

**НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ  
ІНСТИТУТ ЗООЛОГІЇ ІМ. І. І. ШМАЛЬГАУЗЕНА**

**БАРКАСІ ЗОЛТАН ЛАСЛОВИЧ**

УДК 599.323.4/.6(477:292.452)

**ГРИЗУНИ НАДРОДИНИ MUROIDEA УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ:  
ДІАГНОСТИКА, ПОШИРЕННЯ, РІЗНОМАНІТТЯ**

03.00.08 — зоологія

**АВТОРЕФЕРАТ**  
дисертації на здобуття наукового ступеня  
кандидата біологічних наук

Київ – 2020

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана у відділі музеології та науково-технічної інформації Національного науково-природничого музею НАН України (м. Київ).

**Науковий керівник:** кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник, доцент,  
**Загороднюк Ігор Володимирович**  
Національний науково-природничий музей  
НАН України  
старший науковий співробітник відділу  
музеології та науково-технічної інформації

**Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, старший науковий співробітник,  
**Дзеверін Ігор Ігорович**  
Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена  
НАН України  
завідувач відділу еволюційної морфології

кандидат біологічних наук  
**Селюніна Зоя Володимирівна**  
Чорноморський біосферний заповідник  
НАН України  
старший науковий співробітник відділу  
наукових досліджень та комплексного  
моніторингу екосистем

Захист дисертації відбудеться «17» листопада 2020 року о 14-00 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.153.01 Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України за адресою: 01030, м. Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15.

З дисертацією можна ознайомитись у науковій бібліотеці Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (м. Київ, вул. Богдана Хмельницького, 15).

Автореферат розісланий «\_\_\_\_\_» жовтня 2020 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради,  
кандидат біологічних наук

Ю. К. Куцоконь

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність роботи.** Гризуни — найбільша за видовим складом група ссавців, що за останніми оцінками представлена у світовій фауні 2475 видами (Wilson et al., 2016, 2017). В Україні трапляється 51 вид (Загороднюк, Ємельянов, 2012), із них у регіоні Українських Карпат — 27 видів, із яких до надродини *Muroidea* належать 19 видів (Barkaszi, Zagorodniuk, 2016b).

Мишоподібні є важливими компонентами екосистем, займаючи нижні ланки ланцюгів живлення. Вивченню цієї групи ссавців Українських Карпат протягом ХХ ст. була присвячена значна увага. Перші роботи зоологів містили відомості про видовий склад гризунів та їх поширення (Янушевич, 1947; Сокур, 1952а; Андреев, Горбик, 1954; Колюшев, 1953, 1959; Татаринів, 1956в; Шнаревич, 1959; Рудышин, 1958а, 1960б, 1960в; Турянин, 1969а). Пізніше з'явилися праці з детальним дослідженням біології, зокрема морфо-фізіології, живлення, розмноження, динаміки чисельності, структури популяцій окремих видів (Корчинський, 1974, 1980, 1984, 1988а, 1988б; Рудышин, 1958а, 1984). Паралельно розглядалися питання таксономічного статусу морфологічно подібних видів і двійникових груп (Колюшев, 1953; Турянин, 1959; Татаринів, 1973; Полушина, Вознюк, 1980). З 1990-х років значну увагу було присвячено дослідженню таксономії, а також угрупованням мишоподібних (Ємельянов, Загороднюк, 1993; Загороднюк, 1993б, 1993в, 1998; Загороднюк и др., 1992; Загороднюк та ін., 1997). Питання діагностики близьких видів, поширених у Карпатах, досліджувалися в контексті мінливості східноєвропейських популяцій лісових мишей (Межжерин, Загороднюк, 1989; Межжерин, Лашкова, 1992; Загороднюк, Федорченко, 1993; Лашкова, Дзевєрин, 2002; Межжерин и др., 2002; Лашкова и др., 2005). Однак, ряд важливих аспектів різноманіття, поширення і видової діагностики політипних родів мишей і полівок залишаються нез'ясованими або потребують ревізії. Актуальними є також питання поширення окремих видів та родентокомплексів з акцентом на висотний та ландшафтний розподіл, а також особливості прояву видового багатства і різноманіття угруповань у різних частинах регіону залежно від біогеографічних умов.

**Зв'язок роботи з науковими планами, програмами, темами.** Дисертаційна робота виконана у Національному науково-природничому музеї НАН України впродовж 2015–2019 років при відділі музеології та науково-технічної інформації. Дослідження проведено в рамках наукових тем «Наукові фондові колекції як основа вивчення історії розвитку і формування сучасних біогеоценозів, джерело створення та оновлення експозицій природничих музеїв», № ДР 0115U000297 (термін виконання: 2015–2017 рр.) та «Музейні природничі колекції як об'єкт фундаментальних та прикладних досліджень», № ДР 0118U003784 (термін виконання: 2018–2020 рр.).

**Мета і завдання дослідження.** Мета роботи — виявити закономірності формування видового складу надродини *Muroidea*, ландшафтно-висотне поширення видів та різноманіття угруповань у складі фауни регіону Українських Карпат і ревізувати критерії діагностики морфологічно подібних видів. Для її досягнення поставлено такі завдання:

- 1) проаналізувати морфологічні відмінності близьких видів надродина *Muroidea* фауни регіону і уточнити та доповнити критерії їхньої діагностики з урахуванням особливостей регіональних вибірок;
- 2) встановити видовий склад різних родентокомплексів за висотними поясами і основними типами біотопів;
- 3) проаналізувати показники різноманіття гризунів надродина *Muroidea* у різних біотопах та різних субрегіонах Українських Карпат;
- 4) оцінити ступінь зміни видового багатства родентофауни регіону з кінця XIX ст. до сучасності та встановити її причини;
- 5) визначити та проаналізувати статус видів (підвидів) ендеміків зі складу *Muroidea* та потреби їхньої охорони.

*Об'єкт дослідження.* Гризуни надродина *Muroidea* Українських Карпат.

*Предмет дослідження.* Діагностика, поширення, видове багатство і різноманіття видів та угруповань мишоподібних регіону Українських Карпат.

*Методи дослідження.* Стандартні методи відлову мишоподібних, морфологічного і морфометричного аналізу (з використанням штангенциркуля, бінокулярних мікроскопів MBS-9 та Wild M3C з мікрометром, USB мікроскопа); статистична обробка і аналіз морфометричних і диверситологічних даних; картування ареалів у програмі QGIS; методи візуалізації з використанням програми CorelDrawX7.

**Наукова новизна отриманих результатів.** Проведено детальну ревізію морфологічних критеріїв діагностики та запропоновано ревізовані схеми для ідентифікації близьких пар видів лісових мишей і «сірих полівок» (роди *Sylvaemus*, *Terricola*, *Microtus*) фауни регіону Українських Карпат. Визначено видовий склад різних родентокомплексів та уточнено поширення рідкісних видів. Проведено порівняльний аналіз показників біотопної приуроченості видів та різноманіття угруповань, досліджено структуру схожості видів *Muroidea* та структуру схожості біотопів у різних частинах Українських Карпат. Оцінено ступінь зміни складу родентофауни регіону з кінця XIX ст. та окреслено її причини. Проаналізовано статус ендеміків зі складу *Muroidea* фауни регіону та потреби їхньої охорони.

**Практичне значення отриманих результатів.** Виконана робота є комплексним дослідженням надродина *Muroidea* регіону Українських Карпат. Одержані результати можна використовувати для створення баз даних та монографічних зведень щодо родентофауни Карпат, України, Європи, гірських систем Палеарктики. Складені автором діагностичні ключі дозволяють ефективно ідентифікувати морфологічно подібні види полівок і лісових мишей, що входять до складу двійникових комплексів. Проведена в ході дослідження ревізія колекційних серій дозволила зробити важливі перевизначення музейних зразків, що матиме суттєве значення для подальших фауністичних, морфологічних, диверситологічних та музеологічних досліджень на основі цих серій. Результати вивчення різноманіття, поширення та ландшафтної приуроченості видів та родентокомплексів, зокрема унікальних для фауни регіону, мають важливе значення для планування господарської, рекреаційної та

природоохоронної діяльності. Зібраний остеологічний матеріал увійшов до наукових фондів колекцій відділу зоології Національного науково-природничого музею НАН України і має важливе значення для подальшого дослідження гризунів регіону.

**Особистий внесок здобувача.** Робота є самостійним оригінальним дослідженням дисертанта. Автором особисто зроблено аналіз літературних джерел за темою дисертації, опрацьовано матеріали власних зборів і дані обліків, зокрема й передані з різних заповідних установ, а також матеріали з наукових фондів колекцій Національного науково-природничого музею НАН України (ННПМ), Державного природознавчого музею НАН України (ДПМ), Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України (ІЗАН), зоологічних музеїв Київського (ЗМКНУ), Львівського (ЗМЛНУ) та Ужгородського національних університетів (ЗМУЖНУ). Обробка даних та інтерпретація результатів дослідження проведені дисертантом самостійно.

**Апробація результатів дослідження.** Основні положення і результати досліджень оприлюднено на 14 наукових конференціях, у т. ч. 5 міжнародних. Окремі положення дисертації автор доповідав на засіданнях Вченої ради і відділу музеології та науково-технічної інформації ННПМ НАН України.

**Публікації.** За темою дисертації опубліковано 22 наукові праці, у т. ч. 3 статті у журналах, що входять до міжнародних наукометричних баз Scopus / Web of Science Core Collection, 10 статей у наукових фахових виданнях України та 9 — в інших журналах та матеріалах конференцій.

**Структура і обсяг роботи.** Дисертацією є рукопис загальним обсягом 206 сторінок (з них 149 сторінок основного тексту), що складається зі вступу, 5 розділів, висновків, списку використаних джерел (349 посилань, з них 123 — латиницею) і 3 додатків. Усього дисертація містить 47 рисунків і 36 таблиць.

**Подяки.** Автор висловлює щирі подяки науковому керівнику І. В. Загороднюку за безцінну допомогу і підтримку під час виконання дисертаційного дослідження на всіх його етапах. Особлива подяка В. М. Пескову за важливі консультації, а також Л. С. Шевченко, Є. М. Улюрі, Ж. В. Розорі, Н. М. Черемних, І. О. Синявській, С. В. Реброву, І. В. Шидловському, А. Т. Затушевському, А. А. Крону, Ю. Е. Зізді, Н. О. Стецулі, Я. О. Довганичу, Н. П. Коваль, О. М. Ковальчуку, а також моїм батькам і колегам за підтримку та сприяння у роботі над дисертацією.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

### ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРИ

У цьому розділі викладено аналіз стану вивченості різних аспектів біології та екології популяцій та угруповань гризунів регіону Українських Карпат. Увесь період досліджень поділено на три етапи: 1) накопичення фауністичних даних (1840–1945); 2) перехід від фауністики до екології, морфології та біогеографії (1945–1990); 3) точкові дослідження фауни, переважно в межах заповідних об'єктів (від 1990-х дотепер).

