

ВИДИ ТА ЕКОМОРФОЛОГІЧНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ РОДУ *ARVICOLA* (МАММАЛІА) У СХІДНІЙ ЄВРОПІ

Ігор Загороднюк

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

Species and ecomorphological differentiation of the genus *Arvicola* (Mammalia) in Eastern Europe. — I. Zagorodniuk. — The genus *Arvicola* is represented in the fauna of Eastern Europe by several taxa and ecological races of semi-species and subspecies rank. Morphological data indicate the taxonomic homogeneity of lowland amphibious forms and a high level of differentiation of some mountain fossorial forms. The analysis of variation of morphometric characters shows a substantial hiatus for the Carpathian form of *Arvicola*, considered as *A. scherman*, as well as the absence of sufficient differentiation among other forms such as in lowland water voles from different parts of Ukraine or in mountain forms from the North Caucasus. Morphological features of the Carpathian taxon (*A. scherman gutschulius*) are stable compared to other mountain water vole populations from Europe, and its substantial differences from the Caucasian form, which is very close to the lowland *A. amphibius*, do not support the idea of the ‘effect of mountains’ in the formation of small fossorial forms of *Arvicola*. The Carpathian *Arvicola* differs from all of the studied lowland forms in both morphometric and craniometric characters, which are important in the taxonomy and diagnostics of water voles (coefficient of divergence in body and skull dimensions reach $CD = 4...5$ б. The mountain water vole (*A. scherman*) is characterised by a number of paedomorphic features that should be recognised as an ancestral state (plesiomorphy), whereas the European water vole (*A. amphibius*) is considered as an evolutionary advanced and gerontomorphic form. These two species are allopatric and the border between their distribution ranges coincide with the geographic limits of lowland and mountain faunal assemblages. Evidence for the recognition of the mountain fossorial form as either a separate species or an ecological race of the lowland species is considered. The fossorial *A. scherman* can be included to the group *chosaricus–mosbachensis*, but it remains unclear whether it should be considered an ancestral form in the evolution of the lowland *A. amphibius* or as an example of recapitulation of characters due to secondary transition to fossorial lifestyle. A comparison of different geographic forms of *Arvicola* suggests that the formation of the group took place in piedmont–mountainous areas of Europe, whereas the forms distributed further east are probably derived from the European ones.

Key words: water vole, allospecies, ecomorphology, diagnostics, geographic range, Eastern Europe.

Correspondence to: Igor Zagorodniuk; National Museum of Natural History, NAS of Ukraine; 15 Bohdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01054 Ukraine; Email: zoozag@ukr.net; orcid: 0000-0002-0523-133X

Submitted: 11.03.2021. Revised: 21.05.2021. Accepted: 30.06.2021.

Вступ

Пам'яті Павла Олександровича Пантелеєва, натхненного дослідника гризунів і роду *Arvicola* (7.09.2029 – 28.06.2021)

Гризуні роду *Arvicola* представляють одну з найпроблемніших груп у таксономічних і екоморфологічних дослідженнях ссавців європейської фауни (Громов & Поляков 1977; Reichstein 1982; Пантелеєв 2001). Цей рід відомий за переважно великорозмірними амфібійними формами. Класичні схеми таксономії роду *Arvicola* найчастіше зводять різноманіття його форм до двох хроновидів (випокнних *A. mosbachensis* і сучасних *A. terrestris*), а в межах сучасних форм — до двох аловидів (іберійської *A. sapidus* та євразійської *A. terrestris*) і двох екоморф у межах *A. terrestris* (гірської *scherman* і рівнинної *amphibius*) (Reichstein 1982). Проте перелічені форми охоплюють малу частку таксономічного й екоморфологічного різноманіття *Arvicola*, до якого включають низку інших форм (Mahmoudi *et al.* 2020).

Наявні у фауні Східної Європи й описані звідси номінальні види, географічні (рівнинні й гірські) та екологічні (плакорні та амфібійні) раси не дають підстав зводити наявне різноманіття до одного політипного виду і спонукають до її перегляду. Ревізії відомостей про мінливість східноєвропейських форм *Arvicola* і присвячено цю працю.

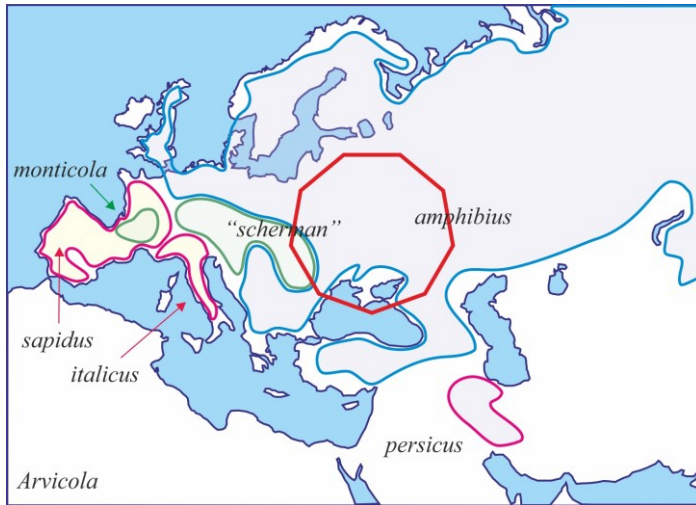


Рис. 1. Орієнтовні контури ареалів географічних форм роду *Arvicola* (за різними джерелами, вкл.: Зейда *et al.* 2001; Amori *et al.* 2010; Mahmoudi *et al.* 2020) та досліджена в цій праці зона контакту ареалів фосорійних і акватичних форм у Східній Європі.

Fig. 1. Approximate contours of the ranges of geographical forms of the genus *Arvicola* (according to various sources, including: Zejda *et al.* 2001; Amori *et al.* 2010; Mahmoudi *et al.* 2020) and the contact zone between fossorial and aquatic forms in Eastern Europe studied in this work.

Видова різноманітність *Arvicola*

Обмеження таксономічного об'єму роду *Arvicola* до групи «водяних і земляних шурів» сформувалися в результаті багаторазових таксономічних ревізій упродовж 200-річної таксономічної історії. Нині описано бл. 100 таксонів *Arvicola*, з яких 34 — в ранзі самостійних видів, у т. ч. 17 рецентних. Номенклатурний статус *Arvicola* та історію класифікування його сучасних і викопних форм розглянуто раніше (Загороднюк 2001).

Відомості про викопні *Arvicola* стосуються часу від раннього плейстоцену до сучасності. Найчастіше викопні форми гуртують у великі таксони: давні з мімомісною емаллю — *mosbachensis*, проміжні — *cantiana* або *chosaricus*, пізніші — *terrestris* (Chaline & Mein 1979; Chaline 1987; Рековець 1989; Rekovets 1990). Варіанти трактування шляхів формування ознак роду *Arvicola* дуже подібні та зводяться до прямої трансформації дрібних *Mimomys* у сучасних *Arvicola* (Koenigswald 1970; Heinrich 1982; Рековець 1989; Rekovets 1990; Rekovets & Nadachowski 1995), що підтримують і сучасні молекулярні дані (Mahmoudi *et al.* 2020).

Попри таку однотипність палеонтологів залишається проблемою трактування однотипності викопних *Arvicola* при очевидній політипності сучасних форм. Навіть визнаючи надзвичайну схильність *Arvicola* до екогеографічної мінливості (Пантелеєв *et al.* 1990), не можна зводити наявне морфологічне різноманіття до проявів мінливості одного виду, зокрема й тому, що аналогів такої мінливості серед ссавців Європи не описано.

Номінальні види сучасних *Arvicola*. Попри поширені в класичній літературі погляди на таксономічну одноманітність *Arvicola*, в історії роду було чимало номінальних видів (таксонів, описаних у ранзі видів). Їх поширення обмежене переважно західною Європою (Загороднюк 2001). Загалом «густота» типових місць знаходжень номінальних видів і визнаних видів збігаються: їхня найбільша концентрація властива західній і південній частинам континенту (рис. 1). Концентрація морфологічно відособлених форм у південному і західному кутках родового ареалу суттєво перевищує таксономічну неоднорідність роду в центральній і східній частинах Палеарктики, звідки не описано жодного номінального виду *Arvicola* і де поширений тільки один вид — *Arvicola amphibius*. Східноєвропейські й сибірські популяції *Arvicola* є однорідними навіть з точки розу виокремлення форм підвидового рангу (Пантелеєв 1996; Песков & Емельянов 2001). Зважаючи на це, подальша увага була зосереджена на аналізі найбільш західних і південних форм східноєвропейських *Arvicola*.

Зміни уявлень про види *Arvicola*. Традиційно визнаний об'єм роду в межах фауни регіону — один вид: *Arvicola terrestris*. Найбільш подрібнена система роду викладена Міллером (Miller 1912), який визнавав 7 видів, зокрема й *A. sapidus* та *A. scherman*. Гінтон поділяв *Arvicola* на 4 види (Hinton 1926) — *A. sapidus*, *A. scherman*, *A. amphibius* і *A. terrestris*, Огньов — на два: спочатку *A. amphibius* й *A. tauricus* (Огнев 1923), а пізніше (Огнев 1950) — *A. terrestris*

(вкл. *tauricus*) і *A. scherman*. У пізніших зведеннях визнавали один вид, *A. terrestris* (Ellerman & Morrison-Scott 1951 та ін.), проте вже з кінця 1970-х — два види: *A. sapidus* та *A. terrestris* (Громов & Поляков 1977; Corbet 1978; Reichstein 1982; Musser & Carleton 1993). Останнім часом піднято до видового ранг двох південних ізолятів — апеннінської *A. italicus* та передньоазійської *A. persicus* (Kryštufek *et al.* 2015; Castiglia *et al.* 2016; Mahmoudi *et al.* 2020).

Якщо видовий ранг *A. sapidus* визнали беззастережно після каріотипування цієї форми ($2n = 40$), а окремішність ще двох ізолятів підтвердили молекулярними даними (loc. cit.), то ранг *A. scherman* дискутується дотепер. Її видовий статус визнавали лише у працях першої половини ХХ ст. (Trouessart 1910; Miller 1912; Hinton 1926; Огнев 1950), а надалі розглядали як гірську расу рівнинної «*A. terrestris*», у т. ч. в межах карпатської фауни (Татаринів 1956; Хамар & Марин 1962; Полушина & Кушнірук 1962). За вихідною концепцією автора, гірська й амфібійна форми *Arvicola* є самостійними видами — *A. scherman* (Shaw, 1801) і *A. amphibius* (L., 1758) (Загороднюк 1990), при цьому останній є наймолодшою формою роду. Ця точка зору (Загороднюк 2001) надалі прийнята в огляді «Види ссавців Світу» (Wilson & Reeder 2005), проте визнана далеко не всіма дослідниками.

Історія визнання окремішності *A. scherman*. Після видання зведень середини ХХ ст., у яких було прийнято концепцію широкого політипізму багатьох видів, рід *Arvicola* представляли складеним з одного (Ellerman & Morrison-Scott 1951; Громов & Баранова 1981; Corbet 1978) або двох видів (Reichstein 1982; Honacki *et al.* 1982; Wilson & Reader 1993) — *A. sapidus* та *A. amphibius* (= *terrestris*). Проте дослідники незмінно визнавали особливий статус за гірськими формами, хоча нерідко описували їх як лише підвид *A. terrestris* (Татаринів 1956; Хамар & Марин 1962; Пантелеев 1996). Прогрес у розвитку таксономії інших арвіколід показав наявність низки прикладів, коли гірські раси виявлялися окремими видами, напр. у групі «*Pitymys multiplex*», у т. ч. *Terricola taticus* (Kratochvíl 1964; Загороднюк 1989). Понад те, краніометрія *Arvicola* з різних гірських районів засвідчує географічну визначеність дрібних фосорійних форм: всі вони явно пов'язані з альпійсько-карпатським пасмом, позаяк на Кавказі та інших гірських районах Азії такі форми відсутні (Загороднюк 2001).

Відправною точкою у класифікації гірських форм *Arvicola* став опис *Mus scherman* Shaw, 1801. За С. Огневим (1950), в основі опису — матеріали з окол. Страсбурга, на підставі яких згодом було описано *Mus schermaus* Hermann, 1804. Надалі низка авторитетних дослідників (Miller 1912; Hinton 1926; Ellermann 1941; Огнев 1950) визнавали цей вид і розглядали його у складі трьох підвидів: піренейського *monticola*, альпійського *exitus* та *scherman* із Центрального Масиву (тобто на захід від Альп). Гірських форм із Карпат не було описано, і провізорно їх відносять до *A. scherman* (s. l.). Окремішність карпатських популяцій *Arvicola* не раз показана на матеріалах з Румунії (Хамар & Марин 1962), Польщі (Cais 1974) та України (Полушина & Кушнірук 1962; Загороднюк & Песков 1993; Киселюк 1997).

Таксономічна оцінка цих відмінностей не була однозначною. У працях багатьох дослідників карпатської фауни визнається особливий статус гірської форми щура (Турянин 1956; Хамар 1960; Полушина & Кушнірук 1962; Корчинський 1987 1988), проте на рівні «великих» зведень цей вид не визнавали (Корнєєв 1965; Громов & Баранова 1981; Spitzenberger 2001 та ін.). Лише у працях І. Сокура (1949, 1952) і С. Огнева (Огнев 1950)¹, а слідом і автора (Загороднюк 1993, 2001; Загороднюк & Песков 1993; Загороднюк *et al.* 1997) гірська форма *Arvicola* розглядається як окремий вид. Причинами вагань фахівців були і є:

1) надвисока екогеографічна мінливість амфібійних форм, на яких описано правило «*гидробіонтності*» (Пантелеев *et al.* 1990; Пантелеев 1996): зростання розмірів і маси тіла щурів у басейнах великих річок через надмірні тепловтрати при плаванні. На цьому тлі маргінальні (для радянських масштабів) карпатські форми виглядали як незначне відхилення, яке загалом задовільно вкладалося у загальні закономірності географічної мінливості *Arvicola* (Пантелеев 2001) — малі, тому що не амфібійні;

¹ Показово, що С. Огнев (Огнев 1950) визнавав карпатських *Arvicola* за вид на фоні «закриття» ним же описаного рівнинного виду з Нижнього Подніпров'я — *A. taurica* Ognev, 1922.

2) наявність проміжних форм між типовими «*scherman*» (гірські, дрібні, рийні) та «*terrestris*» (рівнинні, великі, водні). Такі форми описані і для Західної Європи (Bernard 1961), те саме стосується і щурів з Центральної Європи (Reichstein 1982), що дозволяє припустити наявність в окремих частинах ареалу надвиду перехідних (гібридних?) форм, які дотепер описані тільки в термінах географічної мінливості «*A. terrestris*»;

3) наявність на території Центральної й Західної Європи низки географічних форм, які можуть мати як водну, так і фосорійну фази у своїх популяційних циклах (Meulan 1977; Saucy *et al.* 1994)². Ситуація ускладнена тим, що в багатьох випадках досліджені вибірки могли бути неоднорідними за віковим і видовим складом. Дотепер однозначно описаними є географічні й морфологічні межі між *A. scherman* («*terrestris*») та *A. sapidus* (Reichstein 1982; Ventura & Casado-Cruz 2011), але не між *A. scherman* та *A. amphibius*.

Повною мірою це стосується і Східної Європи, зокрема Карпатського регіону, оскільки всі порівняння стосуються лише віддалених вибірок з гір і рівнин (напр., тут: Полушина & Кушнірук 1962; Хамар & Марин 1962), і тільки у праці Цайса про щурів із Польщі (Cais 1974) окремо описано гірські, передгірні й рівнинні форми. Отже, всі дослідники визнають окремішність гірських форм, а підставами для цього є їхні екологічні особливості та малі розміри тіла. При цьому відмічається можливість існування перехідних форм або таку ідею дослідники обережно обходять, звичайно порівнюючи лише крайні варіанти мінливості. Автор проаналізував і географічно перехідні форми.

Мінливість *Arvicola amphibius* (s. l.)

Географічна мінливість надвиду

Для загального аналізу мінливості використано дані щодо промірів тіла й черепа 27 форм *Arvicola*, з яких у табл. 1 наведено дані щодо 18-ти, відомих з теренів Європи. Таксони згруповано згідно з найбільш детальною системою М. Гінтона (Hinton 1926); дані проаналізовано на підставі розрахунків евклідових дистанцій з подальшим багатовимірним шкалюванням результатів попарних порівнянь (рис. 2).

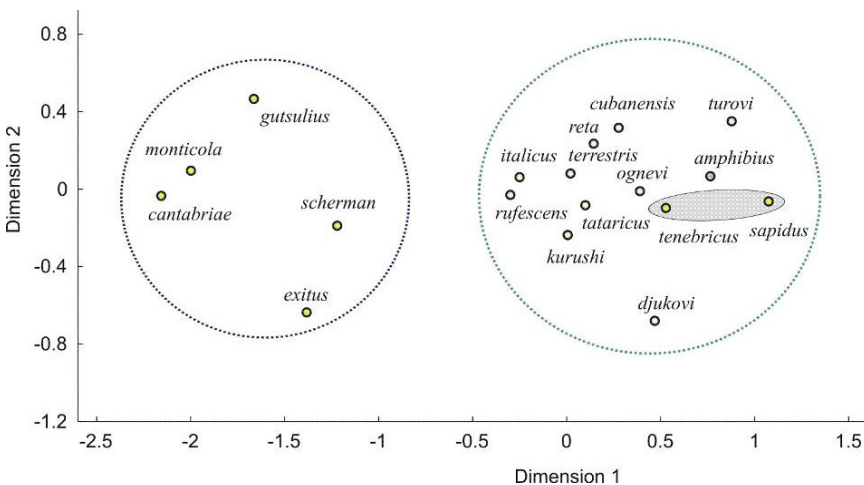


Рис. 2. Структура схожості таксономічних форм *Arvicola* за 5-ма основними промірами тіла й черепа (табл. 1). Багатовимірне шкалювання на підставі Евклідових дистанцій між вибірками. Велике коло — *A. amphibius* (s. l.), середнє — *A. scherman* (s. l.), мале з сірою заливкою — *A. sapidus* (s. l.).

Fig. 2. The structure of similarity of taxonomic forms of *Arvicola* by five main measurements of the body and skull (Table 1). Multidimensional scaling of Euclidean distances between samples. Large circle—samples of *A. amphibius* (s. l.), medium—*A. scherman* (s. l.), small with grey filling—*A. sapidus* (s. l.).

² Особливо це виразно у підгірних форм апеннінської *Arvicola italicus*, тепер визнаної як вид.

Таблиця 1. Усереднені значення ключових промірів тіла і черепа в топотипних популяціях європейських форм *Arvicola* (в мм) (дані згруповано за видами Гінтона (Hinton 1926); за: Загороднюк 2001, зі змінами*)

Table 1. Mean values of key body and skull measurements in topotypic populations of European forms of *Arvicola* (in mm) (data grouped by Hinton's species (Hinton 1926); after Zagorodniuk 2001, with modifications*)

Вид (за Гінтоном)	Географічна форма	L	Ca	Pl	CbL	M13
<i>A. scherman</i> (Shaw, 1801)	<i>cantabriae</i> — Іспанія	141	60	24,1	31,8	8,3
	<i>monticola</i> — Франція	141	66	23,8	33,6	[8,5]
	<i>exitus</i> — Швейцарія	168	64	25,6	33,8	8,6
	<i>scherman</i> — Німеччина	162	76	25,0	34,5	8,3
	<i>gutsulius</i> — Україна	157	79	25,5	34,8	8,4
<i>A. terrestris</i> (Linnaeus, 1758)	<i>italicus</i> — Швейцарія	175	100	28,3	38,2	9,4
	<i>terrestris</i> — Скандинавія	180	106	30,0	37,9	9,2
	<i>rufescens</i> — Ставропілля	176	97	31,3	37,3	9,1
	<i>turovi</i> — Каб.-Балкарія	191	128	33,0	39,7	10,2
	<i>cubanensis</i> — Кубань	180	115	32,5	41,0	9,9
	<i>djukovi</i> — Дагестан	204	100	30,0	39,8	9,5
	<i>kurushi</i> — Дагестан	186	99	32,5	38,5	9,4
	<i>ognevi</i> — Пн. Осетія	189	111	31,0	40,9	9,5
	<i>tataricus</i> — Татарія	185	104	30,0	38,6	9,2
<i>A. amphibius</i> (Linnaeus, 1758)	<i>amphibius</i> — Англія	194	120	33,4	43,8	10,0
	<i>reta</i> — Шотландія	179	111	30,6	40,9	9,7
<i>A. sapidus</i> Miller, 1908	<i>sapidus</i> — Іспанія	203	124	33,3	43,1	10,3
	<i>tenebricus</i> — Франція	193	112	34,0	41,4	9,5

* З цього аналізу вилучено географічно віддалені азійські форми групи «*A. terrestris*» sensu Hinton.

