

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ ЕКОЛОГІЇ КАРПАТ

Кваліфікаційна наукова праця
на правах рукопису

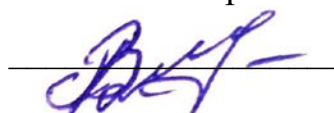
ВОЙНАРОВИЧ ЮЛІЯ ЕДВАРДІВНА

УДК 599.322.2/574.32

ДИСЕРТАЦІЯ
АУТЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ *SCIURUS VULGARIS* В УМОВАХ
СИНАНТРОПІЗАЦІЇ РОСЛИННОГО ПОКРИВУ ПІВДЕННО-ЗАХІДНОГО
МАКРОСХИЛУ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

03.00.16 – Екологія

Подається на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук
Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей,
результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

 Ю. Е. Войнарович

Науковий керівник: кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник,
Кагало Олександр Олександрович

Львів – 2020

АНОТАЦІЯ

Войнарович Ю. Е. Аутоекологічні особливості *Sciurus vulgaris* в умовах синантропізації рослинного покриву Південно-Західного макросхилу Українських Карпат. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.16 – екологія. – Інститут екології Карпат НАН України, м. Львів, 2020.

Дисертаційна робота присвячена дослідженню аутоекологічних особливостей вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris* L.) та її кольорової мінливості в умовах Південно-Західного макросхилу Українських Карпат із увагою до синантропного фактору цих умов.

Білка звичайна належить до ряду гризунів (Rodentia), родини білячих (Sciuridae), вид роду білка (*Sciurus*). *Sciurus vulgaris* є типовим видом, у межах якого розрізняють від 23 до 40 підвидів. У теріологічних оглядах рід згадується як вивірка або білка. У працях до 1932 року і після 1991 переважає назва «вивірка», у період 1933–1991 року до цієї назви ставили синонімом «білка» або вилучали. Вивірка звичайна (*Sciurus vulgaris* L.) – деревний вид гризунів, дендрофіл, що належить до групи середньо розмірних ссавців – дуже мінливий за кольором хутра, схильний до синантропії вид.

Дендрофільні гризуни, як невід’ємний елемент лісових екосистем, є об’єктами досліджень зоологів впродовж історії розвитку теріології. З 1990 до 2015 років актуальними для вивчення залишаються питання екології вивірок, в тому числі їх кормовата соціальна поведінка, чисельність та статевий розподіл вивірок, а також генетичні особливості виду, кольорова мінливість, визначення підвидів. Належність вивірок до окремих підвидів визначають виключно за кольором їх хутра. Ще з початку 20 століття науковці, відзначаючи наявність чорнозбарвлених особин у різних регіонах, дають багато припущень щодо

походження їх кольору хутра. Проте різноманіття запропонованих гіпотез свідчить, що жодна з них не може пояснити повною мірою відмінності між підвидами. Існує значна плутанина у поясненнях і думках з приводу диференціації вивірок на підвиди, особливостей їх харчової, статевої поведінки, поширення, біотопного розподілу, тощо.

З точки зору генетиків темне забарвлення вивірок могло бути закріпленою ознакою у процесі філогенезу як пристосування їх до впливу температури навколишнього середовища. Імовірно схоже ситуація і з чорними вивірками і колір є також закріпленою ознакою для меланізму. Якщо це так, то тоді можна пояснити відмінності у кормовій поведінці між кольоровими формами. Таким чином, вивчення географічної та кольорової мінливості вивірки сьогодні також залишається актуальним. Відповідно до актуальності проблеми у дисертаційній роботі проведено дослідження популяційних характеристик різних кольорових форм вивірки звичайної, описано елементи їх харчової й гніздової поведінки в умовах Південно-західного макросхилу Українських Карпат. Уперше показано зв'язок різних кольорових форм із іншими представниками гільдії та основним ворогом. Досліджено морфологічну диференціацію виду з точки зору функціональної стабільності кольорових форм. Виявлено різницю між різними кольоровими формами, поширеними на Заході, Центрі та Півночі України за рядом морфологічних ознак черепа. Уперше проаналізовано розподіл кольорових форм вивірки за градієнтами основних чинників: висоти над рівнем моря, вологості повітря та типу рослинності Південно-Західного макросхилу Українських Карпат. На основі опрацьованого матеріалу оцінено кольорові форми з точки зору їх адаптації до умов середовища. Ці дані істотно доповнюють інформацію про структурно-функціональну організацію популяції вивірок на Південно-Західному макросхилі Українських Карпат та дають змогу науково обґрунтувати заходи щодо збереження внутрішньо-видової мінливості виду й основи забезпечення стабільності популяції вивірок у природних локальних

поселеннях.

В основу дисертації покладено дані знахідок кольорових форм, зібраних на основі власних досліджень (2004–2018 рр.), анкетування (2004–2007 рр), роботи із картками спостережень (2009–2014 р), дані бази статистичного бюлетня (1999–2007 рр.) про ведення мисливського господарства в Україні (форма «2 ТП Мисливство»), а також музейних колекцій протягом 2004–2017 років. З огляду на високу кольорову мінливість вивірки звичайної, дослідження цього виду проведено у двох напрямках: біологічному і екологічному. Дослідження біології розглянуто в трьох аспектах, а саме: харчова, рухова активність та житлові якості виду. Вивчення екологічних аспектів полягало у поясненні окремих екологічних закономірностей існування кольорових форм вивірки звичайної, де необхідним було комплексне використання методів. Збір матеріалу проведено під час маршрутних досліджень на стаціонарних ділянках у різних районах регіону шляхом прямих спостережень. Для опрацювання даних використовували математико-статистичні методи.

В результаті проведених досліджень вдалося встановити наступне: на Південно-Західному макросхилі Українських Карпат поширені три кольорові форми вивірки (чорні, коричневі, червоні). Загалом в Україні можна розрізнити чотири кольорові форми: чорна, коричнева, червона і руда.

Чорна форма (спина від чорного до темно-коричневого кольору, білий живіт із рудим чи без на хвості, живіт чисто білий, хвіст із слабо вираженими сірими смугами без рудого). **Коричнева форма** – (коричнева, червоно-коричнева спина із сірим або без, боки руді, живіт білий, хвіст або із рудуватою облямівкою, або без рудого; інші не згадані вище відтінки коричневого до рудувато-червоного). **Червона форма** (хутро від червоно-рудого кольору). **Руда форма** вивірки (забарвлення варіює від червоно-рудого до світло-рудого кольору із до попелясто-рудим відтінком або без нього). **Чорна форма** – типова (модельна), поширена у м. Рахів, високогірних районах Закарпатської області; **коричнева**

форма – типова, поширена у м. Ужгород, зустрічається як правило у передгірних районах області, **червона**, поширена у рівнинній частині Закарпаття та за Карпатами, (типова, м. Львів). Це також найсвітліша форма для Карпатського регіону; **руда форма** поширена за межами Заходу України, це найсвітліші вивірки рудого кольору (типові вивірки цієї форми – у м. Харків).

Чорна та червона форми є просторово розмежованими і формують відносно нешироку зону спільного проживання, це переважно антропогенна зона регіону досліджень. Мішані популяції кольорових форм вивірки очевидно сформовані за рахунок їх взаємопроникнення у синантропне середовище і гібридизації внаслідок життя їх на неприродних ділянках та порушення механізмів ізоляції у цій зоні.

Згідно проведених спектроскопічних досліджень кольорові форми вивірок чітко не відрізняються між собою. Очевидно, що диференціацію вивірок на різні кольорові форми слід розрізняти не за кольором хутра, а за його інтенсивністю забарвлення або насиченістю, що, власне, може свідчити про адаптивне значення кольору хутра для вивірок. Найбільш чіткі межі між кольоровими формами спостерігаються там, де сходяться різномірні ландшафти. Чіткіше розмежовані темні і світлі вивірки в Карпатах. Темно-забарвлені вивірки виявляють очевидну прив'язаність до гірських регіонів.

В Україні поширено кілька підвидів, і відповідно, кілька кольорових форм. Чорна форма вивірки поширена лише у двох (гірських) областях в Україні. В урболандшафтах Закарпатської області вивірка є більш чисельною, ніж у природних місцезнаходженнях. Причиною підвищення різноманіття у синантропному середовищі може бути послаблення добору внаслідок наявності сприятливих умов для різних форм (мішані ліси – коричнева та червона форма, хвойні ліси – чорна; місто, де різномірна рослинність, – дві форми). Низька чисельність хижих – відсутність направленої добору – дозволяє підтримувати високий рівень мінливості. У антропогенних оселищах Південно-Західного макросхилу Українських Карпат спостерігається співіснування кількох

кольорових форм, що, очевидно, відображає їх здатність адаптуватися до відповідних умов середовища. У природних оселищах кольорові форми, як правило, розділені просторово. Загалом у регіоні досліджень кількісно переважає коричнева кольорова форма. В Україні чорна та коричнева форми вивірки поширені на висотах від 200 до 1000 метрів над р. м., при цьому коричнева чисельна найбільше у антропогенній зоні, а у природній зоні у верхніх межах висот – чорна. Червона кольорова форма займає висоти від 100 до 500 м. і у природній і у антропогенній зоні. Вивірки рудої форми зустрічаються на висотах до 200 метрів над рівнем моря, переважно в антропогенній зоні. Ця кольорова форма поширена лише за межами карпатського регіону.

За результатами проведених досліджень біоценотичних зв'язків вивірок із вовчками, вивірки займають відокремлену позицію, що забезпечується достатньо широкою екологічною нішею і конкурентні взаємини із вовчками є мінімальними. Відповідно до цього, внутрішньо-видова мінливість вивірки звичайної є виправданою, і може бути в подальшому спрямована на суттєві розходження у межах однієї популяції.

За рядом краніометричних ознак кольорові форми вивірок можна розрізнити між собою. За рахунок збільшеної мінливості червоної форми спостерігається перекриття її морфологічних ознак із рудою і чорною + коричневою. Згідно цього можна припустити, що географічну мінливість виду зумовлює червона форма вивірки. Згідно отриманих результатів факторного аналізу вплив кожного з досліджених факторів не перевищує 20%. Можна припустити, що на мінливість краніометричних ознак має місце комплексна дія різних форм мінливості. Спостерігається розмежування кольорових форм в гірських екосистемах із значним розривом у кількості реєстрацій між формами. Світлі форми в горах трапляються рідко, без будь якої приуроченості до типу лісу. У містах різні форми займають різні за типами ділянки.

Кольоровий поліморфізм вивірки звичайної у регіоні є пристосуванням виду

до специфічних умов регіону. Темнозabarвлені вивірки (чорна і коричнева форми) найбільш пристосовані до гірських умов регіону, його природних умов зволоження та лісорослинних умов. Для світлих форм (червоні на заході України та руді за межами карпатського регіону) оптимальними для існування є передгірні та рівнинні умови.

Проведені дослідження дають змогу створити та впровадити базу даних щодо розподілу різних кольорових форм вивірок у регіоні у заповідних об'єктах області з метою ведення постійних обліків різних популяцій вивірок та забезпечення збереження їх генофонду.

Для збереження гетерогенності популяції вивірки у дослідженому регіоні мають бути в наявності як природні, так і антропогенні оселища характерні для вивірок різних кольорових форм, що найкраще реалізується в системі екомережі, так як остання включає антропогенні оселища у природних місцезнаходженнях.

Ключові слова: білка звичайна, вивірка, кольорова мінливість, Українські Карпати, кольорові форми, співіснування підвидів, градієнт висот, лісо рослинні умови, градієнт вологості, морфологічна мінливість.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА

Статті у виданнях, що належать до переліку ДАК та міжнародних наукометричних баз даних:

1. Зізда Ю. Чорна форма вивірки (*Sciurus vulgaris carpathicus*) в Ужгороді. *Вестник зоології*. 2005. Том 39. №4. С. 84.
2. Зізда Ю. Поширення кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у Закарпатті та в суміжних областях України. *Науковий вісник Ужгородського університету*. Серія Біологія. Ужгород, 2005. Випуск 17. С. 147–154.
3. Зізда Ю. Оцінки різноманіття кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у синантропних і природних місцезнаходженнях Закарпаття. Фауна в антропогенному середовищі. *Праці Теріологічної Школи*. За редакцією

І. Загороднюка. Випуск 8. Луганськ. 2006. С. 126–132.

4. Зізда Ю. Мінливість забарвлення хутра та аналіз поширення різних підвидів *Sciurus vulgaris*. *Науковий вісник Ужгородського університету*. Серія Біологія. Ужгород, 2008. Випуск 22. С. 212–221.

5. Зізда Ю. Розподіл кольорових форм вивірки звичайної та окремі аспекти їх поведінки у парках м. Ужгорода. *Вісник львівського університету*. Серія Біологія. Львів, 2009. №51. С. 93–101.

6. Зізда Ю. Прижиттєві методи дослідження екології тварин та їх значення у дослідженнях на прикладі *Sciurus vulgaris*. *Праці Теріологічної Школи*. Луганськ, 2010. Випуск 10. С. 115–127.

7. Зізда Ю. Динаміка чисельності популяцій вивірки звичайної і куниці лісової в умовах західних регіонів України. *Динаміка біорізноманіття*: зб. наук. пр. За ред. І. Загороднюка. Держ. закл. «Луган. нац. ун-т імені Тараса Шевченка». Луганськ: Вид-во ДЗ «ЛНУ імені Тараса Шевченка», 2012. С. 125–128.

8. Зізда Ю. Поліморфізм за інтенсивністю забарвлення хутра у ссавців. *Праці Теріологічної Школи*. Київ, 2016. №14. С. 121–133. doi: 10.15407/ptt2016.14.

9. Zizda, J. E. The colour phases of the European red squirrel in Ukraine: Similarities and differences by craniometric characters. *Biosystems Diversity*, 2018.N. 26(3). S. 183–187. doi: 10.15421/01182. (Web of science).

Апробація матеріалів дисертації

1. Зізда Ю. Знайома незнайомка. *Громада*. Інформаційно-аналітичний бюлетень проекту «Захистимо Карпати зусиллями громади». Ужгород, 2005. № 6. С. 10–13.

2. Зізда Ю. Е. До питання статусу кольорових форм вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris*) в Українських Карпатах. Наукові основи збереження біотичної різноманітності. *Матеріали восьмої наукової конференції молодих учених* (Львів, 5–6 листопада, 2007 р.). Львів, 2007. С. 92.

3. Зізда Ю. Морфологічна та кольорова мінливість вивірки звичайної за даними

колекційних зборів. Сучасний музей. Наукова й експозиційна діяльність. *Матеріали наукової конференції*, присвяченої 145-й річниці заснування Крайового музею в Чернівцях (15 травня, 2008 року). 2008. С. 156–158.

4. Зізда Ю. Е. Прижиттєві методи дослідження дендрофільних гризунів. Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття. *Матеріали міжнародної наукової конференції*, присвяченої 50-ти річчю функціонування високогірного біологічного стаціонару "Пожижевська" (Львів-Пожижевська, 23–27 вересня, 2008 р.). Львів, 2008. С. 150–151.

5. Зізда Ю. Конкурентні взаємини дендрофільних гризунів з позиції їх екоморфологічної мінливості. *IV Міжнародна наукова конференція студентів й аспірантів «Молодь та поступ біології»* (7–10 квітня 2008 року). Львів, 2008. С. 256.

6. Зізда Ю. Щодо кольорової мінливості вивірки звичайної та обрентування гіпотез про причини потемніння хутра. "Біологія: від молекули до біосфери". *Матеріали III міжнародної конференції молодих вчених* (18–21 листопада 2008 р., м. Харків, Україна). Харків: СПД ФЛ, 2008. С. 369–370.