Перший період характеризується поступовим і безсистемним накопиченням первинних фауністичних даних, переважно у вигляді списків фауни з короткою фауністичною характеристикою видів (Zawadzki, 1840; Petényi, 1844; Hanák, 1853; Pietruski, 1853; Frivaldszky, 1875; Kardos, 1876; Lehoczky, 1881; Mojsisovich, 1887; Paszslavszky, 1918; Niezabitowski, 1933; Підоплічко, 1937; Sagan, 1939).

Для другого етапу характерно перехід від фауністики до дослідження поширення, а згодом й екології та морфології ссавців, зокрема й гризунів (таксономія, чисельність, динаміка, живлення, розмноження, активність, морфологічна та морфо-фізіологічна мінливість, господарське та епідеміологічне значення). Особливо важливими та ґрунтовними є дослідження І. Т. Сокура (1949, 1951, 1952, 1963), І. І. Турянина (1956, 1959, 1960, 1969, 1986, 1987 та ін.), Ф. І. Страутмана (1948, 1949, 1950, 1954, 1959 та ін.), К. А. Татарінова (1950, 1951, 1952, 1953, 1954, 1956, 1960, 1961, 1973 та ін.), І. І. Колюшева (1953, 1957, 1959, 1964), Є. Г. Решетник (1948, 1965, 1967), М. П. Рудишина (1960, 1961, 1962, 1982, 1986), Н. А. Полушиної (1960, 1965, 1972, 1977, 1981, 1984, 1987 та ін.), Б. Р. Пилявського (1964, 1969, 1970, 1976), І. Д. Шнаревича (1954, 1957, 1959), К. І. Янголенко (1959, 1961, 1966), О. В. Корчинського (1974, 1977, 1979, 1980, 1982, 1983, 1984, 1986, 1987, 1988, 1990), І. В. Загороднюка (1988) та інших.

Третій етап характеризується переважно локальним (у межах об'єктів ПРФ) та ситуативним (у рамках дисертаційних та грантових робіт) дослідження фауни, зокрема й дрібних ссавців (Загороднюк, 1993, 1994 та ін., Киселюк, 1993, 1997, 1998, 2000, 2001, 2002; Стецула, 2006, 2007, 2008, 2012, 2014 та ін.). На початку 2000-х проводяться перші дослідження гризунів, що з'явилися у результаті експансії (бобра євразійського та миші курганцевої), а також видано монографію про ссавців Закарпатської області (Башта, Потіш, 2007, 2012).

Детальний огляд літератури і досвід роботи в полі та музейними колекціями показав, що підходи до діагностики близьких пар видів Muroidea регіону потребують ревізії і розробки регіональних ідентифікаційних ключів. Перспективним напрямком досліджень залишаються закономірності поширення, видове багатство і різноманіття гризунів у різних біотопах та у різних частинах регіону. Роботи з аналізу особливостей різноманіття гризунів, які б охопили увесь регіон Українських Карпат, дотепер не проводили, хоча такі дослідження вкрай важливі для планування та організації природоохоронної та господарської діяльності у регіоні.

## МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ

### Регіон дослідження

Окреслено межі регіону дослідження — Українські Карпати є частиною Східних Карпат і в межах України розташовані на території Закарпатської, Львівської, Івано-Франківської та Чернівецької областей. Прийнятий у цій роботі термін «*регіон Українських Карпат*» включає не тільки гірські хребти, але й прилеглі до гір рівнинні та передгірні райони, що відповідає трактуванню «Українські Карпати» за біогеографічним районуванням України (Щербак, 1988; Novikoff, Hurdu, 2015). Подано коротку фізико-географічну та біогеографічну характеристику регіону дослідження.

## Матеріал дослідження

Дослідження базується на таких основних джерелах даних: 1) зоологічні колекції — дані, отримані з ревізованих автором колекційних зборів; 2) польові дані — власні збори, а також матеріали, передані для опрацювання колегами (збори, особисті повідомлення, польові щоденники, робочі колекції), та результати анкетування місцевих жителів; 3) літературні дані — дані переважно щодо трапляння рідкісних видів, зразки яких відсутні або мало представлені в музейних колекціях. Місця збору колекційних зразків та фауністичної інформації, а також місця проведення польових досліджень покривають увесь регіон і всі висотні зони — рівнини, передгір'я і гори (Рис. 1).

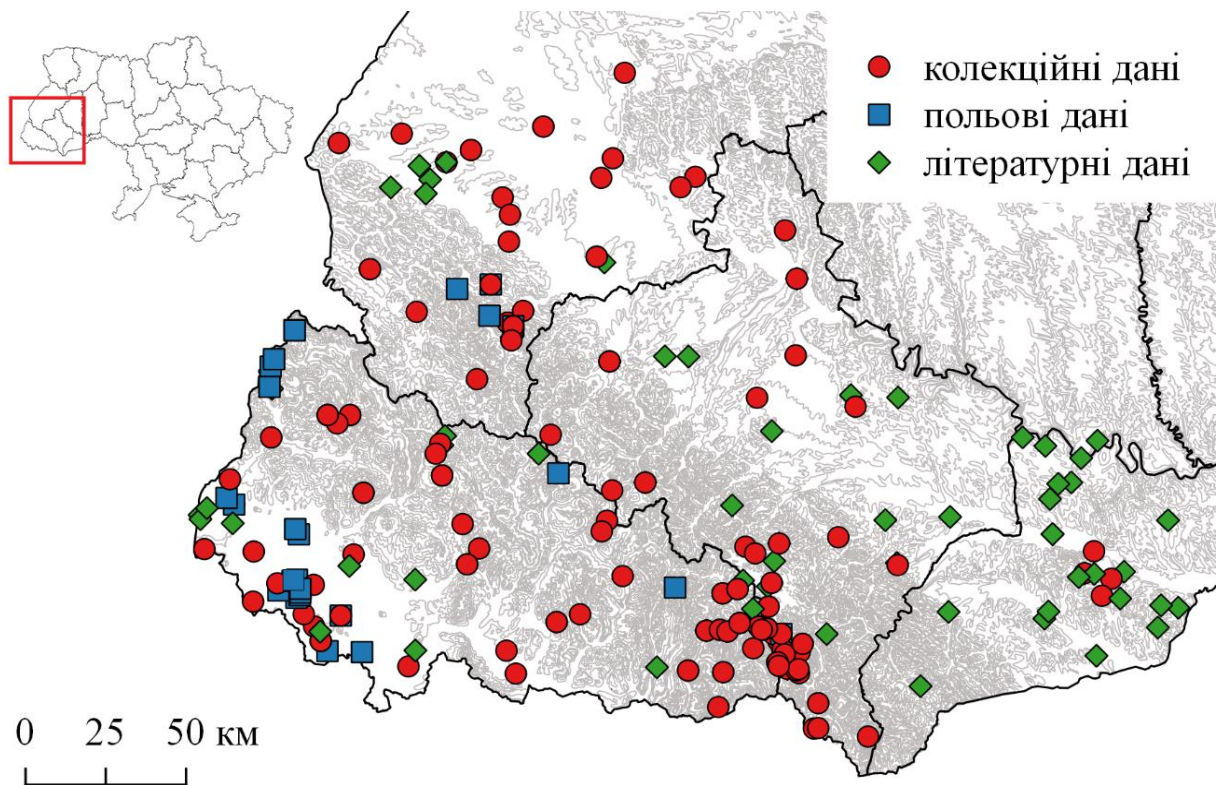


Рис. 1. Місця збору зразків і фауністичних даних у регіоні Українських Карпат (музейні зразки, польові дослідження, фауністичні дані).

Основна частина дослідження виконана на музейних колекційних матеріалах, що зберігаються у зоологічних фондах різних наукових установ: ННПМ (930 зразків), лабораторії популяційної екології та біогеографії ІЗАН, (120 зразків), ДМП (335 зразків), ЗМКНУ (255 зразків), ЗМЛНУ (135 зразків) та ЗМУЖНУ (90 зразків). Усього опрацьовано 1865 одиниць зберігання, найбільша кількість зразків (50,0 %) — із колекції ННПМ. Колекційні матеріали в основному були зібрані у період від 1940-х до 1990-х рр.

У дослідження також включено дані щодо обліків, проведених автором у висотних зонах двох районів Закарпаття — рівнинних районах і в горах в межах Ужанського НПП та його околиць у 2014–2019 рр. В ході цих обліків автором відпрацьовано 2000 пастко-діб і здобуто 217 особин 10 видів. Краніальний

матеріал зі здобутих тварин зберігається у колекції ссавців відділу зоології ННПМ НАН України. Польові дані щодо родентофауни НПП «Сколівські Бескиди» та Карпатського біосферного заповідника люб'язно надані для опрацювання Н. О. Стецулою та Я. О. Довганичем, відповідно. Анкетування місцевих жителів дало відомості про трапляння рідкісних, але легко пізнаваних видів: ховраха європейського (2 локалітети), бобра євразійського (3), хом'яка звичайного (4) та ондатри болотяної (2).

З метою ревізії критеріїв діагностики досліджено мінливість морфологічних ознак у близьких видів лісових мишей і полівок (роди *Sylvaemus* та *Microtus sensu lato*) на основі географічно обмежених і «чистих» вибірок (серії миші жовтогорлої з гірських лісів, де не трапляється миша лісова, серії миші малої — із типового місцезнаходження *A. microps* (Словаччина), серії полівки підземної — із рівнинних районів регіону Українських Карпат, де не трапляється полівка татринська, серії полівки звичайної — із Закарпатської рівнини, де не трапляється полівка темна); до складу вибірок входили зразки, ідентифіковані цитогенетичними методами. Відносний вік зразків визначено за 3-ступеневою схемою «juvencilis–subadultus–adultus», за загальними розмірами тіла і черепа, ступенем скульптурованості черепа та стирання емалі молярів (Delany, Davis, 1961; Adamczewska-Andrzejewska, 1967). В аналізі морфологічної мінливості та діагностичної значимості ознак використано дані лише щодо дорослих особин.

Детально досліджено 450 зразків полівок *Microtus sensu lato* та 250 зразків мишей роду *Sylvaemus* (шкурки, черепа, живі тварини). Досліджено екстер'єрні неметричні та метричні ознаки (довжина тіла L, хвоста Ca, стопи Pl і вуха Au). Проаналізовано мінливість 12 краніометричних ознак, проміри яких проведено штангенциркулем та бінокулярним мікрометром із точністю до 0,1 мм.