Із цих даних видно, що сукупна вибірка чітко поділяється на дві, і група форм *A. scherman* (s. l.) займає серед них окремісне положення. Ця група представлена виключно малорозмірними щурами й відповідає поглядам на наявність у фауні Карпат дрібної форми *Arvicola* (Татаринів 1956; Хамар & Марин 1960; Загороднюк & Песков 1993).

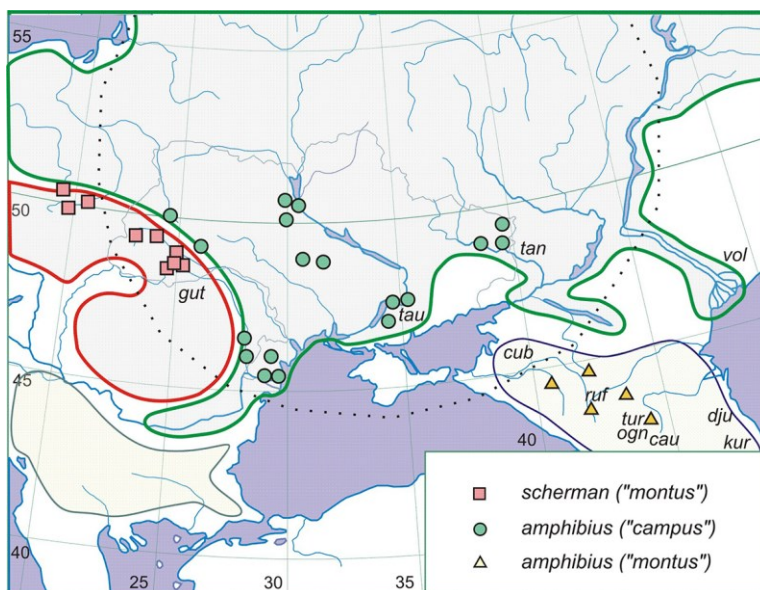


Рис. 3. Ареали трьох екорас *Arvicola* зі Східної Європи: дрібна підземна гірська (*scherman*), амфібійна рівнинна (*amphibius campus*) і амфібійна гірська (*amphibius montus*). Контури ареалів наведено за оригінальними даними; значки — місця збору вибірок (за: Загороднюк 2019).

Fig. 3. Geographic ranges of three ecoraces of *Arvicola* from Eastern Europe: lesser fossorial mountain (*scherman*), amphibious lowland (*amphibius campus*), and amphibious mountain (*amphibius montus*). Range contours are given according to the original data; the signs indicate the collecting points of the studied samples (after: Zagorodniuk 2019).

Форми *A. sapidus* та *A. italicus* істотно не відрізняються від сукупної вибірки *A. amphibius* s. l. (рис. 2), і весь спектр географічних форм *A. amphibius* — від Британії до Кавказу, Уралу і далі на схід — є однорідним за розмірами (Загороднюк 2001; Песков & Емельянов 2001). Це можна пояснити їхньою молодістю й недавнім формуванням східних популяцій.

Важливим результатом є також чітка географічна координація даних. По-перше, вони задовільно відтворюють систему географічних взаємин вибірок (рис. 2). По-друге, ці дані демонструють високу подібність між собою альпійсько-карпатських вибірок (*scherman*) та їхню відокремленість від інших форм (*amphibius* + *sapidus*). Для детальнішого аналізу географічної мінливості східноєвропейських форм сформовано серію вибірок (рис. 3).

Мінливість метричних ознак у східноєвропейських форм

Представляє особливий інтерес порівняння популяцій гірської та рівнинної форм *Arvicola* зі Східної Європи, де їхні ареали сходяться. Загалом з цього регіону описано 5 таксонів і три екораси *Arvicola* (Загороднюк 1992, 2001), які звичайно розглядаються як *A. terrestris* s. l. (Громов & Поляков 1977; Громов & Ербаева 1995; Павлинов *et al.* 1995):

- таксони (в оригінальному написанні): 1) *A. taurica* Ognev, 1922 із Запорізької обл.³; 2) *A. amphibius tanaitica* Kalabuchov, Raevsky, 1930 з Ростовської обл.; 3) *A. terrestris tataricus* Ognev, 1933 з Татарстану; 4) *A. terrestris volgensis* Ognev, 1933 з Астраханської обл.; 5) *A. scherman gutschulius* Zag., 2001 з Чорногори; всі інші форми — з Підкавказзя (типові знаходження позначені на рис. 3 у формі акронімів);
- екораси: 1) плакорна, мала, гірська "*scherman*" зі Східних Карпат; 2) амфібійна, велика, рівнинна "*amphibius*" з рівнин Східної Європи; 3) амфібійна, велика, гірська "*amphibius*" з Кавказу (межі їх поширення див. на рис. 3).

Для аналізу мінливості східноєвропейських форм *Arvicola* доступний морфологічний матеріал згруповано у 12 вибірках, описаних за 13 метричними ознаками (табл. 2), позначення яких відповідають прийнятим у працях автора (Загороднюк 2012) і позначеним у табл. 4. Результати обробки цих даних представлено у формі дендрограми (рис. 4). Як видно, вибірки поділяються на два основні кластери, відповідні до географічного поширення та екологічних особливостей щурів. Найщільніший кластер формують карпатські популяції (*mts3–6*). Щури з рівнин Східної Європи та Підкавказзя утворюють менш компактну групу.

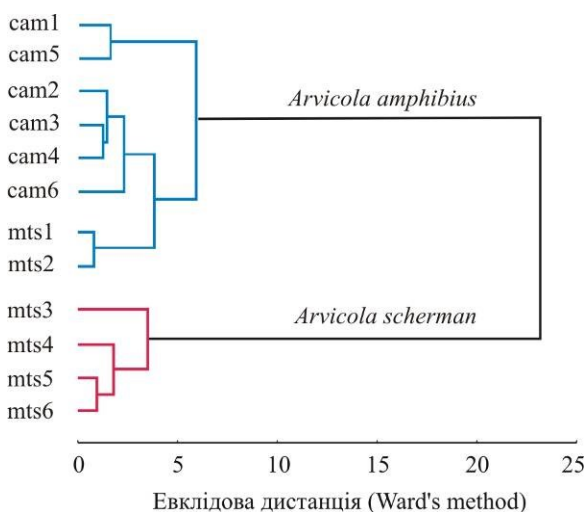


Рис. 4. Подібності східноєвропейських форм *Arvicola* на основі порівнянь вибірок за краніометричними ознаками (дані з табл. 2). Очевидна єдність рівнинних і кавказьких форм (*amphibius* s. l.) та відокремленість карпатських вибірок (*scherman*) (за: Загороднюк 2001, зі змінами). Серії вибірок: mts1–2 — Північний Кавказ, mts3–6 — Східні Карпати; cam1–6 — рівнини.

Fig. 4. Similarities between the East European forms of *Arvicola* based on comparisons of samples by craniometric characters (data in Table 2). The integrity of the lowland and Caucasian forms (*amphibius* s. l.) and the separation of the Carpathian samples are obvious (*scherman*). (after: Zagorodniuk 2001, with changes). Series of samples: mts1–2—North Caucasus; mts3–6—Eastern Carpathians; cam1–6—lowlands.

³ Надалі М. Милютін, ревізуючи мінливість географічних рас щура, зазначив, що описана Огньовим як вид *A. taurica* має розглядатися у складі *A. amphibius* і її ареал він розширив із Запоріжжя на весь басейн Дніпра, включно з усіма правими притоками Дніпра, на північ до Чорнобиля (Милютин 1939: 74).

Таблиця 2. Середні значення промірів черепа у вибірках *Arvicola** (за: Загороднюк 2001, зі змінами)Table 2. Mean values of skull measurements of *Arvicola* samples* (after: Zagorodniuk 2001, with modifications)

Промір	Рівнини і низини (n = 46)						Передгір'я і гори (n = 38)					
	Басейни Дунаю, Дніпра і Дінця						Підкавказзя		Карпати і Прикарпаття			
	cam1	cam2	cam3	cam4	cam5	cam6	mts1	mts2	mts3	mts4	mts5	mts6
CBL	37,97	39,47	39,94	40,01	38,61	40,28	40,51	40,75	36,00	34,02	34,52	35,17
IOR	4,69	4,83	4,91	4,67	4,41	5,03	4,76	4,71	4,48	4,68	4,58	4,72
BKB	16,36	17,29	16,38	16,48	16,71	17,55	16,83	16,69	16,09	14,65	15,44	15,55
ZYG	21,33	23,61	23,30	23,85	21,89	24,23	22,34	22,25	21,99	20,63	20,90	20,93
HKB	12,37	13,04	12,61	12,85	12,37	13,18	12,89	13,09	11,79	11,18	11,56	11,67
BOC	8,09	8,17	8,08	8,26	7,83	8,03	8,43	8,38	7,35	7,28	7,52	7,50
LBU	9,90	10,10	10,07	10,14	9,93	9,38	10,59	10,88	8,93	8,93	8,66	8,70
HRO	11,17	12,33	12,18	12,55	11,67	12,80	12,20	11,96	11,48	10,67	11,06	11,03
M13	9,04	9,04	9,10	9,06	8,90	9,65	9,24	9,45	8,49	8,13	8,32	8,43
M11	7,73	7,51	7,54	7,75	7,77	8,08	7,83	8,18	7,13	7,22	6,76	7,20
DIA	12,53	13,59	13,94	14,25	13,30	13,83	13,40	13,46	13,06	12,07	12,10	12,65
NAS	9,59	10,69	10,59	10,76	10,40	11,33	10,97	11,16	10,49	9,05	9,02	9,03
LFI	6,47	6,66	7,11	6,31	6,59	5,65	6,67	6,64	5,33	5,43	5,58	5,45
BFI	1,37	1,44	1,40	1,40	1,30	1,43	1,34	1,34	1,31	1,35	1,40	1,30
n	9	7	9	10	7	4	7	8	8	6	5	6

Примітка. * Вибіркі з жорстким відбором за віком (зразки зі статусом «умовно дорослі, ad1» з розрахунків вилучено): cam1 — Дунай (Килія) і сер. течія Прута (ЗМКУ і кол. О. Михайленка), cam2 — Поділля, Нижнів (басейн Дністра, ННПМ) та Рось (кол. автора), cam3 — Середнє Придніпров'я, Київ (ННПМ), cam4 — Нижній Дніпро, Запоріжжя (ННПМ), cam5 — Pat. Ign., Україна [півд. Україна?] (ННПМ), cam6 — Донець, Станиця (кол. автора), mts1 — Ставропілля і Краснодарський край (ННПМ), mts2 — Кабардино-Балкарія (ННПМ), mts3 — південний макросхил Карпат, Кваси (ЗММУ), mts4 — Яремче, північний макросхил Карпат (кол. О. Киселюка), mts5 — Львівщина, Сколе, Дрогобич (ЗМКУ, кол. автора), mts6 — Прикарпаття, Краків та ін. (ISEZ). Вимірювання проведено за схемою автора (Загороднюк 2012).

Важливо, що популяції з Підкавказзя (*mts1–2*) не мають такої відмінності від рівнинних форм (*cam1–6*), яку демонструють карпатські форми (*mts3–6*). Це є важливим свідченням таксономічної значущості виявлених особливостей і спростуванням гіпотези «ефекту гір» (Загороднюк 2001), що надалі й було підтримано визнанням видового статусу *A. scherman* (Пантелеев 2001; Wilson & Reeder 2005).

Також ці результати свідчать, що гірські популяції *Arvicola* характеризуються меншим рівнем внутрішньо- і міжпопуляційної диференціації. Чи є це свідцтвом їхньої еволюційної молодості або результатом редукції мінливості, не ясно (див. також: Stein 1962). Аналіз алозимної мінливості центральноєвропейських *Arvicola* (Saucy *et al.* 1994) дозволяє говорити про помітну редукцію цієї мінливості в гірських популяціях. Показники мінливості краніометричних ознак у загальній вибірці карпатських *scherman* представлено в таблиці 3.

Таблиця 3. Мінливість краніометричних ознак у загальній вибірці карпатських *Arvicola scherman gutschulius*Table 3. The variation of craniometric characters in the general sample of the Carpathian *Arvicola scherman gutschulius*

Index	Cranial measurements															Body measurements				
	CBL	IOR	BKB	ZYG	HKB	BOC	LBU	BBu	HRO	M13	M11	DIA	NAS	LFI	BFI	W	L	Ca	Pl	Au
min	32,1	4,3	14,2	19,5	10,5	6,5	8,1	5,3	10,1	7,7	6,5	11,2	8,2	4,8	1,1	87,0	130,0	56,0	23,0	8,0
max	36,8	4,9	16,6	23,3	12,4	8,1	9,5	5,8	12,3	8,9	7,9	13,5	11,2	6,2	1,5	144,0	175,0	100,0	28,0	19,0
aver	34,86	4,60	15,49	21,21	11,56	7,40	8,81	5,60	11,07	8,32	7,12	12,53	9,46	5,40	1,32	109,8	153,5	78,7	25,6	14,0
s.d.	1,45	0,17	0,71	0,93	0,44	0,29	0,37	0,26	0,54	0,28	0,33	0,68	0,87	0,31	0,12	18,52	13,08	11,89	1,54	2,36
n	28	27	27	27	27	27	27	3	27	27	27	27	26	27	27	13	22	23	23	23

Попри це, залишається кілька нез'ясованих питань. По-перше, статус частини географічних форм залишається проблемним. Зокрема, на діаграмі (рис. 4) видна окремішність вибірки з Дунаю і Прута (*cam1* разом з *cam5*). Не виключено, що такі відмінності є свідченням перехідного (гібридного?) їхнього статусу⁴. З іншого боку, порівняння щурів з Прута (вибірка *cam1*) і Прикарпаття (*mts4* в табл. 2 і на рис. 4), проведені колегами-генетиками (електрофорез протеїнів), свідчать про наявність чітких відмінностей між ними за дослідженими генетичними маркерами (Межжерин *et al.* 1993). Остання точка зору збігається з морфологічними даними автора, наведеними тут, і підтримує їх.

Таксономія і синонімія

Для видів роду *Arvicola* створено величезне число синонімів (Ellerman & Morrison-Scott 1951; Павлинов & Россолимо 1987). Мета представленого далі переліку — обмеження синонімії центрального виду (*A. amphibius*) і уточнення синонімії *A. scherman*. Найбільшою проблемою є статус «*Mus terrestris*», оскільки ця форма вказана серед типів *Arvicola* та *Microtus*, а також, імовірно, має стосунок до *A. scherman* у прийнятому тут розумінні.

Статус Mus terrestris & amphibius L. ma «M. terrestris Schrank»

Форму *Mus terrestris* вважають описаною зі Швеції. Проте, наведення Швеції як *terra typica* для багатьох ліннеївських видів є подальшим уточненням, і з праць Ліннея не слідує: *Mus terrestris* «населяє землі і води Європи» (Linnaeus 1758: 61). Надалі в «Ліннеані» Дж. Гмеліна *M. terrestris* включена в синоніми *M. amphibius* (Gmelin 1793: 132). За вимірами у праці Гмеліна (довжина тіла 6,5", хвоста — 3") опис цілком підходить до «усередненої» *A. terrestris* s. l. Пізніше Блазіус фіксував назву *Mus terrestris* молодшим синонімом *Mus amphibius* L. (Blasius, 1857, цит. за: Corbet *et al.* 1970: 315).

Наступні 150 років ці дві форми почергово розділяли й об'єднували, міняючи титульну назву «великого» виду то на назву материкової *terrestris*, то на назву британської *amphibius* (Corbet *et al.* 1970; Reichstein 1982; Загороднюк 2001). Ситуація ускладнювалася тим, що материкових *Arvicola* вивчали переважно в Центральній і Західній Європі (тобто в межах ареалу фосорійної *scherman*), позаяк амфібійними (за способом життя) були всі рівнинні форми від Британії до Якутії. Суперечки щодо номенклатури зменшилися після обґрунтування концепційності британських *amphibius* і материкових *terrestris* (Corbet *et al.* 1970).

Ці два ліннеївські таксони є конкурентними при визначенні типів *Arvicola* Lacépède та *Microtus* Schrank. Ці назви основані на спільних видах і до початку XX ст. використовувалися на рівних при описах всіх Arvicolini (Загороднюк 2001).

Типом *Arvicola* за подальшою фіксацією є *Mus amphibius* L. (див. далі).

При встановленні роду *Microtus* в нього включено три види: «*M. terrestris*, *M. amphibius*, *M. gregarius*» (Schrank 1798)⁵. Після визнання *Arvicola* окремим від *Microtus* родом перший з цих видів (*M. terrestris*) запропоновано фіксувати типом *Microtus* як «*M[icrotus] terrestris* Schrank» (Lataste 1883; Miller 1896). М. Крецой пропонує прийняти «*Microtus terrestris* Schrank 1798 (non *Mus terrestris* L.) = *Microtus arvalis* (Pallas 1779)» (Kretzoi 1958), тобто розірвати зв'язок шранківського розуміння форми *terrestris* не тільки з описом Ліннея, але й з родом *Arvicola* в цілому. За версією автора, ситуацію варто тлумачити як «*Mus terrestris* L. sensu Schrank = *Mus arvalis* Pallas» (Загороднюк 1991). Обидві версії дозволяють зберегти усталену номенклатуру Arvicolini й визнати окремішність *M. terrestris* та *M. amphibius* Шранка як відповідників сьгоднішніх родів *Microtus* та *Arvicola* (Загороднюк 1991).

⁴ Проблема виявлення перехідних форм є значною. Автору відомі зразки, які за своїми метричними ознаками можуть бути прийняті за гібридні. Такі матеріали буде представлено в окремій праці.

⁵ Шранк подавав назви скорочено, і розрізнити у нього *M[us]* від *M[icrotus]* не можна. При визнанні використання ним ліннеєвого *M[us] terrestris* (Мальгин & Яценко 1986) назва *Microtus* стає старшим синонімом *Arvicola* (Павлинов & Россолимо 1987), що незручно всім, бо порушує стабільність номенклатури, оскільки *Microtus* стає старшим синонімом роду, який ми тепер називаємо *Arvicola*.

Таблиця 4. Спрощена схема можливих узгоджень описів і обсягів таксонів нориць, що були залучені в описи роду *Arvicola* і суміжного роду *Microtus* (за оглядом: Загороднюк 1991 та цією працею)*

Table 4. Simplified scheme of possible matches of descriptions and volumes of taxa of voles involved in the descriptions of the genus *Arvicola* and the adjacent genus *Microtus* (after Загороднюк 1991 and this article)*

Позначення у Ліннея та ін. (Linnaeus 1758; Schrank 1798)	Синонімія таксонів за Checklist'51 (Ellerman & Morrison-Scott 1951)	Варіант ідентифікації у оглядах автора 1991 та 2001 рр. (Загороднюк 1991, 2001)	Ця праця**
<i>Mus amphibius</i> Linnaeus, 1758	= <i>A. terrestris</i> Linnaeus, 1758	= <i>Arvicola amphibius</i> (L., 1758)	<i>Arvicola amphibius</i> (L.)
<i>Mus terrestris</i> Linnaeus, 1758	= <i>A. terrestris</i> Linnaeus, 1758	inc. sed.: <i>M. terrestris</i> L. = <i>M. amphibius</i> L., <i>M. terrestris</i> L. sensu Schrank = <i>Microtus arvalis</i> (Pall., 1779)	<i>Arvicola terrestris</i> (L.), non <i>A. amphibius</i> (L.) (incl. <i>scherman</i> Shaw)
<i>Mus scherman</i> Shaw, 1801	= <i>A. terrestris</i> Linnaeus, 1758	= <i>Arvicola scherman</i> Shaw, non <i>M. amphibius</i> L. = <i>M. terrestris</i> L.	<i>Arvicola terrestris</i> (L.), non <i>A. amphibius</i> (L.)
<i>Mus gregarius</i> Linnaeus, 1766	= <i>M. agrestis</i> Linnaeus, 1761	= <i>Microtus oeconomus</i> (Pall., 1776)	<i>Microtus arvalis</i> (Pall.)

* Ці та інші узгодження базуються виключно на описах і таксономічній історії; ** коментарі у тексті.

Варто визнати, що більшість описів фосорійних *Arvicola* зроблена з назвою «*terrestris*», і саме цей таксон є однозначно описаним у Ліннея. Тобто, і типом роду *Arvicola* Lacépède, і найдавнішою назвою фосорійних форм може бути *Mus terrestris* L., яких під такою назвою часто й описують (напр., Reichstein 1982; Sausi *et al.* 1994). Іншими словами, *terrestris* L. може бути старшим синонімом *Mus scherman*. Понад те, і назва «*terrestris*» (земляний), і назва роду *Arvicola* стосуються саме суходільних форм (*arvus* + *cola* = рілля + мешканець). Проте наразі ситуація стабілізована визнанням *Mus terrestris* L. = *Mus amphibius* L.