7. Зізда Ю. Особливості розподілу вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris* L.) в Ужанському національному природному парку. *Матеріали міжнародної науково-практичної конференції «Роль гірських резерватів і національних парків у збереженні природної спадщини гірських територій»* (22–23 вересня). В. Березний, 2009. С. 97–99.

8. Зізда Ю. Погризи дендрофільних гризунів та можливості їх видової ідентифікації. *Матеріали IX наукової конференції молодих вчених «Наукові основи збереження біотичної різноманітності»* (1–2 жовтня, м. Львів). Львів, 2009. С. 111–112.

9. Зізда Ю. Дослідження стану популяції білки звичайної у парках м. Ужгород. *Тези доповідей конференції молодих дослідників-зоологів 2009* (м. Київ, Інститут зоології НАН України, 8–9.04 2009 р.). Зоологічний кур'єр №3. Київ, 2009. С. 18–

19.

10. Зізда Ю. Е. Звичайна вивірка (*Sciurus vulgaris*) в містах Закарпаття. Проблеми вивчення і охорони тваринного світу у природних і антропогенних екосистемах. *Матеріали міжнародної наукової конференції*, присвяченої 50-річчю з часу опублікування регіонального зведення «Животный мир Советской Буковины» (м. Чернівці, 13 листопада 2009 р.). Ред. І. В. Скільський, Н. А. Смірнов. Чернівці: Друк Арт, 2010. С. 87–91.

11. Зізда Ю. Кольорові форми вивірки (*Sciurus vulgaris* L.) у колекціях зоологічних та природничих музеїв України. *Природнича музеологія*. Випуск 5. Київ, 2019. С. 167–169.

SUMMARY

Voynarovych Yu. E. Autecological features of *Sciurus vulgaris* in the synantrophy conditions of the plant covering in the South-Western macroslope of the Ukrainian Carpathians. – Qualifying scientific work on the rights of manuscript.

Thesis work forgetting of a candidate degree in biological sciences by the specialty 03.00.16 – Ecology. – Institute of Ecology of the Carpathians of National Academy of Sciences of Ukraine, Lviv, 2020.

Thesis devoted to autecological aspects researching and color fur variability of Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in the Southwestern macro-slope of the Ukrainian Carpathians with focus on synanthropic factor.

Red squirrel belongs to Family Rodentia, Tribe Sciurini, Genus Sciurus, Species *Sciurus vulgaris*. This is the typical species with from 23 to 40 distinguished subspecies. Theriological reviews recollect the “Squirrel” name like “Veverka”. In scientific papers to 1932 and after 1991 this name also prevailed. In the period 1933–1991 synonym “Bilka” had been adding to the name “Veverka” or take it out. Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) – is a tree species of rodents and belongs to middle size mammals which are very variability by their coloration. The red squirrel prefers synanthropic biotopes.

Tree rodents as a mandatory element of forest biotopes are researching objects during the historical development of theriology. From 1990 to 2015, studies on the ecology of squirrels, including their nutritional and social behavior, number and gender distribution, fur color variability, identification of subspecies, are relevant. In the literature, Red squirrel subspecies are described only through the color of fur.

From the beginning of the twentieth century to now, scientists have been focusing on the black squirrel's appearance in different regions and have made many assumptions about the origin of their fur color. In spite of so many assumptions diversity, they don't give fully explaining of Red squirrel subspecies differentiation. There are much-mixed explaining about differentiation of Red squirrel on subspecies, their coloration variations, in feeding and mating behavior, spreading, biotopes differences, so on.

From the point of view of geneticists, the dark coloring of squirrels as a trait could be captured in the phylogenetic process for adapting squirrels to the environmental temperature factor. Probably with black squirrels is a similar situation and black color also fixed as a feature for melanism. If that is right, so we can explain the difference in the food behavior between colored forms. Thus, researching of geographic and colour variability of Red squirrel that are also relevant today.

In accordance with the relevantly of the dissertation problem, a study of the population's characteristics of squirrel's different color forms the ordinary was conducted, and the elements of their food and breeding behavior in the conditions of the Southwestern macro-slope of the Ukrainian Carpathians were described.

For the first time, the relationship of different colored forms with other guild members and the main enemy is shown. The morphological differentiation of the species from the point of view of the functional stability of color forms is investigated. The difference between color forms, widespread in the West, Center, and North of Ukraine by a number of skull morphological features, was revealed. For the first time, the squirrel's color forms distribution by the gradients of the main factors: altitude, humidity and vegetation type of the Southwestern Macro-slope of the Ukrainian Carpathians is analyzed.

On the basis of the processed material, the colored forms was evaluated in terms of their adaptation to environmental conditions. These data substantially supplement information on the structural and functional organization of the squirrel's population in the Southwestern Macro-slope of the Ukrainian Carpathians and allow to scientifically substantiate measures to preserve the intrinsic variability of the species and the basics of ensuring the stability of the squirrel's population in natural local settlements.

The dissertation is based on findings of color forms collected on the basis of own research (2004–2018), questionnaires (2004–2007), work with observation cards (2009–2014), the database of the statistical bulletin (1999–2007) on the management of hunting in Ukraine (form "2 TP Hunting"), as well as museum collections during 2004–2017.

Due to the high color variability of the Red squirrel, the study of this species was conducted in two directions: biological and ecological. The study of biology is considered from three aspects, namely: nutrition, physical activity, and species settlements. The study of environmental aspects consisted of explaining the particular ecological patterns of the existence of color forms of Red squirrel, where a complex use of methods was necessary. The material was collected during in-station site surveys in different areas of the region through direct observations. Mathematical and statistical methods were used to process the data. As a result of the conducted researches, it was possible to establish the following: three colored forms of squirrel (black, brown, red) are distributed on the Southwestern macro-slope of the Ukrainian Carpathians. In general, there are four color forms in Ukraine: black, brown, red and orange.

Black form (back is from black to dark brown, with red or no and pure white belly, tail with low gray strips without red). Brown form - (brown, red-brown back with or no gray sides, belly is white, the tail is with or no red; other shades of brown to reddish). Red shape (red, light red fur). Orange form (color varies from red to orange with or without ash-tint). The black form is typical (model), widespread in Rakhiv City, high mountain areas of Transcarpathian region; brown form – typical, widespread in Uzhgorod, occurs as a rule in the foothills of the region, red, widespread in the plains of Transcarpathia and

beyond the Carpathians, (typical, Lviv). It is also the brightest form for the Carpathian region; orange form is widespread outside Western Ukraine, it is the brightest orange color of squirrel (typically occurs of this form is in Kharkiv). The black and red forms are spatially delimited and form a relatively sparse cohabitation area, which is predominantly an anthropogenic area of the study area. Mixed populations of color forms of squirrels are evidently formed by their interpenetration into the synanthropic environment and by hybridization due to their life in unnatural areas and by the disruption of isolation mechanisms in the area.

According to the spectroscopic studies, the color forms of the squirrels are not clearly different from each other. Obviously, the differentiation of the squirrels into different color forms should be distinguished not by the color of the fur, but by its intensity or saturation, which, in fact, may indicate the adaptive value of the color of the fur for the squirrel.

The clearest boundaries between colored forms are observed where heterogeneous landscapes converge. Darker and brighter squirrels in the Carpathians are more clearly distinguished. Dark-colored squirrels show a clear attachment to mountain regions.

In Ukraine, there are several subspecies, and accordingly, several colored forms. The black form of the squirrel is common in only two (mountain) regions in Ukraine.

In urban landscapes of the Transcarpathian region, the squirrel is more numerous than in natural locations. The reason for increasing diversity in the commensal environment may be the weakening of selection due to the favorable conditions for different forms (mixed forests – brown and red form, coniferous forests - black; a city where heterogeneous vegetation – two forms). The low number of predators – the lack of directed selection – allows maintaining a high level of variability.

In the anthropogenic settlements of the Southwestern Macro-slope of the Ukrainian Carpathians, several color forms coexist, which obviously reflects their ability to adapt to the relevant environmental conditions. In natural settlements, colored forms are usually spatially separated. Overall, brown in color is quantitatively prevalent in the study area.

In Ukraine, black and brown forms of squirrel are widespread at altitudes of 200 to

1000 meters above sea level. The red color form occupies heights from 100 to 500 m in both natural and anthropogenic zone. Red-form of squirrel meets at altitudes up to 200 meters above sea level, mainly in the anthropogenic zone. This color pattern extends beyond the Carpathian region only.

According to studies of squirrels and glires in biocenosis, the squirrel occupies a separate position, secured by a sufficiently wide ecological niche, and competitive relationships with glires are minimal. Accordingly, the intrinsic variability of the squirrel of the ordinary is justified and maybe further directed to significant differences within the same population. On a number of craniometric features color forms of squirrel can be distinguished among themselves. Due to the increased variability of the red form, there is an overlap of its morphological features with ore and black + brown. Accordingly, we can assume that the geographical variability of the species is caused by the red form of squirrel.

According to the results of factor analysis, the impact of each of the investigated factors does not exceed 20%. It can be assumed that the variability of craniometric features is a complex effect of different forms of variability. There is a distinction between colored forms in mountain ecosystems, with a large gap in the number of registrations between forms. Light-colored forms in the mountains rarely occur without any confinement to the type of forest. In cities, different forms occupy different types of land.

The color squirrel polymorphism common in the region is an adaptation of the species to the specific conditions of the region. Dark-colored squirrels (black and brown forms) are most adapted to the mountainous conditions of the region, its natural moisture conditions and forest conditions. For light-colored forms (red in western Ukraine and orange outside the Carpathian region), foothills and flat conditions are optimal for existence. The conducted researches allow us to create and implement a database on the distribution of different colored forms of the squirrel on protected sites of the region in order to constantly account for different populations of squirrel and to ensure their gene pool. In order to preserve the heterogeneity of the population, squirrels in the studied region should be available both natural and anthropogenic habitats characteristic of a squirrel's of

different color forms, which is best realized in the eco-network system, since the latter includes anthropogenic settlements in natural locations.

Keywords: red squirrel, color variability, Ukrainian Carpathians, color form (phase), subspecies coexistence, morphological squirrel's diversity.

PUBLICATION LIST OF APPLICANT FOR A DEGREE

Articles in the editions included in the Ukrainian and international scientific databases:

1. Zizda Yu. The black form of the Red squirrel (*Sciurus vulgaris carpathicus*) in Uzhhorod. *Vestnik Zoologii*, 2005. V 39. №4. P. 84.
2. Zizda Yu. Changeability and analysis of the coat colouring of different subspecies of *Sciurus vulgaris*. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*, 22. P. 179–185.
3. Zizda Yu. Distribution of the coloured phases of squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the Transcarpathians and adjacent regions of Ukraine. *Scientific Bulletin of the Uzhhorod University. Series Biology*. V.17. P. 147–154.
4. Zizda Yu. Estimation of a diversity of color forms of the Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in synanthropic and natural habitats in the Transcarpathian region. *Proceedings of the Theriological School*. Lugansk, 2006. V.8. S. 126–132.
5. Zizda J. The distribution of the Red squirrel colored forms and some aspects of their behavior in the City parks of Uzhgorod. *Visnyk of Lviv University. Series Biology*. Lviv, 2009. №51. P. 93–101.
6. Zizda J. Life-threatening methods for studying the ecology of animals and their significance in studies on the *Sciurus vulgaris* example. *Proceedings of the Theriological School*. Lugansk, 2010. V. 10. P. 115–127.
7. Zizda J. Dynamics of number of population of red squirrel and *Martes martes* Pine Marten in conditions of Western regions in Ukraine. *The dynamics of biodiversity*. Lugansk, 2012. P. 125–128.

8. Zizda J. Polymorphism by intensity of the coat coloring in mammals. *Proceedings of the Theriological School*. Kiev, 2016. V. 14. P. 121–133.

9. Zizda J. E. The colour phases of the European red squirrel in Ukraine: Similarities and differences by craniometric characters. *Biosystems Diversity*, 2018.26(3), P. 183–187. doi: 10.15421/01182. (Web of science).

Approbation of the dissertation materials

1. Zizda Yu. The familiar stranger. The community. *Information and analytical bulletin of the project* “Protect the Carpathians by the efforts of the community”. Uzhgorod, 2005. No. 6. P. 10–13.

2. Zizda Yu. E. To the question of the status of colored forms of the Red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the Ukrainian Carpathians. The basic principles of preserving biotic diversity. *Materials of the eighth scientific conference of young scientists* (Lviv, November 5–6, 2007). Lviv, 2007. P. 92.

3. Zizda Yu. Morphological and color variation of the verification – Red squirrel in museum collections. Scientific and exposition activity. *Materials on the conference* devoted to the 145th anniversary of the foundation of the Museums in Chernivtsi (May 15, 2008). S. 156–158.

4. Zizda Yu. E. Life-time methods of research of dendrophilic rodents. The significance and perspectives of stationary research for biodiversity conservation. *Materials of the international scientific conference* devoted to the 50th anniversary of the functioning of the high-biological center “Pozhyzhevskia” (September 23–27, 2008). Lviv, 2008. S. 150–151.

5. Zizda Yu. Competitive relations of dendrophilic rodents from the standpoint of their ecomorphological variability. *IV International scientific conference* of students and postgraduates “Youth and the progress of biology” (April 7–10, 2008). Lviv, 2008. S. 256.

6. Zizda Yu. Regarding the color variation of the verification of the Red squirrel and the reassessment of the hypotheses about the causes of the darkening of the

her fur. "Biology: from molecule to biosphere." *Materials of the 3-rd International Conference of Young Scientists* (Nov. 18–21, 2008, Kharkiv, Ukraine). Kharkiv: SPD FL, 2008. S. 369–370.

7. Zizda Yu. Features of the distribution of the test (*Sciurus vulgaris* L.) in Uzhansky National Nature Park. *Materials of the international scientific-practical conference* "The role of mountain reserves and national parks in preserving the natural heritage of mountain territories" (September 22–23, V. Berezny). V. Berezniy, 2009. P. 97–99.

8. Zizda Y. Spit bumps dendrophilic rodents and the possibilities of their species identification. *Materials of the IX scientific conference of young scientists* "Scientific bases for preservation of biotic diversity" (October 1–2, Lviv, Lviv). Lviv, 2009. P. 111–112.

9. Zizda Yu. Investigation of the population of the red squirrel in Uzhgorod parks. *Abstracts of the Conference of Young Scientists-Zoologists*, 2009 (Kyiv, Institute of Zoology of NAS of Ukraine, 8–9.04.2009). Kyiv, 2009. (Zoological Course N 3). S. 18–19.

10. Zizda Yu. Ed. Red Squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Cities of Transcarpathian region. Problems of studying and protecting the fauna in natural and anthropogenic ecosystems. *Materials of the international scientific conference* devoted to the 50th anniversary of the publication of the regional edition "Animal World of Soviet Bukovina" (Chernivtsi, November 13, 2009). Ed. I. V. Skilsky, N. A. Smirnov. Chernivtsi: PrintArt, 2010. S. 87–91.

11. Zizda, Yu. Colour forms of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in collections of zoological and natural history museums of Ukraine. *Natural History Museology*. Volume 5. Kyiv, 2019. S. 167–169.

