяціями вивірок та між червоною і рудою (світлими вивірками) близькі. Проте за результатами дискримінантного аналізу ці кольорові форми мають видиму різницю лише за двома ознаками черепа. Тенденція така, що чим ближче географічно знаходяться кольорові форми, тим більшу сукупність морфологічних ознак треба, щоб розрізнити їх.

Кольорові форми вивірок розрізняються за низкою ознак, проте вони настільки близькі, що тільки накопичена кумулятивна відмінність за всім комплексом краніометричних ознак дозволяє «розсунути» хмари, отримані при дискримінантному аналізі.

Подяки

Висловлюю подяку О. Кагалу за допомогу в організації дослідження, І. Загороднюку за консультації під час планування та реалізації досліджень та обговорення їх результатів. Моя подяка колегам з зоологічних музеїв А. Бокотею, А. Затушевському, О. Зикову, А. Крону, О. Луговому, Н. Черемних, П. Шешураку, І. Шидловському за сприяння при роботі з колекціями. Дякую В. Пескову та І. Синявській за допомогу у проведенні розрахункових робіт. Я щиро вдячна рецензентам за важливі зауваження та редакторам видання за цінні правки тексту та графічних матеріалів.

Declarations

Фінансування. Робота виконана у рамках кількох планових держбюджетних науково-дослідних тем Інституту екології Карпат НАН України, у т.ч. «Структурно-функціональні параметри популяцій як біомаркери стану екосистем у сучасних умовах трансформації середовища» (№ 0107U005455).

Конфлікт інтересів. Автор не має жодних конфліктів інтересів, які могли вплинути на зміст статті.

Поводження з матеріалом. Дослідження проведено з дотриманням вимог чинного законодавства України щодо роботи з живим матеріалом та колекційними зразками.

References

- Babińska-Werka, J., M. Żółw. 2008. Urban populations of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Warsaw. *Annales Zoologici Fennici*, **45** (4): 270–276. [CrossRef](#)
- Barratt, E. M., J. Gurnell, G. Malarky, R. Deaville, M. W. Bruford. 1999. Genetic structure of fragmented populations of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the UK. *Molecular Ecology*, **8**, 55–63. [CrossRef](#)
- Begon, M., J. L. Harper, C. R. Townsent. 1986. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Sunderland, - ass Inc., 1–876.
- Bilokon, S., M. Bilokon, Y. Bilokon, I. Dykyi. 2014. Variability of the common squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in western Ukraine based on microsatellite loci. *Bulletin of Lviv University. Biological series*, **65**: 296–305. [Ukrainian]
- Bosch, S., P. W. Lurz. 2012. *The Eurasian Red Squirrel Sciurus vulgaris*. Westarp-Wiss, Magdeburg, 1–206. ISBN 9783894322588
- Dozières, A., J.-L. Chapuis, S. Thibault, E. Baudry. 2012. Genetic structure of the french red squirrel populations: implication for conservation. *PLoS ONE*, **7** (10): e47607. [CrossRef](#)
- Fetisov, V. S. 2018. *Statistical Data Analysis Package STATISTICA: textbook*. M. Gogol University of Nizhyn, Nizhyn, 1–114. [Ukrainian]
- Flaherty, S., G. Patenaude, A. Close, P. W. Lurz. 2012. The impact of forest stand structure on red squirrel habitat use. *Forestry*, **85** (3): 437–444. [CrossRef](#)
- Kartashov, M. V. 2008. *Probability, Processes, Statistics: Textbook*. Publishing and Printing Centre 'Kyiv University', Kyiv, 1–494. [Ukrainian]
- Kolomytsev, G., V. Prydatko-Dolin. 2020. Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) habitats change modelling in Eastern Europe in the scope of climate change according to new generation scenarios (SSPs) by 2100. *Theriologia Ukrainica*, **20**: 105–126. [CrossRef](#)
- Kopij, G. 2014. Distribution and abundance of the red squirrel *Sciurus vulgaris* in an urbanised environment. *Acta Musei Silesiae: Scientiae Naturales*, **63** (3): 255–262. [CrossRef](#)
- Lurz, P. W., J. Gurnell, L. Magris. 2005. *Sciurus vulgaris*. *Mammalian Species*, No. 769: 1–10. [CrossRef](#)
- Marr, M. M., N. MacLeod. 2019. Geographical variation in Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris* L., 1758) mandibles and the issue of subspecies-level organization: a failure of history? *Biological Journal of the Linnean Society*, **128** (2): 337–359. [CrossRef](#)