### Методи дослідження

Польові дослідження проведено відповідно до загальноприйнятих методик (Межжерин и др., 1991; Константинов и др., 2000; Загороднюк, 2002; Pearson, Ruggiero, 2003; Нумеров и др., 2010). Загалом, дані щодо обліку гризунів отримано з таких біотопів: 1) НПП «Сколівські Бескиди»: буковий ліс, буково-ялиновий ліс, грабово-буковий ліс, ялицевий ліс, мішаний ліс, вирубка, лука; 2) Ужанський НПП та прилеглі території: мішаний ліс, узлісся, вітровал, лука, чагарник; 3) Закарпатська низовина: дубовий ліс, чагарник, вирубка, поле, лука; 4) Карпатський біосферний заповідник: буковий ліс, ялиновий ліс, узлісся, вирубка, берег річки, поле.

Дані систематизовано та проаналізовано в електронних таблицях (MS Excel 2013, Past 3.26, Statistica v.10). Відсутні проміри замінено регресійними значеннями. Нормальність розподілу даних перевірено за критерієм Шапіро-Уїлка. Метричні дані проаналізовано методами одно- та багатовимірної статистики — мінімальне значення показника (Min), максимальне значення показника (Max), арифметичне середнє значення показника (Mean), стандартне відхилення (SD), коефіцієнт варіації (CV), коефіцієнт дивергенції Майра (CD), дискримінантний аналіз, канонічний аналіз.



Неметричні краніальні ознаки, зокрема морфологія кісток, міжкісткових швів, жуйної поверхні зубів досліджено за допомогою бінокулярних мікроскопів МБС-9 та Wild МЗС. Малюнки зроблено у програмі CorelDraw X7. Карти поширення видів підготовлені у програмі Qgis 2.18.

Показники видового різноманіття у різних біотопах та частинах регіону обчислено у програмі PAST 3.26. Показники ступеня біотопної приуроченості видів обчислені за Песенко, 1982. Структура схожості біотопів за видовим складом та схожості видів за спектрами заселених ними біотопів досліджено методом багатовимірною шкалювання у програмі PAST 3.26 відповідно до алгоритму, викладеного Нагловим і Загороднюком, 2006.

## **АНАЛІЗ МОРФОЛОГІЧНИХ ВІДМІННОСТЕЙ БЛИЗЬКИХ ПАР ВИДІВ MUROIDEA**

Розділ містить три підрозділи, присвячені проблемам видової ідентифікації мишоподібних та ревізії морфологічних критеріїв видової діагностики лісових мишей (рід *Sylvaemus*) і «сірих полівки» (*Microtus sensu lato*).

### **Проблеми видової ідентифікації мишоподібних**

Розглянуто питання діагностики мишоподібних залежно від рівня морфологічної подібності видів. Показано, що найбільш проблемними з точки зору видової ідентифікації за морфологічними ознаками залишаються лісові миші, чагарникові та сірі полівки. Обґрунтовано доцільність проведення ревізії морфологічних критеріїв діагностики цих видів і диверсифікації алгоритмів ідентифікації з урахуванням регіонального підходу.

### **Діагностичні ознаки у групі «лісових мишей» роду *Sylvaemus***

Аналіз регіональних вибірок трьох видів лісових мишей — *S. tauricus* (TAU), *S. sylvaticus* (SYL) та *S. uralensis* (URA) — засобами багатовимірної статистика (дискримінантний і канонічний аналіз) показав, що множини точок кожної вибірки чітко розходяться уздовж значень першої канонічної змінної, а еліпси 95 % вірогідності показують незначне перекривання (Рис. 2). Найбільший внесок у диференціацію видів переважно мають ознаки довжини черепних структур (M13, CBL, FIL, NAL, BUL).

Перші дві канонічні змінні характеризують 100 % мінливості 12 краніометричних ознак. Виходячи із величини і знаку навантаження ознак на канонічні осі, можна стверджувати, що краніометрична диференціація лісових мишей визначається переважно відмінностями у розмірах черепних структур, зокрема у довжині верхнього ряду молярів та конділобазальній довжині черепа. Перша канонічна змінна характеризує 94,78 % від загальної дисперсії досліджених ознак і описує відмінності між *S. tauricus*, *S. sylvaticus* та *S. uralensis*, про що свідчить мінімальне перекривання еліпсів розсіювання. Друга канонічна змінна характеризує 5,22 % від загальної дисперсії і мінливість насамперед двох ознак рострального відділу черепа (FIL та NAL), а також описує пропорції черепа, за якими середній і великий види (SYL та TAU) практично не відрізняються, а середній (SYL) та малий (URA) — значно перекриваються.

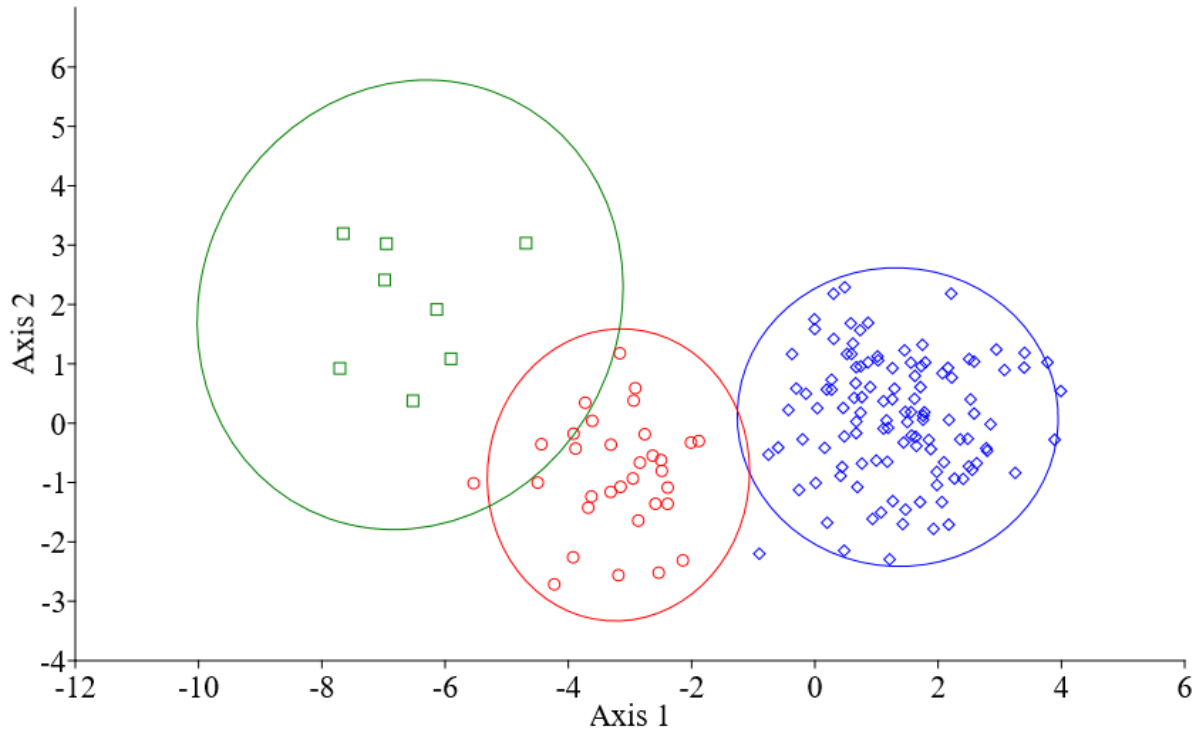


Рис. 2. Розподіл особин трьох видів лісових мишей у просторі значень першої і другої канонічних змінних ( $\square$  – URA,  $\circ$  – SYL,  $\diamond$  – TAU).

За рівнем відмінностей між вибірками на основі абсолютних значень краніометричних ознак лісові миші утворюють три розмірні класи: великі (*S. tauricus*), середні (*S. sylvaticus*) та малі (*S. uralensis*) миші. При цьому відмінності найбільш чітко виражені між найбільшим та найменшим видами, тобто між мишою жовтогорлою і мишою малою (за 9-ма із 12-и ознак), а за показником M13 спостерігається навіть повний гіатус ( $CD = 6,44$ ;  $p < 0,001$ ). Діагностично значимі відмінності між мишею жовтогорлою та мишею ліськовою виявлено за 4-ма краніометричними ознаками (M13, CBL, CRB, BUL), з яких дві ознаки належать до загальних лінійних параметрів черепа, а інші дві характеризують мозковий відділ. Це пояснює важливу роль віку як фактору, що суттєво впливає на діагностичні критерії при ідентифікації особин миші жовтогорлої та миші ліскової, параметри яких потрапляють в область трансресії.

Найбільш подібними за краніометричними ознаками виявилися *S. sylvaticus* та *S. uralensis*, що відображено й у найменших значеннях коефіцієнтів їхньої дивергенції і, відповідно, порівняно значним рівнем трансресії вибірок. Єдиною діагностично значимою краніометричною ознакою для цієї пари видів є довжина верхнього ряду молярів ( $CD = 3,87$ ;  $p < 0,001$ ).

Найменші відмінності ( $CD < 1$ ) виявлено за ознаками рострального відділу черепа, зокрема за шириною носових кісток (NAB), довжиною діастеми (DIA) та ростральною висотою черепа (RON). Очевидно, що віковий фактор у діагностиці цих видів також відіграє ключову роль.

За екстер'єрними метричними ознаками миші роду *Sylvaemus* з регіону Українських Карпат слабо диференціюються. У миші жовтогорлої та миші

лісової діагностичною ознакою є довжина стопи, у той час як інші три лінійні параметри тіла варіюють у порівняно широкому діапазоні і майже повністю перекриваються. Це підтверджують і результати дискримінантного аналізу, який показав, що статистично вірогідний внесок у диференціацію видів має лише довжина стопи ( $F = 53,3$ ;  $p < 0.001$ ).

На відміну від краніометричних ознак, за абсолютними значеннями яких вибірки *S. sylvaticus* та *S. uralensis* показують найбільшу однорідність, за зовнішніми параметрами тіла надзвичайно подібними є вибірки *S. tauricus* і *S. sylvaticus*. Порівняно високі коефіцієнти дивергенції демонструють довжина вуха (Au) у парах видів *S. sylvaticus* + *S. uralensis* та *S. tauricus* + *S. sylvaticus*, тобто ця ознака, як і довжина стопи, добре диференціює малий вид від двох більших за абсолютними значеннями загальних розмірів тіла. Надзвичайно низький рівень гіатусу за екстер'єрними метричними ознаками між вибірками миші жовтогорлої і миші лісової підтверджують і результати дискримінантного аналізу, згідно з якими 7 із 8-ми особин лісової миші (87,5 %) за зовнішніми лінійними параметрами тіла класифікуються як жовтогорлі.