ЗМІСТ

АНОТАЦІЯ	2
СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗДОБУВАЧА.....	7
SUMMARY	10
PUBLICATION LIST OF APPLICANT FOR A DEGREE	15
ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ПОНЯТЬ	21
ВСТУП.....	23
РОЗДІЛ 1. ІСТОРИЧНИЙ НАРИС ЗООЛОГО-ГЕОГРАФІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ ВИВІРКИ ЗВИЧАЙНОЇ.....	29
1.1. Історія вивчення вивірки звичайної	29
1.2. Вивчення генетичних особливостей виду	34
1.3. Кольоровий поліморфізм, причини різноманіття вивірок.....	36
РОЗДІЛ 2. ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	57
2.1. Фізико-географічні умови регіону	57
2.2. Клімат регіону досліджень.....	60
2.3. Історія формування лісів Карпатського регіону	62
2.4. Нарис рослинності й фауни регіону.....	64
2.5. Мережа природно-заповідних територій.....	67
2.6. Особливості антропогенної трансформації рослинного покриву регіону та їх вплив на флору і фауну.....	69
РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	73
3.1. Характеристика дослідженого матеріалу	73
3.2. Методи дослідження.....	74
3.3. Стаціонарні ділянки обрані для проведення досліджень	80

РОЗДІЛ 4. КОЛЬОРОВА МІНЛИВІСТЬ ХУТРА ВИВІРКИ ЗВИЧАЙНОЇ ТА СПІВІСНУВАННЯ РІЗНИХ ФОРМ У РЕГІОНІ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	84
4.1. Результати спостережень за вивірками на стаціонарних ділянках.....	84
4.2. Кольорові форми вивірки у колекціях зоологічних музеїв	92
4.3. Розподіл кольорових форм вивірок за адміністративними районами Закарпатської області	98
4.4. Співіснування кольорових форм	99
4.5. Кольорові форми вивірки в цифрах	101
РОЗДІЛ 5. ХАРАКТЕР ПОШИРЕННЯ КОЛЬОРОВИХ ФОРМ ВИВІРКИ ТА ДЕЯКІ ПОПУЛЯЦІЙНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВИДУ	109
5.1. Розподіл підвидів вивірки в Україні, зміни їх ареалів	109
5.2. Відносна щільність популяції виду в регіоні досліджень	117
5.3. Синантропія вивірки. Характер розподілу вивірок у антропогенно зміненому ландшафті.....	119
5.4. Річний, сезонний, щомісячний перерозподіли та окремі аспекти поведінки кольорових форм виду на прикладі парків м. Ужгород.....	125
РОЗДІЛ 6. ЗВ'ЯЗОК РІЗНИХ КОЛЬОРОВИХ ФОРМ ВИВІРКИ ІЗ ІНШИМИ ПРЕДСТАВНИКАМИ ГІЛЬДІЇ ТА ОСНОВНИМ ВОРОГОМ.....	132
6.1. Взаємодія виду із іншими дендрофілами	132
6.2. Співіснування вивірки звичайної із куницею лісовою на прикладі Ужанського НПП	137
РОЗДІЛ 7. МОРФОЛОГІЧНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЇ ВИВІРКИ З ТОЧКИ ЗОРУ ЇЇ ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ СТАБІЛЬНОСТІ	147
7.1. Морфометрична характеристика вивірки. Індивідуальна мінливість	147
7.2. Дослідження відмінностей між кольоровими формами вивірки	150

РОЗДІЛ 8. РОЗПОДІЛ КОЛЬОРОВИХ ФОРМ В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ ЗА ГРАДІЄНТАМИ ОСНОВНИХ ЧИННИКІВ ТА ЕКОЛОГІЧНА ІНТЕРПРЕТАЦІЯ ПОТЕМНІННЯ ХУТРА ВИВІРКИ	157
8.1. Вплив висоти над рівнем моря, вологості повітря, типу рослинності регіону на розподіл кольорових форм вивірки.....	157
8.2. Екологічна інтерпретація кольорової мінливості вивірки або адаптивне значення кольорових форм вивірки в регіоні досліджень	166
8.3. Зоологічна оцінка екологічного значення кольорової мінливості вивірки	171
ЛІТЕРАТУРА.....	184
ДОДАТКИ.....	208
Додаток 1. Опис гіпотез щодо наявності різнокольорових особин та підвидів у вивірки звичайної з літератури	208
Додаток 2. Перелік знахідок кольорових форм, що зберігаються у зоологічних музеях	212
Додаток 3. Гістограми кожної із 18 краніометричних ознак на нормальність вибірки трьох кольорових форм вивірки звичайної	218
Додаток 4. Опис ділянок, де було проведено спостереження	221
Додаток 5. Результати статистичних опрацювань	227
Додаток 6. Кольоровий поліморфізм з точки зору адаптивності ссавців	243
Додаток 7. Акти впровадження	251

ПЕРЕЛІК ВИКОРИСТАНИХ ПОНЯТЬ

АДАПТАЦІЯ – властивість живих систем пристосовуватися до умов навколишнього середовища.

АРЕАЛ – ділянка поширення організмів різних таксономічних категорій чи типів угруповань, а також схожих умов.

ЕКОЛОГІЧНА НІША – фізичний простір із властивими йому екологічними умовами, що визначають існування будь-якого організму; місце виду в природі, яке включає не лише положення його в просторі, а й функціональну роль у біогеоценозі та ставлення до абіотичних чинників середовища існування. Екологічна ніша характеризує ступінь біологічної спеціалізації (адаптації) даного організму (популяції), зокрема його місце в ланцюгах живлення. Це – місце популяції певного виду в екосистемі, яке визначає не лише положення її у просторі, а й функціональну роль у біотичному угрупованні, відношення до комплексу абіотичних і біотичних чинників, тобто ступінь біологічної спеціалізації, включаючи функціональні зв'язки з іншими компонентами біотичного угруповання.

МАСКУВАННЯ – здатність тварин різними засобами ставати непомітними або нецікавими для ворогів чи жертви, на яку вони полюють. Маскування характерне в усіх систематичних групах тваринного світу. Забезпечується певними формами тіла чи окремих його частин, забарвленням, інстинктами, елементами поведінки, сформованими у процесі природного добору.

ПІДВИД – географічно або екологічно відокремлена частина виду, особини якої під впливом факторів середовища набули стійких особливостей, що відрізняють їх від інших частин даного виду. В природі особини з різних підвидів можуть вільно схрещуватися. Підвиди в рамках виду розрізняються за морфологічними ознаками.

КОЛЬОРОВА ФОРМА – це різні популяційні групи особин, відмінні за характером забарвлення їх зовнішніх покривів.

ПОПУЛЯЦІЯ – сукупність особин одного виду, здатна до самовідновлення і відмежована від інших сукупностей цього ж виду екологічними чи біологічними бар'єрами, що ускладнює обмін генетичною інформацією. Характерні ознаки – чисельність, народжуваність, смертність, приріст, біотичний потенціал, розподіл організмів за віком, характер розміщення організмів у межах території, темп росту. Це сукупність організмів одного виду, що займають обмежений ареал (територія поширення), мають спільне походження за фенотипом та географічно ізольовані від інших популяцій даного виду, можуть вільно схрещуватися і дають плодюче потомство.

СУБПОПУЛЯЦІЯ – група схрещуваних між собою особин з дуже обмеженою міграцією всередині популяції або виду.

УГРУПОВАННЯ – сукупність організмів різних видів, об'єднаних певними взаємовідносинами, територією проживання і впливом комплексу зовнішніх умов існування, система певного рівня організації живої речовини. Угрупування – комплекс видів живих організмів, що входять до складу однієї екосистеми. Угрупування є частиною локальної біоти і формується популяціями видів (помилково нерідко вказують «видами»), що входять до складу одного біоценозу або однієї екосистеми. Оскільки межі біоценозів та екосистем не можуть бути чітко обмеженими у просторі й часі, межі і обсяги угруповань часто є умовними. Складовими угруповань є гільдії, проте нерідко обсяг угруповання звужуються до обсягу гільдії, або, навпаки, розширююся до обсягу всього фітоценозу, зооценозу або всієї біоти. Угрупуванням вважається локальна флора або локальна фауна, що досліджується, в обсязі певної облікової групи (наприклад, макрофіти, гризучі комахи, дрібні ссавці).

Словник-довідник сучасних екологічних та природоохоронних термінів / [укл. Гончаренко Г. Є., Совгіра С. В.]. – К.: Наук. світ, 2010.

ВСТУП

Актуальність теми. Дендрофільні гризуни є важливим структурним елементом лісових екосистем [56]. Однак, багато питань щодо їх ролі у лісових екосистемах, біоіндикаційного значення, популяційних характеристик і біоценотичних зв'язків, лишаються нез'ясованими й потребують комплексного вивчення. Антропогенна трансформація лісів призводить до зменшення чисельності й змін структури популяцій дендрофільних гризунів і до порушення їхніх біоценотичних зв'язків. Унаслідок цього відбувається зміна структурно-функціональної ролі цих тварин в угрупованнях лісових мікромамалій. Вивірка звичайна (*Sciurus vulgaris* L.) – деревний вид гризунів, дендрофіл, що належить до групи середньорозмірних ссавців – дуже мінливий за кольором хутра, схильний до синантропії вид. Оскільки відомо, що вивірка у регіоні досліджень займає важливе місце в структурно-функціональній організації лісових екосистем [80, 81, 92], а в останні десятиліття і в антропогенних угрупованнях [60], дослідження явищ формування й взаємодії, адаптивного значення, екологічного статусу кольорових форм вивірки в умовах конкретних регіональних умов є важливими для оцінки можливих антропогенних змін лісових екосистем і ролі цього виду в них. Ці питання досі досліджені недостатньо, хоча це становить неабиякий теоретичний і практичний інтерес. Актуальним залишається вивчення диференціації кольорових форм вивірки й виявлення причин і наслідків мінливості виду, перспектив його подальшої диференціації та розмежування популяцій різних кольорових форм, а також досі не оцінено значення цих форм для адаптації виду в умовах антропогенних змін середовища. Це важливо, зокрема, в контексті збереження виду, оскільки *S. vulgaris* включено до Червоного списку IUCN як вид, що знаходиться під певною загрозою [219], та до Додатку III Бернської конвенції за 3 категорію [89].

Мета роботи. Аналіз аутоекологічних особливостей кольорових форм

вивірки та визначення екологічного значення диференціації популяції виду для його існування.

Для досягнення мети дослідження поставлено такі завдання:

1. Дослідити кольорову мінливість хутра вивірки та визначити основні кольорові форми на території південно-західного макросхилу Українських Карпат.
2. Дати характеристику сучасного поширення виду й оцінку відносної щільності популяції в регіоні досліджень.
3. Проаналізувати співіснування кольорових форм вивірки із ворогом та з гризунами-дендрофілами, що знаходяться у межах однієї лінії ресурсу у західних регіонах України.
4. Провести аналіз морфометричних ознак виду на Заході, Центрі та Півночі України.
5. Проаналізувати розподіл екологічних форм вивірки за градієнтами основних екологічних чинників (висотний, лісорослинний, умов синантропізації середовища) на південно-західному макросхилі Українських Карпат.
6. Дослідити та інтерпретувати з екологічних позицій потемніння кольору хутра вивірки в регіоні досліджень, у тому числі в контексті адаптаційного значення.
7. Дати екологічну оцінку екологічного значення кольорової мінливості вивірки.

Об'єкт досліджень. Угрупування кольорових форм вивірки південно-західного макросхилу Українських Карпат.

Предмет дослідження. Аутоекологія різних форм вивірки та їх структурно-функціональні особливості в екосистемах регіону.

Методи дослідження. Польові: прижиттєві методи дослідження, польові зоологічні – для проведення обліків вивірок в регіоні досліджень; еколого-фітоценотичні – для відбору й закладання тимчасових пробних площ і характеристики лісових помешкань вивірки звичайної; зоогеографічні – для визначення просторової організації вивірки та її кольорових форм;

експериментально-зоологічні – для вивчення біологічних особливостей виду і його кольорових форм. Камеральні: анкетування, картування, аналіз картотек, робота із науковими колекціями тощо – для опрацювання музейних колекцій, збір загальної інформації про наявність вивірок та приналежність їх до відповідної кольорової форми; математико-статистичні – для аналізу польових матеріалів та експериментальних даних.

Наукова новизна роботи. Уперше досліджено кольорову мінливість вивірки звичайної, поширення та співіснування різних кольорових форм цього виду, а також характер їх розподілу у синантропному й природному середовищі південно-західного макросхилу Українських Карпат. Досліджено популяційні характеристики різних кольорових форм вивірки звичайної та елементи їх харчової й гніздової поведінки в умовах регіону досліджень. Уперше показано зв'язок різних кольорових форм із іншими представниками гільдії та основним ворогом вивірки. Досліджено морфологічну диференціацію виду в аспекті функціональної стабільності кольорових форм. Виявлено різницю між різними кольоровими формами, поширеними на Заході, Центрі та Півночі України за низкою морфологічних ознак черепа. Уперше проаналізовано розподіл кольорових форм вивірки за градієнтами основних чинників: висоти над рівнем моря, вологості повітря та типу рослинності південно-західного макросхилу Українських Карпат. На основі опрацьованого матеріалу оцінено формоутворення кольорових форм в аспекті їх адаптації до умов середовища. Ці дані істотно доповнюють інформацію про структурно-функціональну організацію популяції вивірок на південно-західному макросхилі Українських Карпат та дають змогу науково обґрунтувати заходи щодо збереження внутрішньовидової мінливості виду та основи забезпечення стабільності популяції вивірок у природних локальних поселеннях.

Практичне значення одержаних результатів. Отримані результати важливі для уточнення та розробки нових напрямів еколого-фауністичних досліджень гризунів південно-західного макросхилу Українських Карпат,

наукового обґрунтування проектів розвитку мережі природно-заповідних територій, для складання кадастрово-довідкових карт тваринного населення регіону. Усі дані зібрані та опрацьовані для використання у геоінформаційних системах, що розробляються для природно-заповідного фонду України. Матеріали щодо вертикального й біотопічного поширення, ландшафтно-біотопічної приуроченості можуть бути корисними під час вивчення епізоотій регіону.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертація виконана у рамках комплексних планових держбюджетних науково-дослідних тем Інституту екології Карпат НАН України: № 0104U010782 «Біорізноманітність в антропогенно трансформованому ландшафті: особливості генезису та проблеми збереження у зв'язку з формуванням екомережі»; № 0107U005455 «Структурно-функціональні параметри популяцій як біомаркери стану екосистем у сучасних умовах трансформації середовища»; № 0110U000205 «Розробка наукових засад оселищної концепції збереження біорізноманіття як методичної основи охорони природи в антропогенно трансформованому середовищі».

Особистий внесок здобувача. Самостійно проведено збір матеріалу, групування, аналіз отриманих даних, опис результатів та зроблено висновки щодо предмету дослідження. Низку досліджень та статистичні розрахунки проведено спільно з працівниками Карпатського біосферного заповідника, Ужанського НПП, Національного науково-природничого музею НАН України, м. Київ та за підтримки ГО «Екосфера», м. Ужгород й Інституту екології Карпат НАН України, м. Львів. Права співпраці та співавторства не порушені.

Апробація результатів дисертації. Основні результати дисертації викладено у доповідях та обговорено на міжнародних, загально-українських й регіональних наукових конференціях і семінарах: XII Міжнародна теріологічна школа-семінар «Синантропія ссавців та фауна урбоекосистем», (м. Луганськ, 25-29 листопада 2005 р.); XIII Теріологічна школа-семінар «Раритетна теріофауна» (м. Кам'янець Подільський, 9-13 жовтня 2006 р.); VIII наукова конференція молодих учених (м.