Визнання «*terrestris* L. = *scherman* Shaw» означало б узгодження описів «*terrestris*» у Ліннея та Шранка (табл. 4) і синонімію *Arvicola* = *Microtus* через збіг типового виду, яким став би *Arvicola scherman* у прийнятому тут розумінні. Наразі ця дискусія припинена через формулу *M[us]. terrestris* L. sensu Schrank = *Microtus arvalis* (Pall., 1779).

Синонімія

Синонімію впорядковано 4-ма переліками: а) базова синонімія (тільки титульні назви, під якими вид згадували в головних оглядах, у первинному їх написанні); б) місцеві форми (назви видів і підвидів, описаних з території регіону і суміжних теренів та райони їх опису⁶; в) поточні позначення (назви, під якими вид згадували в оглядах фауни регіону, з джерелом); г) вернакулярні назви, поширені в науковій літературі.

Примітно, що у німецькій мові щурів (*Arvicola*) позначають як «Die Schermäuse», що близько до номена «*Mus scherman* Shaw, 1801» з синонімом «*Mus schermaus* Hermann, 1804» (Загороднюк 2001; Ellerman & Morrison-Scott 1951). З пд.-нім. «Scher» — «кріт», «стригти» т.і. (фактично «земляна миша»). Етимологічні розвідки щодо вернакулярних назв «щур» та суміжних «*schermaus*» викладено окремою працею (Загороднюк 2021).

Arvicola amphibius (L., 1758) — щур водяний

Базова синонімія: *Mus amphibius* Linnaeus, 1758, Англія; *Mus terrestris* Linnaeus, 1758, Швеція (*typ. loc.* фіксовано Гінтоном: Hinton 1926: 404).

Описані місцеві (східноєвропейські) форми: *rufescens* Satunin, 1908, Ставропілля; *taurica* Ognev, 1922: Запоріжжя (як вид); *djukovi* Ognev, Formosov, 1926: Дагестан; *kurushi* Heptner, Formosov, 1928: Дагестан; *ognevi* Turon, 1926: Північна Осетія; *tanaitica* Kalabuchov, Rajevsky, 1930: Ростовщина; *caucasicus* Ognev, 1933: Північна Осетія; *cubanensis* Ognev, 1933: Краснодарський

⁶ Повні форми назв (біномени чи тріномени), джерела описів, адреси типових знаходки і місця збереження типів є у спеціальних зведеннях (Ellerman & Morrison-Scott 1951; Павлинов & Россолімо 1987 та ін.).

край: *ferrugineus* Ognev, 1933: Архангельська обл.; *tataricus* Ognev, 1933: Татарія; *turovi* Ognev, 1933: Кабардино-Балкарія; *averini* Miljutin, 1939: Харківщина.

Поточні позначення (регіональна література): *Arvicola amphibius* L. (Кесслер 1851: 70; Шарлемань 1920: с. 23; Підоплічка 1930: 59; Милютін 1939: 39; Загороднюк 1992: 43; Загороднюк *et al.* 1997: 22; Загороднюк 2001: 192; Делеган *et al.* 2005: 476); *Arvicola terrestris* L. (Мигулін 1938: 288; Огнев 1950; Татаринов 1956: 144 (тільки *A. t. meridionalis* Ogn.); Сержанин 1961: 197; Корнєєв 1965: 191; Громов & Баранова 1981: 199; Pucek 1984: 178; Павлинов & Россолімо 1987: 188; Громов & Ербаєва 1995: 444; Павлинов *et al.* 1995: 103; Пантелеєв 1998: 52; Савицький *et al.* 2005: 188; Balčiauskas *et al.* 1999: 55).

Вернакулярні українські назви: щур водяний, щур водний, нориця водяна, полівка водяна, норик земноводний, водяна криса (про вернакулярні назви див.: Загороднюк 2021).

Історія таксономії амфібійних форм зі Східної Європи описана у Н. Милютіна (1939), а надалі — у С. Огнева (1950) й автора (Загороднюк 2001). Висока концентрація номінальних таксонів трапляється у Підкавказзі (див. рис. 3). Одна з форм (*taurica* Ogn.) описана як вид, надалі зведена у підвиди *A. terrestris* (Милютин 1939; Огнев 1950). Хоча всі ці форми є амфібійними, в окремих частинах ареалу відмічено поселення плакорного типу. Більшість дослідників зводить таксономічне різноманіття амфібійних щурів до одного підвиду — *A. terrestris* s. str., рідше — до кількох, послуговуючись басейновим критерієм: наприклад з визнанням трьох рас — *A. t. meridionalis* (або *A. t. scherman*) для заходу України, *A. t. taurica* для Дніпра та *A. t. tanaitica* для Дінця (Громов & Баранова 1981).

Цей вид є типом роду *Arvicola* Lacépède, що підтверджує Директива 22 МКЗН: "*amphibius*, *Mus*, Linnaeus, 1758, Syst. Nat. (ed. 10), 1: 61 (specific name of type species of *Arvicola* Lacépède, 1799) (Mammalia) Direction 22" (за: Official lists 1987: 194).

***Arvicola scherman* (Shaw, 1801) — щур гірський**

Базова синонімія: *Mus scherman* Shaw, 1801 — за Огньовим (Огнев 1950), назва основана на типах *Mus schermaus* Hermann, 1804: Центральний масив, Франція; *Arvicola monticola* Miller, 1910: Піреней, Франція. *Arvicola scherman exitus* Miller, 1910: Альпи, Швейцарія; *Arvicola scherman gutschulius* Zagorodnjuk, 2001: Чорногора, Україна.

Описані місцеві (східноєвропейські) форми: *Arvicola scherman gutschulius* Zagorodnjuk, 2001, ця праця⁷: Чорногора, Україна.

Поточні позначення (регіональна література): *Arvicola scherman* (Огнев 1950; Загороднюк *et al.* 1997: 22; Киселюк 1997; Загороднюк 1992: 43; Загороднюк 2001: 192; Делеган *et al.* 2005: 478; Barkaszi & Zagorodniuk 2016a–b); *Arvicola terrestris scherman* (Татаринов 1956: 147; Pucek 1984: 179; Громов & Ербаєва 1995: 448); *Arvicola terrestris Scherman* (Корнєєв 1965: 192); *Arvicola terrestris schermani* (Громов & Баранова 1981: 199); *Arvicola scherman gutschulius* (Загороднюк 2001).

Вернакулярні (українські) назви: щур гірський, щур земляний, щур малий, полівка Шермана, нориця Шермана, повх (більше про вернакулярні назви див.: Загороднюк 2021).

Нерідко в описах карпатських або загалом східноєвропейських ссавців дрібну плакорну форму описують як *Arvicola terrestris exitus* Miller, 1910 (напр. Pucek 1984) або як *A. t. scherman* (більшість описів) і пов'язують її поширення в регіоні саме з Карпатами. Громов і Баранова (1981), припускаючи видовий ранг цієї форми, описували її ареал у регіоні як «Західна Україна, Молдавія, південь Білорусі». Пізніше ці автори окреслюють ареал інакше: «Східні Карпати, Львівська обл.; Західна Європа, окрім Великої Британії...» (Громов & Ербаєва 1995: 448), тобто вже без всього заходу України, Молдови й півдня Білорусі.

Більшість авторів визнають цю форму як підвид попереднього виду (напр. Хамар & Марин 1962; Полушина & Кушнірук 1962; Татаринов 1956), наводячи, попри це, докази її морфологічної, ареалогічної та екологічної відокремленості від рівнинної форми.

⁷ Опис цієї форми у праці 2001 р. (Загороднюк 2001) був загублений редакцією видання (назва зберіглася в синонімії, одному з рисунків та у двох таблицях) і його відновлено тут.



Рис. 5. Тип *Arvicola scherman gutsulius*: колекція ЗМД, № 3X-Ст 934 (ст. № 424), місце знахідки: хр. Черногора, стаціонар ЛНУ Квасівський Менчул, leg. В. Кушнірук, 18.06.1957; виміри тіла: L 138, Ca 85, Pl 24, Au 12 mm, W 117 g, стать ♀. Фото І. Шидловського.

Fig. 5. The type specimen of *Arvicola scherman gutsulius*: collection of ZMD, No. ZH-St 934 (old No. 424), locality: Chornohora ridge, 'Kvasivskyi Menchul' biostation of Lviv University, leg. V. Kushniruk, 18.06.1957; body measurements: L 138, Ca 85, Pl 24, Au 12 mm, W 117 g, sex ♀; Photo by I. Shidlovskyy.

Про можливий стосунок *scherman* до *terrestris* L. сказано вище (табл. 4). При визнанні самостійності західної групи *scherman* + *monticola* + *exitus* (Центральний Масив + Піреней + Альпи) для карпатських повхів єдиною придатною назвою є *gutsulius* Zag., 2001.

Відомості про типову форму *Arvicola scherman gutsulius* такі. Типове знаходище: Україна, Рахівський р-н, окол. с. Кваси, стаціонар ЛНУ. Тип: № 3X-С/т 934 в колекції Зоологічного музею Львівського університету (ЗМД, № 3X-Ст 934, leg. В. Кушнірук) (рис. 5). У вище наведених даних (табл. 2 та рис. 4) ця форма представлена як вибірка «mts3». Це найбільш східна й одна з найбільших за розмірами форм групи *Arvicola scherman sensu lato*.

Морфометричні ознаки типової серії *A. s. gutsulius* наведено в табл. 3. Екстер'єрні виміри: довжина тіла L = 130–175 (середнє 153) мм, хвоста Ca = 56–100 (79) мм, лапки Pl = 23–28 (25,6) мм. Ключові виміри черепа такі: кондилобазальна довжина СВL = 32,1–36,8 (34,9) мм, вилічна ширина ZYG = 19,5–23,3 (21,2) мм, висота мозкової капсули НСВ = 10,5–12,4 (11,6) мм, довжина слухового барабана LBU = 8,1–9,5 (8,8) мм, верхній ряд молярів M13 = 7,7–8,9 (8,3) мм. Емаль на кутніх слабо диференційована (докладніше далі). Поширення в регіоні: Карпати, на північ — до Розточчя.

Поширення видів у регіоні

Види роду *Arvicola* поширені по всьому регіону, проте у степових районах відомі тільки з річкових долин та з дельтових частин великих річок (дельти Дунаю, Дністра, Дніпра, Дону). Загалом ці гризуни є вологолюбними, незалежно від способу життя, амфібійного чи фосорійного. Основний ареал роду у Східній Європі визначається поширенням *A. amphibius*, який відсутній тільки у степових районах та Криму (Загороднюк 1993b).

Нижче наведено перелік знахідок обох видів щура в регіоні Східних Карпат, де їхні ареали сходяться. Деталізація поширення повха в Україні (по суті у Східній Європі загалом) та його ареалогічні взаємини зі щуром водяним представлено раніше (Загороднюк & Затушевський 2012) і відтворено тут з незначними уточненнями. Схема записів і кодування знахідок (вкл. акроніми назв музеїв) подібна до використаної автором раніше (Загороднюк & Годлевська 2001), проте дати наведено скорочено (тільки роки).

Поширення *Arvicola scherman*

Щур гірський в межах України поширений обмежено, лише в Карпатському регіоні. Загалом відомо близько 55 місцезнаходжень, проте їхніх просторовий розподіл нерівномірний. Більшість описів стосується гірських районів (рис. 6), зокрема Черногори й суміжних масивів Карпат (Татаринів 1956, 1961; Полушина & Кушнірук 1962; Киселюк 1997), проте є також описи зі Сколівщини (Стецула 2008) та Міжгір'я (Корчинський 1988). Інколи до форми *scherman* відносять щурів з півдня Білорусі (Громов & Баранова 1981) та Волині (Царик *et al.*

2000). Нижче наведено як знахідки в раніше відомих районах, так і нові ідентифікації виду у зборах з Верхнього Дністра та Розточчя. Найповніше цей вид представлений в колекціях Зоологічного музею ім. Б. Дибовського (ЗМД, Львів, $n = 56$) (Затушевський *et al.* 2010) та Державного природознавчого музею (ДПМ, Львів, $n = 15$); всі записи в каталогах як «*A. terrestris*». У колекції ЗМКУ є 3 зразки, в колекції автора близько 30 зразків.

Закарпаття (центральні райони). @ a1: с. Воловець, $n = 1?$ («кол. ДПМ» за: Татаринов 1956); @ a2: Воловецький р-н, с. Канора («Канури» у: Полушина & Кушнірук 1962), $n = 1?$ («кол. ДПМ» за: Татаринов 1956; Полушина & Кушнірук 1962); @ a3: м. Свалява, $n = ?$ (повід. резидентів, за: Татаринов 1956); @ a4: Іршавський окр., «г. Каленчик» (лука біля річки), $n = 1$ (ЗМД, 1т+1ч, 1946, Янушевич); @ a4a: Іршавський р-н, $n = 1?$ («кол. ДПМ»: Татаринов 1956)⁸; @ a5: Міжгірський р-н, с. Торунь, присадибні ділянки (біля льохів з картоплею), $n = ?$ (багато нір) (1980, О. Корчинський: Корчинський 1988); @ a6: Міжгірський р-н, Колочава, біостанція (луки на схилах і біля річки), $n = ?$ (прямі спостер.) (1985, 2003–2004, дані автора); @ a7–a8: Тячівський р-н, с. Угля, рр. Мала і Велика Уголька (присадибні ниви, повід. резидентів, відлови) (Загороднюк *et al.* 1997); @ a9: Тячівський р-н, с. Широкий Луг (присадибні ниви, повід. резидентів) (Загороднюк *et al.* 1997).

Закарпаття (східні райони). @ b1: Рахівський р-н, смт Вел. Бичків — $n = ?$ (повід. резидентів, за: Татаринов 1956); b2: Рахівський р-н, дол. р. Кевелів, на пн. від с. Кобилецька Поляна — (здобуто зразки) (Сокур 1949); b3: Рахівський р-н, дол. р. Шопурка на пн. від с. Кобилецька Поляна — (здобуто зразки) (Сокур 1949); @ b4: Рахівський р-н, ур. Красне Плісце (садиба КБЗ) (окультурені луки та ниви), прямі спостереження поселень, відлови (1987–1996, дані автора); @ b5: Рахівський р-н, Ділове (Марамароші) (Загороднюк *et al.* 1997); @ b6: окол. с. Кваси, пол. Менчул Квасівський, біост. ЛНУ «Квасівський Менчул», $n = 40$ (ЗМД, 40т + 27ч, 1957–1959, 1984, В. Кушнірук, Н. Полушина, Болевівська; загалом у 1957–1959 рр. здобуто 125 екз.) (Полушина & Кушнірук 1962); @ b7: Рахівський р-н, окол. с. Кваси, пол. Веснарка, $n = 2$ (ЗМД, 2т, 1970, Н. Полушина); @ b7a: пол. Шумнеску (4 км на зах. від Петроса), 1 екз. в «кол. ДПМ» (Полушина & Кушнірук 1962); @ b8: там само, г. Шешул біля біостанціонера ЛНУ, $n = 7$ (ЗМД, 7т + 6ч, 1956, 1972, О. Добровлянська, М. Плевницька); @ b9: Рахівський р-н, с. Богдан, $n = ?$ (повід. резидентів) (за: Татаринов 1956); @ b10: Рахівський р-н, с. Луги, $n = ?$ (повід. резидентів) (за: Татаринов 1956); @ b11: Рахівський р-н, с. Усть-Говерла (окультурені луки біля річки), спостереж. поселень (1987–1996, дані автора); @ b12: Рахівський р-н, пол. Брескул (високогірні луки, часто біля потоків), реєстрація поселень, відлови (1987–1996, дані автора).

Івано-Франківська обл. (захід). @ c1: Рогатинський р-н, с. Вишнів (1999–2002, А. Заморока, особ. повід.); @ c2: Долинський р-н, с. Вигода, 3–5 км пд.-зх., дол. р. Мізунь (Загороднюк, колонії на луках біля річки, 2003); @ c3: Долинський р-н («Вигодський»), с. Вишків, $n = ?$ (повід. резидентів) (Татаринов 1956); @ c4: Рожнятівський р-н, окол. с. Осмолода, хр. Горгани, с. Підлюте — $n = 1$ (зразок в ДПМ) (за: Татаринов 1956; Полушина & Кушнірук 1962); @ c5: Надвірнянський р-н, с. Бистриця (без дет. Киселюк, особ. повід.); @ c6: Надвірнянський р-н, окол. с. Бистриця, хр. Горгани, $n = 1$ (ЗМД, 1т+1ч, 1976, Н. Яремчук); @ c7: Надвірнянський р-н, с. Зелена (без дет., О. Киселюк, особ. повід.); @ c8: Черник, Надвірнянський район (часто на нивах, повід. Т. Турейської); @ c9: смт Солотвин (нори на нивах, 1985, 2000, Б. Годованець, особ. повід.);

Івано-Франківська обл. (схід). @ k1: хр. і с. Яблониця, $n = ?$ (без дет., «кол. ДПМ»: Татаринов 1956); @ k2: с. Ворохта, $n = ?$ («кол. ДПМ»: Татаринов 1956); @ k3: с. Татарів, $n = ?$ («кол. ДПМ»: Татаринов 1956); @ k4: с. Микуличин, $n = ?$ («кол. ДПМ»: Татаринов 1956); @ k4a: с. Микуличин, $n = 11$ (кол. О. Киселюка); @ k5: пол. Маришевська (спостереж. і відлови, 1995–1997, дані автора); @ k6: м. Косів, $n = 1?$ (зразок у «Станісл. краєзн. музей», за: Татаринов 1956).

Чернівецька обл. Даних мало, і цей вид не згадують навіть у спеціальних оглядах (Андреев 1953; Янголенко 1966); рідше вказують обидві форми (Шнаревич 1959). Є знахідки у суміжних гірських районах Румунії (Хамар 1960; Хамар & Мирін 1962). Відома лише одна знахідка в межах аналізованої території: @ k7: Путильський р-н, дол. р. Путила (leg. Горбик, за: Шнаревич 1959).

Львівщина (Бескиди). @ d1: смт Турка, $n = ?$ (повід. резидентів, за: Татаринов 1956); @ d1a: Турківський р-н, Вовче, $n = 8$ (ДПМ, 1949, М. Рудишин); @ d2: Сколівський р-н, окол. с. Завадка, Завадківське лісн-во, $n = ?$ (без дет., 2004–2006: Стецула 2008); @ d3: окол. с. Майдан, Майданівське лісн-во, $n = ?$ (без дет., 2004–2006: Стецула 2008); @ d4: окол. с. Підгородці, Підгородцівське лісн-во, $n = ?$ (без дет., 2004–2006: Стецула 2008); @ d5: окол. с. Крушельниця, Крушельницьке лі-

⁸ Полушина та Кушнірук (1962) ставлять цю знахідку під сумнів, припускаючи помилки у визначенні.

сн-во, n = ? (без дет., 2004–2006: Стецула 2008); @ d6: р. Бутівля (окол. с. Коростів), Бутівлянське лісн-во, n = ? (без дет., 2004–2006: Стецула 2008); @ d7, смт Сколе, n = ? (повід. резидентів, за: Татаринов 1956); @ d7a: окол. смт Сколе, Сколівське лісн-во, n = ? (без дет., 2004–2006: Стецула 2008); @ d8: Сколівський р-н, окол. ст. Дубина, схили г. Ключ в ущ. р. Кам'янка (1998, дані автора). Львівщина (Самбірщина). @ e1: Старосамбірський р-н, м. Добромиль, n = 2 (ЗМД, 2т+1ч, 1968, Михайлик, зібрано як *terrestris*); @ e2: там само, с. Лібухова, ниви біля садіб, регулярно, вкл. 2020–2021 рр. (В. Терлецький, особ. повід.); @ e3: там само, с. Ракове, n = 1 (ДПМ, 1т, за: Татаринов 1956; як *scherman*); @ e4: смт Старий Самбір, n = ? (повід. резидентів, за: Татаринов 1956); @ e5: Самбір, Ралівка (нині сх. окол. Самбора), n = 1 (*scherman* teident., ДПМ); @ e6: Самбірський р-н, Корналовичі, n = 1 (*scherman* teident., ДПМ); @ e7: Дрогобицький р-н, с. Снятинка, часто на городах, у т.ч. відлови останніх 5–7 років (Н. Стецула, особ. повід.); @ e8: Стрийський р-н, с. Стрілків (зарості осоки), n = 1 (ДПМ, 1т, 1949, К. Татаринов).