За результатами ревізії діагностичних ознак лісових мишей карпатського регіону запропоновано три схеми діагностики:

1) морфологічний ключ — базується на мінливості абсолютних значень краніометричних та екстер'єрних ознак;

2) ключ на основі індексів (Рис. 3) базується на відношенні значень найменш варіабельних метричних ознак, переважно краніометричних, до довжини верхнього ряду молярів. Спочатку розроблено експериментально для первинної диференціації вибірок, а згодом його ефективність підтверджено результатами дискримінантного аналізу. Рекомендується для ідентифікації неповного матеріалу (пошкоджені черепи, пелетковий матеріал, тощо);

3) дискримінантні функції — базується на результатах покрокового дискримінантного аналізу краніометричних ознак. Найбільш оптимальною моделлю діагностики є ідентифікація зразків за двома ознаками — довжиною верхнього ряду молярів та конділобазальною довжиною черепа, що дозволяє правильно ідентифікувати 98,9 % особин.

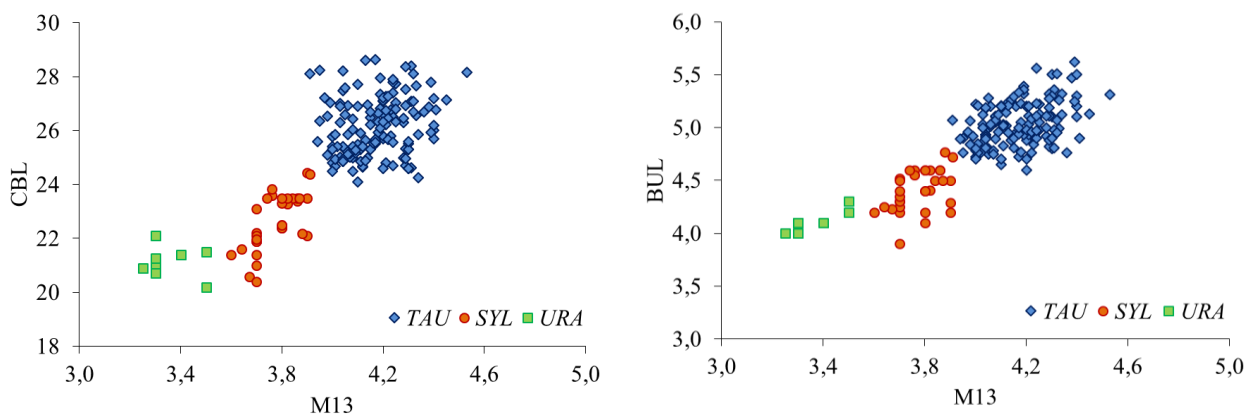


Рис. 3. Співвідношення величини M13 і CBL та M13 і CRB у трьох видів лісових мишей з території Українських Карпат.

За допомогою цих ревізованих алгоритмів вдалося ідентифікувати 202 із 216 детально аналізованих зразків мишей (93,5 %), включаючи пошкоджених. Зокрема, 12 із 164 зразків (7,3 %) *S. tauricus* перевизначено із *S. sylvaticus*, 5 із 32 зразків (15,6 %) *S. sylvaticus* перевизначено із *S. tauricus*, а 4 із 8 зразків (50 %) *S. uralensis* перевизначено із *S. sylvaticus*.

Результати порівняння ефективності ревізованих алгоритмів з іншими діагностичними схемами, розробленими на географічно широкій вибірці, показали більш ефективну дискримінацію карпатських зразків пари видів *S. sylvaticus*–*S. uralensis* та підтвердили необхідність застосування регіональних діагностичних схем для більш надійної ідентифікації матеріалу.

### Діагностичні ознаки у групі «сірих полівок» *Microtus sensu lato*

На відміну від лісових мишей, морфологічна структура зубної коронки у полівок є однією з найбільш стабільних діагностичних систем ознак, тому діагностика зразків за дентальним критерієм є найбільш зручним і надійним методом, що також дозволяє створювати стандартні серії та вибірки для подальшого аналізу мінливості морфометричних ознак.

При ідентифікації близьких видів сірих полівок за краніальними ознаками, найпершим кроком є виявлення відмінностей між представниками родів *Terricola* та *Microtus*. Такі відмінності виявлено, зокрема, за загальними контурами черепа та морфологічними особливостями його склепіння і міжорбітального звуження.

Виявлені нами морфологічні ознаки проксимальної частини носових та міжщелепних кісток, а також шви, розташовані у цій ділянці, дозволяють діагностику *Terricola* на рівні роду (відмінність від *Microtus*) та діагностику *Microtus* на рівні видів. Зокрема, проксимальна частина міжщелепних кісток у *Terricola* формує широку крилоподібну структуру, а петлі лобно-міжщелепного шва не заходять глибоко одна в одну. Лобно-носовий шов у *Terricola* — прямий або дещо хвилястий, інколи трохи витягнутий назад (Рис. 4 а, б). Натомість, у *M. agrestis*, міжщелепні кістки з'єднуються з лобовими за допомогою глибоких пальцеподібних швів. Проксимальні кінці носових кісток мають невеликі згини, направлені вперед (Рис. 4 в, г). У *M. arvalis* лобно-міжщелепний шов має вигляд порівняно гострих петель, що особливо глибоко заходять одна в одну у медіальній області. Проксимальні кінці носових кісток витягнуті назад (Рис. 4 д, е).

На відміну від лісових мишей, у пари видів *T. subterraneus* – *T. tatricus* найменш мінливими краніометричними ознаками є ширина (CRB) та висота (CRH) мозкової капсули, а не довжина верхнього ряду молярів (M13), значення якої у цих видів майже повністю перекриваються. Практично всі краніометричні ознаки чагарникових полівок варіюють в одному діапазоні і повністю перекриваються за абсолютними значеннями. За коефіцієнтом дивергенції лише висота (CRH) і ширина (CRB) мозкової капсули показують мінімальне розходження ( $CD > 3$ ;  $p < 0,001$ ), при цьому *T. tatricus* має більші показники цих ознак. У пари видів *M. arvalis* – *M. agrestis* також спостерігається перекривання абсолютних значень більшості краніометричних ознак, проте полівка темна загалом є більшою за полівку звичайну.

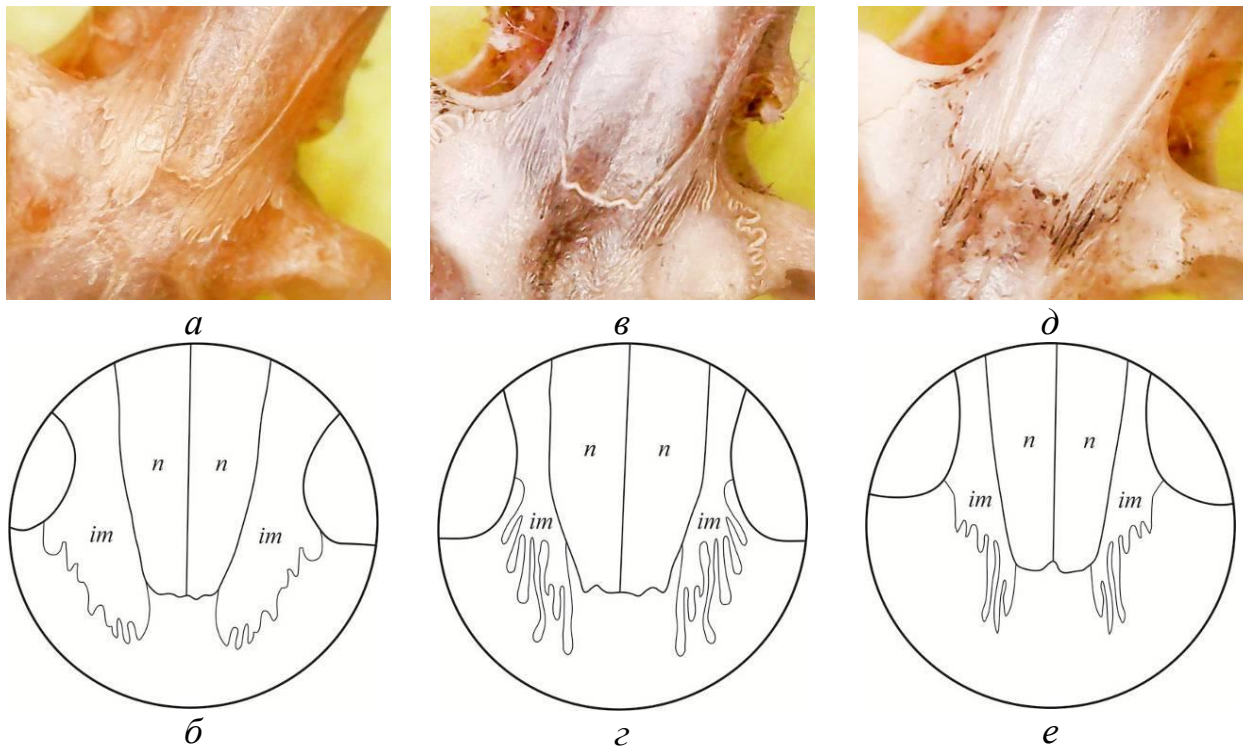


Рис. 4. Діагностичні ознаки ділянки лобних швів у полівок:  
 а-б – *Terricola* spp., фото і схема; в-г – *M. agrestis*, фото і схема;  
 д-е – *M. arvalis*, фото і схема. *n* – nasalia, *im* – intermaxillaria.

Серед проаналізованих ознак найменш мінливими є довжина верхнього ряду молярів (M13), конділобазальна довжина черепа (CBL), ширина (CRB) та (CRH) висота мозкової капсули. Практично для всіх сірих полівок (*Microtus sensu lato*) Українських Карпат діагностичне значення мають ознаки мозкової частини черепа (висота і ширина мозкової капсули).

Ревізія неметричних екстер'єрних ознак сірих полівок на регіональних вибірках показала їхню валідність на рівні родів, і такі ознаки є зручними для первинної діагностики тварин у польових умовах або у разі прижиттєвих методів дослідження. Серед екстер'єрних метричних ознак найменш мінливою є довжина стопи, що можна вважати частково діагностичною для пари видів *M. agrestis* – *M. arvalis* (CD = 3,74;  $p < 0,001$ ).

За результатами ревізії діагностичних ознак «сірих полівок» карпатського регіону запропоновано дві схеми діагностики видів:

1) морфологічний ключ — найбільш повна діагностична схема, що включає екстер'єрні, краніальні і дентальні ознаки. За відсутності одного з трьох наборів ознак ключ не втрачає свою діагностичну здатність, проте очевидно, що вірогідність правильної ідентифікації зростає тим більше, чим більше доступно діагностичних ознак;

2) ключ на основі індексів (Рис. 5) базується на співвідношенні абсолютних значень найменш мінливих краніометричних ознак. Надійний при діагностиці чагарникових полівок, оскільки вони практично не відрізняються за абсолютними значеннями більшості краніометричних ознак.