Львів, 5-6 листопада 2007 р.); XIV Теріошкола «Моніторинг фауни та дистанційні дослідження ссавців» (м. Чорнобиль, 24-28 вересня 2007); Конференція молодих дослідників-зоологів (м. Київ, 8-9 квітня 2008 р.); IX наукова конференція молодих вчених «Наукові основи збереження біотичної різноманітності» (м. Львів, 1-2 жовтня 2009 р.); Міжнародна наукова конференція, присвячена 50-річчю з часу опублікування регіонального зведення «Животный мир Советской Буковины» на тему «Проблеми вивчення і охорони тваринного світу у природних і антропогенних екосистемах» (м. Чернівці, 13 листопада 2009 року); Перша наукова конференція з циклу «Динаміка біорізноманіття» (м. Луганськ, 19-21 квітня, 2012 р.); II наукова конференція «День зоологічного музею» (м. Київ, 2013 р.); XXIII Теріологічна школа-семінар «Чужорідні та ключові види ссавців в екосистемах» (НПП «Слобожанський», 26 вересня – 1 жовтня 2016 р.); XXV Теріологічна школа-семінар «Фауна в умовах глобальних змін довкілля» (с. Селезінка, Поліський ПЗ, 25-28 вересня 2018 р.); V Міжнародна конференція «Природничі музеї в Україні: становлення та перспективи розвитку», (м. Київ, 7-8 жовтня 2019 року).

Публікації за темою дисертації. За темою дисертації опубліковано 20 друкованих праць, у тому числі 9 статей: 1 – у міжнародному фаховому науковому виданні; 4 у фахових наукових виданнях України, 4 статті у збірниках наукових праць та 11 тез і матеріалів – у збірках конференцій.

Структура та обсяг роботи. Дисертація складається зі вступу, восьми розділів, висновків, списку використаних джерел (245 позицій) та 7 додатків. Загальний обсяг дисертації становить 254 сторінки, з них основний текст викладено на 166 сторінках (зі списками літератури за розділами), ілюстровано 46 рисунками та 15 таблицями.

Подяка: Автор вдячна науковому керівникові (Інститут екології Карпат НАН України) О.О. Кагалу за постійну допомогу й підтримку під час виконання робіт, доброзичливе й водночас прискіпливе керівництво роботою; І.В. Загороднюку (Національний науково-природничий музей НАН України,

м. Київ) за важливі й актуальні консультації під час планування досліджень та обговорення їх результатів, за редагування тексту й моральну підтримку під час виконання роботи. За допомогу під час проведення досліджень дякую співробітникам і керівникам зоологічних музеїв: О.О. Луговой, А. А. Крон (Зоологічний музей ДВНЗ «УжНУ»), А.А. Бокотей, Н. Черемних (Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів), І.В. Шидловський, А.М. Затушевський (Зоологічний музей ЛНУ), О.Є. Зиков (Зоологічний музей КНУ ім. Т. Г. Шевченка). За консультативну допомогу в опрацюванні даних вдячна співробітникам, П.Н. Пескову (Національний науково-природничий музей НАН України, м. Київ) та І. Синявській (Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України). За особисті повідомлення, важливі коментарі висловлюю подяку О.В. Корчинському, О.Ю. Мателешко (біологічний факультет ДВНЗ «УжНУ») та М. Шквирі (Інститут зоології НАН України). За допомогу у проведенні анкетування – І.В. Дикому та Є.Б. Сребродольській (біологічний факультет ЛНУ). Висловлюю подяку колегам, які накопичували знахідки про вивірок та куниць, а також на прохання автора заповнювали анкети: О. Довганичу й В. Покин'ячереда (Карпатський біосферний заповідник), О. Станкевич та Н. Дерев'янченко (РМЕО “ЕКОСФЕРА”), а І.Ю. Іванезі – за організацію збору цих матеріалів. За підтримку, натхнення, розуміння, дякую своєму чоловікові, І. Войнаровичу.

Список використаних джерел

1. Зайцева Г. Ю. Структура популяцій та біоценотичні зв'язки дендрофільних гризунів в екосистемах кам'янецького придністров'я. дис.канд.біол.наук. Львів, 2008. 275 с.
2. Зізда Ю. Е. Оцінки різноманіття кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у синантропних і природних місцезнаходженнях Закарпаття. Фауна в антропогенному середовищі. *Праці Теріологічної школи, випуск 8*. Луганськ, 2006. С. 126–132.

3. Кирис И. Д. Белка. Киров. 1973 б. 423 с.
4. Кирис И. Д. Экология обыкновенной белки. *Автореферат док. дисс.* Ленинград, 1973 а. 46 с.
5. Конвенція про охорону дикої фауни і флори та середовищ існування в Європі (Берн, 1979). Київ: Мінекобезпеки України, 1998. 76 с.
6. Корчинский А. В. Грызуны Украинских Карпат (итоги исследования). *Вопросы охраны и рационального использования растительного и животного мира Украинских Карпат*. Ужгород: МОИП (Ужгородск. отд.), 1988. С. 156–173.
7. Shar, S., Lkhagvasuren, D., Bertolino, S., Henttonen, H., Kryštufek, B. & Meinig, H. *Sciurus vulgaris*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. 2008. Doi: 10.2305 (Онлайн ресурс).

РОЗДІЛ 1

ІСТОРИЧНИЙ НАРИС ЗООЛОГО-ГЕОГРАФІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ ВИВІРКИ ЗВИЧАЙНОЇ

1.1. Історія вивчення вивірки звичайної

Білка звичайна – вивірка або білка – (лат, *Sciurus* від грец, σκῖα – тінь, грец, ουρά – хвіст) – належить до ряду гризунів (Rodentia), родини білячих (Sciuridae), вид роду білка (*Sciurus*). *Sciurus vulgaris* є типовим видом у межах якого розрізняють від 23 до 40 підвидів [182].

Спільний предок вивірок родини білячих жив 30–40 мільйонів років тому (кінець Еоцену – початок Олігоцену) і дав початок 278 сучасним видам цієї родини [117, 209]. Найстаріші викопні рештки вивірок відомі з раннього Олігоцену з території штату Монтана у США [189–191].

В українській теріологічній літературі існує дві версії родової назви *Sciurus*. У хронології в теріологічних оглядах рід згадується таким чином (за Словником

Грінченка): 1920/1927 вивірка, білка [158, 159], 1925 вивірка [155], 1928/1931 вивірка [119], 1938/1952/1965 білки [90, 91, 106], 1956 білка, вивірка [142], 1983 білка, вивірка [104], 1997 вивірка [55], 1999–2006 вивірка [33, 42, 45, 48], 2005/2006 вивірка (білка) [12, 27]. У працях до 1932 року і після 1991 переважає назва «вивірка», у період 1933–1991 року до цієї назви ставили синонімом «білка» або вилучали.

Дендрофільні гризуни, як невід’ємний елемент лісових екосистем, є об’єктами досліджень зоологів впродовж історії розвитку теріології [16, 27, 56, 72, 87, 131]. Після цього у літературі з’явилося кілька нам доступних праць, де згадується вивірка звичайна. Це, як правило, переліки фауни, наприклад, Марморошу, або фауністичні, узагальнюючі роботи, що стосуються карпатського регіону [146]. Лише у кінці XIX століття, крім праць із описом нових підвидів вивірки, з’являються перші спеціальні роботи – наприклад, «Белка. Природа и охота» – дослідження М. А. Мензбира (Мензбир, 1878: цит. за [142]. Спеціальні роботи по вивірці з’явилися лише у першій половині XX ст, де описані особливості біології і екології виду, наприклад у працях «Биология размножения обыкновенной белки», «Периодичность в колебании численности обыкновенной белки», «Экология Белки» [151, 152]. У цих працях Формозов А. Н., Наумов Н. П., Кирис И. Д. подають інформацію про зовнішній вигляд, поширення, харчування, розмноження, активність, міграції вивірок. Також досліджено ареал цього виду, з огляду на присутню його кольорову мінливість. Відомі в цей час вузько-спеціалізовані роботи, наприклад, німецька праця Р. Люгріга [202], де описано поширення, зовнішній вигляд різних підвидів вивірок. Вивчення біологічних та екологічних особливостей виду продовжувалося до початку XXI століття, аж поки питання кольорової мінливості та формування різних підвидів не стало першочерговим. У цей період вивчаються лише суміжні території із Закарпаттям – Словаччина, Польща, Румунія, Угорщина, Івано-Франківська, Дрогобицька та Чернівецька області України [146].

Із значної кількості робіт по вивірці періоду 1940–2000 років – є підсумками проведених досліджень. Фауністичні, – де детально проаналізовано вивірку, в тому числі і у Східних Карпатах – С. І. Огньова [111], у Прикарпатті – І. Ф. Андрєєва [4]; монографічні – І. Д. Шнаревича [229] – в Українських Карпатах, І. Д. Кіріса [79–81]. Фауністичні роботи цього часу відомі і з Росії: А. С. Строганової [140], Н. Н. Руковського [128]. Як в Україні, так і за кордоном, поширені фауністичні праці, де є лише коротка інформація або перелік видів, включаючи вивірку. Це визначники [13, 19, 20, 23, 26, 29, 30, 193]. У цей період відома й монографічна робота у Болгарії [105], а також дисертаційна робота по кормовій базі [224].

У різних країнах у спеціальних роботах (статті, матеріали доповідей) цього періоду детально описано поширення кольорових форм, систематика та мінливість, біологічні та екологічні особливості, характер поведінки виду, кормову поведінку, методики досліджень, описані причини низької чисельності білок в окремі періоди року, зроблено спробу обґрунтувати гіпотези розподілу різних підвидів, а також їх генетичні особливості.

Таким чином, над темою поширення підвидів вивірки звичайної працювали у Росії [108]; над поширенням виду – в Італії [183], Шотландії [177], Ісландії [217], біотопну фрагментацію вивірок – у Німеччині [241], Швеції [164, 165] та Нідерландах [233], Норвегії [166] та Бельгії [235]. Корелятивні зв'язки між різно забарвленими вивірками вивчали П. Воїпію, Р. Гісса (*P. Voipio and R. Hissa*) [234]; систематику та кольорову мінливість – у Польських Карпатах [221, 222, 244], в Україні (Криму) [32]; систематику та вікові критерії, репродуктивність вивірок – у Данії [187]. Сезонну мінливість хутра описали у Північній Англії [227]. Екологічні особливості вивірки звичайної у цей час досліджували у Росії [113, 115, 116], в тому числі і чисельність, вікову структуру популяції [10, 21, 57, 95, 107, 122] та особливості її промислу [37, 73, 74, 76, 132], а також проводили моніторинг популяційних змін у виду [75], досліджували біоценотичні зв'язки вивірки із хижаком [16].

Про різницю у поведінці між різними підвидами дослідив І. Д. Кіріс [81], де показав, що терміни і інтенсивність розмноження у різнозабарвлених особин відрізняються. І. Д. Шнарович [162]: У вивірок із рудим забарвленням хутра процес сперматогенезу триває 4 місяці, у темно-забарвлених – 6 місяців. Руді вивірки мають виражену здатність до розмноження весною, а у чорних цей період триває від лютого до серпня. Період статевої активності самців рудих вивірок співпадає із неготовністю до розмноження чорних самок, що робить майже неможливим їх схрещення. Результати дослідження І. Д. Шнаровича дозволяють пояснити те, що руді вивірки мають, як правило, одне потомство на рік, а чорні – двічі, і це також може пояснювати високу чисельність чорних вивірок відносно рудих.

К. А. Татаринів [143] писав про те, що у неврожайні роки вивірки мігрують із гірських лісів у рівнинні, що було зареєстровано 1866 року, коли тварини масово переходили через Либохори з Пн. Зх. на Пд. Сх. із гірських лісів у букові передгір'я. Також К. А. Татаринів вказує і на те, що кожна сім'я вивірок має свій досить чітко окреслений кормовий район і у цьому районі немає інших вивірок. Також автор зазначає, що карпатські вивірки (*Sc. v. carpathicus*), порівняно із іншими підвидами, мають низьку плодючість, і пояснює це не співмірністю статей карпатських вивірок, пояснюючи, що у популяції підвиду наявний дефіцит самців [142].

І. Д. Шнарович [162]: відзначає різницю у виборі кормів різними підвидами: темно забарвлені підвиди вивірки (*Sc. v. carpathicus*, *Sc. v. fuscoater*) харчуються переважно грибами і насінням хвойних, тоді як основний корм вивірок – букові горішки, ягоди і плоди. Також автор разом із М. О. Макушенко зазначають, що горизонтальні міграції вивірок спостерігаються лише у роки повного неврожаю кормів [99]. Я. С. Русанов [129] описує, що у вивірок різного віку і статі яскраво виражена різниця у розподілі за типами угідь. У біотопах, що біля води концентруються в основному молоді особини і дорослі самки. У лісах – дорослі самці. Також їх перерозподіл у біотопах змінюється у різні пори року та за різної погоди. І. Ф. Андреев [4]: припускає, що у рудих вивірок міжтім'яна кістка не зрощена із сусідніми, зв'язок

утворюється за допомогою шва. У чорних – ця кістка самостійно не існує. Пояснює це як явище примітивності і порівняно більшої історичної давності руді вивірки.

У літературі описані і думки щодо низької чисельності вивірок у різні сезони року. А. Н. Формозов з кол. пише, що вивірка буває малочисельною у світлих старих борах і ялинниках, де урожай шишок буває значним. Очевидно розрідженість лісу і надлишок світла, а також відсутність надійної схованки від хижака роблять ці ліси мало придатними для вивірок [152]. К. А. Татаринов [143] описував, що бук і ялина плодоносять максимально вже не 4, а кожні 2 роки, а тому вивірки гіпотетично могли б давати більш чисельне потомство раз на 2 роки, і тим самим забезпечити більшу чисельність своїх популяцій. Тим не менше, дослідження показували, що карпатські вивірки залишалися не чисельними і зустрічаються у значно меншій кількості особин на 1 га, відносно інших підвидів вивірки у різних частинах ареалу. І. І. Турянин [147] висловлює наступне пояснення низької чисельності популяції карпатської вивірок: у пізньопліоценових лісах Карпат переважала кедрова сосна, що була дуже поширеною і в ранньому антропогені, коли домінували кедрово-соснові та березові формації. Автор вказує, що – це була березово-соснова фаза карпатської рослинності (Козій, 1950: цит. за І. І. Турянин, 1959[146]). Пізніше кедрова сосна майже випала із насаджень, що значно погіршило кормові умови вивірок і зумовило зменшення чисельності їх популяції. Друга причина – засміченість стада старими особинами, не здатними до інтенсивного розмноження. Виходом для цього автор бачить – промисел.

Серед російських робіт присутні праці і на тему методики обліку чисельності вивірок [35, 137]. Фізіологію, зокрема терморегуляційні ефекти та кровотворення у вивірок також розкрито [17, 40]. Відомі роботи і з дослідження біології виду [228].

У інших країнах також вивчали екологічні питання щодо вивірок. Так, у В. Британії науковці досліджували чисельність вивірок залежно від продуктивності насіннєвих дерев [194], у Шотландії вивчали значення кількості грибів у штучно-

насаджених лісах для популяції рудої вивірки [203], у Північній Англії – кормову базу вивірок у біотопах їх існування [204]. У США досліджували харчову поведінку [211], стан природних кормів вивірки вивчали у Білорусії [134]. запаси і використання вивіркою кормів у Росії [14].

З 1990 до 2015 років актуальними для вивчення залишаються питання: екології вивірок, зокрема у Італії [169, 170, 171], Угорщині [174]; Ісландії [208, 210], в тому числі актуальною для вивчення залишається кормова [204, 239] та соціальна поведінка [218, 236], чисельність та статевий розподіл популяції відносно наявності кормової бази [238]. Популяційні характеристики виду включають наступні теми обговорення: розподіл вивірок у лісових площах [216, 232], ізоляційні ефекти вивірок у Ірландії [178, 215], в тому числі урбанізованому середовищі – у Бельгії [231], гніздова активність [220], енергетика – у В. Британії [172], адаптивність – в Італії [239], а також, географічні особливості [7, 33, 173, 181, 200], генетичні особливості виду [215], кольорову мінливість вивірок [34, 61–63, 65, 138, 201, 205, 245] та визначення підвидів [34, 175]. Відомо, що в Польщі трапляються *S. v. fuscoater* та *S. v. varius* – коричневий та рудий підвиди за забарвленням (Künze, цит. за: Sidorowich, 1958 [221]). Тоді як для сірої вивірки (*Sciurus carolinensis*) відомі різні, в тому числі і чорні форми, поширені у природних біотопах та антропогенних ландшафтах. Ці вивірки трапляються, в основному, у північних широтах Північної Америки [175, 200]. Обговорення існуючих в літературі гіпотез з приводу темних форм залишається актуальним [238]. Також у цей період досліджують деякі аспекти біології та фізіології вивірок [240], а також питання впливу на них важких металів [212].