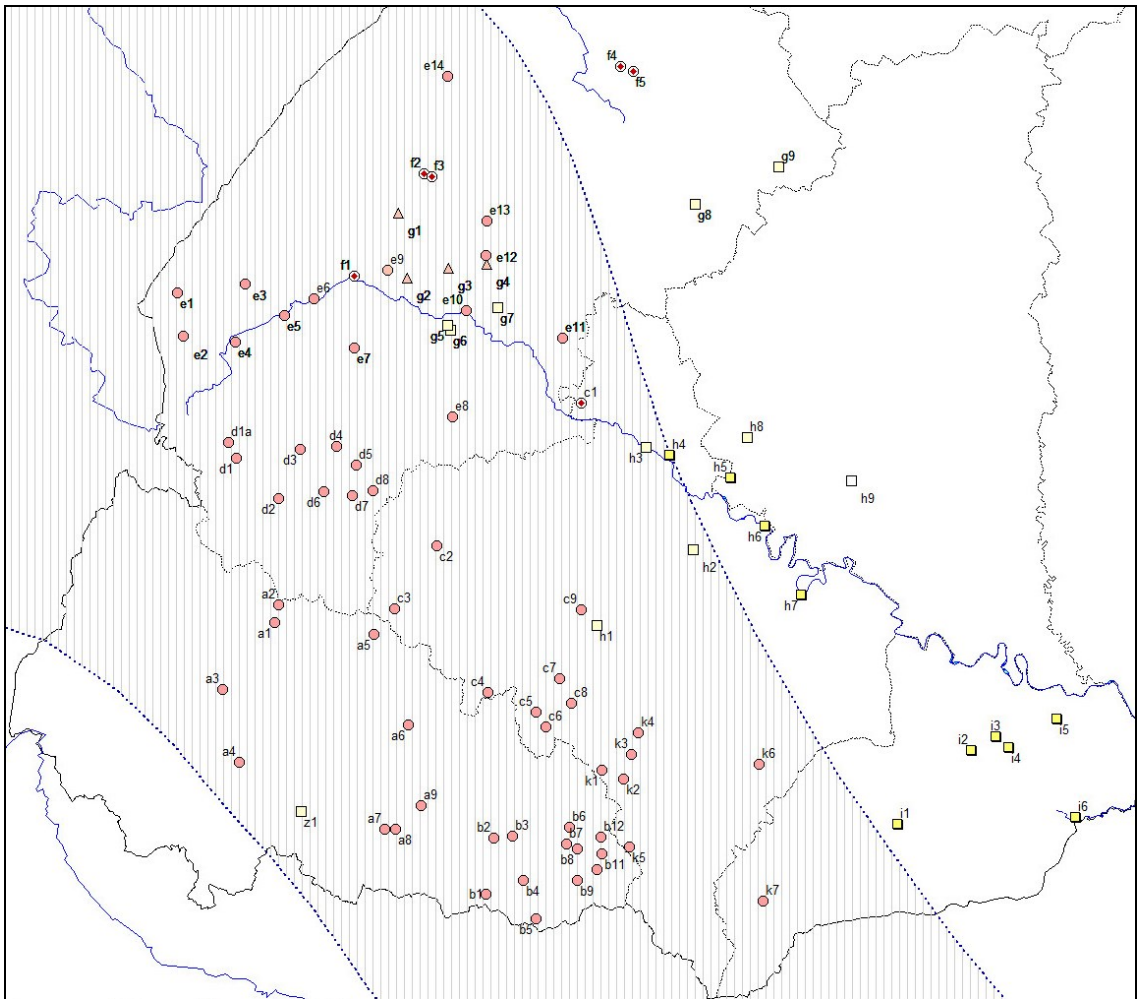


Рис. 6. Зона контакту ареалів *A. scherman* (●) та *A. amphibius* (■) у Східній Європі. Знахідки *A. cf. scherman*, визначених за описами (без морфології), позначено світлим колом (○), проблемні зразки, з ознаками перехідних форм — трикутниками (▲); *A. cf. amphibius* — світлим квадратом (□). Тонкі лінії — межі України та її областей. Зона з вертикальним штрихуванням — імовірна область поширення *A. scherman*, горизонтальне штрихування — область поширення *A. amphibius* у регіоні.

Fig. 6. Contact zone of ranges of *A. scherman* (●) and *A. amphibius* (■) in Eastern Europe. Localities of *A. cf. scherman* identified by descriptions (without morphological details) are marked with light circle (○); problematic specimens with signs of transitional forms are marked with triangle (▲); *A. cf. amphibius* marked with light square (□). Thin lines mark the borders of Ukraine and its oblasts. The area with vertical hatching is the probable range of distribution of *A. scherman*; horizontal hatching is the area of distribution of *A. amphibius* in the region.

Львівщина (лівобережжя Дністра, Розточчя). @ e9: Городоцький р-н, с. Березець, біля Комарного, n = 2 (ЗМКУ, 1т+1ч, 1949, К. Татаринів; ЗМД, 1т+1ч, 18.06.1949, К. Татаринів) (з «Березець» Татаринів (1956) вказує *terrestris*; за: Загороднюк 2003; екз. з ЗМКУ — *scherman*, те саме й екз. з ЗМД⁹); @ e10: Миколаївський р-н, с. Розвадів, n = 1? («кол. ДПМ», за: Татаринів 1956; Полущина & Кушнірук 1962; як *scherman*, зразок не знайдено); @ e11: Жидачівський р-н, с. Отиневичі (4 км на пн. від м. Ходорів), n = 4 (ЗМКУ, 2т+2ч, 1950, К. Татаринів; ДПМ, 2т, 07.1950, Татаринів, Опалатенко; у Татаринів (1956) не згад., в кол. як *terrestris*; перевизн. як *scherman*: Загороднюк 2003); @ e12: Пустомитівський р-н, окол. с. Раковець (у норі крота), n = 1 (зразок у автора, № 1317; leg. В. Ходзинський, 15.03.2018); @ e13: Пустомитівський р-н, с. Солонка, поле, n = 1 (ЗМД, 1т, 2008, М. Шевчук; збр. як *terrestris*, у: Царик *et al.* 2000, як *scherman*; за вимірами тіла — *scherman*); @ e14: Жовківський р-н, с. Добросин (поле картоплі), n = 1 (ЗМД, т+ч, 2010, leg. А. Затушевський).

Поширення *Arvicola cf. scherman* (можливі гібриди?)

Існує низка суперечливих вказівок водяного щура (часто як «*terrestris*») зі Львівщини, які можуть бути віднесені до гірської форми на підставі ареалогічних даних та описів екології. Всі такі проблемні вказівки стосуються зони взаємодії видів, і не виключено, що там існують гібридні форми між формами щура. Власне, найбільший інтерес надалі складатиме аналіз зони взаємодії видів з огляду на такі питання як можливість гібридизації чи трансгресії або, навпаки, біотопного розходження близьких видів в зонах маргінальної симпатрії.

Львівщина-1 (знахідки віднесено до *scherman* за описами особливостей екології — неамфібійна форма). @ f1: Самбірський р-н, с. Чайковичі (на луках, за: Татаринів 1956; як «*terrestris*»); @ f2-f3: Яворівський р-н, с. Поріччя і с. Вороців («кормові столики на сіножатах», за: Татаринів 1956; як «*terrestris*»); @ f4-f5: Кам'янка-Бузький р-н, с. Незнанів («Незнамов») і с. Полонична («кормові столики на вологих сіножатах», за: Татаринів 1956; як «*terrestris*»).

Львівщина-2 (суперечливі визначення). @ g1: м. Городок, долина р. Верещиця (торфовище), n = 1 (ЗМД, 1т+1ч, 1962, Ю. Гривняк; у: Царик *et al.* 2000 як «*scherman*», дрібна форма, але подібна до *amphibius*); @ g2: Городоцький («Комарницький») р-н, Нове Село (меланіст, «кол. ДПМ», 1949) (Татаринів 1956); @ g3: р. Щирець (Сихів-Устя), береги (без дет.) (Татаринів 1956); @ g4: р. Зубра, береги (між Сихів і Устя) (без дет.) (Татаринів 1956).

Поширення *Arvicola amphibius*

Знахідки *A. amphibius* (на карті — серія точок «g5–g9») детально розглянуто тут тільки у найближчих до ареалу *A. scherman* районах (рис. 6). Окремі знахідки віднесено до *A. amphibius* на підставі публікацій (коли мова напевно йшла про велику й амфібійну форму) (напр. Татаринів & Опалатенко 1954), без можливості перевизначення матеріалу.

Львівська обл. @ g5–g6: Миколаївський р-н, с. Раделичі («Радиличі») і с. Рудники (без дет., активність у березні «в умовах басейну Дністра») (Татаринів 1956); @ g6a: там само, р. «Нежухівка» (це назва нижньої течії р. Колодниця від с. Кавське до гирла, в межах Миколаївського р-ну) — (нори в березі) (Татаринів 1956); @ g7: Миколаївський р-н, Дуброва (= «Діброва») (без дет.) (Татаринів 1956); @ g8: Золочівський р-н, с. Ясенівці [«Ясенівка»] (без дет.) (Татаринів 1956); @ g9: Бродівський р-н, с. Пеняки (без дет., як «Пиняки») (Татаринів 1956).

Івано-Франківська обл. @ h1: с. Солотвин, ставок (відлови, велика водна форма, 1985, 2000, Б. Годованець, особ. повід.); @ h2: IFR: [м. Тисмениця], рибгосп «Городище», n = 1 (ДПМ, 1т+1ч, Опалатенко, 1951; за краніальними вимірами — дрібна *amphibius*); @ h3: Галицький р-н, «Терноватка» (= уроч. між сс. Острів і Курилів) (без дет.) (Татаринів 1956); @ h4: Галич — n = 3 (ДПМ, 3т, 1959, Рудишин, «окол. станції, лука»); @ h5: Галицький р-н, с. Озерце, Галицький НПП (пряме спостереж., у потічку, 2009, А. Заморока, особ. повід.); @ h6: Нижнів («Нижне»), стариця Охаба (без дет.) (Татаринів 1956); @ h6a: Тлумацький р-н, с. Нижнів, 9 екз. (ЗМКУ, 1950–1951, leg. Татаринів, Опалатенко) (Загороднюк 1993). @ h7: Городенківський р-н, на Дністрі, біля с. Незвисько (пряме спостереж., 07.2010, А. Заморока, особ. повід.);

Тернопільська обл. @ h8: р. Золота Липа (без дет.) (Татаринів 1956); @ h9: Тернопілля, м. Бучач, с. Пишківці, n = 1 (ДПМ, 1т+1ч, Опалатенко, 1954; дрібна для *terrestris* форма).

⁹ Обидва екз. за краніометричними ознаками дещо більші за інших *scherman* (CBL = 36,2, 37,4 мм; вік ad2).

Чернівецька обл. @ i1: Сторожинецький р-н, середня течія р. Серет (здобуто зразки, без дет.) (Шнаревич 1959); @ i2: Садгірський р-н, дрібні річки біля м. Чернівці (без дет.) (Шнаревич 1959); @ i3: Новоселицький р-н, с. Чорнівка, р. Гукео (1948, кол. ЗМ ЧНУ) (Андрющенко *et al.* 2003); @ i4: Садгірський р-н, дрібні річки біля с. Топорівці («Топорівка») (без дет.) (Шнаревич 1959); @ i4a: Садгірський р-н, с. Топорівці — 8 екз. (1950 р. пелетки сипух) (Сокур 1963); @ i5: Хотинський р-н, с. Клішківці — 2 екз. (1950 р., пелетки сипух) (Сокур 1963); @ i6: Новоселицький р-н, стариці р. Прут (без дет., за: Шнаревич 1959).

Закарпаття. Звідси вид відомий за лише кількома знахідками, без колекційних зразків. Одна з останніх — @ z1: Хустський р-н, уроч. «Долина Нарцисів» — без дет. (Загороднюк *et al.* 1997).

Особливості поширення в зоні контакту аловидів

Аналіз поширення двох близьких видів щура засвідчив кілька особливостей, які стосуються їхньої симпатрії й північної межі поширення *Arvicola scherman*.

По-перше, щур гірський виявився поширеним значно ширше, ніж це уявляли раніше, і характерний не тільки для гір, а тим паче не лише для Чорногори. Описана 20 років тому знахідка цього виду на лівобережжі Дністра (Загороднюк 1993) тепер підкріплена низкою нових знахідок на лівобережжі частини Дністра, на північ до Розточчя.

По-друге, наявні дані дозволяють припустити симпатрію обох видів щура на цій території, хоча частина наявних відомостей про знахідки *A. amphibius* може бути основана на помилкових ідентифікаціях (більшість — без колекційних зразків).

По-третє, два види щура розподіляються по території відповідно до притаманних їм біотопів: форма *A. scherman* відома майже виключно за знахідками на вологих луках і на картопляних нивах. Ключовим є вологі луки, проте агроценози є екокоридором для розселення виду. Однозначні знахідки *A. amphibius* відомі тільки з долин рівнинних річок.

По-четверте, матеріали з території Польщі підтверджують подібну поширеність повха на північ від Карпат (див. карту на рис. 6). Зокрема, серед досліджених автором є зразки *A. scherman* з Кракова, Завоя, Жешува, Неполоміце (вибірка «mts6» в табл. 2). Такі дані свідчать про подібність конфігурацій ареалів двох видів *Arvicola* на суміжних територіях.

По-п'яте, таке зміщення меж поширення має ряд аналогій. Подібні контури поширення на Прикарпатті й Розточчі має низка видів кажанів (напр. *Myotis myotis*, *M. alcaethoe*, *Rhinolophus hipposideros*) (Загороднюк 2018 та ін.) та амфібій (напр. *Mesotriton alpestris*, *Salamandra salamandra*, *Bombina variegata*) (Писанець 2007). Подібні зміщення ареалів описано для низки монтанних і субмонтанних рослин і тварин. Так, В. Різун (2003) наводить близько 40 гірських видів і підвидів турунів, ареали яких досягають Волино-Поділля.

Для принаймні частини «монтанно-підгірних» видів припускається реліктовість (Pawłowski 2003). Серед ссавців Карпат повх — єдиний вид, обмежено поширений у Східній Європі тільки в Карпатах і одночасно так далеко просувається на північ. Інші «гірські» види ссавців доволі жорстко обмежені Карпатами, зокрема й види цієї родини — *Terricola tatricus* та *Chionomys nivalis* (Загороднюк 1993b; Barkaszi 2016). У випадку з *A. scherman* очевидно, що таке просування пов'язано з поширенням вологих лучних комплексів. Перспективними для пошуку місць взаємодії двох форм щура залишаються Західне Поділля та Буковина.

Екотипи східноєвропейських *A. amphibius* та *A. scherman*

Головними підставами розрізнення двох форм були три складові їхньої диференціації: 1) екологічна (плакорні/амфібійні), 2) розмірна (дрібні/великі), 3) ландшафтно-географічна (гірські/рівнинні). Наявність плакорних екотипів за межами основного ареалу плакорної форми описана неодноразово, проте без таксономічних оцінок (Meulan 1977; Reichstein 1982; Saucy *et al.* 1994 та ін.). Важливо зазначити про наявність таких варіантів і в Україні. Для прикладу, автором плакорні форми *Arvicola* відмічені в окол. с. Балівка Ново-Санжарського р-ну Полтавщини, постійну рйну діяльність на луках островів Дніпра в межень біля Києва відмічав Шарлемань (1914), часті кротовини *Arvicola* відмічали в окол. Стрільцівського степу (Луганщина) на вологих луках біля р. Череха (Є. Боровик, особ. повід.).

Таблиця 5. Ключові екологічні відмінності рівнинної й гірської форм *Arvicola* з Карпат
 Table 5. Key ecological differences between lowland and mountain forms of *Arvicola* from the Carpathians

Особливість	<i>A. scherman</i>	<i>A. amphibius</i>
Висотне поширення	гори, підгір'я, 300–1300 м	рівнини, 100–300 м
Типовий біотоп	вологі луки, галявини, ниви	береги водойм, заплавні озера
Спосіб життя	підземний, плакорний	норовий, амфібійний
Звичайні розміри	L = 130–170 мм, P1 = 23–27 мм	L = 170–200 мм, P1 = 28–32 мм

За особливостями біології гірська раса щура (*scherman*) вирізняється виключно плакорним побутом, і для прояву інших типів життєдіяльності у неї фактично не має умов, оскільки продуктивність і стабільність гірських лучних екосистем на порядки вища за берегову смугу гірських річок. Натомість рівнинні форми щурів (*amphibius*) знаходять придатні умови для свого існування. Типовим місцем проживання *scherman* є субальпійські луки й лучні ділянки міжгірних долин (Татаринів 1961; Загороднюк *et al.* 1997). Цей вид має тут високу чисельність і належить до шкідників картопляних нив у гірських селищах (табл. 5).

Відомості щодо його живлення (Полушина & Кушнірук 1962; Хамар & Марин 1962; Загороднюк 2001) засвідчують переважання у дієті трав'янистих рослин із соковитими листям і стеблом і з розвиненими кореневищами, тобто рослин, характерних для гірських лук, проте не водної рослинності. У таких місцях спостерігається активна рийна діяльність, найбільш виражена у трьох типах місцезнаходжень: міжгірних долинах, на припотокових і на субальпійських луках (Татаринів 1960, 1961; Загороднюк *et al.* 1997).

Оцінки чисельності повха стосуються Чорногори. Дослідження розподілу видів гризунів за висотними поясами й біотопами на Чорногорі засвідчив, що основним біотопом є щавельники на висоті 1100–1200 м (тут індекс трапляння 0,7 % на 100 п.д.) (Бенедюк 1965). Полушина (1965) вважає вид характерним для долин потоків і струмків у мішаному лісі (до 1 %) та полонин (3,4 %) (в колекції ДПМ звідти є 15 самиць, 39 самців).

Морфологічні відмінності та екоморфологія

З усього спектра досліджених форм найвиразнішими є відмінності між карпатськими рийними *A. scherman* та всіма іншими рівнинними й кавказькими *A. amphibius*. Ці відмінності полягають передусім у метричних ознаках тіла й черепа (табл. 6), проте є й меристичні ознаки. Додаткові описи цієї форми представлено в О. Киселюка (1997) та Н. Стецули (2008).

Зуби

У систематиці роду *Arvicola* важливе значення має тип диференціації емалі на кутніх зубах: у сучасних форм *Arvicola* на нижніх кутніх емаль товща на передніх гранях емалевих петель, на верхніх молярах — навпаки¹⁰ (Громов & Поляков 1977; Рековец 1989). Дослідження зубів форми «*gutsulius*» показало, що емаль на відповідних гранях молярів (спереду на нижніх зубах і ззаду на верхніх) не тонша, а часом навіть товща на ~20 % порівняно з задніми гранями; особливо стоншена емаль у вершинах вхідних петель (рис. 7).

У багатьох особин *A. scherman* рівень диференціації емалі незначний, емаль майже рівновелика ($Q \sim 1$), подібно до викопних *A. chosaricus* Alexandrova, 1976, тобто це архаїчна риса. Фактично таких ознак немає у всіх сучасних Arvicolini, а в еволюції роду *Arvicola* такий перехід типу емалі вважають ключовою ознакою в процесі його еволюції. Іншими словами, такі форми з недиференційованою емаллю колеги-палеонтологи вважають давно вимерлими й не відомими для сучасних *Arvicola*. Трохи дивним є те, що цей факт залишався поза увагою, що можна пояснити хіба що нечастими знахідками гірських форм у викопному стані.

¹⁰ Як відомо, у викопних форм тип диференціації емалі зворотний. Співвідношення товщини емалі на задніх і передніх стінках призм називають Індексом Хайнріха (Kratochvil 1980).

Таблиця 6. Довжина черепа (CBL, мм) у гірської й рівнинної форми *Arvicola* з Карпат і прилеглих територій Прикарпаття за різними джерелами (вибірково)

Table 6. Skull length (CBL, mm) in the mountain and lowland forms of *Arvicola* from the Carpathians and adjacent areas of Prykarpattia according to different sources (selective)

Регіон	<i>A. scherman</i>	<i>A. amphibius</i>	Джерело
Польща, Карпати, рівнини	32,0–???–37,4 (n = 51)	36,0–??–41,1 (n = 150–200)	Сайс 1974
Україна, Прикарпаття	32,1–34,8–36,8 (n = 28)	37,0–39,6–43,3 (n = 62)	ця праця*
Карпати, стаціонар «Менчул»	33,5–35,3–37,6 (n = 35 ♂)	—	Полушина & Кушнірук 1962
	33,5–34,2–37,7 (n = 23 ♀)		
Західні області України	30,4–???–33,4 (n = 6)	37,2–38,1–40,2 (n = 50)	Татаринів 1956
Українські Карпати	34,5–35,7–37,7 (n = 18)	—	Хамар & Марин 1962
Румунські Карпати	32,9–34,7–36,8 (n = 20)	—	Хамар & Марин 1962
Австрія (як «terrestris»)	31,4–33,4–35,0 (n = 40)	—	Spitzenberger 2001

Примітка. * Дані щодо *A. amphibius* стосуються всіх досліджених у цій праці вибірок зі Східної Європи.