- Mygulin, O. O. 1938. *Mammals of Ukrainian RSR (Materials to Fauna)*. Acad. Sci. of USSR Press, Kyiv, 1–426. [Ukrainian]
- Ogden, R., C. Shuttleworth, R. McEwing, S. Cesarini. 2005. Genetic management of the red squirrel, *Sciurus vulgaris*: a practical approach to regional conservation. *Conservation Genetics*, **6**: 511–525. [CrossRef](#)
- Różanowska, K. 2025. The proposal for monitoring of red squirrel *Sciurus vulgaris* in Poland. *Folia Pomeranae Universitatis Technologiae Stetinensis*, **374** (73, 1): 32–47. [CrossRef](#)
- Sidorowicz, J. 1958. Geographical variation of the squirrel *Sciurus vulgaris* L. in Poland. *Acta Theriologica*, **2** (7): 142–157. [CrossRef](#)
- Sidorowicz, J. 1971. Problems of subspecific taxonomy of squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in Palaearctic. *Zoologister Anzeiger*, **187**: 123–142.
- Syniavska, I. A., V. N. Peskov, I. G. Emelyanov. 2015. Variability of craniometric characteristics and the formation of morphological diversity in populations of *Microtus socialis* (Rodentia, Cricetidae) in southern Ukraine. *Collection of works of the Zoological Museum*, **46**: 64–72. [Ukrainian]
- Thorington, R. W., K. E. Ferrell. 2006. *Squirrels: The Animal Answer Guide*. JHU Press, 1–183. [CrossRef](#)
- Thorington, R. W. (Jr.), J. L. Koprowski, M. A. Steele, J. F. Whatton. 2012. *Squirrels of the World*. JHU Press, 1–472.
- Verboom, B., R. van Apeldoorn. 1990. Effects of habitat fragmentation on the red squirrel, *Sciurus vulgaris* L. *Landscape Ecology*, **4** (2): 171–176. [CrossRef](#)
- Wauters, L. A., C. Swinnen, A. A. Dhondt. 1992. Activity budget and foraging behaviour of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in coniferous and deciduous habitats. *Journal of Zoology*, **227** (1): 71–86. [CrossRef](#)
- Zagorodniuk, I. 2008. Mammal diversity and species richness of guilds. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Series Biology*, **24**: 11–23. [Ukrainian] <https://shorturl.at/lvE04>
- Zagorodniuk, I. 2009. Regularities in size differentiation of species and sexes from multispecies guild (example with genus *Mustela*). *Proceedings of the State Natural History Museum (Lviv)*, **25**: 251–266. [Ukrainian] <https://bit.ly/4bhv5bL>
- Zawidzka, E. 1958. Geographical distribution of the dark phase of the squirrel (*Sciurus vulgaris fuscoater* Altum) in Poland. *Acta Theriologica*, **2** (8. S. 160–174. [CrossRef](#)
- Zizda, Y. 2005. Distribution of coloured forms of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Transcarpathia and neighbouring regions of Ukraine. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Biology Series*, **17**: 147–154. [Ukrainian]
- Zizda, Y. 2006. Estimation of a diversity of color forms of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in synanthropic and natural habitats in the Transcarpathian region. *Proceedings of the Theriological School*, **8**: 126–132. [Ukrainian]
- Zizda, Y. 2008. Fur color variability and distribution analysis of different subspecies of *Sciurus vulgaris*. *Scientific Bulletin of Uzhhorod University. Biology Series*, **22**: 212–221. [Ukrainian]
- Zizda, Y. 2016. Polymorphism of fur coloration intensity in mammals. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 121–133. [Ukrainian] [CrossRef](#)
- Zizda, Y. E. 2018. The colour phases of the European red squirrel in Ukraine: Similarities and differences by craniometric characters. *Biosystems Diversity*, **26** (3): 183–187. [CrossRef](#)