1.2. Вивчення генетичних особливостей виду

Не зважаючи на значне поширення вивірки і її важливу роль в екосистемах, генетична мінливість виду вивчена недостатньо. В країнах Західної Європи за останні 15 років проведено ряд досліджень, направлених на вивчення популяційно-

генетичної структури вивірки звичайної.

Використовуючи генетичні маркери (фрагменти мітохондріальної ДНК і мікросателітні послідовності), англійські вчені порівняли *S. Vulgaris* з Великобританії з вивірками з Бельгії та Німеччини [225, 226]. Вони показали, що популяції вивірок зазнали скорочення генетичного різноманіття і знаходяться під впливом негативних процесів за рахунок невеликої чисельності і обмеженості міграційних потоків, а популяції з Бельгії і Німеччини знаходяться у відносно стабільному стані за рахунок великої чисельності і майже необмеженої міграції між великими лісовими масивами. Доведено, що заселення Британських островів вивірками було багаторазовим, в тому числі і за рахунок завезених з Європи особин [196]. Вивчення популяцій вивірок в Італійських Альпах також показало, що фрагментація місць проживання білок веде до скорочення їх генетичної різноманітності [230]. А відновлення лісів сприяє відновленню міграційних потоків між популяціями і збільшенню їх генетичної різноманітності. Використання мікросателітів як генетичних маркерів дозволило встановити факт відновлення різноманітності популяції вивірок за останні 40–60 років разом з відновленням лісів. Крім того, встановлено, що заселення Італійських Альп *S. vulgaris* після останнього льодовикового періоду йшло від обмеженої чисельності особин («ефект засновника»). Генетичні методи також застосовувалися для встановлення філогенетичних зв'язків між видами і таксонами більш високих рангів. Таким чином, було доведено спільне походження білки-летяги і вивірки звичайної, що до цього вважалося сумнівним [228]. Вивчення нуклеотидних послідовностей ядерних генів *c-myc*(протоонкоген) та *RAG1* (ген-активатор рекомбінації 1) дозволило встановити, що ці дві групи є монофілетичними і сестринськими за походженням [223] і було запропоновано об'єднати цих вивірок до триби підродини *Sciurinae*. Аналогічно, японські вчені дослідили родинні зв'язки шести видів білок з Євразії та Північної Америки за нуклеотидними послідовностями гену цитохром оксидази *b* (мітохондріальна ДНК) [213, 214]. Показано, що в межах виду *S. vulgaris*

виділяється як підвид *S. vulgaris orientis*, а японська вивірка *S. lis*, імовірно, має спільне походження з *S. vulgaris*. Північно-Американські вивірки виділяють в окрему групу споріднених видів. Зареєструвавши темні форми серед телеуток, Д. В. Терновский [144] досліджував їх потомство з точки зору кольорової мінливості у лабораторних умовах. Схрестивши самку і самця альбіносів, отримав четверо дитинчат альбіносів, довівши, що альбінізм є рецесивною ознакою. Від альбіноса самця та самки темного кольору отримав трьох темних дитинчат – гетерозигот. Типова самка із альбіносом самцем дали потомство, яке було з'їдено самцем на наступний день після народження (троє білченят). Відповідно до проведених досліджень зробив висновки: – кольорову мінливість вивірок пояснює ізолюваністю популяції, а також відносно невеликим її розміром у співвідношенні із заборонаю на промисел виду і відсутності ворогів у антропогенному середовищі, де поширені вивірки. Також відомо досить багато наукових праць із теми біотопної фрагментації вивірок та генетичних варіацій у рудих вивірок [167, 236], а також генетичної пам'яті [206]. Генетичні відносини між природними популяціями вивірок досліджують у Ірландії [192], Шотландії [195]. Новим актуальним напрямком досліджень є популяційна генетика, де генетичний аналіз включено і вивірок [197, 207]. Генетичні дослідження вивірок в Україні тільки почали проводитися [9].

1.3. Кольоровий поліморфізм, причини різноманіття вивірок

Належність різнозбарвлених вивірок до окремих підвидів визначають виключно за кольором її хутра [111, 205, 227]. Різні за кольором хутра вивірки є генетично обумовлені, вони трапляються в межах однієї популяції, схрещуються, і найрідша морфа трапляється достатньо часто, щоб бути виключно результатом повторних мутацій. Тобто, наявна кольорова мінливість у виду повністю відповідає поняттю кольоровий поліморфізм [61, 62, 65, 71]. В Україні меланістичні форми вивірок трапляються часто, у вигляді окремих популяцій у

гірській частині регіону. Відповідно до характеру поширення різнозабарвлених вивірок у цьому регіоні К. А. Татаринов виділив 4 підвиди [142]. На скільки кольоровий поліморфізм вивірок пов'язаний із фізіологічними та поведінковими (комунікативними) особливостями, в тому числі генетичними, різні дослідники досі намагаються це пояснити. Наразі є досить багато наукових праць, у яких висвітлюються гіпотези щодо причин кольорової мінливості виду, проте всі обмежуються лише представленням різних шляхів вирішення питання появи чорних вивірок, а переконливих аргументів і доведених гіпотез щодо цього досі не вистачає. Ще з початку 20 століття науковці, відзначаючи наявність чорнозабарвлених особин вивірки у різних регіонах, і дають багато припущень щодо природи їх забарвлення (табл. 1. 1). Детальний опис відомих у літературі гіпотез описано у додатку 1.

Таблиця 1.1

Існуючі гіпотези потемніння хутра вивірки звичайної

Гіпотеза	Автор, рік
Міграція з північно-східного кордону Польщі у напрямку заходу і північного заходу.	Udziela, 1924 (цит. за: Zawidzka, 1958 [244])
Поява меланістичних особин через вплив висоти над рівнем моря, температури повітря.	Lührig, 1928 (цит. за: Zawidzka, 1958 [244])
Поступове висвітлення хутра вивірок іде у двох протилежних напрямках – із заходу і сходу до геометричного центру.	Kipic (1973) [79]
Вплив типу лісу за висотами: хвойні (темна), листяні (світла форма).	Шнаревич (1950) [162]
Різний характер забарвлення хутра відбувається внаслідок різного складу їжі підвидів.	Spärck, 1936 (цит. за: Zawidzka, 1958 [244]), Wauters et al., 2004 [236]
Темний колір дозволяє краще акумулювати сонячну (теплову) енергію.	(Thorington, Ferrell, 2006 [229])
Наявність темнозабарвлених особин пов'язана з підвищеною вологістю повітря в горах відносно рівнин.	(Зізда, 2005, 2006 [58, 60]; Thorington, Ferrell, 2006 [229])

Одночасно діють принаймні кілька факторів (вологість повітря, висота над рівнем моря).	(Zawidzka, 1958 [244])
Альбінізм є рецесивною ознакою. Кольорова мінливість вивірок пояснюється ізолюваністю їх популяцій.	(Терновский, 1967 [144])
Меланізм – це прояв філогенетичного феномену, пов'язаного із впливом температури.	Künze (Sidorowich, 1958 [222])
Меланісти, як правило, трапляються в урболандшафтах і виживають там краще, ніж у природних умовах, імовірно, через відсутність хижаків.	(Мигулін, 1938 [106])
У теплокровних тварин особини, поширених в районах із теплим і вологим кліматом, мають більш насичене забарвлення, ніж ті, що зустрічаються на території із холодним та сухим кліматом. Фізіологічний зміст цього явища не досліджений і, імовірно пов'язаний із особливостями синтезу пігментів.	Правило Глогера (Cott, 1940; Caro, 2005 [179, 185])

Різноманіття запропонованих гіпотез свідчить, що жодна з них не може пояснити повною мірою відмінності підвидів. Очевидним є те, що має місце одночасна комплексна дія багатьох факторів. Всі вони однаково яскраво проявляються при порівнянні гірських і рівнинних популяцій. Не виключено, що саме через нестачу необхідного різноманітного корму вивірці у природних біотопах, різні кольорові форми одночасно заселяли антропогенне середовище, зокрема населені пункти та їх парки.

Висновки до розділу

Належність різнозабарвлених вивірок до окремих підвидів визначають виключно за кольором її хутра. Ще з початку 20 століття науковці, відзначаючи наявність чорнозабарвлених особин вивірки у різних регіонах, і дають багато припущень щодо природи їх забарвлення, проте Різноманіття запропонованих гіпотез свідчить, що жодна з них не може пояснити повною мірою відмінності

підвидів. Існує значна плутанина у поясненнях науковців і їх думках з приводу природи та критеріїв диференціації різнозабарвлених вивірок на підвиди, особливостей їх харчової, статевої поведінки, поширення, біотопного розподілу, тощо. Таким чином вивчення географічної та кольорової мінливості вивірки сьогодні залишається актуальним. З точки зору генетики кольорові раси вивірки можуть бути проявом філогенетичного феномену з впливом температури навколишнього середовища, і можливо, що наявність чорно-забарвлених вивірок – це показник меланізму, який також може пояснюватися різницею у кормовій поведінці між різно забарвленими популяціями, наприклад приналежність однієї з них до годівлі насінням шпилькових дерев.

Список використаних джерел

1. Андреев И. Ф. Материалы к изучению фауны птиц и млекопитающих Прикарпатья. Зап. Кишинев. унив. Кишинев, 1953. Т. 8. С. 271–309.
2. Башта А.-Т. В., Потіш Л. А. Ссавці Закарпатської області. Львів, 2007. С. 260.
3. Білоконь С., М. Белоконь, Ю. Белоконь, І. Дикий. Мінливість вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris* L.) заходу України за мікросателітними локусами. *Вісник Львівського університету*. Серія біологічна. 2014. Випуск 65. С. 296–305.
4. Богодяж О. М. Суточная активность обыкновенной белки. *Тез. докл. 3-го съезда Всесоюз. териол. общ.*, 1982. Т. 2. С. 199–200.
5. Булахов В. Л., О. Е. Пахомов. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці. Дніпропетровськ: Видавництво ДНУ, 2006. 356 с.
6. Виноградов Б. С., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. 1952. 124 с.
7. Водяная полевка. Образ вида. (Серия «Виды фауны России и сопредельных стран»). Под ред. П. А. Пантелеева. Москва: Наука, 2001. 527 с.

8. Войлочников А. Т. Использование запасов белки в годы ее высокой численности в зоне кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока. *Мат. Всесоюзн. науч-произв. совещ. по белке*. Киров, 1967. С. 32–34.
9. Гаврин В. Ф. О биоценологических связях белки с хищниками в зоне хвойно-широколиственных лесов. *М-лы всех науч-произв. совещ. по белке* (Тез. докл). Под ред. И. Д. Кириса. Киров, 1967. С. 200–203.
10. Гайдук В. Е. Экологическая терморегуляция, суточные и сезонные биоритмы обыкновенной белки. *Тез. докл. 3-го съезда Всесоюзн. териол. общ.*, 1982. С. 171.
11. Гепнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. *Млекопитающие Советского Союза*. Москва, 1961. Т. 1. 466 с. .
12. Гепнер В. Г., Наумов Н. П., Юркенсон П. Б., Слудский В. А и др. *Млекопитающие Советского Союза*. Москва, 1967. Т. 2, ч. 1. 456 с.
13. Гибет Л. А. Об изменении численности обыкновенной белки и лесной куницы в охотничьих угодьях Костромской обл. *Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР*. Москва, 1988. С. 5–9.
14. Громов И. М. Гуреев А. А., Новиков Г. А. и др. Отряд Rodentia – Грызуны. *Млекопитающие фауны СССР*. Москва, Ленинград: Изд-во Акад. наук СССР, 1963. Часть 1. С. 244–638.
15. Делеган І. В., Делеган І. І. Біологія лісових птахів і звірів. За ред. І. В. Делегана. Львів: Поллі, 2005. 600 с.
16. Делеган І.В., Бондаренко В.Д. Фауна міських екосистем. *Проблеми урбоекотології*. Київ: НМК ВО, 1992. С. 107–123.
17. Довганич Я. Е. Млекопитающие. *Фауна Карпатского заповедника*. (Серия флора и фауна заповедников СССР). Москва, 1988. С. 36–43.
18. Допельмайр Г. Г., Мальчевский А. С., Новиков Г. А., Фалькенштейн Б. Ю. *Биология лесных птиц и зверей*. Москва, 1975. С. 205–210.
19. Дудкин О. В. Цветовая изменчивость у степного сурка (*Marmota bobac*)

в Украине. *Вестник зоологии*. 1998. 32 (5–6). С. 123–126.

20. Дулицкая Е. А., Попов В. Н., Дулицкий А. И. Фенетикокраниометрическое доказательство подвидовой самостоятельности белки крымской популяции. *Фенетика природных популяций*: Материалы 4-го Всесоюзного совещания (Борок). Москва: АН СССР, 1990. С. 78–79.

21. Дулицкий А. И. Биоразнообразие Крыма. Млекопитающие: история, состояние, охрана, перспективы. Симферополь, 2001. 208 с.

22. Дулицкий А., О., Дулицька. Білка-телеутка та її теперішній статус у Криму. *Фауна в антропогенному середовищі*. Праці Теріологічної школи, випуск 8. Луганськ, 2006. С. 71–74.

23. Дулькейт Г. Д. К вопросу о методах учета численности белки. *Мат. Всесоюзн науч-произв совещ по белке*. Тез. докл. Под. ред. И. Д. Кириса. Киров, 1967. С. 116–118.

24. Евдокимов Н. Г. Сравнительный анализ цветowych морф полиморфной популяции обыкновенной слепушонки. *Экология*, 2005. №5. С. 1–8.

25. Егоров О. В. Экология и промысел якутской белки. Москва, 1961. 286 с.

26. Ермолаева В. Н., Кузьмин Д. А. Особенности кровообращения молочных желез белки. *Мат. 3-го съезда Всесоюзн териолог. Общ.*, Тез. докл. 1982. С. 64–65.

27. Загороднюк І., Покин'єчерєда В., Кисєлюк О., Довганєч Я. Теріофауна Карпатського біосферного заповідника. *Дод. № 5 до "Вестник зоологии"*. Київ: Ін-т зоології НАНУ, 1997. 60 с.

28. Загороднюк І. Адвєнтивна теріофауна України і значєння інвазій в історичних змїнах фауни та угруповань. *Фауна в антропогенному середовищі*. Праці Теріологічної школи. Випуск 8. Луганськ, 2006. С. 18–47.

29. Загороднюк І. Контрольний список теріофауни України. *Ссавці України під охороною Бернської конвенції*. Праці Теріологічної школи. Вип. 2. Київ, 1999. С. 202–210.

30. Загороднюк І. Наземні хребетні України та їх охоронні категорії (довідник для семінарів з зоології, екології та охорони природи). Ужгород: Ліра, 2004а. 48 с.

31. Загороднюк І. Природна історія пацюка чорного (*Rattus rattus*) в Україні. *Урбанізоване навколишнє середовище: охорона природи та здоров'я людини*. (Мат-ли Укр. респ. наради, Київ, грудень 1995). Під ред. В. Костюшина. Київ, 1996. 228–231.