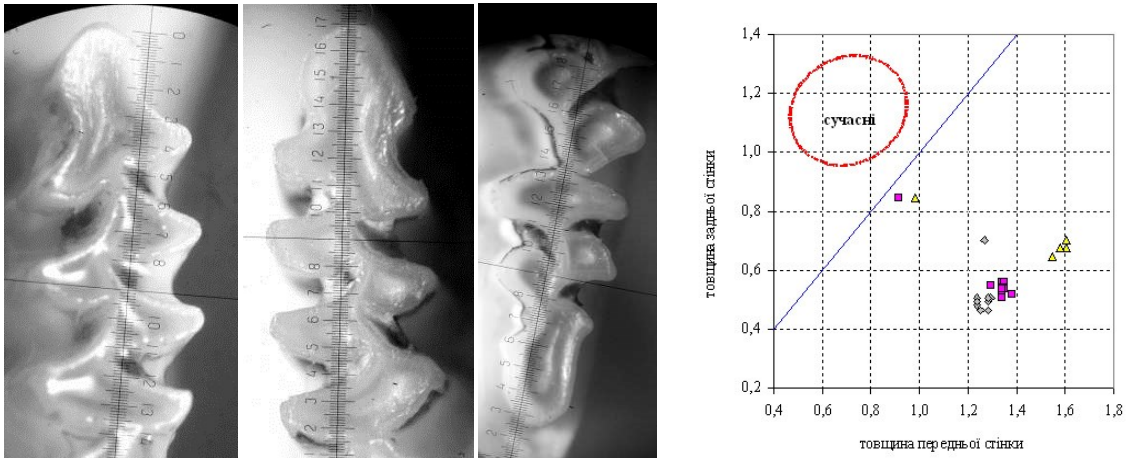


Рис. 7. Диференціація емалі на петлях першого нижнього моляра (M_1) і морфологія третього верхнього моляра (M^3) в *Arvicola scherman* з Карпат. Праворуч — порівняння товщини емалі на передніх та задніх гранях конідів M_1 (різним кольором показано різні коніди; одиниці умовні, відповідні до шкали на лінійці).

Fig. 7. Differentiation of the enamel on the loops of the first lower molar (M_1) and the morphology of the third upper molar (M^3) in *Arvicola scherman* from the Carpathians. On the right — a comparison of the thickness of the enamel on the front and back walls of conids of M_1 (different colours show different conids; units of thickness are conditional, corresponding to the scale on the ruler).

Особливою є й морфологія M^3 : на його передній стінці часто є складка емалі, а бічний кут зрізаний, тобто виглядає рівним (а не заокругленим чи загостреним, як звичайно). Також у цієї форми сильно заокруглені внутрішні (лінгвальні) петлі. Порівняно з *amphibius*, ключові в описі мінливості арвіколід M_1 та M^3 мають у *A. scherman* помітно краще розвинені непарні петлі, часто видовжені; проте загалом морфологія цих зубів (M_1 M^3) виглядає дещо архаїчно. На верхніх молярах (M^{1-2}) передні петлі часто з виразними фасками. На нижніх молярах також є риси архаїчності, зокрема на M_2 передні трикутники не розділені¹¹.

Важливо, що цей комплекс зубних ознак поєднується з малими розмірами тіла. Враховуючи, що головним напрямком еволюційних змін було відповідне ускладнення морфології описаних зумів, зміна диференціації емалі з мімомісної на типову арвікольну і йшло очевидне збільшення розмірів тіла (на викопних матеріалах — розмірів зубів), про що йшла мова не раз (напр. Рековец 1989), є всі підстави визнати карпатську гірську форму як архаїчну.

¹¹ Оцінки архаїчності зубних ознак *A. scherman* зроблено за сприяння проф. Л. Рековця.

Проте є одне важливе застереження: Й. Кратохвіл, описуючи деталі диференціації зубних ознак, у т.ч. у вікових групах, відмітив, що всі ці описані вище ознаки, зокрема й диференціацію емалі, можна розглядати як вікові особливості (Kratochvil 1980). Звідси дрібні форми можуть вважатися педоморфним варіантом великорозмірних амфібійних.

Краніальна морфологія

Попри трансгресію частини ознак рівнинних і гірських форм, між ними існують відмінності. Фосорійна *A. scherman* характеризується малими розмірами (табл. 5), проодонтними різцями (Reichstein 1982) та округло-зрізаною потиличною площадкою (Загороднюк 1993a). Рівнинна *A. amphibius* характеризується більш сенільними рисами (пропорції, гребні, кутасті контури черепа) і великими розмірами тіла і черепа, які помітно перевищують розміри гірських форм (рис. 8). Загалом ці відмінності є суразмірними до виявлених між гірськими й рівнинними популяціями іншого карпатського землерія — крота (Сеник 1965, 1974).

Відмінності між цими формами подібні до відмінностей вікових груп одного виду, що відповідає визначенню філембріогенезу за анаболічним типом, що відмічено нами раніше (Загороднюк & Песков 1993). Приймаючи величину кожного з вимірів черепа гірської форми за 100 %, маємо приріст відповідних значень у рівнинної форми на 3–22 %, в середньому для всіх порівнянь $DIF = 12,2\%$ (табл. 7). Із краніометричних ознак найбільші відмінності виявлені за довжиною черепа. Загалом видно, що величина приросту пропорційна абсолютному значенню промірів (табл. 7). У той самий час за жодною краніометричною ознакою відмінності між видами не досягають критичних значень (всі $CD < 6,0$, $HR < 1,27$); у середньому $CD = 1,82$, $HR = 1,12$, що цілком очікувано для алопатричних форм (Загороднюк 2007).

Важливо зазначити, що вікова мінливість у меншого виду (порівняння *sad/ad* у *scherman*) майже удвічі більша за відмінності між видами. При цьому різні ознаки мають дуже різний внесок у відмінності між видами. Напр., значення CD для краніометричних ознак змінюються від 0,45 до 3,14, а HR — від 1,03 до 1,22 (тобто +22%) (табл. 7). Примітно, що зростання CD завжди супроводжується зростанням HR , а це можливо лише за незмінності (стабільності) показників варіації метричних ознак. Іншими словами, досягнення видами відмінностей (тобто зменшення трансгресії екоморфологічних ознак) відбувається не внаслідок зменшення мінливості цих ознак, що вело би до зростання CD , а через збільшення абсолютної різниці у величинах ознак, що може бути досягнуто лише через ростові процеси. Це означає, що у основі відмінностей між видами лежать відмінності у рості, що впливає не лише на розміри, але й розмірно-залежні ознаки. Подібна закономірність нами описана для інших пар близьких видів ссавців, зокрема чагарникових полівок (Загороднюк 1989), лісових мишей, сарн, вуханів.

Важливо зазначити, що подібні процеси розмірної диференціації мали місце і в історії роду *Arvicola* загалом. Зокрема, загальновідомим є факт постійного зростання розмірів тіла і зміни розмірно-залежних ознак упродовж всієї історії розвитку еволюційної лінії *Miomys* → *Arvicola* (Громов & Поляков 1977; Heinrich 1982; Рековец 1989). Очевидно, що цей процес продовжувався і при формуванні сучасних форм, з яких *A. scherman* зберігає подібні до середньо- і пізньоплейстоценових щурів малі розміри, позаяк *A. amphibius* виявляється найбільшим видом всіх палеарктичних *Arvicolinae* в цілому.



Рис. 8. Порівняння розмірів і пропорцій черепа рівнинних (басейн Дінця, Луганщина) та гірських (Сколе, Львівщина) форм *Arvicola*.

Fig. 8. Comparison of skull sizes and proportions of lowland (Donets Basin, Luhansk Oblast) and mountain (Skole, Lviv Oblast) forms of *Arvicola*.

Таблиця 7. Проміри тіла і черепа гірських і рівнинних форм *Arvicola* зі Східної Європи та рівні відмінностей між ними (масним виділено значення для найвагоміших двох екстер'єрних і п'яти краніальних ознак)

Table 7. Body and skull measurements of the mountain and lowland forms of *Arvicola* from Eastern Europe and the levels of differences between them (mass values for the most important two external and five cranial characters)

Промір тіла і черепа		Таксономічна форма				Відмінності **		
Код	Опис	<i>A. scherman</i>			<i>A. amphibius</i>	<i>CD</i>	<i>DIF</i>	<i>HR</i>
		1 sad*	2 ad	3 ad (plain)	4 ad	2-4	2-4	2-4
<i>Виміри тіла</i>								
W	Маса тіла	60,0 ± 5,6	109,8 ± 18,5	140,8 ± 19,4	177,8 ± 25,6	3,04	61,9	1,62
L	Довжина тіла	116,9 ± 7,5	153,5 ± 13,1	176,0 ± 9,3	179,8 ± 18,3	1,65	17,1	1,17
Ca	Довжина хвоста	68,9 ± 5,7	78,7 ± 11,9	103,8 ± 10,7	105,6 ± 10,3	2,41	34,1	1,34
Pl	Довжина лапки	24,6 ± 0,9	25,6 ± 1,5	28,1 ± 1,4	30,1 ± 1,4	3,02	17,4	1,17
Au	Довжина вуха	12,1 ± 1,7	14,0 ± 2,4	17,0 ± 2,6	15,2 ± 1,4	0,60	8,4	1,08
<i>Виміри черепа</i>								
CBL	Кондилобазальна довжина	29,1 ± 2,4	34,9 ± 1,4	37,5 ± 1,0	39,6 ± 1,6	3,14	13,7	1,14
IOR	Ширина міжорбітальна	4,8 ± 0,2	4,6 ± 0,2	4,7 ± 0,3	4,7 ± 0,3	0,57	3,0	1,03
BCB	Ширина мозкової капсули	11,6 ± 0,8	15,5 ± 0,7	16,5 ± 0,7	16,7 ± 0,6	1,88	7,9	1,08
ZYG	Величина ширини	16,9 ± 0,8	21,2 ± 0,9	22,1 ± 1,0	22,8 ± 1,4	1,36	7,4	1,07
HCB	Висота мозкової капсули	10,5 ± 0,7	11,6 ± 0,5	12,5 ± 0,5	12,8 ± 0,5	2,67	10,4	1,10
BOC	Потилична ширина	7,1 ± 0,3	7,4 ± 0,3	7,9 ± 0,3	8,2 ± 0,3	2,57	10,4	1,10
LBU	Довжина слухового барабана	7,6 ± 0,9	8,8 ± 0,4	9,4 ± 0,3	10,2 ± 0,6	2,81	15,4	1,15
HRO	Висота роструму	9,4 ± 1,1	11,1 ± 0,5	11,6 ± 0,6	12,1 ± 0,7	1,57	9,0	1,09
M13	Верхній ряд молярів	7,5 ± 0,3	8,3 ± 0,3	8,8 ± 0,3	9,2 ± 0,4	2,38	10,0	1,10
M11	Ширина зубних рядів	6,7 ± 0,5	7,1 ± 0,3	7,3 ± 0,3	7,8 ± 0,4	1,94	9,2	1,09
DIA	Верхня діастема	9,7 ± 1,3	12,5 ± 0,7	13,4 ± 0,5	13,5 ± 0,8	1,33	8,0	1,08
NAS	Довжина носових кісток	7,9 ± 0,6	9,5 ± 0,9	10,2 ± 0,7	10,6 ± 0,7	1,45	12,2	1,12
LF1	Довжина різцевих отворів	5,2 ± 0,3	5,4 ± 0,3	6,1 ± 0,4	6,6 ± 0,6	2,44	21,6	1,22
BFI	Ширина різцевих отворів	1,3 ± 0,1	1,3 ± 0,1	1,3 ± 0,2	1,4 ± 0,1	0,45	4,0	1,04
n***	Обсяг вибірки; сер. значення	n = 9 / 11	n = 18 / 28	n = 6 / 6	n = 22 / 62	1,90	12,2	1,12

Примітка. * Для *A. scherman* у першій колонці наведено виміри молодих особин; ** розрахунок *CD* проведено на основі середньо-геометричної «сигми» (*s.d.*); співвідношення Хатчинсона (*HR*) розраховано як співвідношення середніх значень вимірів у більшого виду до меншого; подібний до *HR* показник *DIF* дорівнює дробовій частині *HR*, при *HR* = 1,26 маємо *DIF* = 26 % (про метрики докладніше див.: Загороднюк 2007); *** обсяг вибірки вказано окремо для промірів тіла (перша цифра) й черепа.

Екоморфологія і топографія відмінностей

Як показано вище, величини міжвидових відмінностей за краніометричними ознаками незначні. Поясненням цього може бути те, що досліджені види є парapatричними, і їхні ареали (тип паче біотопи) не перекриваються¹². Хоча в цілому відмінності між видами в цілому незначні (середні *CD* = 1,90, *HR* = 1,10), за різними ознаками вони різні (рис. 9).

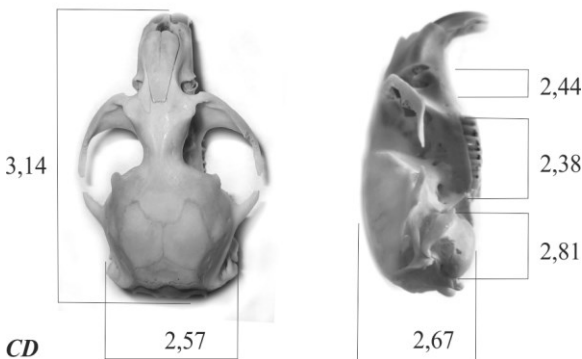


Рис. 9. Топографія провідних ознак, за якими виявлено відмінності між гірською й амфібійною формами щура (*Arvicola*) при порівняннях за показником *CD* (за даними з табл. 6).

Fig. 9. Topography of the leading characters, which revealed differences between mountain and lowland forms of water voles (*Arvicola*) in comparisons by the *CD* index (according to Table 6).

¹² Зв'язок між ступенем перекривання ареалів та відмінностями видів див. Загороднюк 2003b; 2007.

Найбільші відмінності пов'язані з трьома системами ознак: загальними розмірами, вимірами мозкової капсули та зубної системи (див. рис. 9). Екоморфологічні сенси відмінностей між гірськими й рівнинними формами були не раз відмічені й раніше (Киселюк 1997; Wagmerdam 1982; Загороднюк 2001; ця робота).

«Проміжні форми». Як зазначено на початку цієї праці, наявність проміжних форм між типовими гірськими й великорозмірними рівнинними встановлена як для Західної Європи (Bernard 1961 та ін.), так і для вибірок з Німеччини (Reichstein 1982) та Польщі (Cais 1974). Варто, проте, відмітити, що в більшості описів відомі лише вибіркові дані, а не розподіли ознак, і тому частина описів може стосуватися змішаних вибірок із гірських і рівнинних форм. Окрім того, на оцінку мінливості й відмінностей може впливати збіг вікової мінливості з відмінностями видів (див. вище). Впливати може й географічна мінливість: на думку Рейхштайна (Reichstein 1982), в ряду від гірських до рівнинних форм відбувається поступове збільшення розмірів черепа (у північному керунку, по суті від гір до рівнин).

Доступні матеріали з території України дозволяють говорити про відсутність проміжних форм, проте є одне застереження. У всіх випадках гірські форми більшають при переході до рівнин, зокрема від міжгірних долин Карпат до Розточчя. І так само великорозмірні рівнинні форми явно дрібнішають в бік Поділля і Розточчя. Зокрема, частина зразків із Західного Поділля є проблемними при інтерпретації їхньої мінливості: малорозмірними є зразки з верхнього Дністра, у т. ч. з Отиневичів, які за метричними ознаками близькі до *A. scherman* (Загороднюк 2003), хоча раніше звідси були описані *A. terrestris* (Татаринів 1956)¹³.

З іншого боку, завдяки цьому дослідженню автор впевнено відносить саме до гірської форми вибірки з під Кракова та з-під Львова, які до цього дослідження можна було провізорно відновити до ареалу амфібійної форми або «очікуваних» проміжних форм.

Питання підтвердження (поза морфологією) відмінностей між гірськими й рівнинними формами чи наявності переходів між ними залишається відкритим. На початках ревізій *Arvicola* було встановив відмінності між популяціями, розташованими на північ (форма *exitus*) і на південь від Альпійської Арки (форма *italicus*) (Graf 1982), які тепер визнали за види (Mahmoudi *et al.* 2020). Для Східної Європи подібні відмінності (за алелями *Adh-1*) відзначено при порівнянні вибірки щурів з Яремчі (*scherman*) та середньої течії р. Прут в Молдові (*amphibius*) (Межжерін *et al.* 1993). Примітно також те, що вибірки з гір є явно збідненими за алельним складом варіантами мінливості рівнинних форм (Saucy *et al.* 1994).

Діагностика рецентних видів

Стійкість ознак. Найбільш ретельний аналіз мінливості, перш за все краніометричної, європейських форм роду *Arvicola* проведено Г. Райхштайном (Reichstein 1963) і деякими іншими дослідниками (Corbet *et al.* 1970; Spitz & Morel 1972; Zagorodniuk & Peskov 1994; Пантелеєв 1996). У всіх випадках відмічено, що гірські форми є найбільш дрібними порівняно з будь-якими рівнинними, а як показано тут (див. вище), «ефект гір» стосується тільки європейських популяцій, тобто має географічну (= таксономічну) визначеність, інакше би здрібнення гірських форм було виявлено і в інших регіонах, зокрема на Кавказі (див. табл. 5). Отже, має стійкість ознак у просторі: форми групи *scherman* є малорозмірними від Центрального масиву (Франція) до Чорногори (Україна), а на північ від Карпат — до Розточчя.

Однорідність гірських форм особливо виразна при порівнянні з мінливістю рівнинних форм, для яких виявлено й описано величезну кількість географічних рас і яскраво виразне «правило гідробіонтності», за яким популяції, пов'язані у поширенні з великими річковими заплавами з великою продуктивністю екосистем, характеризуються великими розмірами тіла (Пантелеєв 1996, 2001). Попри це, за неметричними показниками рівнинні форми так само виглядають доволі однорідною групою (Песков & Емельянов 2001).

Морфологічні відмінності щурів гірського і водяного узагальнено в табл. 8.

¹³ Приклад неоднозначностей є у фрагменті кадастру: «е9: Пустомитівський р-н, с. Солонка, поле, n = 1 (ЗМД, 2008; зібрано як *terrestris*, у: Царик *et al.* 2000, як *scherman*; за вимірами тіла — *scherman* subadult.)».

Таблиця 8. Каталог морфологічних відмінностей гірських та рівнинних *Arvicola*
 Table 8. Catalogue of morphological differences between the mountain and lowland *Arvicola*

Ознака	Порівняння <i>scherman</i> та <i>amphibius</i> (джерело)
<i>Екстер'єрні ознаки</i>	
Виміри тіла	у <i>scherman</i> розміри тіла малі: L = 130–170, P1 = 22–27 мм; у <i>amphibius</i> — 170–200, P1 = 28–32 мм, перекриття майже відсутнє (Загороднюк 1993; ця праця)
Довжина хвоста (абсолютна й відносна)	у <i>scherman</i> хвіст короткий як в абсолютному значенні вимірів, так і відносно довжини тіла — Ca = 63–93 мм, 1/2 довжини тулуба (50–55 %); у <i>amphibius</i> хвіст понад 95 мм і близько 60 % (58–62) довжини тіла (Киселюк 1997 та ін.)
П'ятковий виступ (його обволосеність)	у <i>scherman</i> п'ятковий виступ голий; у <i>amphibius</i> п'ятковий виступ обволосений (Киселюк 1997); ознака недостатньо детально проаналізована
<i>Виміри черепа</i>	
Довжина черепа, SVL	у <i>scherman</i> до 37,5 мм, звичайно 32–36 мм; у <i>amphibius</i> — понад 37 мм, звичайно 37–44 мм (Загороднюк 2001; ця праця)
Висота мозкової капсули	у <i>scherman</i> HCB = 11,6 ± 0,5 мм; у <i>amphibius</i> 12,8 ± 0,5 мм (ця праця)
Носові кістки: ширина спереду і форма	у <i>scherman</i> — спереду шириною до 4,5 мм, ланцетовиді; у <i>amphibius</i> ширина спереду 4,5–5,5 мм, часто лопатовиді (Reichstein 1982); попри цей опис, у східноєвропейських форм форма мало показова, але розміри значущі, довжина НК у <i>scherman</i> порядку 8–10 мм у <i>amphibius</i> — 10–12 мм
Товщина виличної дуги	у <i>scherman</i> до 2,5 мм; у <i>amphibius</i> понад 2,5 мм (Загороднюк 1993)
<i>Неметричні ознаки</i>	
Задній відділ твердого піднебіння	у <i>scherman</i> задньопіднебінні ямки (ЗПЯ) неглибокі, дрібноперфоровані, інколи з серединним виростком; у <i>amphibius</i> ЗПЯ глибокі (Загороднюк 1993; рис. 10)
Верхні різці спрямовані	у <i>scherman</i> виступають вперед; у <i>amphibius</i> ортодонтні (прямовисні) (Загороднюк 2001); ознака не є високо значущою, але важлива
Потилична площадка	у <i>scherman</i> нахилена вперед; у <i>amphibius</i> вертикальна, із чітким контурним гребнем (Загороднюк 2001); як і попередня ознака, ця не є дуже надійною
кутовий виросток мандибули	у <i>scherman</i> кутовий виросток мандибули (КВМ) невеликий, тісно прилеглий до тіла мандибули; у <i>amphibius</i> КВМ добре розвинений; ознака відносно чітка

Ключ для визначення видів *Arvicola*, запропонований Г. Рейхштайном (Reichstein 1982), фактично є лише ключем для розділення пари *A. sapidus* — *A. scherman* («*terrestris*»), проте по суті підходить для відрізнення *A. scherman* від інших видів. Запропонований тут ключ для розрізнення *scherman* vs *amphibius* заснований на відмінностях у розмірах тварин (рис. 11). В основу його покладено ключі, запропоновані С. Огньовим (Огнев 1950) та автором (Загороднюк 2001); використані тут екстер'єрні деталі є у праці О. Киселюка (1997).