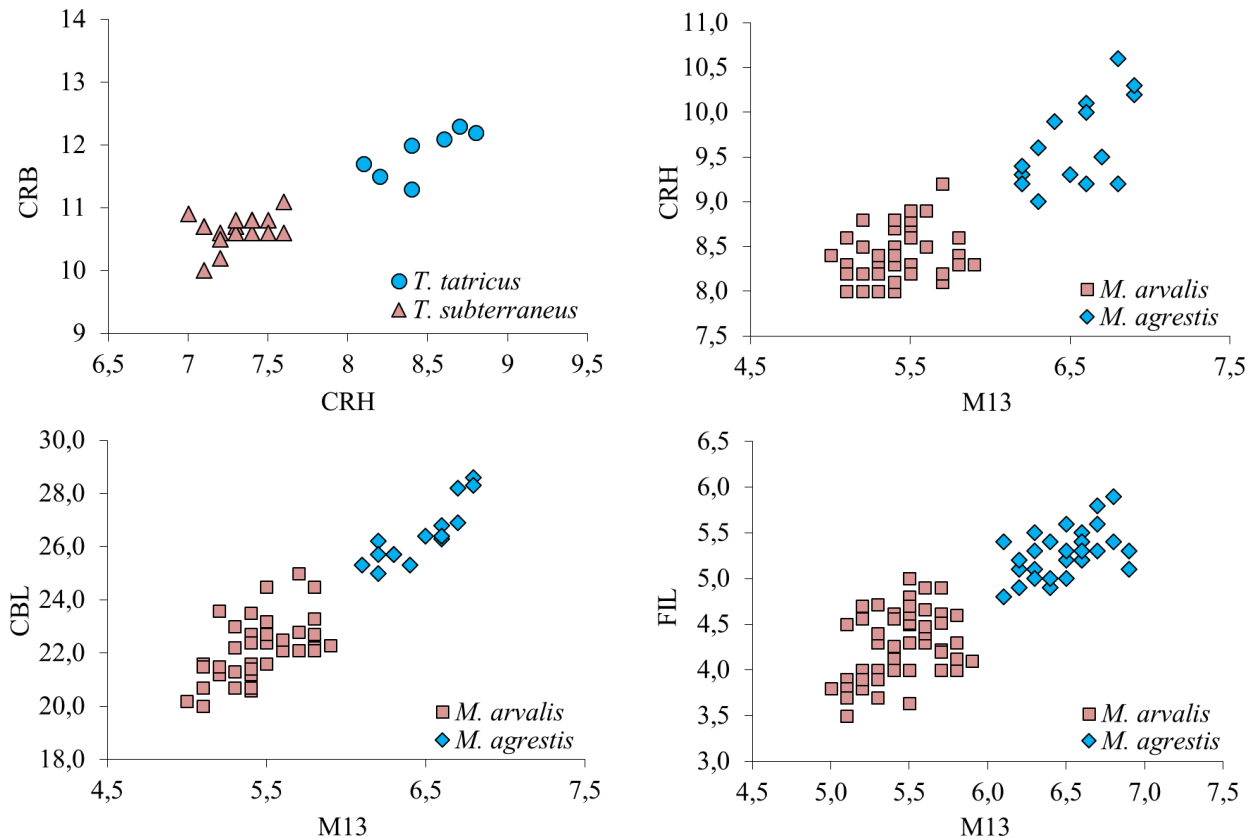


Рис. 5. Співвідношення абсолютних значень діагностичних краніометричних ознак для у *Terricola* spp. (CRH/CRB) та *Microtus* spp. (M13/CRH, M13/CBL, M13/FIL).

Досвід роботи з колекційними зразками, pelletковим матеріалом та зразками, відпрепарованими під час польових досліджень, показав, що ефективність запропонованих ключів становить 100 %. За їхньою допомогою у процесі ревізії колекційних серій 16,5 % зразків *M. agrestis* перевизначено як *M. arvalis*, а 14,5 % зразків *T. subterraneus* перевизначено як *M. arvalis*.

Серед краніальних ознак у представників родів *Microtus* і *Terricola* деякі автори також вважають діагностичними структурні особливості задньої частини твердого піднебіння (напр., Рековец, 1994; Rekovets, Kovalchuk, 2017) та відносні розміри міжорбітального звуження (напр., Громов и др., 1964). Однак, ревізія показала, що ці ознаки у представників *Microtus* та *Terricola* з Українських Карпат є досить мінливими і помітних відмінностей між вибірками за цими ознаками не виявлено.

Розташування мандибулярного отвору (*foramen mandibulae*) у *M. arvalis* та *M. agrestis*, що З. Пуцек (Pucek, 1984) вважав діагностичною ознакою, виявилось непридатним для ідентифікації видів, так само як і конділобазальна довжина черепа для пари двійників *T. tatricus* – *T. subterraneus*. Слід зазначити, що такі чітко виражені ознаки як, наприклад, форма швів фронтальної області черепа, раніше взагалі не розглядалися як діагностичні, в той час як конділобазальна довжина черепа, що у більшості визначників розглядається як одна з основних

діагностичних ознак, виявилася недіагностичною для видів *Terricola* і лише частково діагностичною для видів роду *Microtus*.

Дентальні ознаки вважали найбільш достовірними для ідентифікації полівок ще з середини XIX ст. (наприклад, наявність додаткової петлі на M2 у полівки темної описано ще у Blasius, 1857 та Nehring, 1875, цит. за Méhely, 1908). Незважаючи на те, що практично всі дентальні ознаки є валідними, у деяких особин *T. subterraneus* на M3 розвивається ознака, характерна для *T. tatricus* — додатковий трикутник, що виявлений і у кількох цитогенетично визначених особин. Відповідно, варіює і ступінь злиття дентинових полів t1/t2 на M3 у *T. subterraneus* (повне злиття, повне відокремлення, поява звуження), що утруднює діагностику за дентальним критерієм.

## ОСОБЛИВОСТІ ПОШИРЕННЯ МИШОПОДІБНИХ

Розділ містить два підрозділи, присвячених просторовому розподілу та біотопній приуроченості мишоподібних і видовому складу різних родентокомплексів.

### Висотний розподіл: зональні комплекси

Аналіз поширення та відносної чисельності мишоподібних дозволяє виокремити у регіоні Українських Карпат три висотні комплекси — рівнинний, борео-монтанний і монтанний, а також групу інтразональних видів.

**Монтанний комплекс.** Представлений двома видами *Mugoidea* з чітко вираженою приуроченістю до високогірних умов та острівним типом ареалу. Монтанний родентокомплекс найбільш чітко виражений у південній частині Українських Карпат у межах таких масивів, як Мараморош, Свидовець, Чорногора і Горгани, для яких характерна чітко виражена вертикальна поясність з субальпійським ландшафтом.

**Полівка снігова** (*Chionomys nivalis*) в Українських Карпатах є типовим мешканцем високогірних кам'яних розсипищ. Підтверджені знахідки виду відомі з Чорногори і Горган (високогірні ділянки з кам'яними розсипами на вершинах Балцатул, Брескул, Говерла, Петрос, Синяк, Квасівський Менчул, Гомул, Васкул, Хом'як).

**Полівка татринська** (*Terricola tatricus*) відома в Українських Карпатах за колекційними зразками з 11-ти місцезнаходжень. Аналіз даних засвідчує, що вид поширений у регіоні на полонинах (Боржава, Пожижевська, Гать-Балцатул, Брескул, Петрос, Говерла, тощо) та біля верхньої межі лісу (біля с. Славське, р. Головчанка, тощо). У ході дослідження виявлено нову, віддалену від інших знахідку (Славське, масив Сколівські Бескиди) та уточнено ареал виду в Українських Карпатах.

**Борео-монтанний комплекс.** Представлений трьома видами *Mugoidea*, переважно приуроченими до гірських біотопів північного макросхилу, зокрема криволісся та полонин, де досягають максимальної чисельності, а у передгір'ї та на рівнинах стають рідкісними, з часткою трапляння 2–5 %. Для двох видів (щур гірський та полівка темна) Українські Карпати є краєм ареалу і вони не трапляються на Закарпатській рівнині.

*Щур гірський (Arvicola scherman)*. Ареал виду у регіоні значно ширший, ніж вважали раніше, і, окрім гір, також охоплює передгірні та рівнинні райони Прикарпаття на північ до Розточчя та Малого Полісся. Загалом щур гірський відомий у регіоні та прилеглих районах з 27 місцезнаходжень.

*Полівка підземна (Terricola subterraneus)*. Трапляється у лісових і прилісних біотопах від рівнин до високогір'я. Найбільш численний у зоні криволісся та в поясі букових лісів. На рівнині відомі поодинокі знахідки, і частка виду у вибірках становить 1–2 %.

*Полівка темна (Microtus agrestis)*. Рідкісний на рівнині, нечисленний у лісовому поясі та численний і типовий мешканець криволісся. Трапляється, як правило, у вологих біотопах. Уточнено південний край ареалу виду в регіоні Українських Карпат. Загалом, полівка темна відома за 223 зразками із 40 місцезнаходжень.

**Рівнинний комплекс.** Представлений п'ятьма видами Muroidea: сліпак буковинський, мишка лучна, миша мала, миша курганцева та хом'як звичайний. Серед них — сліпак буковинський, миша курганцева та хом'як звичайний у межах рівнинного комплексу формують окреме «степове ядро».

*Сліпак буковинський (Spalax graecus)*. Ареал виду на території України охоплює правобережжя р. Прут у межах Чернівецької області. Річка відокремлює його від ареалу *Nannospalax leucodon*, і таким чином сліпак буковинський «затиснений» у порівняно вузьку смугу рівнинно-передгірних районів між р. Прут та Карпатами.

*Миша курганцева (Mus spicilegus)*. З'явилася у регіоні на початку 2000-х рр. внаслідок експансії ареалу виду на північ з двох напрямків: із Середньодунайської низовини на Закарпатську рівнину та з українського Степу до Буковини та Прикарпаття. Експансія із заходу на терени рівнинного Закарпаття була успішною, і миша курганцева стала частиною місцевих угруповань: присутність виду підтверджено за краніальним матеріалом (зібрані нами ваучерні екземпляри зберігаються у колекції ссавців ННПМ). Вид трапляється тут на перелогах, виноградниках та особливо на полях кукурудзи.

*Хом'як звичайний (Cricetus cricetus)*. Поширений мозаїчно. За останні роки відмічено помітний сплеск чисельності виду на Закарпатті з подальшим його згасанням. Нові знахідки хом'яка виявлено у Берегівському районі Закарпаття, де існує невелике ізольоване його поселення.

*Мишка лучна (Micromys minutus)*. Порівняно маловідомий вид у регіоні, представлений порівняно незначною кількістю колекційних зразків. Недавні знахідки виду відомі за даними обліку з території НПП «Сколівські Besкиди» та із Закарпатської низовини (власні збори за 2018 р.). Дані підтверджують приуроченість виду до рівнинних та передгірних районів.