32. Зайцева Г. Ю. Структура популяцій та біоценотичні зв'язки дендрофільних гризунів в екосистемах кам'янецького придністров'я. *Дис. канд. біол. наук*. Львів, 2008. 275 с..

33. Зверев Е. Численность и заготовки белки. *Охота и охотничье хозяйство*. М, 1987. № 1.16–17 с.

34. Зізда Ю. Е. Оцінки різноманіття кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у синантропних і природних місцезнаходженнях Закарпаття. *Фауна в антропогенному середовищі*. Праці Теріологічної школи, випуск 8. Луганськ, 2006. С. 126–132.

35. Зізда Ю. Морфологічна та кольорова мінливість вивірки звичайної за даними колекційних зборів. *Сучасний музей. Наукова й експозиційна діяльність*. Матеріали наукової конференції, присвяченої 145-й річниці заснування Крайового музею в Чернівцях (15 травня, 2008 року). С. 156–158.

36. Зізда Ю. Чорна форма вивірки (*Sciurus vulgaris carpathicus*) в Ужгороді. *Вестник зоологии*. 2005а. Том 39, № 4. С. 84.

37. Зізда Ю. Поширення кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у Закарпатті та в суміжних областях України. *Науковий вісник Ужгородського університету*. Серія Біологія. 2005а. Вип. 17. С. 147–154.

38. Зізда Ю. Поліморфізм за інтенсивністю забарвлення хутра у ссавців. *Праці Теріологічної Школи*. Том 14. 2016. С. 121–133.

39. Каверзнев В. Н. Белка и бели чий промысел. *Охотничья монография*–

М: Когиз, 1931.96 с.

40. Карпухин И. П. Анализ экологического механизма регуляции численности белки. *Промысловая териология*. Москва, 1982. С. 84–98.

41. Карпухин И. П. Диагностика фаз численности белки при регулировании её промысла. *Т-сы докл. 3-го Всесоюз териол. Общ.*, 1983. С. 222–223.

42. Карпухин И. П. К биологическим основам планирования заготовок беличьих шкурок. *Материалы Всесоюзного научно-производственного совещания по белке*. (Тезисы докладов). Под. ред. И. Д. Кириса. Киров, 1967. С. 45–48.

43. Карпухин И. П. Опыт группового содержания белок. *М-лы Всес. Науч. произведений по белке*. (Тез докл.). Под ред. И. Д. Кириса. Киров, 1967а. С. 118–120.

44. Каштанов С. Н., О. Е. Лазебный, А. О. Нюхонов, И. Е. Чернова, Г. Р. Свищева, О. В. Трапезов. Интенсивность пигментации мехового покрова соболей (*Martes xibellina* L.) и репродуктивная способность. *Вавиловский журнал генетики и селекции*, 2014. Том 18, №2. С. 205–257.

45. Кирис И. Д. Белка и её промысел в СССР. Под ред. И. Д. Бородина. Москва: ЗАГОТИЗДАТ, 1948. 54 с..

46. Кирис И. Д. Белка. Киров. 1973а. 423 с.

47. Кирис И. Д. Экология обыкновенной белки. *Автореферат диссерт. На соиск. док. биол. наук.*, Ленинград, 1973. 46 с.

48. Колюшев И. И. Фауна позвоночных животных Советских Карпат. *Науч. зап. ужг. унив.* Ужгород, 1959. Т. 40. С. 3–19.

49. Корнеев О. П. Визначник звірів УРСР. Видання друге. Київ: Радянська школа, 1965. 236 с.

50. Корнеев О. П. Визначник звірів УРСР. Київ: Радянська школа, 1952. 216 с.

51. Кучерук В. В., Лапшов В. А. Современный ареал черной крысы (*Rattus rattus* L.) *Бюл. Моск. о-ва испыт. прир.* 1995. Т. 100, вып 1. С. 3–11.

52. Леонтьев Д. Ф. Фенотипический состав промысловых проб как показатель динамики численности белок. *Тезисы докладов 3-го Всесоюзного териологического общества*, 1982. С. 234.

53. Макушенко М. О., Шнарович І. Д. До поширення та екології деяких видів промислових звірів Чернівецької обл. *Наукові записки Львівського Науково-Природничого музею АН УРСР*. Львів, 1954. Т. 3. С. 77–90.

54. Малышев Ю. С. Меланизм в популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) Верхнеангарской котловины. *Байкальский зоологический журнал*, Иркутск, 2010. №2 (5). С. 81–85.

55. Малышев Ю. С. Обнаружение меланизма в популяции северной пищухи (*Ochotona hyperborea* Pallas) Верхнеангарской котловины. *Байкальский зоологический журнал*, №2 (17), 2015, Иркутск. С. 91–96.

56. Маркевич О. П., Татарко К. І. Російсько-українсько-латинський зоологічний словник: термінологія і номенклатура. Київ: Наукова думка, 1983. 412 с.

57. Марков Г. Катерицата в България. София: «Тодор Димидов», 1960. 124 с.

58. Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. 426 с.

59. Михайловский Б. А. К вопросу о размножении, возрастном составе популяции и методике определения возраста белки по шкурке. *Мат. Всесоюзного науч.-производ. совещания по белке*. Киров, 1967. С. 168–170.

60. Михеева К. В. Природное районирование и особенности пространственной структуры белки. *Тезисы докладов Третьего съезда Всесоюзного териологического общества*. Москва, 1982. С. 237–238.

61. Млекопитающие. Большой энциклопедический словарь. Под ред. И. Я. Павлинова. Москва : АСТ, 1999. 416 с.

62. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии). Москва-Ленинград: Изд-во Академии Наук, 1940.

Том 4. С. 329–421.

63. Онуфрениа М. В. Обыкновенная белка *Sciurus vulgaris* (Linnaeus 1758). *Грызуны бывшего СССР. Виды*. Москва: Центр охраны дикой природы, 2000–2005. www.biodiversity.ru.

64. Онуфрениа М. В. Размножение и структура популяции белки в районе Окского заповедника. *Сборник Многолетней динамики природных объектов Окского заповедника*. Москва, 1985 С. 125–142.

65. Онуфрениа М. В., Онуфрениа А. С. Опыт по изучению суточной активности обыкновенной белки. *Материалы второго съезда Всесоюзного териологического общества*. Москва, 1978. С. 176–177.

66. Онуфрениа М. В., Онуфрениа А. С., Сухов В. П. Изучение экологии белки с помощью радиотелеметрии. *Мат. 6-го Всесоюзного совещания по грызунам*. Л., 1983. С. 590–591.

67. Паночіні С. Словник біологічної термінології. *Науково-дослідчий інститут мовознавства ВУАН*. Харків: Держ. вид-во «Радянська школа», 1931. 89. (Серія практичних словників. Випуск IV).

68. Плюснин Ю. М. Этологическая структура популяции водяной полевки на разных фазах динамики численности: *Автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Новосибирск, 1985. 10 с.

69. Приклонский С. Г. Оценка численности и опромышления поголовья белки на больших территориях путем маршрутных учётов по следам в конце промысла. *Материалы всесоюзного научно-производственного совещания по белке*. (Тезисы докладов). Под ред. И. Д. Кириса. Киров, 1967. С. 114–116.

70. Реймерс Н. Ф. Основные биологические понятия и термины: *Книга для учителя*. Москва: Просвещение, 1988. 319 с.

71. Рудишин М. П., Колісник Б. І., Авдєєнко Є. П. Словник-довідник мисливця. Київ: Урожай, 1992. 176 с.

72. Руковский Н. Н. По следам лесных зверей. М, 1988. 120–127 с.

73. Самош В. М. Распространение меланистической формы хомяка обыкновенного (*Cricetus cricetus* L.) (Mammalia, Muridae) на Украине. *Вестник зоологии*. 1978. №6. С. 75–76.

74. Сарафанов А М. Белка и охота на нее. *Уральский охотник*. Свердловск, 1929. 48 с.

75. Седалищев В., Ларионов М. Беличий промысел в Якутии. *Охота и охотничье хозяйство*. Москва, 1989. № 12. 23 с.

76. Сеник Г. Ф. Нова форма крота Українських Карпат. Доп. *АН України*. Київ, 1965. № 5. 674–676 с.

77. Сержанин Ю. И. Состояние естественных запасов обыкновенной белки в Белоруссии. *Мат. Всес. Совещ. по белке*. Киров, 1967. С. 129–132.

78. Скороход О., Русіна Л. Поліморфізм забарвлення тварин у місті: огляд теми. *Фауна в антропогенному середовищі*. Серія: Праці Теріологічної Школи, випуск 8. Луганськ, 2006. С. 52–55.

79. Сокольский С. М., Кудрявцева Э. Н. Мечение белки в Печоро-Ильчском заповеднике. *Итоги мечения млекопитающих*. М., 1980. С. 108–123.

80. Сребродольська Є. Б., Левицька К. М. Карпатська білка (*Sciurus vulgaris carpathicus* Pietr., 1853), у колекціях музеїв м. Львова. *Біорізноманіття Українських Карпат*: Матеріали наукової конференції, присвяченої 50-річчю Карпатського високогірного біологічного стаціонару Львівського національного університету імені Івана Франка (30 липня – 3 серпня 2005 року). Львів, 2005. С. 78–82.

81. Строганова А. С. Материалы по экологии белки в Ленинградской обл. *Труды зоолог. Инст АН СССР*. М-Л, 1948. Т. 7, вып. 3. С. 43–57.

82. Суворов, А. П. Внутривидовой полиморфизм волка (*Canis lupus*) Приенисейской Сибири: *Автореф. дис. ... докт. биол. наук*. Красноярск, 2009. 29 с.

83. Татаринов К. А. Звірі західних областей України. Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. 188 с.

84. Татаринов К. А. Фауна хребетних заходу України. Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1973. 254 с.

85. Терновский, Д. В. Изменчивость и некоторые черты поведения белки телеутки. *Материалы Всесоюзн. научно-произв. совещ. по белке (Тезисы докладов)*. Под ред. И. Д. Кириса. Киров, 1967. С. 141.

86. Токарский В. А., Бибиков Д. И. Появление новых цветовых морф у сурков. *Международ. (V) Совещ. по суркам стран СНГ*, 21–23 сент. 1993. Тез. докл. М., 1993. С. 37–38.

87. Турянин И. И. Фауна, хозяйственное и эпидемиологическое значение грызунов Закарпатской области. *Науч. Зап. Ужгород. ун-т.* (Фаунаи животный мир Советских Карпат). Ужгород, 1959. Том 40. С. 21–38.

88. Турянин И. И. Фауна, хозяйственное и эпидемиологическое значение грызунов Закарпатской области. *Науч. Зап. Ужгород. ун-т.* Ужгород, 1959. Том 40. 21–38. (Фаунаи животный мир Советских Карпат).

89. Формозов А. Н. Основные вопросы экологии и программа работ в этой области. *Экология белки*. Москва–Ленинград, 1934. С. 3–23.

90. Формозов А. Н., Наумов Н. П., Кирис И. Д. *Экология белки*. Н. П. Наумов. *Биология размножения обыкновенной белки*. Москва. М.-Л. КОИЗ, 1934. 128 с.

91. Храневич В. Нарис фавни Поділля. Ч. 1. Ссавці та птахи. *Вінн. Філія Всенар. Бібл. України при Всеукр. АН.* (Каб. Виуч. Поділля. Вип. 7). Вінниця. 1925. С. 1–129.

92. Шарлемань М. В. Звірі України. Короткий poradник до визначання, збирання і спостерігання ссавців (Mammalia) України. Під ред. Акад. М. Кашенка. Київ: Держ. вид-во України. 1920. 84 с.

93. Шарлемань М., К. Татарко. Ссавці. – Плазуни. – Земноводяні. *Назви*

хребетних тварин.(Словник зоологічної номенклатури. Ч. 2).Київ: Держ. вид-во України, 1927. С. 9–67.

94. Шевченко, Л. С., Песков В. Н. Морфологическая изменчивость и внутривидовая систематика обыкновенной рыси *Lynx lynx*.Збірник праць зоологічного музею. 2007 № 39. С. 81–89.

95. Шило А. А. Качественная оценка лесных охотничьих угодий и проблема местообитаний. *Мат. всесоюз. произв. совещ. по белке*. (Тезисы докладов).Под ред. Кириса И. Д. Киров, 1967. С. 215–217.

96. Шнаревич І. Д. Горизонтальні і вертикальні міграції карпатської білки.*Наукові Записки Чернівецького університету*. Серія Біологія. 1954. Том 15, вип. 4. С. 149–158.

97. Шнаревич И. Д. Об ареалах карпатских белок.*Наукові Записки Чернівецького університету*. Серія Біологія. 1950. Том 7, вип. 2. С. 155–162.

98. Шнаревич И. Д. Об ареалах карпатских белок. *Наукові Записки Чернівецького університету*. Серія Біологія.1950. Том 7, вип. 2. С. 155–162.

99. Andren H., A. Delin. Effects of habitat fragmentation on Eurasian red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a forest landscape.*Landscape Ecology*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1999. Vol. 14. С. 67–72.

100. Andren H., A. Delin. Habitat selection in the Eurasian red squirrel, *Sciurus vulgaris*, in relation to forest fragmentation.*Oikos*, 1994. Vol. 70, N 1. С. 43–48.

101. Andrén Henrik and Per-Arne Lemnell. Population fluctuations and habitat selection in the Eurasian red squirrel *Sciurusvulgaris*.*Ecography*.1992.Volume 15, Issue 3. P. 303–307.

102. Barratt, E. M., J. Gurnell,G. Malarky,R. Deaville, and M.W. Bruford. Genetic structure of fragmented populations of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the UK. *Molecular Ecology*, 1999. V. 8:S. 55–63.

103. Bearder S. K., Nekaris K. A. I., Curtis D. J. A re-evaluation of the role

of vision in the activity and communication of nocturnal primates. *Folia Primatol (Basel)*, 2006. Vol. 77, No. 1–2. S. 50–71.

104. Bertolino S. Red squirrel ecology in alpine forests: space, seeds and fungi. *Abstract Booklet 3rd International Colloquium on the Ecology of Tree Squirrels. 7th European Squirrel Workshop (FordCastle, 26–30 May 2003)*. Northumberland: University of Newcastle, 2003. S. 3.

105. Bertolino S., L. Wauters. Ecologia dello Scoiattolo comune (*Sciurus vulgaris*) in boschi alpini di conifere: relazioni spaziali e trofiche. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. V. 14. S. 87–88.

106. Bertolino S., L. Wauters., A. Pizzul, A. Molinary, P. Lurz, G. Tosi. A general approach of using hair-tubes to monitor the European red squirrel: A method applicable at regional and national scales. *Mammalian biology*, 2009. V. 74. S. 210–219. Deutsche: Elsevier GmbH.

107. Bevan R. M., Lurz P. W. W. Comparative energetic of red and grey squirrels and the constraints of habitat? *Abstract Booklet 3rd International Colloquium on the Ecology of Tree Squirrels. 7th European Squirrel Workshop (FordCastle, 26–30 May 2003)*. Northumberland: University of Newcastle, 2003. S. 4.

108. Bősze S., B. Bakó and G. Csorba. Research on Distribution and ecology of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Hungary. *Abstract Booklet 3rd International Colloquium on the Ecology of Tree Squirrels. 7th European Squirrel Workshop (FordCastle, 26–30 May 2003)*. Northumberland: University of Newcastle, 2003. S. 4–5.

109. Bowers N., R. Bowers, K. Kaufman. The best guides for getting started mammals of North America. (Library of Congress Cataloging-in-Publication). *Houghton Mifflin Company*, 2004. 352.

110. Braude, S., Cizek, D., Berg, N. E., Shefferly, N. The ontogeny and distribution of countershading in colonies of the naked mole-rat (*Heterocephalus*

glaber). *J. Zool. Lond.* 2001. Vol. 253, No. 3. S. 351–357.