Рис. 10. Порівняння черепів гірської та рівнинної форм *Arvicola* (*amphibius* vs *scherman*) за огляду знизу. Одні з найчіткіших відмінностей пов'язані з заднім відділом твердого піднебіння, зокрема із задньопіднебінніми ямками (колекція автора; *amphibius* зі Станиці Луганської в Луганській обл., *scherman* з Раковця у Львівській обл.).

Fig. 10. Comparison of the skulls of the mountain and lowland forms of *Arvicola* (*amphibius* vs *scherman*) from dorsal view. Some of the clearest differences are related to the posterior part of the hard palate, particularly the posterior palatine fossae (author's collection; *amphibius* from Stanytsia Luhanska, Luhansk Oblast, and *scherman* from Rakovets, Lviv Oblast).

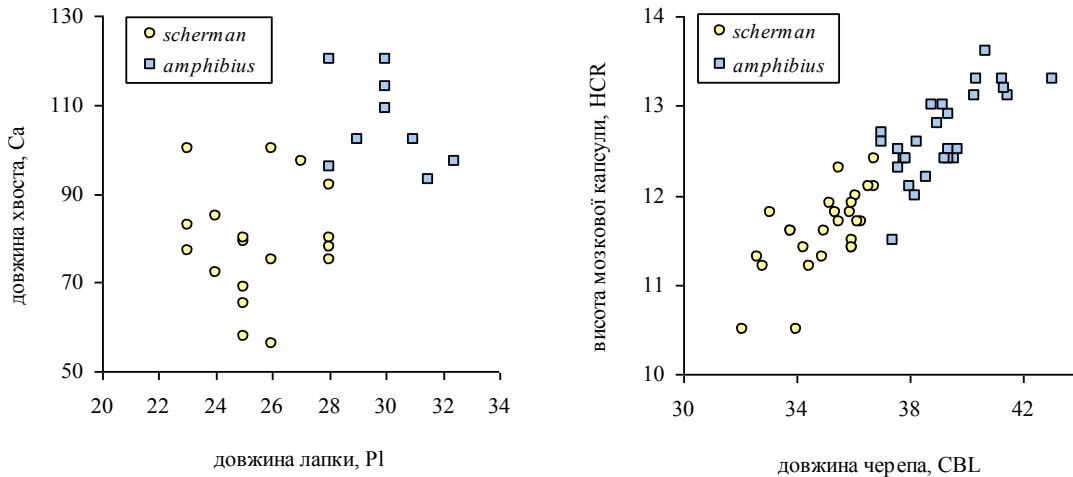


Рис. 11. Полігони розподілу значень метричних ознак тіла (ліворуч) і черепа (праворуч), вагомих при діагностиці *Arvicola scherman* (дрібніша форма) і *Arvicola amphibius* (більша форма).

Fig. 11. Scatter-plots of distribution of values of metric characters of the body (left) and skull (right) having diagnostic weight for distinguishing *Arvicola scherman* (smaller form) and *Arvicola amphibius* (larger form).

- Розміри малі, довжина тіла звичайно до 170 мм, хвоста звичайно до 100 мм (55–105, частіше 70–90), довжина задньої ступні 23–27 мм (рідко до 28). Кондилобазальна довжина черепа не більша 37 мм (32–37), висота мозкової капсули до 12,5 мм (див. рис. 11). Потилична площадка зверху виразно нахилена (загнута) уперед. Верхні різці спрямовані вперед. Довжина зубного ряду 8–9 мм. Задньопіднебінні ямки неглибокі. Емаль на кутніх зубах слабо диференційована, лише трохи товща на передніх гранях конидів M1 (на верхніх кутніх навпаки). *Arvicola scherman*

- Розміри великі, довжина тіла понад 170 мм, хвоста звичайно понад 100 мм, ступні 28–31 мм. Кондилобазальна довжина черепа перевищує 36 мм (37–44), висота мозкової капсули понад 12 мм. Потилична площадка майже вертикальна. Верхні різці типово ортодонтні. Довжина кутніх зубів 9–11 мм. Задньопіднебінні ямки глибокі. Емаль на кутніх зубах виразно диференційована: на передніх гранях конидів M1 вона помітно товща (на верхніх кутніх навпаки). *Arvicola terrestris*

Оцінка родинних відносин видів *Arvicola*

Модель відносин сучасних видів роду *Arvicola*, побудована на основі цитогенетичних і морфологічних даних, представлена на рис. 12. За вихідною моделлю (Загороднюк 2001), найбільш архаїчним є найбільш високохромосомний вид ($2n = 40$) з реліктовим розповсюдженням (Іберійський півострів) — *A. sapidus*, а найбільш просунутим є амфібійний *A. amphibius*. Дрібна альпійсько-карпатська *A. scherman* виглядає педоморфним варіантом мінливості рівнинних *A. amphibius*, рівень відокремленості якої відповідає рівню ало-/квазівид.

Молекулярні реконструкції додають до уявлень про різноманіття роду ще два акватичні види — *Arvicola italicus* Savi, 1838 та *A. persicus* de Filippi, 1865 (Mahmoudi *et al.* 2020 та ін.). Для *A. italicus*, окрім акватичного, описано також фосорійний екотип. Її відносять до давньої радіації сучасних *Arvicola*, на рівні відгалуження *A. sapidus* (ibid.), з якою вона найбільш подібна також за краніальними й зубними ознаками (Brunet-Lecomte *et al.* 2020).

Стосунки розглянутих у цій праці двох видів *Arvicola* мають визначатися через прийняття одного з них як плезіону. Серед їх варіантів найбільш парсимонійним є прийняття дрібних фосорійних *scherman* як архаїчних форм типу *Arvicola chosaricus*. Загалом це продуктивна версія, проте згадані *sapidus*+*italicus* є ще давнішими відгалуженнями сучасних *Arvicola* або й прямими нащадки *Miomys* ex gr. *savini* (Mahmoudi *et al.* 2020). Перша з них — великорозмірна й амфібійна форма, друга — середньорозмірна «двофазна» екоформа (амфібійною переважно на півдні, проте фосорійна на півночі, ближче до ареалу *scherman*).

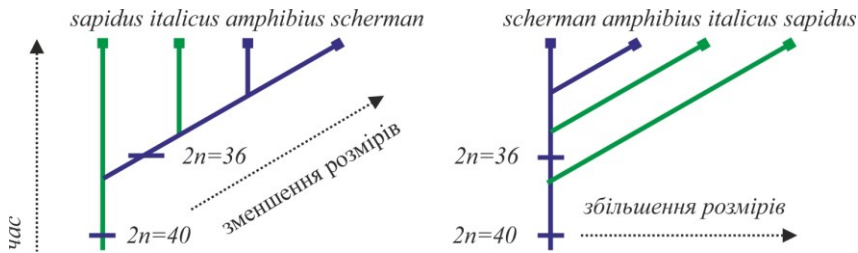


Рис. 12. Схеми імовірних родинних відносин рецентних *Arvicola* (за: Загороднюк 1990, 2001). Види розташовано у порядку, що відповідає кладистичній гіпотезі, оснований на визнанні високохромосомних форм за вихідні (Агаджанян & Яценко 1984): ліворуч — гіпотеза зменшення розмірів тіла (за: Загороднюк 2001), праворуч — збільшення розмірів та амфібійності, з відповідними трансформаціями розмірно-залежних ознак (тип диференціації емалі на молярах, проодонтність тощо).

Fig. 12. Schemes of probable kinship relations of recent *Arvicola* (by: Zagorodniuk 1990, 2001). Species are arranged in order corresponding to the cladistic hypothesis based on the recognition of high-chromosomal forms as initial ones (Aghajanyan & Yatsenko 1984): left — hypothesis of body size reduction (by: Zagorodniuk 2001), right — increase of body size and level of amphibiousness with corresponding transformations of size-dependent characters (type of enamel differentiation on molars, proodonticity, etc.).

По суті ключовим у системі родинних стосунків і їх інтерпретаціях є визначення місця фосорійної форми *Arvicola scherman*. Її обмежене гірськими районами Європи поширення не залишає місця для припущень щодо арили існування в період плейстоценових похолодань, окрім переживання виду у міжгірних долинах, у лучних угрупованнях, віддалених від великих водотоків з їх нестабільними гідрорежимами, а отже, й прибережними біотопами.

Власне, така модель дозволяє визначати форми типу *scherman* первинними, архаїчними, з відповідними плезіоморфними станами ознак, включно з малими розмірами, фосорійним способом життя, недиференційованою емаллю на кутніх зубах, живленням підземними частинами рослин тощо. Власне, саме такий екоморфологічний тип і розглядається в моделях палеонтологів, які визнають пряму трансформацію дрібних *Miomys* у сучасних великорозмірних та амфібійних *Arvicola* (Громов & Поляков 1977; Heinrich 1982; Рековец 1989).

Рефугіями могли бути як південноєвропейські півострови (Іберійський, Апеннінський, Балканський), що визнані багатьма як ключові регіони переживання гляціалів для багатьох груп ссавців (Taberlet *et al.* 2002; Castiglia *et al.* 2016 та ін.), так і більш «екзотичні» місця, як от північно-західна Європа (Kofschoten 1992). Молекулярні дані засвідчують складнішу філогеографічну історію роду, принаймні щодо західноєвропейських популяцій *Arvicola*, в історії яких могли мати місце експансії плакорних, амфібійних, материкових і британських форм в ареали одна одної (Piertney *et al.* 2005).

Стосовно останнього надзвичайно важливими й до певної міри неочікуваними виявилися результати аналізу мінливості шурів у просторі й часі, проведені О. Крохмалем. Стосовно рівнинних форм цей дослідник показав їхню неоднорідність у процесі формування ареалів у Східній Європі протягом плейстоцену. Зокрема, за показниками й темпами інверсії емалі на кутніх зубах шури півдня (Причорномор'я) помітно відрізняються від більш північних, відомих із Середнього Придніпров'я (Крохмаль 2019). Ці дані дозволяють говорити про виразну гетерохронію в розселенні виду: «представники роду *Arvicola* поширилися в Українське Причорномор'я з Середньодунайської низовини в середині середнього плейстоцену (IV інтергляціал Кромера), а в Середній Наддніпрянщині водяні шури з'явилися, мігрувавши з Центральної Європи, у другій половині середнього плейстоцену (Гольштин) після відступу (деградації) Окського покривного льодовика» (Крохмаль 2019: 90).

Повертаючись до екоморфологічної компоненти досліджень, варто зазначити, що давні форми типу середньо-плейстоценових *A. chosaricus* Alexandrova, 1976 мали таку само недиференційовану емаль на кутніх зубах, що й *A. scherman*, були дрібними й вологолюбними (Александрова 1976; Рековец 1989), що дозволяє їх співвідносити саме з *A. scherman*. Раніше автор вважав, що здрібнення гірських *A. scherman* може бути пояснено вторинним зменшен-

ням її розмірів у зв'язку з переходом до підземного життя (Загороднюк 1991: 191). Проте сучасні молекулярні ревізії показали, що фосорійність у *Arvicola* не може бути видовою ознакою (Kruštufek *et al.* 2015). З таких досліджень слідує, що сучасні південно-західні форми щура (типу *sapidus*, *italicus*, *persicus*) мають розглядатися як прямі нащадки ранньоплейстоценових амфібійних *Mimomys savini* (Mahmoudi *et al.* 2020). Проте, ті самі молекулярні дані дають оцінку диференціації в парі *amphibius*–*monticola* на рівні $d = 0,671$ Ma (ibid.), що відповідає середньому плейстоцену, тобто часу існування *A. chosaricus*, з якими автор і співвідносить сучасних карпатських *A. scherman*. У молекулярних ревізіях явно бракує даних про східноєвропейські форми, попри те, що ця територія була ареною еволюції *Mimomys*–*Arvicola*.

Зрозуміло, що лінія контакту між карпатськими *A. scherman* та рівнинними східноєвропейськими *A. amphibius* не може бути центром їх еволюційного розходження. Зрозуміло, що це вторинна зона контакту, після формування й фіксації відмінностей між цими двома формами. Тим паче, що й інших аналогів таких взаємодій немає. Проте, відомі численні приклади «заходу» у Східні Карпати низки інших центральноєвропейських видів ссавців, подібних за ареалами до *Arvicola scherman*, серед яких полівка татринська (*Microtus tatricus*), снігурка альпійська (*Chionomys nivalis*), мідиця альпійська (*Sorex alpinus*), а також низка видів інших хребетних (зокрема й із яскравими прикладами серед амфібій).

Насамкінець, система просторово-таксономічної диференціації *Arvicola* добре описується моделлю транзитивних таксономічних систем, ТТС (Загороднюк 2002). Тут відбувається явна розгортка у просторі аловидових форм, які можуть виступати як хроновиди, що різняться за рівнями своєї еволюційної просунутості, завдяки чому у просторі формується своєрідна проєкція еволюційного дерева, яке нерідко позначають терміном філогеографія. У цій системі координат *A. amphibius* може розглядатися однозначно як похідна форма від всіх інших *Arvicola*, включно з *Arvicola scherman*, а її широкий ареал та величезну загальну чисельність можна розглядати як нещодавні набуття, сформовані в результаті потужного прохорезу у східному напрямку. Це відповідає авторській моделі ампліфікаційної концепції виду (Загороднюк 2004), за якою можна очікувати дуже незначні рівні генетичної диференціації популяцій на великому ареалі новосформованого виду (тобто *Arvicola amphibius*).

Висновки

Через складність із інтерпретацією мінливості *Arvicola* тут мова йде виключно про сучасні форми, поширені в регіоні Східної Європи, щодо яких важливо зазначити наступне.

1. Надвисока мінливість всіх метричних ознак *Arvicola terrestris* має бути інтерпретована як невинуватене і штучне об'єднання даних щодо двох аловидів цього роду — *A. amphibius* та *A. scherman*, в зоні контакту між якими виявлено проміжні (гібридні?) форми.

2. Рівень еволюційної диференціації гірських і рівнинних форм *Arvicola* є невисоким, проте ці відмінності є чіткими; менша морфологічна мінливість карпатських *A. scherman* порівняно з рівнинними амфібійними формами може розглядатися як свідчення їхньої більшої спеціалізації, яка й обмежує мінливість, а також ефектами засновника.

3. Дрібна гірська форма щура — *Arvicola scherman* — може розглядатися як прямий нащадок давніх фосорійних форм, які збереглися в міжгірних долинах та на передгірних луках з давніх часів; власне, саме тут і тільки тут збереглися вологі луки, з яких інший (похідний) вид був змушений перейти до прибережного життя в долинах рівнинних водойм.

4. Рівнинні форми характеризуються великими розмірами всіх метричних ознак і їхньою стабільністю, включно зі збереженням великорозмірності у передгірних форм Кавказу, що свідчить про відсутність «ефекту гір» у мінливості *Arvicola* і, відповідно, відсутність на Кавказі фосорійних форм типу «*scherman*».

5. Існує різноманітність точок зору на філогенез щурів з різною увагою до екорас *Arvicola*, які здавна співіснують, і одна з яких — *Arvicola scherman* — зберегла примітивні стани ознак, у т.ч. малі розміри тіла, проодонтність, недиференційовану емаль на кутніх зубах, «крилий» тип будови потиличного відділу тощо.

6. Регіон Східної Європи є біогеографічною межею у мінливості роду: тут відбувається контакт дрібних фосорійних форм, характерних для гірських масивів Європи та загалом високого різноманіття номінальних форм та екорас *Arvicola*, та значно більш однорідних за морфологією, великорозмірних та амфібійних форм на сході родового ареалу.

7. З урахуванням всього комплексу біогеографічних, морфологічних, краніометричних, цитогенетичних і біохімічних ознак можна вважати, що становлення роду *Arvicola* і його рецентних видів проходило на території Західної й Центральної Європи з подальшим їх розселенням у східному напрямку, на рівнини Східної Європи і Західного Сибіру.

Подяки

Дякую ініціаторам цієї ревізії проф. П. Пантелєєву та проф. М. Воронцову, а також О. Крохмалю, проф. Л. Рековцю, Ф. Спіценбергер та В. Пескову за важливі дискусії при обговоренні отриманих результатів. Дякую Б. Годованцю, А. Затушевському, О. Киселюку, Н. Коваль, В. Різуно, Н. Стецулі, В. Ходзинському, І. Шидловському, Л. Шевченко за надані для аналізу зразки й особисті повідомлення, а також О. Годлевській та І. Скільському за допомогу в пошуку важкодоступних першоджерел. Величезна подяка редакторам видання З. Баркасі та С. Харчуку за коректуру і важливі поточні зауваження.

Література

- Агаджанян, А. К., В. Н. Яценко. 1984. Филогенетические связи полевок северной Евразии. *Сборник трудов Зоол. музея Моск. ун-та*, 22: 135–190.
- Александрова, Л. П. 1976. *Грызуны антропогена европейской части СССР*. Под ред. В. О. Топачевского. Наука, Москва, 1–100. (Тр. Геол. ин-та АН СССР; Вып. 219).
- Андреев, И. Ф. 1953. Материалы к изучению фауны птиц и млекопитающих Прикарпатья. *Ученые записки Кишиневского ун-та*, 8 (биол.-почв.): 271–309.
- Андрюшенко, Т. Г., Р. В. Іліка, Л. М. Хлус. 2002. *Каталог теріологічних колекцій Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича*. Рута, Чернівці, 1–52.
- Бенедюк, Г. А. 1965. Сезонная динамика численности мышевидных грызунов юго-западной части хребта Черногоры. *Флора і фауна Українських Карпат*: Тези доповідей міжвуз. ювіл. конф. Ужгород, 64–65.
- Бигон, М., Дж. Харпер, К. Таунсенд. 1989. Влияние конкуренции на структуру сообществ. *В кн.*: Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. *Экология. Особи, популяції и сообщества*. Том 2. Мир, Москва, 211–248.
- Громов, И. М., Г. И. Баранова (ред.). 1981. *Каталог млекопитающих СССР (плиоцен-современность)*. Наука, Ленинград, 1–456.
- Громов, И. М., М. А. Ербаева. 1995. *Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны*. Санкт-Петербург, 1–468.
- Громов, И. М., И. Я. Поляков. 1977. *Полевки (Microtinae)*. Наука, Ленинград, 1–504. (Серия: Фауна СССР. Том 3: Млекопитающие; Вып. 8).
- Делеган, І. В., І. І. Делеган, І. І. Делеган. 2005. *Біологія лісових птахів і звірів*. Поллі, Львів, 1–600.
- Емельянов, И. Г., И. В. Загороднюк, С. И. Золотухина. 1987. Эколого-систематический обзор рецентных хомяковых (Cricetidae) фауны Украины. *Хомяковые фауны Украины*. Киев, Ин-т зоол. АН УССР, Препр. № 6.87: 3–18.
- Загороднюк, І. В. 1989. Таксономия, распространение и морфологическая изменчивость полевок рода *Terricola* Восточной Европы. *Вестник зоологии*, 23 (5): 3–14.
- Загороднюк, І. В. 1990. Кариотипическая изменчивость и систематика серых полевок (*Rodentia*, *Arvicolini*). Сообщение I. Видовой состав и хромосомные числа. *Вестник зоологии*, № 2: 26–37.
- Загороднюк, І. В. 1991. Систематическое положение *Microtus brevirostris* (*Rodentiformes*): материалы по таксономии и диагностике группы "arvalis". *Вестник зоологии*, № 3: 26–35.
- Загороднюк, І. В. 1992. Обзор рецентных таксонов *Muroidea* (*Mammalia*), описанных с территории Украины (1777–1990). *Вестник зоологии*, 26 (2): 39–48.
- Загороднюк, І. В. 1993a. *Arvicola scherman* (*Rodentia*, *Arvicolidae*) в Прикарпатье. *Вестник зоологии*, № 5: 25.
- Загороднюк, І. В. 1993b. Таксономия и распространение серых полевок (*Rodentiformes*: *Arvicolini*) фауны Украины. *В кн.*: Топачевский, В. А. (ред.). *Млекопитающие Украины*. Научова думка, Киев, 63–76.
- Загороднюк, І. В., В. Н. Песков. 1993. Политипические группы грызунов Восточных Карпат. *Фауна Східних Карпат: Сучасний стан і охорона*. Ужгород, 63–67.
- Загороднюк, І., В. Покинчерета, О. Киселюк, Я. Довганич. 1997. *Теріофауна Карпатського біосферного заповідника*. Ін-т зоол. НАНУ, Київ, 1–60. (Серия: Вестник зоологии Supplement, № 5).
- Загороднюк, І. В. 2001. Номенклатура и система рода *Arvicola*. *В кн.*: Пантелеев П. А. (ред.). *Водяная полевка. Образ вида*. Москва, Наука, 174–192. (Серия «Виды фауны России и сопредельных стран»).
- Загороднюк, І. В. 2002. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*). *Доповіді НАН України*, № 9: 185–191.
- Загороднюк, І. В. 2003. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців. *Доповіді НАН України*, № 11: 179–187.
- Загороднюк, І. В. 2004. Біологічний вид як ампліфікована сутність: ознаки буферизації та механізми її зрушення. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 14: 5–15.
- Загороднюк, І. 2005. Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 17: 5–27.
- Загороднюк, І. 2007. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталого Хатчинсона. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія*, 20: 5–13.
- Загороднюк, І. 2012. Дослідження остеологічних зразків ссавців: ключові краніометричні ознаки. *Праці Теріологічної Школи*, 11: 16–32.
- Загороднюк, І., А. Затушевський. 2012. Поширення видів-двійників шура (*Arvicola*) в зоні контакту їхніх ареалів на заході України. *Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку*: Матеріали наук. конф. СПОЛЮМ, Львів, 15–19.