*Миша мала (Sylvaemus uralensis)*. Загалом маловідомий вид у фауні регіону. Проведена нами ревізія колекційних зразків та результати польових досліджень показали, що миша мала трапляється у регіоні у рівнинних районах Закарпаття, де приурочена до заплавних біотопів і виноградників з чагарниковою рослинністю.



**Інтразональний комплекс.** Представлений видами, поширення яких не пов'язане з певними висотними градієнтами, а визначається переважно їхньою біотопною приуроченістю і «коридорним ефектом». До інтразонального комплексу віднесено 7 видів, які формують чотири групи.

**Мешканці лісів.** До них належать миша жовтогорла (*Sylvaemus tauricus*) та полівка руда (*Myodes glareolus*) — фонові види як суцільних лісів, так і узлісся, вирубок і вітровалів, проте ступінь їх домінування різний у різних частинах регіону: миша жовтогорла є абсолютним домінантом у дубових та мішаних лісах Закарпаття, а полівка руда домінує у всіх типах лісів Сколівських Бескидів, за винятком грабово-букових.

**Мешканці чагарників.** До них належать миша польова (*Apodemus agrarius*) та миша лісова (*Sylvaemus sylvaticus*). Миша польова трапляється в основному у чагарниках недалеко від агроценозів, а миша лісова — у заплавах, у чагарниках поблизу струмків та річок, виноградниках. Вони зовсім уникають суцільних лісових масивів, проте можуть траплятися в агроценозах та на вирубках. Мережею «заплава-чагарник-агроценоз» проникають далеко вглиб гірських районів, місцями досягаючи полонин.

**Мешканці агроценозів.** До цієї групи належить полівка звичайна (*Microtus arvalis*), що є типовим представником родентофауни полів, пасовищ та лук з вираженим антропогенним впливом. Мережею агроценозів глибоко проникає у передгір'я та гори, місцями досягаючи полонини.

**Синантропи.** Ця група включає два види — мишу хатню (*Mus musculus*) та пацюка сірого (*Rattus rattus*), які є звичайними у населених пунктах та їхніх околицях, по мережі яких проникають у гірські райони. У природних біотопах трапляються рідко, зокрема пацюк сірий може траплятися у вологих прирічкових біотопах та на полонинах.

### **Ландшафтний розподіл: біотопна приуроченість**

Оцінки ландшафтного розподілу видів проведено на основі аналізу вибіркості при заселенні видами різних типів місцезнаходжень, тобто за показниками біотопної приуроченості (Песенко, 1982; Наглов, Загороднюк, 2006). Далі, щоби не перенавартажувати текст, значення оцінок подано лише для окремих видів і біотопів.

На Закарпатській низовині більшість видів приурочені до одного-двох типів біотопів і явно уникають інші. До дубового лісу найбільш приуроченим видом є миша жовтогорла ( $F_{ij} = 1,00$ ). Миші лісова і польова та полівки руда і підземна надають перевагу біотопам з чагарниковою рослинністю. До типових мешканців агроценозів належать миша курганцева ( $F_{ij} = 1,00$ ) і полівка звичайна ( $F_{ij} = 0,78$ ), остання разом із мишкою лучною також надає перевагу лукам ( $F_{ij} = 0,74-1,00$ ).

У Сколівських Бескидах миша жовтогорла і полівка руда мають доволі подібні преференції до лісових біотопів. Високий показник приуроченості мишки лучної до вирубок ( $F_{ij} = 0,92$ ) вказує на молодий вік цього біотопу з переважанням у ньому трав'янистої рослинності.

В Ужанському парку полівки темна і звичайна є стенотопами і приурочені до лук ( $F_{ij} = 1,00$ ), миша жовтогорла є лісово-узлісним, миша польова — чагарниковим, а полівка руда — узлісно-чагарниковим видом.

У гірських масивах Карпатського заповідника найбільш нейтральні біотопні преференції ( $F_{ij} = -0,76-0,22$ ) мають миша жовтогорла та полівка руда; багато видів мають високі показники приуроченості до прибережних біотопів ( $F_{ij} = 0,76-1,00$ ).

На основі показників приуроченості і колекційних даних проаналізовано поширення мишоподібних за основними типами ландшафту. Біотопи об'єднано у 7 груп: лучно-степові, лісові, чагарникові, порушені, високогірні, коловодні, урбанізовані. Найбільше видів характерно для порушених біотопів, що пов'язано з їхньою мозаїчністю і відповідними виразними крайовими ефектами. Це є індикатором нестабільності угруповань, зокрема за рахунок постійних сукцесійних змін та регулярного обміну видами із прилеглих біотопів. Найменше видів характерно для коловодних та урбанізованих місцезнаходжень, оскільки існування у таких біотопах вимагає вироблення певних адаптацій.

### РІЗНОМАНІТТЯ ГРИЗУНІВ НАДРОДИНИ MUROIDEA

Розділ містить три підрозділи, присвячені аналізу показників різноманіття і структурі схожості угруповань мишоподібних у регіоні, дослідженню змін видового багатства гризунів за останні 100–150 років, а також визначенню статусу ендеміків зі складу Muroidea.

#### Показники різноманіття і структура схожості угруповань

За даними обліку мишоподібних проаналізовано такі 5 показників видового різноманіття у різних біотопах Закарпатської низовини, Ужанського НПП, НПП «Сколівські Бескиди» та високогірних масивів Карпатського біосферного заповідника: 1) видове багатство,  $S$ ; 2) домінантність,  $d$ ; 3) індекс різноманіття Сімпсона,  $D$ ; 4) індекс Шеннона,  $H$ ; 5) вирівняність,  $J$  (Табл. 1).

Таблиця 1

Показники різноманіття мишоподібних у різних частинах регіону  
Українських Карпат за результатами польових обліків

Показник	Закарпатська низовина	Ужанський НПП	НПП «Сколівські Бескиди»	Карпатський БЗ
Види, $S$	9	5	9	7
Домінантність, $d$	0,23	0,32	0,26	0,36
Індекс Сімпсона, $D$	0,77	0,68	0,74	0,64
Індекс Шеннона, $H$	1,63	1,29	1,54	1,20
Вирівняність, $J$	0,57	0,73	0,52	0,47

Аналіз показників різноманіття угруповань показав достовірне зменшення показників різноманіття Сімпсона і Шеннона з висотою. Простежується також тенденція до зменшення вирівняності часток видів в угрупованнях та зростання показника доміантності з висотою. Така модель є проявом принципу альтернативного різноманіття і характерна для гірських регіонів.

Дослідження показників різноманіття мишоподібних у різних біотопах регіону показало такі результати: 1) у рівнинних дубових лісах нульове різноманіття є наслідком абсолютного домінування миші жовтогорлої, 2) у всіх субрегіонах для біотопів з чагарниковою рослинністю і для полів характерно порівняно високе різноманіття мишоподібних, 3) лучні біотопи мають високі показники різноманіття лише у гірських районах, 4) серед лісових біотопів найвищі показники різноманіття мишоподібних встановлено для буково-ялинового лісу, що можна пов'язати зі значним різноманіттям кормових і субстратних ресурсів у цьому біотопі.

Структура схожості видів за спектрами заселених ними біотопів, очевидно, визначається у регіоні трьома факторами — відносна чисельність, приуроченість і доміантність видів (Рис. 6).

На Закарпатській рівнині чітко виділяються види з високою чисельністю, зокрема миша жовтогорла у лісах, миша польова у біотопах із чагарниковою рослинністю та полівка звичайна на луках і полях. Решта видів формують єдину групу нечисленних видів у відкритих і напіввідкритих біотопах.

В Ужанському НПП структура схожості визначається, насамперед, біотопною приуроченістю видів, і тут чітко вирізняються групи лісових, чагарникових та лучних видів.

У Сколівських Бескидах визначальним фактором є доміантність видів. Тут чітко вирізняються два види — миша жовтогорла і полівка руда, що домінують у всіх лісових біотопах, а також третій вид — полівка звичайна, що домінує на полях. Решта формують відокремлену групу маргінальних видів.

У високогірних масивах Карпатського біосферного заповідника структуру схожості видів визначають інші особливості — доміантність і приуроченість. Тут також вирізняються три види-домінанти — миша жовтогорла, полівка руда і полівка звичайна. Миша жовтогорла і полівка руда домінують у лісистих і чагарникових біотопах, а полівка звичайна — в агроценозах.

### **Видове багатство гризунів та оцінки його змін**

Видовий склад гризунів регіону Українських Карпат та його зміни можна відстежити з середини ХІХ ст. Сучасна родентофауна регіону включає 27 видів, з них 19 належать до надродина *Muroidea*.

Локальна родентофауна (в обсязі *Glires*) за останнє століття зазнавала змін за рахунок п'яти різноспрямованих процесів: зникнення (*Lepus timidus*, *Marmota marmota*, *Castor fiber*, *Eliomys quercinus*, *Rattus rattus*), реінтродукції (*Lepus timidus*, *Marmota marmota*), інтродукції (*Oryctolagus cuniculus*, *Ondatra zibethicus*, *Myocastor coypus*), експансії (*Castor fiber*, *Mus spicilegus*) та інвазії (*Rattus norvegicus*) видів.