111. Bolen Eric G., William Laughlin Robinson. *Wildlife Ecology and Management*. Prentice Hall, 1999. 605 p.

112. Bryce J. Changes in the distributions of red and grey squirrels in Scotland *Mammal review*. 1997. Vol. 27. S. 171–176.

113. Carleton Michael D, Guy G Musser. Order rodentia. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.), third edition: Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. S. 745–752.

114. Carey, M., Hamilton, G., Poole, A. and Lawton. The Irish squirrel survey 2007. COFORD, Dublin. 52 p.

115. Caro T. The colours of extant mammals. *Seminars in Cell and Developmental Biology*. 2013. Vol. 24, No. 6–7. S. 542–552.

116. Cartmel S. Do red and grey squirrels co-exist in the conifer forests of Wales. *6th European Squirrel Workshop: Abstracts Book* (Acqui Terme, Italy, 11–13 September 2001). Turin: University of Turin, 2001. S. 9.

117. Celada C., G. Bogliani, A. Gariboldi, et al. Occupancy of isolated Woodlots by the red squirrel *Sciurus vulgaris* L. *Biological Conservation*. 1994. Vol. 69. S. 177–183.

118. Chávez A. E., Bozinovic F.; Peichl L., Palacios A. G. Retinal spectral sensitivity, fur coloration, and urine reflectance in the genus *Octodon* (Rodentia): implications for visual ecology. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*. 2003. Vol. 44, No. 5. S. 2290–2296

119. Degn H. Systematic position, age criteria and reproduction of Danish red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *Review of Game Biology*. 1973. Vol. 8. S. 1–24.

120. Desjardins C., Maruniak J. A., Bronson F. H.. Social rank in house mice: differentiation revealed by ultraviolet visualization of urinary marking

patterns.*Science*. 1973. Vol. 182 (4115). S. 939–941.

121. Emry R. J., Korth W. W. Douglassciurus, new name for Douglassia Emry and Korth, 1996, not Douglassia Bartsch, 1934 (Vol. 16, pg. 775, 1996).*J. Vertebr. Paleontol.* 2001. Vol. 21. S. 775–780.

122. Emry R. J., Korth W. W. The Chadronian squirrel «*Sciurus*» *jeffersoni* Douglass, 1901: a new generic name, new material, and its bearing on the early evolution of Sciuridae (Rodentia). *J. Vertebr. Paleontol.* 1996. Vol. 16. S. 775–780.

123. Emry R. J., Thorington Jr. R. W. Descriptive and comparative osteology of the oldest fossil squirrel, Protosciurus (Rodentia: Sciuridae). *Smith. Contr. Paleo.* 1982. Vol. 47. S. 1–35.

124. Finnegan L. A., J. E. Ceiridwen, J. M. Rochford. Origin of, and conservation units in, the Irish red squirrel (*Sciurus vulgaris*) population. *Conservation Genetics*. Springer Netherlands, 2008. V.9, N.5. S. 1099–1109.

125. Grodziński W. Materiały do fauny kręgowców Bieszczad Zachodnich. *Zesz. Nauk. UJ, Zool.*, 1957. 10: S. 177–221.

126. Gurnell J. Squirrel numbers and the abundance of tree seeds. *Mammal Review*. 1983. V. 13, Issue 2–4. S. 133–148.

127. Hale M. L., Lurz P. W. W., M.D. F. Shirley, S. Rushton, R. M. Fuller, K. Wolff. Impact of Landscape Management on the Genetic Structure of Red Squirrel Populations. *Science*. 2001. Vol. 293. N. 5538. S. 2246–2248.

128. Hale M. L., Lurz P. W. W., Wolff K. Patterns of genetic diversity in the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.): Footprints of biogeographic history and artificial introductions. *Conservation Genetics*. 2004. Vol. 5. S. 167–179.

129. Hale M. L., T. M. Burg, T. E. Steeves. Sampling for microsatellite-based population genetic studies: 25 to 30 individuals per population is enough to accurately estimate allele frequencies. *PLoS ONE*. V7 (9).Canada, 2012.e45170.

130. Jacobs G. H. The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biol. Rev.* Vol. 68. S. 413–471.
131. Jacobs G. H., Neitz, J., Deegan, J. F. Retinal receptors in rodents maximally sensitive to ultraviolet light. *Letters to nature*. 1991. Vol. 353. 655–656.
132. Kitchener A. C., Peacock G., Lynch J. M., Gurnell J. Geographical variation in British red squirrels, *Sciurus vulgaris*. *Abstract Booklet 3rd International Colloquium on the Ecology of Tree Squirrels*. 7th European Squirrel Workshop (FordCastle, 26–30 May 2003). Northumberland: University of Newcastle, 2003. S. 10.
133. László P. A., Mária R. T. Városi parkok mint vörös mókus (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758) menedékek. *Állattanikö zlemények*. 2012. Vol. 97 (2). S. 213–225.
134. Lühring R. Das Haarkleid von *Sciurus vulgaris* L. *Und die Verteilung seiner Farbvarian-ten in Deutschland*, 1928. Z. Morph. Bol. Tiere 11: S. 667–762.
135. Lurz P. W. W., P. J. Garson, Wauters L. A. Effects of temporal and spatial variations in food supply on the space and habitat use of red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.). *Journal of Zoology*. The Zoological Society of London Research Article: Cambridge University Press, 2000. Volum 251, Issue 02. S. 167–178.
136. Lurz P. W. W., South A. B. Cached fungi in non-native conifer forests and their importance for red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.). *Journal of Zoology*. The Zoological Society of London: Cambridge University Press, 1998. Volum 246, Issue 4. S. 443–486.
137. Lurz P. W. W., Gurnell, J., Magris, L. *Sciurus vulgaris*. *Mammalian Species*. 2005. No. 769. S. 1–10.
138. Macdonald D. The Encyclopedia of Mammals. Facts on File Publishing. Editor Joseph F. Merritt, NY. 1984. S. 895.
139. Madsen O., T. T. Kortum, T. V. Rheede, W. W. D. Jong. Loss of

Octarepeats in Two Processed Prion Pseudogenes in the Red Squirrel, *Sciurus vulgaris*. *Journal Mol. Evol. Springer*, 2010. The online version: www.springerlink.com.

140. Magris L. J, Gurnell. Population ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a fragmented woodland ecosystem on the Island of Jersey, Channel Islands. *Journal of Zoology*, 2002, 256:1. Cambridge University press The Zoological Society of London. S. 99–112.

141. Mercer J. M., Roth V. M. The effects of Cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science*. 2002. Vol. 299. S. 1568–1572.

142. Mezquida E. T., C. W. Benkman. The geographic selection mosaic for squirrels, crossbills and Aleppo pine. *Journal of Evolutionary Biology*, V18, N.2. Blackwell Publishing. 2005. S. 348–357 (10).

143. Moller H. Foods and foraging behavior of red (*Sciurus vulgaris*) and gray (*Sciurus carolinensis*) squirrels. *Mammal Review*. 1983. Vol. 13. S. 81–98.

144. Nyangababo J. T. Trace metal concentrations in squirrel (*Sciurus vulgaris*) and black Rat (*Ratus muridae*) inhabiting roadside ecosystem. *Bull. Environ. Contam, Toxicol*. 2001. Vol. 66. S. 714–718.

145. Oshida T., Masuda R. Phylogeny and zoogeography of six squirrel species of the Genus *Sciurus* (Mammalia, Rodentia), inferred from cytochrome b gene sequences. *Zoological Science*. 2000. Vol. 17. S. 405–409.

146. Oshida T., Masuda R., Yoshida M. C. Phylogenetic relationships among Japanese species of the family Sciuridae (Mammalia, Rodentia), inferred from nucleotide sequences of mitochondrial 12S ribosomal RNA genes. *Zoological Science*. 1996. Vol. 13, № 4. S. 615–620.

147. Paulauskas Algimantas, Jana Radzijeuskaja & Eglė Namavičiūtė Genetics Diversity of the Red Squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica*. 2006.16:2. S. 124–129, DOI:10.1080/13921657.2006.10512720

148. Poole A., C. Lawton. The translocation and post release settlement of red squirrels *Sciurus vulgaris* to a previously uninhabited woodland. *Biodiversity Conserv.* 2009. Volume 18. S. 3205–3218.
149. Rise-Oxley S. B. Caching behavior of red squirrels *Sciurus vulgaris* under conditions of high food availability. *B Mammal Review*. Vol. 23, Issue 2. 2008. S. 93–100.
150. Rushton S. P., P. W. W. Lurz, A. B. South, A. Mitchell-Jones. Modelling the distribution of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) on the Isle of Wight. *Animal Conservation*, 1999. Vol. 2. Cambridge University Press. S. 111–120.
151. Shuttleworth C. M. The use of nest boxes by the Red Squirrel *Sciurus vulgaris* in a coniferous habitat. *Mammal Review*. Volume 29, Issue 1. S. 63–68.
152. Sidorowicz J. Geographical variation of the squirrel *Sciurus vulgaris* L. in Poland. *Acta Theriologica*. 1958. Vol. 2, N 7. S. 142–157.
153. Sidorowicz J. Problems of subspecific taxonomy of squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in Palaearctic. *Zoologischer Anzeiger*. 1971. 187: S. 123–142.
154. Steppan S. J., Storz B. L., Hoffmann R. S. Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from c-myc and RAG1. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2004. Vol. 30. P. 703–719.
155. Thorington R. W., Ferrell K. Squirrels: the animal answer guide. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2006. S. 185.
156. Thorington R. W., K. Darrow, Aimee D. K. Betts. Comparative Myology of the Forelimb of Squirrels (Sciuridae). *Journal of morphology*. – USA: Wiley-liss, 1997. V. 234. S. 155–182.
157. Tittensor, Andrew M. The Red Squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in relation to its food resource. *Doctoral Dissertation*. Department of Forestry and Natural Resources, University of Edinburgh. PhD, 1970. 289 p.
158. Todd R. Microsatellite loci in the Eurasian red squirrel, *Sciurus vulgaris* L. *Mol. Ecol.* 2000. Vol. 9. S. 2165–2166.

159. Todd R. The population genetics of red squirrels in a fragmented habitat. *PhD Thesis*. University of Nottingham, 1999. 269 p.
160. Tonkin J. M. Activity patterns of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Mammal Review*. 1983. Vol. 13. S. 99–111.
161. Trizio I., Crestanello B., Galbusera P., Wauters L. A., Tosi G., Matthysen E., Hauffe H. C. Geographical distance and physical barriers shape the genetic structure of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in the Italian Alps. *Mol. Ecol.* 2005. Vol. 14, № 2. S. 469–481.
162. Veerbeylen G., L. D. Bruyn, F. Adriaensen, E. Matthysen. Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L. 1758) distribution in an urban landscape? *Landscape Ecology*. V. 18, Netherlands; Kluwer Academic Publishers, 2003. S. 791–805.
163. Verbeylen G., L. A. Wauters, L. D. Bruyn, E. Matthysen. Woodland fragmentation affects space of use of Eurasian red squirrels. *Acta Oecologica*. 2008. 171–176.
164. Verboom B. and R. van Apeldoorn. Effects of habitat fragmentation on the red squirrel, *Sciurus vulgaris* L. *Landscape Ecology*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990. Vol. 4 Nos. 2/3. pp. 171–176.
165. Voipio Paavo and Raimo Hissa. Correlation with Fur Density of Color Polymorphism in *Sciurus vulgaris*. *Journal of Mammalogy*, Vol. 51, No. 1 (Feb., 1970), S. 185–187.
166. Wauters Luc A., Jukka Suhonen and Andre A. Dhondt. Fitness consequences of hoarding behaviour in the Eurasian red squirrel. *Proc. R. Soc. Lond. B*. 1995. 262, S. 277–281.
167. Wauters L. A., M. Vermeulen, V. S. Dongen, S. Bertolino, A. Molinari, G. Tosi, E. Matthysen. Effect of spatio-temporal variation food supply on red squirrel *Sciurus vulgaris* body size and body mass and its consequence for some fitness components. *Ecography*. Volume 30, N 1. Blackwell Publishing. 2007. S.

51–65 (15).

168. Wauters L. A., M. Zaninetti, G. Tosi S. Bertolino. Is coat-colour polymorphism in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) adaptive? *Mammalia*, Walter de Gruyter. Volume 68, 07. Berlin–New York, 2004. S. 37–48.

169. Wauters L. A., Matthysen E., Adriaensen F. Tosi G. Within-sex density dependence and population dynamics of red squirrels *Sciurus vulgaris*. *Journal of Animal Ecology*. Volum 73, N. 1. Blackwell Publishing, 2004. S. 22–25.

170. Wauters L. A., S. Bertolino, Adamo M, Dongen S., Tosi G. Food shortage disrupts social organization: The case of red squirrels in conifer forests. *Evolutionary Ecology*. V. 19, N. 4. Springer, 2005. S. 375–404.

171. Wauters L. A., Y. Hutchinson, D. T. Parkin and A. A. Dhondt. The effects of habitat fragmentation on demography and on the loss of genetic variation in the red squirrel. *Biological Sciences*. 1994. Vol. 255, № 1343. S. 107–111.

172. West, P. M. The Lion's Mane. *American Scientist*. 2005. Vol. 93, No. 3. S. 226–235.

173. West, P. M., Parker C. Sexual selection temperature and the Lion's Mane. *Science*. 2002. Vol. 297 (1339). S. 1339–1343.

174. Wiegand P. Habitatnutzung in Subpopulationen des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris* L., 1758) = Habitat utilization in subpopulations of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L., 1758). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, Jena: Fisher Jena Allemagne, 1995. Vol. 60, N 5. S. 265–276 (27).

175. Zawidzka E. Geographical distribution of the dark phase of the squirrel (*Sciurus vulgaris fuscoater* Altum) in Poland. *Acta Theriologica*. 1958. Vol. 2, N 8. S. 160–174.

РОЗДІЛ 2

ГЕОГРАФІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1. Фізико-географічні умови регіону

Українські Карпати – частина Східних Карпат, яка знаходиться в межах України. Їх ширина коливається від 50 до 100 км, довжина вздовж північно-східного краю досягає 280 км, загальна площа перевищує 2400 км. Українські Карпати характеризуються великою кількістю асиметричних хребтів: південно-західні схили виположеніші порівняно з північно-східними. Разом з передгір'ями – Передкарпатською рівниною (Передкарпаття) та Закарпатською низиною (Закарпаття) – площа Українських Карпат становить більше 3700 км [123].

Для проведення досліджень обрано територію Закарпаття, 4/5 площі якої займають південні схили Карпатського гірського хребта, а рівнинна частина розміщена на прилеглий до них Закарпатській низовині, що є частиною Середньодунайської низовини [121]. Її площа займає 12,8 тис. км. кв., що становить 2% території країни. На північному сході Закарпаття межує з Львівською та на сході із Івано-Франківською областями, заході – із Словаччиною, а на північному заході з Польщею, на півдні із Угорщиною та Румунією [2].

За характером природних умов територія Закарпаття поділяється на дві частини: західну і східну. Західна частина включає Закарпатську низовину, передгір'я Ужгород-Хустського вулканічного хребта, Берегівське і Виноградівське пагорбогір'я. Східна частина складається з Притисянської і Затисянської низовини із частиною Хустської котловини, смуги терасоподібних полонинських передгір'їв, полонин, гірських котловин Центрально-карпатського пониження, високогірної зони Горган, Рахівського кристалічного масиву, Чорногори та найбільш високих полонин Полонинського хребта [124].

У природно-історичному відношенні область поділяється на три ландшафтні зони: гірську, передгірну і рівнино-терасову (рис. 2.1).