- Загороднюк, І. 2018. Близькі види кажанів у фауні України: відмінності та місце в структурі угруповань. *Theriolgia Ukrainica*, **16**: 51–76.
- Загороднюк, І. 2020. Близькі види гризунів надродини Muridae у фауні України: таксономія, біогеографія, діагностика, екоморфологія. *Theriolgia Ukrainica*, **19**: 3–26. CrossRef
- Загороднюк, І. 2021. Номен «щур» як українська назва ссавців роду *Arvicola*: історичні та етимологічні розвідки. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, **84**: 16–32. CrossRef
- Затушевський, А. Т., І. В. Шидловський, О. С. Закала, [et al.]. 2010. *Каталог колекцій ссавців Зоологічного музею Львівського національного університету імені Івана Франка*. Видавн. центр ЛНУ ім. І. Франка, Львів, 1–442.
- Зейда, Й., Д. Крилов, П. Пантелеєв. 2001. Ареал. В кн.: Пантелеєв, П. А. (ред.). *Водяная полевка. Образ вида*. Наука, Москва, 14–21.
- Кесслер, К. Ф. 1851. *Животные млекопитающія. Труды Комиссии... для описания губерній Кіевского учебного округа*. Киев, 1–88. (Естественная история губерній Кіевского учебного округа. Том 1: Зоологія).
- Киселюк, О. І. 1997. Еколого-морфологічні особливості двох видів норичь роду *Arvicola* (Rodentia, Arvicolidae) фауни Східних Карпат. *Вестник зоології*, **31** (5): 86–89.
- Ковалева, В. Ю., В. М. Ефимов, В. І. Фалеев, и др. 2006. Роль генетических факторов в ландшафтно-географической изменчивости водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.). *Экология*, № 6: 469–474.
- Корнєв, О. П. 1965. *Визначник звірів УРСР. Видання друге*. Радянська школа, Київ, 1–236.
- Корчинский, А. В. 1987. Некоторые морфологические особенности хомяковых Украинских Карпат. *Хомяковые фауны Украины*. Киев, Ин-т зоол. АН УССР, Препринт № 87.2: 23–29.
- Крохмаль, А. И. 2019. Морфоструктура М1 водяной полевки *Arvicola* как идентификатор центров происхождения таксонов рода и путей их расселения в Центральной и Восточной Европе в плейстоцене. *Палеонтологічні дослідження Доно-Дніпровського прогину*. Матеріали Міжнародної наукової конференції та XXXIX сесії Палеонтологічного товариства НАН України. Градизьк, 89–90.
- Мальгин, В. М., В. Н. Яценко. 1986. Номенклатура видов-двойников обыкновенной полевки (Rodentia, Cricetidae). *Зоологический журнал*, **65** (4): 579–591.
- Межжерин, С. В., А. Е. Зыков, С. Ю. Морозов-Леонов. 1993. Биохимическая изменчивость и генетическая дивергенция полевок (Arvicolidae) Палеарктики. *Генетика*, **29** (1): 28–41.
- Межжерин, С. В. 2001. Биохимическая систематика рода *Arvicola*. В кн.: Пантелеєв, П. А. (ред.). *Водяная полевка. Образ вида*. Наука, Москва, 159–163. (Серия: Виды фауны России и сопредельных стран).
- Мигулин, А. А. 1928. Обзор грызунов Украины. *Conspectus glirgium Ucrainae. Захист рослин*, No. 3–4: 72–87.
- Мигулін, О. О. 1938. *Звірі УРСР (матеріали до фауни)*. Вид-во АН УРСР, Київ, 1–426.
- Милютин, Н. Г. 1939 (1938). Водяная крыса (*Arvicola amphibius* L.), ее биология, хозяйственное и эпидемиологическое значение. *Записки Харьковского сельскохозяйственного института*, **1** (4): 39–119.
- Огнев, С. И. 1923. Материалы по систематике русских млекопитающих. *Биологические Известия. Выпуск I. Зоология*. Госиздат., Москва, Петроград, 102–117.
- Огнев, С. И. 1950. *Подсемейство Microtinae. Полевки*. Изд-во АН СССР, Москва, Ленинград, 1–706. (Серия: Звери СССР и прилежащих стран; Том 7).
- Павлинов, И. Я., О. Л. Россолимо. 1987. *Систематика млекопитающих СССР*. Изд-во Моск. ун-та, Москва, 1–285. (Сборник трудов Зоол. музея МГУ. Том 25).
- Павлинов, И. Я., Е. Л. Яхонтов, А. К. Агаджанян. 1995. *Млекопитающие Евразии. I. Rodentia: систематико-географический справочник*. Изд. Моск. ун-та, Москва, 1–240. (Серия: Сборник трудов Зоол. музея МГУ; Том 32).
- Пантелеєв, П. А., А. Н. Терехина, А. А. Варшавский. 1990. *Экогеографическая изменчивость грызунов*. Наука, Москва, 1–374.
- Пантелеєв, П. А. 1996. О внутривидовой систематике и таксономическом значении экстерьерных и краниометрических признаков у подвидов водяной полевки *Arvicola terrestris*. *Вестник зоології*, **30** (3): 21–25.
- Пантелеєв, П. А. 1998. *Грызуны Палеарктики: состав и ареалы*. ИПЭЭ РАН, Москва, 1–118.
- Пантелеєв, П. А. 2001. Экоморфология. В кн.: Пантелеєв, П. А. (ред.). *Водяная полевка. Образ вида*. Наука, Москва, 174–192.
- Песков, В. Н., И. Г. Емельянов. 2001. Фенетика черепа. В кн.: Пантелеєв, П. А. (ред.). *Водяная полевка. Образ вида*. Наука, Москва, 133–147.
- Підоплічка, І. Г. 1930. *Шкідливі гризуни Правобережного Лісостепу та значення окремих груп в сільському господарстві*. Київ, 1–81. (Серія: Київська крайова с.-г. дослідна станція, Вип. 63).
- Писанець, Є. 2007. *Земноводні України*. Вид-во Раєвського, Київ, 1–192. (Серія визначників «Природа України»).
- Полушина, Н. А. 1965. К вопросу о количественной характеристике млекопитающих Советских Карпат. *Флора і фауна Українських Карпат*. Ужгородський університет. Ужгород, 100–103.
- Полушина, Н. А., В. А. Кушнірук. 1962. До систематичного положення і екології малого водяного щура *Arvicola terrestris scherman*. *Вісник Львівського державного університету. Серія біологічна*, **1**: 83–91.
- Рековец, Л. И. 1989. Эволюция рода водяных полевок (*Arvicola*, Rodentia) и становление его ареала на территории Восточной Европы. *Труды Зоологического института АН СССР*, **198**: 56–82.
- Різун, В. Б. 2003. *Туруни Українських Карпат*. Державний природознавчий музей НАН України, Львів, 1–210.
- Рудышин, М. П. 1965. Мелкие млекопитающие Чивчинских гор. *Флора і фауна Українських Карпат*: Тези доповідей ... конф., присвяченої ХХ-річчю ... Ужгородського університету. Ужгород, 109–110.
- Савицкий, Б. П., С. В. Кучмель, Л. Д. Бурко. 2005. *Млекопитающие Белоруссии*. Изд. центр БГУ, Минск, 1–320.
- Сеник, Г. Ф. 1965. Новая форма крота Украинских Карпат. *Доповіди АН України*, № 5: 674–676.
- Сеньк, А. Ф. 1974. Морфологические особенности крота обыкновенного (*Talpa europaea* L.) из западных областей Украины. *Вестник зоології*, № 3: 24–27.
- Сержанин, И. Н. 1961. *Млекопитающие Белоруссии*. Изд-во АН БССР, Минск, 1–317.
- Сокур, І. Т. 1949. Нові матеріали до фауни ссавців Закарпатської області. *Доповіди АН УРСР*, № 5: 83–91.
- Сокур, І. Т. 1952. Господарське значення ссавців Закарпатської області і шляхи їх використання. *Збірник праць Зоологічного музею АН УРСР*, **25**: 35–45.
- Сокур, І. Т. 1960. *Ссавці фауни України та їх господарське значення*. Держжучпедвид., Київ, 1–211.
- Соси, Ф. 2001. Особенности горной фоссориальной формы водяной полевки. В кн.: Пантелеєв, П. А. (ред.). *Водяная полевка. Образ вида*. Наука, Москва, 172–174.
- Стецула, Н. 2008. Норичь гірська в угрупованнях гризунів НПП «Сколівські Бескиди». В кн.: Загороднюк, І. (ред.). *Раритетна теріофауна та її охорона*. Луганськ, 276–278. (Серія: Праці Теріологічної школи; Вип. 9).
- Татаринов, К. А., Л. К. Опалатенко. 1954. Екологія та господарське значення водяного щура у верхів'ях басейну

- Дністра. *Наукові записки Львівського науково-природознавчого музею*, **3**: 52–76.
- Татаринов, К. А. 1956. *Звірі західних областей України (Матеріали до вивчення фауни Української РСР)*. Вид-во АН УРСР, Київ, 1–188.
- Татаринов, К. А. 1960. Про шкідливу діяльність полівки Шермана на карпатських полонинах. *Конференція по изучению флоры и фауны Карпат и прилегающих территорий*. Киев, 359–363.
- Татаринов, К. А. 1961. О роющей деятельности малой водяной полевки на субальпийских лугах Карпат. *Зоологический журнал*, **40** (5): 786–788.
- Хамар, М. 1960. Фауна грызунов (Rodentia) Румынских Карпат. *Флора и фауна Карпат*. Изд-во АН СССР, Москва, 131–149.
- Хамар, М., Д. Марин. 1962. К вопросу биологии малой водяной полевки (*Arvicola terrestris scherman* Schaw, 1801) в Р.Н.Р. *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle 'Grigore Antipa'*, **3**: 401–421.

References

- Agadzhanian, A. K., V. N. Yatsenko. 1984. Phylogenetic relationships of voles of northern Eurasia. *Collection of works of the Zool. Museum Moscow University*, **22**: 135–190. [In Russian]
- Amori, G., R. Hutterer, B. Kryštufek, [et al.] 2010. *Arvicola scherman* (Shaw, 1801). *IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Vers. 2010.4*. <http://www.iucnredlist.org>.
- Aleksandrova, L. P. 1976. *Rodents of Antropogene of European part of the USSR*. Nauka, Moskva, 1–100. (Proc. Geol. Inst. AS USSR; Vol. 219). [In Russian]
- Andreev, I. F. 1953. Materials for the study of the fauna of birds and mammals of the Carpathian region. *Scientific notes of the Chisinau University*, **8**: 271–309. [In Russian]
- Andryushchenko, T. G., R.V. Ilika, L. M. Khlus. 2002. *Catalogue of Theriological Collections of Chernivtsi National University*. Ruta, Chernivtsi, 1–52. [In Ukrainian]
- Balčiauskas, L., G. Trakimas, R. Juškaitis, et al. 1999. *Atlas of Lithuanian Mammals, Amphibians and Reptiles: 2nd edition (revised)*. Akstis Publ., Vilnius, 1–120.
- Barkaszi, Z. 2016. Endemism in the mammalian fauna of the Carpathians. *Proceedings of the Theriological School*, **14**: 3–15. CrossRef
- Barkasi, Z., I. Zagorodniuk. 2016a. The taxonomy of rodents of the Eastern Carpathians. *Proceedings of the State Natural History Museum (Lviv)*, **32**: 137–154.
- Barkasi, Z. L., Zagorodniuk, I. V. 2016b. Spatial distribution of the micromammal fauna in the Ukrainian Carpathians. *Regional Aspects of Floristic and Faunistic Research*. Proceedings of the Third International Scientific Conference; Eds I. V. Skilsky, A. V. Yuzyk. Druk Art, Chernivtsi, 5–11.
- Begon, M., J. L. Harper, C. R. Townsent. 1986. *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Sunderland, Mass Inc. 1–876. [Engl. edition]
- Benediuk, G. A. 1965. Seasonal dynamics of the number of murine rodents in the southwestern part of the Chernohory ridge. *Flora and Fauna of the Ukrainian Carpathians: Abstracts of Interuniv. Conf. Uzhhorod*, 64–65. [In Russian]
- Bernard, J. 1961. A propos d'un croisement entre *Arvicola terrestris terrestris* L. et *A. t. scherman* Shaw. *Mammalia*, **25**: 120–121.
- Brunet-Lecomte, P., A. Gaggi, A. Nappi, A. M. Paci, F. Ricci. 2020. Observations on cranial and dental morphology of *Arvicola italicus* Savi, 1838 (Mammalia, Rodentia, Arvicolinae). *Bulletin de la Société des naturalistes luxembourgeois*, **122**: 83–98.
- Cais, L. 1974. Badania nad morfologia i rozmieszczeniem geo-

- Царик, Й. В., І. В. Шидловський, О. В. Головачов, [et al.] 2000. *Каталог рідкісних та червонокнижних видів тварин колекцій Зоологічного музею. ЛНУ ім. І. Франка, Львів*, 1–59.
- Шарлемань, Э. 1914. Очерк Труханова (Алексе́вского) острова. *Труды Днѣпровской биологической станции*. Подъ ред. В. И. Казановского. Киев, 15–35.
- Шарлемань, М. 1920. *Звірі України. Короткий порадник до визначання, збирання і спостереження ссавців (Mammalia) України*. Вукоопспілка, Київ, 1–83.
- Шнаревич, И. Д., М. Ф. Никитенко, В. Т. Черемисина, В. С. Гитилис. 1959. Эколого-географическая характеристика фауны Советской Буковины. *Животный мир Советской Буковины*. Изд-во ЧГУ, Черновцы, 339–382.
- Янголенко, Е. И. 1966. К вопросу о роющей деятельности млекопитающих землероев на территории Советской Буковины. *Тезисы докладов XXII научной сессии. Секция биол. наук*. Черновицкий ун-т. Черновцы, 170–173.
- graficznym karczownika *Arvicola terrestris* L. 1758 w Polsce. *Prace Komisji Nauk biol. Poznańskie Towarzystwo Przyjaciół Nauk*, **37**: 1–30.
- Castiglia, R., G. Aloise, G. Amori, F. Annesi, S. Bertolino, [et al.] 2016. The Italian peninsula hosts a divergent mtDNA lineage of the water vole, *Arvicola amphibius* s.l., including fossorial and aquatic ecotypes. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*, **27** (2): 99–103. CrossRef
- Chaline, J. 1987. Arvicolid data (Arvicolidae, Rodentia) and evolutionary concepts. *Evolutionary Biology. Vol. 21*. Plenum Publ. Corpor., New York, London, 237–310. CrossRef
- Chaline, J., P. Mein. 1979. *Les rongeurs et l'évolution*. DOIN, Paris, 1–235.
- Charlemagne, E. 1914. Essay on Trukhanov (Aleksyevsky) Island. *Proceedings of the Dnirovska Biological Station*. Ed. V. I. Kazanovsky. Kyiv, 15–35. [In Russian]
- Charlemagne, M. 1920. *Mammals of Ukraine. A Brief Guide to the Identification, Collection and Observation of Mammals in Ukraine*. Vukoopspilka, Kyiv, 1–83. [In Ukrainian]
- Corbet, G. B. 1978. *The Mammals of the Palaearctic Region: a Taxonomic Review*. Cornell Univ. Press, London, Ithaca, 1–314.
- Corbet, G. B., J. Cummins, S. R. Hedges, W. Krzanowski. 1970. The taxonomic status of British Water voles, genus *Arvicola*. *Journal of Zoology (London)*, **161**: 301–316. CrossRef
- Delehan, I. V., I. I. Delehan, I. I. Delehan. 2005. *Biology of Forest Birds and Animals*. Polly, Lviv, 1–600. [In Ukrainian]
- Ellerman, J. R. 1941. *The families and genera of living rodents. Vol. 2 — Family Muridae*. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, I–XII + 1–690.
- Ellerman, J. R., T. C. S. Morrison-Scott. 1951. *Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946*. Brit. Mus. Nat. Hist., Tonbridge printers Ltd., London, 1–810.
- Emelyanov I. G., I. V. Zagorodniuk, S. I. Zolotukhina. 1987. Ecological and systematical review of the recent Cricetidae of the Ukrainian fauna. *Cricetids of the Ukrainian Fauna*. Inst. Zool., Kyiv, 3–18. [In Russian]
- Gmelin, J. F. 1793. *Caroli a Linne (...) systema naturae per regna tria naturae... Tomus III. Editio decima tertia, aucta, reformata*. Lipsiae (Beer), 1–476. <https://bit.ly/2VNl0xL>
- Graf, J.-D. 1982. Genetique biochimique, zoogeographie et taxonomie des Arvicolidae (Mammalia, Rodentia). *Revue suisse de Zoologie*, **89** (3): 749–787. CrossRef
- Gromov, I. M., G. I. Baranova. (Eds). 1981. *Catalog of Mammals of the USSR (Pliocene to Present)*. Science, Leningrad, 1–456. [In Russian]
- Gromov, I. M., M. A. Erbaeva. 1995. *Mammals of the Fauna of*