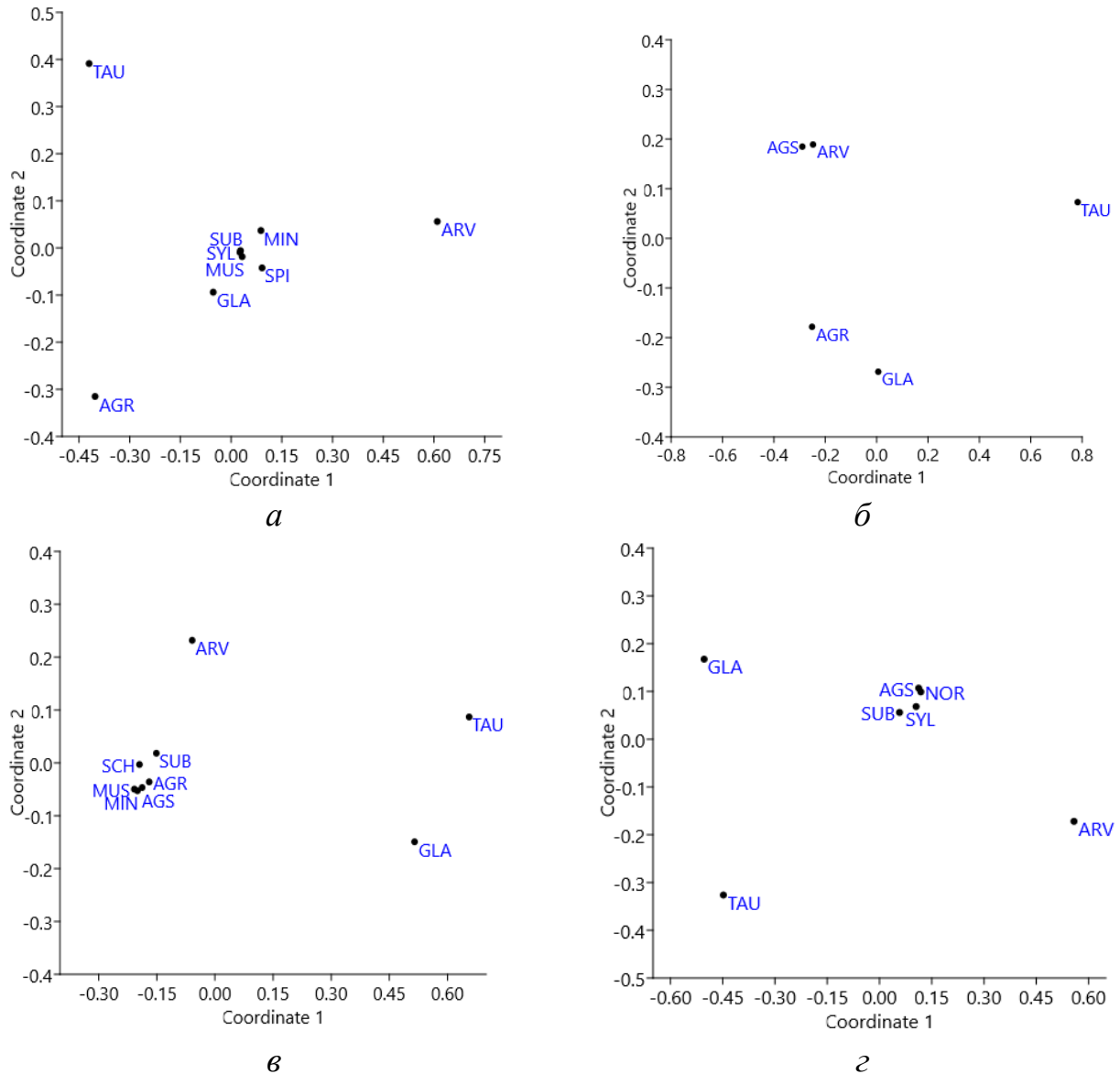


Рис. 6. Структура схожості видів за спектрами заселених ними біотопів:

*a* — Закарпатська низовина; *б* — Ужанський НПП;

*в* — Сколівські Бескиди; *г* — Карпатський БЗ.

Акроніми видів: MIN — *Micromys minutus*, AGR — *Apodemus agrarius*, TAU — *Sylvaemus tauricus*, SYL — *Sylvaemus sylvaticus*, MUS — *Mus musculus*, SPI — *Mus spicilegus*, NOR — *Rattus norvegicus*, GLA — *Myodes glareolus*, SCH — *Arvicola scherman*, SUB — *Terricola subterraneus*, AGS — *Microtus agrestis*, ARV — *Microtus arvalis*.

Порівняння сучасного і реконструйованого (на початок ХХ ст.) списків фауни показало, що індекс ротації фауни (за Zagorodniuk, 2014) на рівні надродини Muroidea становить 8,3 %, що є найнижчим значенням порівняно з іншими регіонами України. Низький показник ротації і те, що зміни торкнулися майже виключно рівнинних угруповань, свідчить про високу стабільність і стійкість гірських родентокомплексів до появи нових елементів.

### Ендеміки й релікти. Охорона видів

Аналіз сучасного складу теріофауни Карпат показав, що до списку ендеміків можна віднести 14 таксонів, представлених у регіоні ізольованими або напівізольованими популяціями.

Серед них ряд Гризуни представлений 7 підвидами, з яких до *Muroidea* відносяться два види полівок, представлені у регіоні окремими підвидами — *Chionomys nivalis ulpius* і *Terricola tatricus zykovi*. При цьому у ранзі виду у складі карпатської теріофауни є лише один ендемік — полівка татринська. Ендемічні роди та вищі таксони ссавців, зокрема й гризунів, у Карпатах відсутні.

Відомий на сьогодні ареал гризунів-ендемів в Українських Карпатах переважно охоплює території ПЗФ. Однак, у світлі відсутності реального і всебічного моніторингу стану популяцій цих гризунів у регіоні та внаслідок зростання темпів трансформації природних оселищ Карпат, охорона усього регіону Українських Карпат як локальної «гарячої точки біорізноманіття» і розробка плану екологічно обґрунтованого природокористування є необхідними інструментами збереження не лише ендемічних форм, але й усього видового різноманіття фауни та біогеографічної унікальності регіону.

### ВИСНОВКИ

У дисертаційній роботі викладено результати комплексного дослідження гризунів надродина *Muroidea* у фауні Українських Карпат, зокрема й пар морфологічно подібних видів, з урахуванням результатів ревізії видового складу, поширення, різноманіття та критеріїв діагностики. Підсумовуючи результати проведеного дослідження, автор дійшов таких висновків.

1. Надродина *Muroidea* представлена у фауні регіону Українських Карпат 19 видами, що формують три висотні комплекси — монтанний, бореомонтанний та рівнинний, і позависотний інтразональний. Показники видового багатства і різноманіття мишоподібних зменшуються від рівнини (Закарпатська низовина) до високогір'я (Чорногора, Мармарош), що загалом відповідає закону альтернативного різноманіття у горах за рахунок зміни таксономічної структури угруповань.
2. Ревізія критеріїв діагностики близької пар видів мишоподібних показала, що екстер'єрні морфологічні ознаки дозволяють відрізнити карпатські вибірки *S. uralensis* від *S. sylvaticus* та *S. tauricus*, а також ідентифікувати «сірі полівки» на родовому рівні (*Terricola–Microtus*). Виявлені автором морфо-анатомічні відмінності потиличної і рostrальної області черепа також добре диференціюють полівки на рівні родів *Terricola–Microtus* та на рівні видів *M. agrestis–M. arvalis*. Серед краніометричних ознак найбільш вагомою для ідентифікації усіх пар видів, окрім видів-двійників чагарникових полівок, є довжина верхнього ряду молярів. Іншими діагностично важливими краніометричними ознаками у всіх досліджених видів є ширина та висота мозкової капсули, довжина слухового барабану та конділобазальна довжина черепа. Складені регіональні діагностичні ключі на основі цих ознак є ефективними у визначенні зразків різної якості.

3. Частка перевизначень зразків у досліджених вибірках становить від 7,3 до 50 % у лісових мишей та 15–17 % у полівок. Ревізовані вибірки дозволяють коректно оцінювати мінливість, поширення та відносну частку видів в угрупованнях.
4. Розподіл видів надродини *Muroidea* у регіоні Українських Карпат за різними типами ландшафту визначається їхньою біотопною приуроченістю. Основу фауністичного ядра становить група лісових видів, що є найбільш збідненою за видовим складом. Високе видове багатство локальних угруповань характерне для порушених і чагарникових біотопів, що, очевидно, пов'язано з їхньою мозаїчністю та типовими для них крайовими ефектами.
5. Корінні біотопи (рівнинні дубові ліси, гірські букові та ялинові ліси) мають усталену таксономічну структуру родентокомплексів із виразно домінантними видами, і, відповідно, характеризуються низькими показниками різноманіття. Натомість для місцезнаходжень з розмаїттям біотопів характерні угруповання з високими показниками видового різноманіття та вирівняності часток видів за рахунок екотонних ефектів і регулярної присутності видів із сусідніх біотопів.
6. Сучасний таксономічний склад родентофауни регіону формувався за рахунок кількох різноспрямованих процесів — зникнення, інтродукції, реінтродукції, експансії та інвазії видів. Кількісне видове багатство гризунів у регіоні в обсязі *Glires* на початку та в кінці ХХ ст. практично однакове (відповідно, 26 і 25 видів у базовому складі), а якісні зміни відбулися за рахунок зникнення одних та появи інших видів (індекс ротації фауни  $IFR = 8,3–8,6 \%$ ). Такі зміни найбільш виразні у рівнинній і передгірній частинах регіону, що характеризуються високою часткою порушених біотопів. Натомість гірські угруповання мають відносно високу стабільність та стійкість до змін.
7. У межах Українських Карпат поширені два ендемічні види надродини *Muroidea* — полівка татринська та полівка снігова, представлені підвидами *Terricola tatricus zykovi* та *Chionomys nivalis ulpius*. Ареали цих таксонів в Українських Карпатах охоплюють території заповідного фонду, в межах яких прямий антропоічний вплив лімітований. Основою їхньої охорони має бути збереження природних оселищ в межах високогірних масивів (Чорногора, Свидовець, Мармарош, Горгани), де концентрація відомих знахідок ендеміків є найбільшою.

## СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у журналах, що входять до міжнародних наукометричних баз:

1. **Barkaszi, Z.** (2016). New details of the European beaver's *Castor* fiber (Rodentia, Castoridae) expansion in the lowland part of Transcarpathia. *Vestnik zoologii*, 50(6), 503–510.
2. **Barkaszi, Z.** (2017). Diagnostic criteria for identification of *Microtus sensu lato* species of the Ukrainian Carpathians. *Vestnik zoologii*, 51(6), 471–486.
3. Zagorodniuk, I., Korobchenko, M., Parkhomenko, V., & **Barkaszi, Z.** (2018). Steppe rodents at the edge of their range: A case study of *Spalax microphthalmus* in the north of Ukraine. *Biosystems Diversity*, 26(3), 188–200. (Внесок здобувача — аналіз даних, інтерпретація результатів, написання тексту).

Статті у журналах, що входять до переліку наукових фахових видань, рекомендованих МОН України:

4. **Barkaszi, Z.** (2014). Murid rodents (Muriformes, Muridae) from Transcarpathia in the collections of Kyiv Zoological Museums. *Збірник праць зоологічного музею*, 45, 79–87.
5. **Barkaszi, Z.,** & Zagorodniuk, I. (2016). The taxonomy of rodents of the Eastern Carpathians. *Наукові записки Державного природознавчого музею*, 32, 137–154. (Внесок здобувача — збір і аналіз даних, інтерпретація результатів, написання тексту).
6. **Barkaszi, Z.** (2016). Endemism in the mammalian fauna of the Carpathians. *Праці Теріологічної школи*, 14, 3–15.
7. Stetsula, N., **Barkaszi, Z.,** & Zagorodniuk, I. (2016). Diversity of muroid rodent communities in key habitats of the Skole Beskids (Eastern Carpathians). *Праці Теріологічної школи*, 14, 139–146. (Внесок здобувача — аналіз даних, інтерпретація результатів, написання тексту).
8. **Barkaszi, Z.** (2017). Boreal species *Microtus agrestis* and *Sicista betulina* in the region of the Ukrainian Carpathians: a review. *Праці теріологічної школи*, 15, 86–93.
9. **Barkaszi, Z.** (2018). Changes in the rodent fauna (Mammalia, Glires) of the region of the Ukrainian Carpathians during the XIX–XXI centuries. *Вісник Національного науково-природничого музею (Geo&Bio)*, 16, 48–62.
10. **Barkaszi, Z.** (2018). Sibling mice species of the genus *Sylvaemus* Ognev, 1924 (Mammalia) in the Ukrainian Carpathians. *The Journal of V. N. Karazin Kharkiv National University Series Biology*, 31, 59–71.
11. **Barkaszi, Z.,** & Zagorodniuk, I. (2018). Living on the edge: distribution patterns of steppe mammals in Transcarpathia (Ukraine). *Studia Biologica*, 12(3-4), 3–22. (Внесок здобувача — збір і аналіз даних, інтерпретація результатів, написання тексту).
12. **Barkaszi, Z.,** & Koval, N. (2019). Small mammals of Uzhanskyi National Park (Ukrainian Carpathians) and its vicinities: a preliminary analysis. *Theriologia Ucrainica (Праці Теріологічної школи)*, 17, 28–35. (Внесок здобувача — збір і аналіз даних, інтерпретація результатів, написання тексту).