- Russia and Adjacent Territories. *Lagomorphs and Rodents*. St. Petersburg, 1–468. [In Russian]
- Gromov, I. M., I. Ya. Polyakov. 1977. *Voies (Microtinae)*. Nauka, Leningrad, 1–504. (Series: Fauna of the USSR. Volume 3; Issue 8). [In Russian]
- Hamar, M. 1960. Rodent fauna (Rodentia) of the Romanian Carpathians. *Flora and fauna of the Carpathians*. Publishing House AS of USSR, Moscow, 131–149. [In Russian]
- Hamar, M., D. Marin. 1962. On the biology of the small water vole (*Arvicola terrestris* scherman Schaw, 1801) in RPR. *Travaux du Muséum National d'Histoire Naturelle 'Grigore Antipa'*, 3: 401–421. [In Russian]
- Heinrich, W.-D. 1982. Zur Evolution und Biostratigraphie von *Arvicola* im Pleistozän Europas. *Zeitschrift für Geologische Wissenschaften*, 10 (7): 923–928.
- Hinton, M. A. C. 1926. *Monograph of the Voies and Lemmings (Microtinae) Living and Extinct. Volume 1*. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 1–488. CrossRef
- Honacki, J. H., K. E. Kinman, J. W. Koepl. (Eds). 1982. *Mammal Species of the World: A Taxonomic and Geographic Reference*. Allen Press, Inc. and the Association of Systematics Collections, Lawrence, Kansas, 1–694.
- Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? *The American Naturalist*, 93 (870): 145–159. CrossRef
- Kessler, K. F. 1851. *Animal Mammals. Proceedings of the Commission ... for the Description of the Provinces of the Kyiv Educational District*. Kyiv, 1–88. (Series: Natural history of the provinces of the Kyiv educational district. Volume 1: Zoology. Part systematic). [In Russian]
- Koenigswald, W. 1970. Mittelpleistozäne Kleinsaugerfauna aus der Spaltenfüllung Petersbuch bei Eichstatt. *Mitt. Bayer. Staatssamm. Palaontol. Hist. Geol.*, 10: 407–432.
- Kolfschoten, T. 1992. Aspects of the migration of mammals to Northwestern Europe during the Pleistocene, in particular the reimmigration of *Arvicola terrestris*. *Courier Forschungs-institut Senckenberg*, 153: 213–220. <https://bit.ly/3RO2IXa>
- Kovaleva, V. Y., V. M. Efimov, V. I. Faleev, et al. 2006. The role of genetic factors in the landscape-geographical variability of the water vole (*Arvicola terrestris* L.). *Ecologia*, № 6: 469–474. [In Russian] CrossRef
- Korneev, O. P. 1965. *Determinant of Mammals of the USSR. Second edition*. Soviet School, Kyiv, 1–236. [In Ukrainian]
- Korchinsky, A. V. 1987. Some morphological features of hamsters in the Ukrainian Carpathians. *Hamster Fauna of Ukraine*. Kyiv, Institute of Zool. Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Preprint No. 87.2: 23–29. [In Ukrainian]
- Kratochvil, J. 1964. Die systematische Stellung von *Pitymys tatricus* Kratochvil, 1952. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 29 (4): 230–235.
- Kratochvil, J. 1980. Zur Phylogenie und Ontogenie bei *Arvicola terrestris* (Rodentia, Arvicolidae). *Folia Zoologica*, 29 (3): 209–224.
- Kretzoi, M. 1958. New names for arvicolid homonyms. *Annales Musei Historico-Naturalis Hungarici*, 50 (Series nova IX): 55–58.
- Krokhmal, A. I. 2019. Morphostructure of M1 in the water vole *Arvicola* as an identifier of the centers of origin of taxa of the genus and ways of their settlement in Central and Eastern Europe in the Pleistocene. *Paleontological studies of the Don-Dnipro depression*. Proceedings of the International Scientific Conference and XXXIX Session of the Paleontological Society of the NAS of Ukraine. Gradizk, 89–90. [In Russian] <https://bit.ly/3A0O7jj>
- Kryštufek, B., T. Koren, S. Engelberger, G. F. Horvath, J. J. Purger, [et al.]. 2015. Fossorial morphotype does not make a species in water voles. *Mammalia*, 79: 293–303. CrossRef
- Kyseljuk, O. I. 1997. Ecological and morphological features of two species of fistulas of the genus *Arvicola* (Rodentia, Arvicolidae) of the fauna of the Eastern Carpathians. *Vestnik zoologii*, 31 (5): 86–89. [In Ukrainian]
- Lataste, F. 1883. Historique de la classification des Campagnols. *Le Naturaliste*, No. 1: 323–349.
- Linnaeus, C. 1956 (1758). *Systema naturae. Regnum animaliae*. London, 1–823.
- Mahmoudi, A., L. C. Maul, M. Khoshyar, J. Darvish, M. Aliabadian, B. Kryštufek. 2020. Evolutionary history of water voles revisited: confronting a new phylogenetic model from molecular data with the fossil record. *Mammalia*, 84 (2): 171–184. CrossRef
- Malygin, V. M., V. N. Yatsenko. 1986. Nomenclature of sibling species of the common vole (Rodentia, Cricetidae). *Zoologicheskii zhurnal*, 65 (4): 579–591. [In Russian]
- Meylan, A. 1977. Fossorial forms of the water vole, *Arvicola terrestris* (L.), in Europe. *EPPO Bulletin*, 7 (2): 209–218. CrossRef
- Mezhzherin, S. V., A. E. Zykov, S. Yu. Morozov-Leonov. 1993. Biochemical variability and genetic divergence of voles (Arvicolidae) of the Palaearctic. *Genetika*, 29 (1): 28–41. [In Russian]
- Mezhzherin, S. V. 2001. Biochemical taxonomy of the genus *Arvicola*. In: Pantelev, P. A. (ed.). *Water vole. The Image of the Species*. Nauka, Moscow, 159–163. (Series: Species of the fauna of Russia and neighboring countries). [In Russian]
- Miller, G. S. 1896. *Genera and Subgenera of voles and lemmings*. Government Printing Office, Washington, 1–84. (Series: North American Fauna, No. 12). CrossRef
- Miller, G. S. 1910. [Taxonomy of *Arvicola*]. *Proceedings of the Biological Society of Washington*, 23: 22–23+.
- Miller, G. 1912. *Catalogue of the Mammals of Western Europe (Europe exclusive of Russia) in the collection of the British Museum*. Brit. Mus. (Nat. Hist.), London, 1–1019.
- Mygulin, A. A. 1928. Review of rodents of Ukraine. *Conspicuum glirium Ukrainiae. Plant protection in Ukraine*, No. 3–4: 72–87. [In Russian]
- Mygulin, O. O. 1938. *Animals of the USSR (Materials on Fauna)*. Publishing house of the AS Ukr. SSR, Kyiv, 1–426. [In Ukrainian]
- Mylutin, N. G. 1939 (1938). Water rat (*Arvicola amphibius* L.), its biology, economic and epidemiological significance. *Notes of Kharkiv agricultural Institute*, 1 (4): 39–119.
- Official... 1987. Official lists of Opinions and Declarations rendered by ICZN. Smithsonian Univ. Press. Opinion 21. Smithsonian Miscellaneous Collection, 1926 (8 October), 73 (4): 1–2. Direction 24. *Opinions and Declarations rendered by ICZN*, 1955 (4 November), 1C: 219–246.
- Ognev, S. I. 1923. Materials on the taxonomy of Russian mammals. *Biologicheskije Izvestija. Issue 1. Zoology*. Gosizdat., Moscow, Petrograd, 102–117. [In Russian]
- Ognev, S. I. 1933. Materialien zur Systematik und Geographie der russischen Wasserratten (*Arvicola*). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, 8 (3): 156–179.
- Ognev, S. I. 1950. *Subfamily Microtinae. Voies*. Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad, 1–706. (Series: Animals of the USSR and adjacent countries; Volume 7). [In Russian]
- Pavlinov, I. Ya., O. L. Rossolimo. 1987. *Systematics of mammals in the USSR*. Moscow University, Moscow, 1–285. (Collection of works of the Zool. Museum of Moscow State University; Vol. 25). [In Russian]
- Pavlinov, I. Ya., E. L. Yakhontov, A. K. Agadzhanyan. 1995. *Mammals of Eurasia. I. Rodentia: a Systematic and Geographic Reference*. Moscow University, Moskva, 1–240. (Series: Collection of works of the Zoological Museum of Moscow University; Vol. 32). [In Russian]
- Pawlowski, J. 2003. Uwarunkowania biogeograficzne Ojcowskiego parku narodowego i przyrodnoo zapowiadnika "Miedobory". Podobieństwa i różnice. *The role of nature reserves*

- of Western Podillya and Yura Oytsovskya in the preservation of biological and landscape diversity. Lileia, Grimailov, Ternopil, 95–100.
- Pantelev, P. A., A. N. Terekhina, A. A. Varshavsky. 1990. *Ecogeographic Variability of Rodents*. Nauka, Moscow, 1–374. [In Russian]
- Pantelev, P. A. 1996. On the intraspecific taxonomy and taxonomic significance of exterior and craniometric characters in subspecies of the water vole *Arvicola terrestris*. *Vestnik zoologii*, **30** (3): 21–25. [In Russian]
- Pantelev, P. A. 1998. *Rodents of the Palaearctic: Composition and Ranges*. IPEE RAS, Moscow, 1–118. [In Russian]
- Pantelev, P. A. 2001. Ecomorphology. In: Pantelev, P. A. (ed.). *Water Vole. Mode of the Species*. Nauka, Moscow, 174–192. [In Russian]
- Peskov, V. N., I. G. Emelyanov. 2001. Phenetics of the skull. In: Pantelev, P. A. (ed.). *Water vole. Mode of the Species*. Nauka, Moscow, 133–147. [In Russian]
- Piertney, S. B., W. A. Stewart, X. Lambin, et al. 2005. Phylogeographic structure and postglacial evolutionary history of water voles (*Arvicola terrestris*) in the United Kingdom. *Molecular Ecology*, **14** (5): 1435–1444. CrossRef
- Podoplichka, I. G. 1930. *Harmful Rodents of the Right-Bank Forest-Steppe and the Importance of Certain Groups in Agriculture*. Kyiv, 1–81. (Series: Kyiv Regional Agricultural Research Station; Issue 63). [In Ukrainian]
- Pysanets, E. 2007. *Amphibians of Ukraine*. Raevsky Publishing House, Kyiv, 1–192. (Series of Identification Keys "Nature of Ukraine"). [In Ukrainian]
- Polushina, N. A. 1965. On the question of the quantitative characteristics of mammals in the Soviet Carpathians. *Flora and fauna of the Ukrainian Carpathians*. Uzhhorod University. Uzhhorod, 100–103. [In Russian]
- Polushina, N. A., V. A. Kushniruk. 1962. To the systematic position and ecology of the small water vole *Arvicola terrestris* scherman. *Bulletin of Lviv State University. Series biological*, **1**: 83–91. [In Ukrainian]
- Pucek, Z. (red.). 1984. *Klucz do oznaczania ssaków Polski*. Panstw. Wydawn. Nauk., Warszawa, 1–388.
- Reichstein, H. 1963. Beitrag zur systematischen Gliederung des Genus *Arvicola* Lacepede 1799. *Zeitschrift für zoologische Systematik und Evolutionsforschung*, **1**: 155–204. CrossRef
- Reichstein, H. 1982. Gattung *Arvicola* Lacepede, 1799 — Schermäuse. In: Niethammer, J., F. Krapp (eds). *Handbuch der Säugetiere Europas*. Bd. 2/1, Nagetiere 2. Acad. Verlag, Wiesbaden, 209–252.
- Rekovets, L. I. 1989. Evolution of the genus of water voles (*Arvicola*, Rodentia) and the formation of its range in Eastern Europe. *Proceedings of the Zoological Institute of the Academy of Sciences of the USSR*, **198**: 56–82. [In Russian]
- Rekovets, L. I. 1990. Principal developmental stages of the water vole genus *Arvicola* (Rodentia, Mammalia) from the Eastern European Pleistocene. *Evolution, Phylogeny and Biostatigraphy of Arvicolid (Rodentia, Mammalia)* (Rohanov Czechoslovakia May 1987). Prague, 369–384.
- Rekovets, L., A. Nadachowski. 1995. Pleistocene voles (*Arvicolidae*) of the Ukraine. *Paleontologia i Evolutio (separata)*, **28–29**: 145–245.
- Rizun, V. B. 2003. Carabids of the Ukrainian Carpathians. *State Museum of Natural History, NAS of Ukraine, Lviv*, 1–210. [In Ukrainian]
- Rudyshin, M. P. 1965. Small mammals of the Chivchin Mountains. *Flora and fauna of the Ukrainian Carpathians*: Abstracts of reports of ... Conference dedicated to the 20th anniversary of Uzhhorod University. Uzhhorod, 109–110. [In Russian]
- Savitsky, B. P., S. V. Kuchmel, L. D. Burko. 2005. *Mammals of Belarus*. BSU Publishing Center, Minsk, 1–320. [In Russian]
- Senyk, G. F. 1965. A new form of mole in the Ukrainian Carpathians. *Reports of the Academy of Sciences of Ukraine*, No. 5: 674–676. [In Russian]
- Senyk, A. F. 1974. Morphological features of the common mole (*Talpa europaea* L.) from the western regions of Ukraine. *Vestnik zoologii*, No. 3: 24–27. [In Russian]
- Serzhaniin, I. N. 1961. *Mammals of Belarus*. Publishing House of the AS Bel. SSR, Minsk, 1–317. [In Russian]
- Sokur, I. T. 1949. New materials for the mammal fauna of the Transcarpathian region. *Reports of the Academy of Sciences of the UkrSSR*, No 5: 83–91. [In Ukrainian]
- Sokur, I. T. 1952. Economic significance of mammals of the Transcarpathian region and ways of their use. *Collection of works by Zool. Museum of the A.S. Ukr. SSR*, **25**: 35–45. [In Ukrainian]
- Sokur, I. T. 1960. *Mammals of the Fauna of Ukraine and Their Economic Significance*. Derzhuchpedvyd., Kyiv, 1–211. [In Ukrainian]
- Saucy, F. 2001. Features of the mountain fossorial form of the water vole. In: Pantelev, P. A. (ed.). *Water Vole. The Image of the Species*. Nauka, Moscow, 172–174. [In Russian]
- Stetsula, N. 2008. *Arvicola* scherman in rodents communities of the National Park «Skolivski Beskydy». In: Zagorodniuk, I. (ed.). *Rare Theriofauna and Its Conservation*. Lahunsk, 276–278. (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 9). [In Ukrainian]
- Taberlet, P., L. Fumagalli, A.-G. Wust-Saucy, J.-F. Cosson. 2002. Comparative phylogeography and postglacial colonization routes in Europe. *Molecular Ecology*, **7**: 453–464. CrossRef
- Tatarynov, K. A., L. K. Opalatenko. 1954. Ecology and economic significance of the water rat in the upper reaches of the Dnister basin. *Scientific Notes of the Lviv Museum of Natural History*, **3**: 52–76. [In Ukrainian]
- Tatarynov, K. A. 1956. *Mammals of the Western Regions of Ukraine* (Materials for the study of the fauna of the Ukrainian SSR). Published by the Academy of Sciences of the USSR, Kyiv, 1–188. [In Ukrainian]
- Tatarynov, K. A. 1960. On the harmful activity of Sherman voles in the Carpathian plains. *Conference on the study of flora and fauna of the Carpathians and surrounding areas*. Kyiv, 359–363. [In Ukrainian]
- Tatarynov, K. A. 1961. On the burrowing activity of the small water vole in the subalpine meadows of the Carpathians. *Zoologicheskii zhurnal*, **40** (5): 786–788. [In Russian]
- Tsaryk, J. V., I. V. Shidlovsky, O. V. Golovachev, [et al.] 2000. *Catalog of Rare and Red-Listed Species of Animals in the Collections of the Zoological Museum*. I. Franko LNU, Lviv, 1–59. [In Ukrainian]
- Saucy, F., A.-G. Wust-Saucy, J. Pelz. 1994. Biochemical polymorphism and genetic variability in aquatic and fossorial populations of the water vole, *Arvicola terrestris*, in western Europe. *Polish Ecological Studies*, **20** (3–4): 559–564.
- Schrank, F. P. 1798. *Fauna Boica. Durchgedachte Geschichte der in Baiern einheimischen und zahmen Tiere*. Bd. 1, Abh. 1. Nurnberg, 1–292. CrossRef
- Shnarevich, I. D., M. F. Nikitenko, V. T. Cheremisina, V. S. Gitiilis. 1959. Ecological and geographical characteristics of the fauna of the Soviet Bukovina. *Fauna of the Soviet Bukovina*. Publishing House of Chernivtsi State University, Chernivtsi, 339–382. [In Russian]
- Spitz, F., J. Morel. 1972. Etude de la morphologie cranienne des grands Campagnols (*Arvicola* Lacepede) par l'analyse factorielle des correspondances. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences Paris*, **275** (D): 771–774.
- Spitzenberger, F. 2001. *Die Säugetierfauna Österreichs*. Austria Medien Service, Graz, 1–896.
- Stein, G. H. W. 1962. Vertikalrassen europäischer Säugetiere. *Symposium Theriologicum Brno 1960* (Proc. Internat. Symposium on Methods of Mammal. Invest.). Publishing House of

- the Czech. Acad. Sci., Praha, 296–305.
- Trouessart, E. L. 1910. *Faune des Mammifères d'Europe*. R. Friedländer et Sohn, Berlin, 1–266. CrossRef
- Ventura, J., M. Casado-Cruz. 2011. Post-weaning ontogeny of the mandible in fossorial water voles: ecological and evolutionary implications. *Acta Zoologica (Stockholm)*, **92**: 12–20. CrossRef
- Ventura, J., J. Gosálbez. 1989. Taxonomic review of *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) in the Iberian Peninsula. *Bonner zoologische Beiträge*, **40** (3/4): 227–242.
- Warmerdam, M. 1982. Numeriek-taxonomische studie van de twee vormen van de woelrat *Arvicola terrestris* (Linnaeus, 1758) in Nederland en België. *Lutra*, **24**: 33–66.
- Wilson, D. E., Reeder D.-A. (Eds). 1993. *Mammal species of the World: a Taxonomic and Geographic Reference*. 2nd edition. Smithsonian Inst. Press, Washington, London, 1–1206.
- Wilson, D. E., D. M. Reeder. (Eds). 2005. The Checklist of Mammal Names. *Mammal Species of the World*. Johns Hopkins University Press, 1–2142. ISBN 0-8018-8221-4.
- Yangolenko, E. I. 1966. On the issue of burrowing activity of mammals of earth-moving animals on the territory of Soviet Bukovina. *Abstracts of the XXII Scientific Session. Section of Biological Sciences*. Chernivtsi University. Chernivtsi, 170–173. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V. 1989. Taxonomy, distribution and morphological variation of the Terricola voles in East Europe. *Vestnik zoologii*, No. 5: 3–14. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V. 1990. Karyotypic variability and systematics of the Arvicolini (Rodentia). Communication 1. Species composition and chromosomal numbers. *Vestnik zoologii*, № 2: 26–37. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V. 1991. Systematic position of *Microtus brevirostris* (Rodentiformes): Materials to the taxonomy and diagnostics of the "arvalis" group. *Vestnik zoologii*, No. 3. 26–35. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V. 1992. A review of the recent Muroidea (Mammalia) described from the territory of Ukraine (1777–1990). *Vestnik zoologii*, № 2: 39–48. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V. 1993a. *Arvicola scherman* (Rodentia, Arvicolidae) in the Northern Carpathians. *Vestnik zoologii*, **27** (5): 25. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V. 1993. Taxonomy and distribution of the gray voles (Rodentiformes: Arvicolini) in Ukraine. In: Topachevsky, V. A. (ed.). *Mammals of Ukraine*. Naukova Dumka. Kyiv, 63–76. [In Russian]
- Zagorodniuk, I., V. Peskov. 1993. Polytypical groups of Rodents from the Eastern Carpathians. *The East Carpathians Fauna: Its Present State and Prospects of Preservation* (Proc. Intern. Conf.), Uzhhorod, 63–67. [In Russian]
- Zagorodniuk, I., V. Peskov. 1994. Morphological variability, taxonomy and biogeography of East European water voles, genus *Arvicola*. *Zeitschrift für Säugetierkunde*, **59**: 51–52.
- Zagorodniuk, I., V. Pokynchereda, A. Kyseliuk, Ya. Dovhanych. 1997. *Mammal fauna of the Carpathian Biosphere Reserve*. Kyiv. Inst. zool. NANU, 1–60. (Series: Vestnik zoologii Supplements, No. 5). [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2001. Nomenclature and system of genus *Arvicola*. In: Pantelejev, P. A. (ed.). *The Water Vole. Mode of the Species*. Nauka, Moskwa, 174–192. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V. 2002. Transitive taxonomic systems and their pattern in susliks (*Spermophilus*). *Reports of the NAS of Ukraine*, No. 9: 185–191. [In Russian]
- Zagorodniuk, I. V. 2003. Autogenic regularities of speciation in sibling complexes of mammals. *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 11: 179–187. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. V. 2004. Biological species as amplify essence: attributes of buffering and modes of shifting. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **14**: 5–15. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2005. Biogeography of mammals' cryptic species in the Eastern Europe. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **17**: 5–27. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2007. Conflict through coincidence of niches in sibling species: estimation using Hutchinsonian ratio. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, **20**: 5–13. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2012. Study of osteological samples of mammals: key craniometric characters. *Proceedings of the Theriological School*, **11**: 16–32. [In Ukrainian] CrossRef
- Zagorodniuk, I., A. Zatushevskyy. 2012. Distribution of the water vole sibling species (*Arvicola*) in the contact zone of their ranges in Western Ukraine. *State and Biodiversity of ecosystems of the Shatsk National Nature Park*. Proc. Sci. Conf. SPOLOM Press, Lviv, 15–19. [In Ukrainian]
- Zagorodniuk, I. 2018. Close bat species in the Ukrainian fauna: differences and position in the structure of communities. *Theriologia Ukrainica*, **16**: 51–76. [In Ukrainian] CrossRef
- Zagorodniuk, I. 2020. Close species of rodent superfamily Muroidea in the fauna of Ukraine: taxonomy, biogeography, diagnostics, and ecomorphology. *Theriologia Ukrainica*, **19**: 3–26. [In Ukrainian] CrossRef
- Zagorodniuk, I. 2021. Nomen 'schur' as the Ukrainian name of mammals from the genus *Arvicola*: historical and etymological survey. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, **84**: 16–32. CrossRef
- Zatushevsky, A. T., I. V. Shidlovsky, O. S. Zakala, [et al.]. 2010. *Catalogue of mammal Collections of the Zoological Museum of Ivan Franko National University of Lviv*. Publishing Center of I. Franko LNU, Lviv, 1–442. [In Ukrainian]
- Zejda, J., D. Krylov, P. Panteleev. 2001. *Areal*. In: Panteleev, P. A. (ed.). *Water vole. Mode of the Species*. Nauka, Moscow, 14–21. [In Russian]