13. **Barkaszi, Z.** (2019). The European snow vole (*Chionomys nivalis*) in Ukraine: a species in the far northeast of its distribution. *Theriologia Ukrainica (Праці Теріологічної Школи)*, 18, 120–127.

*Статті в інших журналах:*

14. **Barkaszi, Z.** (2015). Muroid rodents of the lowland part of Transcarpathia: state of populations and morphophysiology. *Праці Теріологічної школи*, 13, 3–10.
15. Загороднюк, І., **Баркасі, З.** (2018). Ссавці Карпат у Червоній книзі України. *Науковий вісник Ужгородського університету, серія Біологія*, 45, 20–32. (Внесок здобувача — аналіз даних, інтерпретація результатів, написання тексту).

*Друковані тези, доповіді та інші матеріали наукових конференцій:*

1. **Barkaszi, Z.** (2015). Rodents of the family Muridae from Transcarpathia in the collection of the National Museum of Natural History of NAS of Ukraine, *In: Zagorodniuk, I. (Ed.) Natural History Museums: The Role in Education and Science. Part 2 (Proceedings of the IV International Scientific Conference)*. National Museum of Natural History NAS of Ukraine, Kyiv, 102–103.
2. **Баркасі, З. Л.** (2015). Мишоподібні гризуни (Muriformes, seu Rodentia s. str.) із Закарпаття в колекції Зоологічного музею Київського національного університету імені Тараса Шевченка. *Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів — 2015*. Інститут зоології НАН України, Київ, С.6. (Зоологічний кур'єр, № 9).
3. **Barkaszi, Z. L., & Zagorodniuk, I. V.** (2016). Spatial distribution of the micromammal fauna in the Ukrainian Carpathians. *In: Skilsky, I. V., & Yuzyk, A. V. (Eds). Regional Aspects of Floristic and Faunistic Research (Proceedings of the Third International Scientific and Practical Conference)*. DrukArt, Chernivtsi, 5–11. (Внесок здобувача — аналіз даних, інтерпретація результатів, написання тексту).
4. **Баркасі, З. Л.** (2016). Борео-монтанний комплекс у родентофауні Карпат та Полісся. Матеріали наукової конференції «*Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій*». СПОЛОМ, Львів, 5–9.
5. **Баркасі, З.** (2016). Ендемізм та його прояв у теріофауні регіону Українських Карпат. Матеріали конференції «*Збереження біологічного і ландшафтного різноманіття України*». Святогірськ, 200–213.
6. **Barkaszi, Z.** (2017). Endemic rodent species in the Ukrainian Carpathians and their spatial distribution. *Studia UBB Biologia*, 62 (Spec. iss. 2017), 24–26. (Abstracts of the Second Interdisciplinary Symposium ‘*Biogeography of the Carpathians*’).
7. **Баркасі, З. Л.** (2019). Музейні колекції як джерела даних у дослідженнях рідкісних видів. *Природнича музеологія*, 5, 145–149. (Природничі музеї в Україні: становлення та перспективи розвитку).



## АНОТАЦІЯ

**Баркасі З. Л. Гризуни надродина Muroidea Українських Карпат: діагностика, поширення, різноманіття.** — Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.08 — зоологія. Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України. Київ, 2020.

Дисертація присвячена питанням діагностики, поширення та різноманіття мишоподібних гризунів фауни регіону Українських Карпат. Проведено детальну ревізію критеріїв діагностики близьких видів лісових мишей (*Sylvaemus*) і «сірих полівок» (*Microtus* s. l.), за результатами якої складено регіональні діагностичні схеми для ідентифікації зразків. Надродина Muroidea представлена у фауні регіону 19 видами, що формують три висотні комплекси — монтанний, бореомонтанний та рівнинний, і позависотний інтразональний. Показники видового багатства і різноманіття мишоподібних зменшуються від рівнини до високогір'я. Корінні біотопи (рівнинні дубові ліси, гірські букові та ялинові ліси) мають усталену таксономічну структуру родентокомплексів із виразно домінантними видами, і, відповідно, характеризуються низькими показниками різноманіття. Проаналізовано кількісні та якісні зміни видового складу родентофауни Українських Карпат з кінця XIX ст. та процеси, за рахунок яких сформувався сучасний видовий склад гризунів регіону. Кількісне видове багатство гризунів в обсязі Glires на початку та в кінці XX ст. практично однакове (відповідно, 26 і 25 видів у базовому складі), а якісні зміни відбулися за рахунок зникнення одних та появи інших видів (індекс ротації фауни IFR = 8,3–8,6 %). Такі зміни найбільш виразні у рівнинній і передгірній частинах регіону, що характеризуються високою часткою порушених біотопів. Натомість гірські угруповання мають відносно високу стабільність та стійкість до змін. В Українських Карпатах поширені два ендемічні види надродина Muroidea — полівка татринська та полівка снігова, представлені підвидами *Terricola tatricus zykovi* та *Chionomys nivalis ulpius*. Основою їхньої охорони має бути збереження природних оселищ в межах високогірних масивів, де концентрація відомих їх знахідок є найбільшою.

**Ключові слова:** мишоподібні, гірські регіони, ідентифікація видів, висотний розподіл, біотопна приуроченість, видове різноманіття, динаміка фауни.

## SUMMARY

**Barkaszi Z. L. Rodents of the superfamily Muroidea in the Ukrainian Carpathians: diagnostics, distribution, and diversity.** — A manuscript.

A thesis to obtain the scientific degree of Candidate of Biological Sciences in the speciality 03.00.08 — Zoology. Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine. Kyiv, 2020.

The thesis is devoted to diagnostics, distribution, and diversity of muroid rodents of the fauna of the region of the Ukrainian Carpathians. The research includes a complex study of the superfamily Muroidea of the region's fauna with a revision of current approaches to identification of morphologically close species. In addition, the species composition and spatial distribution of rodent assemblages by the elevation and different types of habitats were studied with the comparative analysis of the diversity of muroid rodents in different parts of the region of the Ukrainian Carpathians.

The analysis of morphological differences between close species of wood mice (*Sylvaemus*) and “grey voles” (*Microtus* s. l.) revealed that among external characters hindfoot length has diagnostic value in a number of species. This character is important for preliminary diagnostics, especially in the field. External non-metric characters in voles allow to identify specimens only to genus level. The described morpho-anatomical differences in the occipital and rostral parts of the skull well differentiate the genera *Terricola*–*Microtus* and the species *M. agrestis*–*M. arvalis*. In wood mice, external characters clearly differentiate *S. uralensis* from the other two species — *S. sylvaticus* and *S. tauricus*. Among craniometrical characters, upper molars length has the highest diagnostic value in all of the studied species except for the pair of sibling species *T. tatricus*–*T. subterraneus*. Other diagnostically important craniometrical characters in all of the studied species are braincase width, braincase height, auditory bulla length, and condylobasal length. Based on the results of revision of diagnostic approaches, detailed regional identification keys were developed that allow effective species identification of adult specimens.

Muroid rodents form three altitudinal zonal assemblages such as montane, boreo-montane, and lowland, and an additional intrazonal assemblage. The montane assemblage is concentrated in the southern part of the Ukrainian Carpathians within the Marmarosh, Svydovets, Chornohora, and Gorgany massifs and is represented by three species: *Chionomys nivalis* + *Terricola tatricus* [+ *Sicista betulina*]. The boreo-montane assemblage includes three vole species (*Arvicola scherman* + *Terricola subterraneus* + *Microtus agrestis*) whose distribution is mainly related to the central massifs and to the northern macroslope of the Carpathians, i.e. to areas with taiga elements in the flora. In the lowland assemblage, three species form a unique steppe core ([*Spermophilus citellus* +] *Spalax graecus* + *Mus spicilegus*) that exists in the periphery of the region in direct contact with the main central and eastern European steppe regions. The intrazonal assemblage consists of synanthropic, forest- and shrub-dwelling species whose distribution is not limited by altitudinal gradients but is mainly influenced by corridor effects. The landscape-related distribution of species of the superfamily Muroidea according to their habitat preferences was studied for 7 groups of biotopes. The largest number of species was revealed in disturbed and shrubby biotopes, which obviously related to the patchy patterns of these biotopes and respective edge effects.

Diversity indices of muroid rodents were analysed for different parts of the region of the Ukrainian Carpathians. A decrease in species richness and diversity of muroid communities was revealed from the lowland (Transcarpathian plain) to the subalpine zone (Chornohora, Marmarosh), which pattern generally corresponds to the concept of

alternative diversity in mountains due to changes in the taxonomic structure of communities. It was revealed that primeval biotopes such as oak forests in the lowland and beech and spruce forests in the mountains support stable taxonomic structure of rodent communities with clearly dominating species and, respectively, are characterised by relatively low diversity indices. On the contrary, communities existing in patchy environments have relatively high diversity and evenness indices due to edge effects and mass effects of species from adjacent biotopes.

The current taxonomic composition of rodents in the region has formed due to local extinction, introduction, re-introduction, expansion, and invasion of species. The superfamily of Muroidea is represented in the fauna of the region of the Ukrainian Carpathians by 19 species belonging to 13 genera of 4 families. Among them are two endemics represented in the local fauna by subspecies *Chionomys nivalis ulpius* and *Terricola tatricus zykovi*. The distribution range of endemics cover the area of protected areas where direct anthropogenic influence is significantly limited. However, intense disturbance of natural landscapes threatens with further fragmentation and segregation of ranges of rare species therefore increased conservation attention is needed for the entire massif of the Ukrainian Carpathians as an integral local biodiversity hotspot along with a balanced use of natural resources.

**Key words:** muroid rodents, mountainous regions, species identification, altitudinal distribution, habitat preferences, species diversity, fauna dynamics.