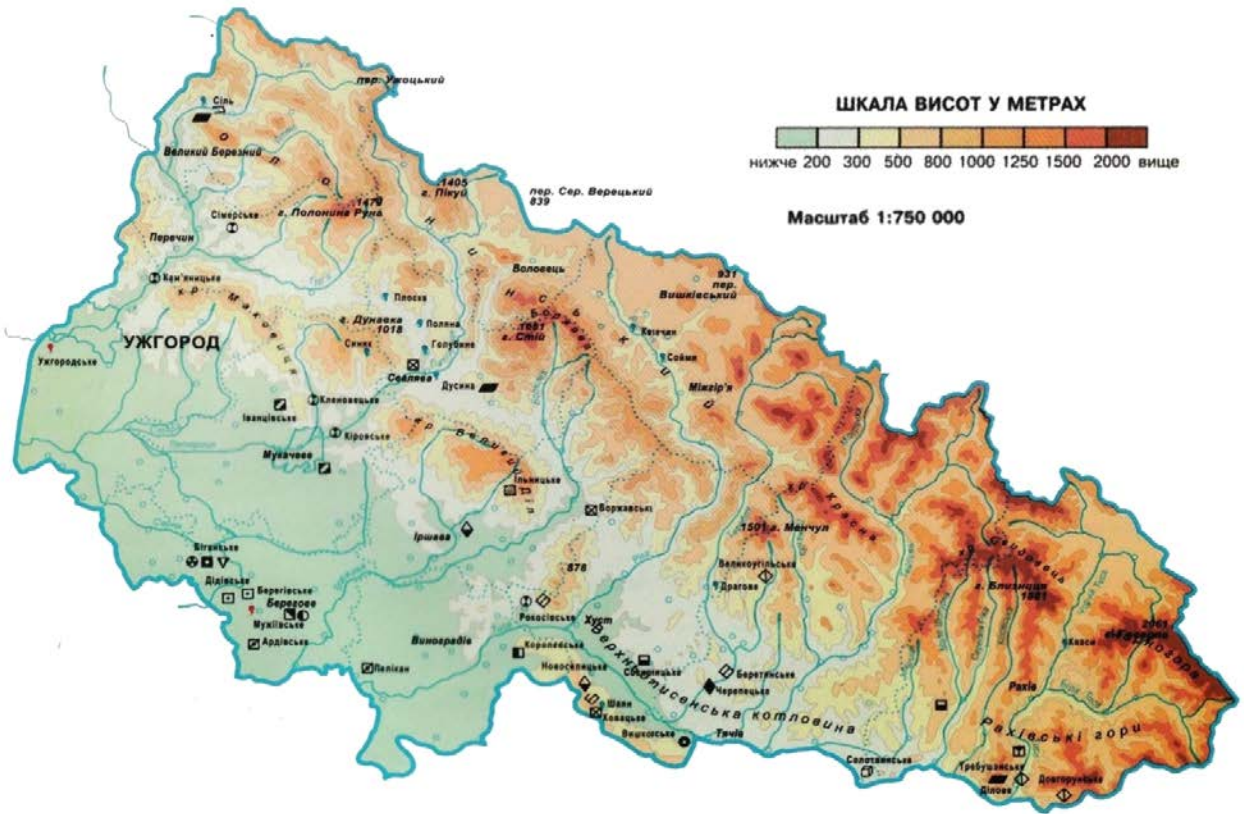


Рис. 2.1. Картографічна структура Закарпатської області [125].

Гірська зона складається з Полонинського хребта, Горган та вулканічного Вигорлат-Гутинського хребта, охоплює висоти від 300 до 2000 м, н р м. (місцями і вище) [121]. Хребти й основні міжгірні улоговини витягнуті з північного заходу на південний схід. Полонинський хребет охоплює висоти від 1400 м (полонини Рівна з 1479 м та Боржава з 1777 м на г. Стой (Стог: за Агрокліматичний..., 1960 [2]), Красна з 1497 м на г. Менчул, Свидовець та ін.) до 2000 м – найвищого району – Чорногірського хребта. Він включає вершини гір Петрос (2020 м), найвища – Говерла (2061), Брескул (1911), Пожижевська (1822), Данcej (1855), Туркул (1933), Піп Іван Чорногірський (2022).

Паралельно до головного хребта розташовані хребти менших розмірів

вершини Козмеска (1592 м) і Маришевська (1567 м), Кукул (1540°м) і Кострич (1544 м).

Горгани розташовані на північ від Полонинських гір діляться р. Моранкою на Західні і Східні. В Західних Горганах є вершини Смерек (1425 м), Озірна, (1500 м), Кам'янка (1579 м), Канч (1583 м), Стримба 1723 м). Східні Горгани мають вершини Попада (1742 м), Буштул (1693 м), Сивуля (1815 м), Чорна Клева (1723 м). Глибше, у центральній частині північно-східного макросхилу гірської системи, в районі Горган, висоти збільшуються до 1600–1700 м (г. Хом'як – 1540 м, г. Синяк – 1665 м).

Вулканічний Вигорлат-Гутинський хребет складається із вигорлатських гір (Попрічний верх – 1020 м, Маковиця – 978 м, Великий Діл – 1086 м), Гутинських гір (висота 700–800 м н. р. м.) та Гуцульських Альп на півдні області. Їх хребет починається вершиною Менчул (Менгул) і закінчується на горі Стой (Стог). Висоти від 1300 до 1700 м н. р. м.

Гірський район займає найбільшу частину території області і складається із гірської частини Великоберезнянського району, Воловецький, Міжгірський, гірська частина Перечинського району, Рахівський (окрім південно-західної частини), Свалявський, та гірські частини Іршавського, Мукачівського, Тячівського і Хустського районів [2].

Смуга перед гір'їв складається із кількох терас і відокремлює південні схили Карпат від Закарпатської низовини. Полонинські гори відокремлені від Горган Центрально-Карпатським пониженням, а від Вигорлат-Гутинських гір – Внутрішньо-Карпатським пониженням. Центрально-Карпатське пониження простягається із заходу на схід і виходить за межі області. Ці гори досягають 700–800 м. висоти на всій відстані до Ясинської котловини.– ізольованої ділянки серед Карпатських гір, оточеної лісистими хребтами. Внутрішньо-Карпатське пониження складає три котловини (Перечинська, Свалявська, Хустська або Мараморошська). Уздовж зовнішнього краю Українських Карпат лежить смуга

низькогір'я (600–900 м н. р. м). Передгірний район охоплює все перед гір'я Ужгород-Хустського хребта, південну частину його та Іршавську і Хустську улоговини. До нього належать Берегівський та Виноградівський райони (за винятком їх низовинних частин), середня смуга висот Мукачівського та Ужгородського районів, а також Іршавський, Великобerezнянський, Перечинський, Тячівський та Хустський (за винятком гірських частин), і південно-західна частина Рахівського району [2]. Низовина має висоти 100–150 м із виступаючим горбогір'ям вулканічного походження – Чорна гора (568 м), г. Шаланка (372 м) та ін. Низовинний район охоплює всю Закарпатську низовину з окремими групами горбкуватих місць.

2.2. Клімат регіону досліджень

Клімат Українських Карпат визначається їх географічним положенням в центральній частині Європи, віддаленістю від Атлантичного океану, морів, різницею висот та формою рельєфу. Навітряні схили Карпат більше зволожені, ніж підвітряні, південні й південно-західні схили тепліші, ніж північні й північно-східні. У передгірній частині клімат пом'якшений за рахунок інтенсивної циркуляції повітряних мас, а у високогір'ї він є більш континентальним. Кліматологи зараховують Українські Карпати до атлантично-континентальної кліматичної зони [121].

Клімат Закарпаття є помірно-континентальним із достатнім і надлишковим зволоженням, нестійкою весною, спекотним літом, теплою осінню і м'якою зимою. Неоднорідність рельєфу земної поверхні Закарпаття і характер циркуляції повітря суттєво впливають на процеси поглинання і перетворення сонячного випромінювання і на процеси теплового і водного обмінів. Тому кліматичні умови на території області області різняться, залежно від висоти над рівнем моря та орієнтування гірських схилів. Останнє, разом із напрямком вітрів суттєво впливає на кількість опадів у регіоні [121].

Температурний режим у області складний. Хід температури за місяцями майже співпадає із річним ходом притоку сонячної радіації. Із збільшенням висоти території над рівнем моря температура повітря знижується, тобто наявний висотний температурний градієнт, який становить за рік близько $0,8^{\circ}\text{C}$ на 100 м перепаду висот. В Українських Карпатах прийнято виділяти шість кліматичних зон: дуже теплу, теплу, помірну, прохолодну, помірно-прохолодну, холодну. Із них для Закарпаття характерні лише перші три (від 2600°C , $2400\text{--}2600^{\circ}\text{C}$ і $1800\text{--}2400^{\circ}\text{C}$ відповідно). Найнижча температура спостерігається у високогірних місцевостях Свидовця, Чорногори і Горган. Із ростом висоти місцезонавання території кількість опадів зростає [121]. Температурний режим представлено на рисунку 2.2 [125].

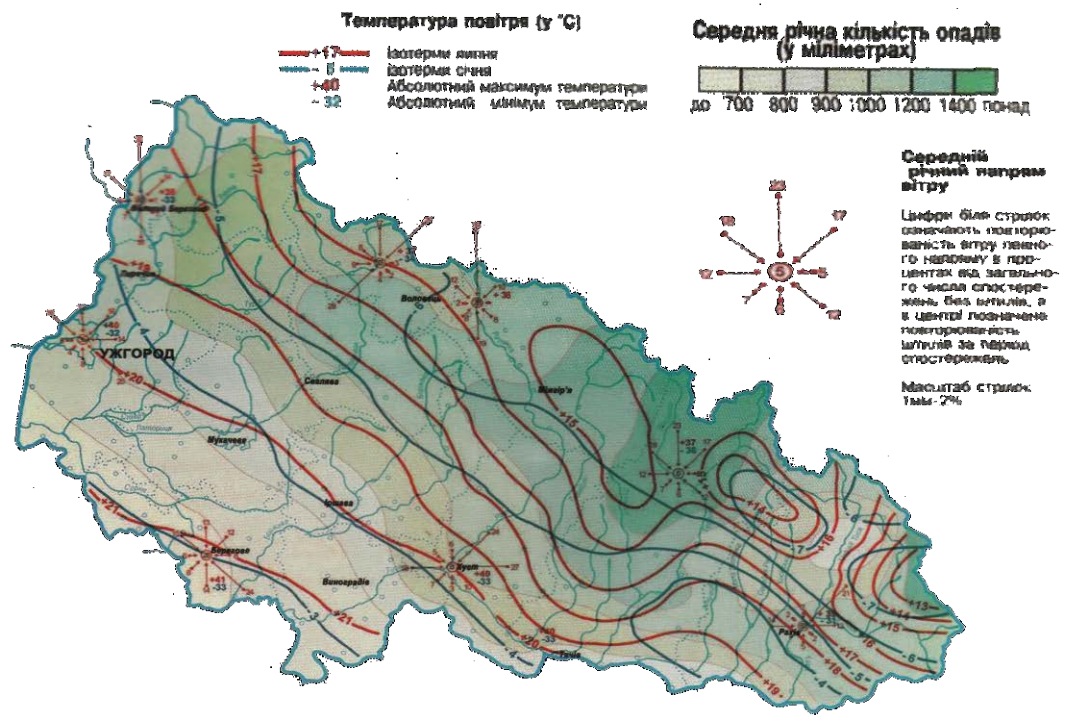


Рис. 2.2. Карта температур повітря та кількості опадів у Закарпатті.

Опади в області розподіляються дуже нерівномірно як по території області,

так і протягом року. Максимум опадів припадає на тепліші літні місяці, іноді на осінні. З ростом висоти місцеположення території кількість опадів зростає. При розташуванні гірського схилу з навітряного боку опадів може випасти на 500 мм більше, ніж із сусіднього підвітряного схилу. Значні коливання опадів бувають між роками, а також в окремі місяці або дні року. Бувають роки високої водності, коли за рік випадає 1600–2400 мм при середній багаторічній нормі 1000–1200 мм.

За останні десятиліття зазначається зміна теплового режиму регіону на 0,74 градуси Цельсія, середня швидкість потепління за 50 років рівна 0,3 градуси на кожне десятиріччя. За 40 років (1970–2009) у Закарпатті температура повітря підвищилася на 1,2–1,6 градусів Цельсія, особливо помітно це у липні. Разом з цим це характерно для населених пунктів області. В горах спостерігається дещо інша картина, Карпати є потужним кліматичним бар'єром [82].

Кліматичні ресурси Українських Карпат для рослинного і тваринного світу є загалом сприятливі. Режими атмосферного й ґрунтового зволоження не є лімітуючими для рослинності. Незважаючи на значну кількість опадів, через високий коефіцієнт стоку реальна вологість ґрунту надмірна тільки на виположених днищах карів, схилових ступенях і річкових терасах. На південних і південно-західних схилах деколи має місце недостатня зволоженість. Тим не менше, загалом тут переважають мезофіти.

2.3. Історія формування лісів Карпатського регіону

Українські Карпати належать до альпійського циклу горотворення. Важливий етап розвитку Передкарпаття припадає на верхній міоцен (сармат). З цього часу у сучасному рельєфі збереглися деякі релікти. Особливо значним було підняття території на межі неогену і плейстоцену, що спричинило інтенсивне утворення складок і розривів в Передкарпатті. Таким чином, у цей час сформувалися долини річок Дністер, Прут і Сірет. Плейстоценові підняття супроводжувалися місцевим зледенінням, яке мало острівний характер, захоплюючи вершини гір. Снігова лінія проходила на 1000–1200 м. н. р. м. На

після льодовиковому етапі розвитку території спостерігалось загальне, нерівномірне підняття, яке спричинило розрив нижньої частини схилів [38].

У холодному передбореальному періоді голоцену верхня межа лісу проходила набагато нижче за сучасну. У рослинному покриві переважали соснові і березові чагарникові, гірсько-соснові, вільхові та інші угруповання. У південних долинах річок росли букові ліси. У бореальному періоді із потеплінням збільшилася площа лісових екосистем. Соснові ліси заміщаються листяними з участю дуба і липи, в'яза і ліщини. Значного поширення набувають дубово-липові з ліщиною, смерекові та модринові угруповання. Соснові ліси, які домінували у попередньому періоді і формували верхню межу лісу, зосередилися в нижніх лісових поясах. На верхніх частинах схилів домінували угруповання сосни кедрової. Сьогодні ліси збереглися у важкодоступних районах Горган. Над ними – гірсько-соснове криволісся і альпійські луки.

У теплому й вологому атлантичному періоді лісові екосистеми піднімалися на найвищі гірські хребти. Тодішня верхня межа лісу проходила майже на 150 метрів вище за сучасну. Смерека досягала більшості гірських вершин. У нижній частині макросхилу були поширені букові ліси, а буково-смерекові угруповання досягали верхньої межі лісу. Із Центральної і Південної Європи в ліси макросхилу проникли теплолюбні види [38]. У суббореальному періоді клімат став сухішим, що призвело до помітного висихання боліт, збільшення площ лучних екосистем із степовою злаково-різнотравною рослинністю. Між висотними поясами дубових і смерекових лісів поступово вклинюється пояс бучин. Смерека, яка панувала вкінці раннього і ще на початку середнього голоцену, поступово займає своє сучасне місце в гірських районах Горган, Чорногори та Чивчин. Вище – гірські схили вкриває гірська сосна. Розширення господарської діяльності людини цього періоду призводить до збільшення безлісних площ, а кліматичні умови сприяють ростові буково-ялицевих лісів. У Передкарпатті формуються мішані ліси, участь бука зростає до 46%, а ялиці до 30% [38].

У субатлантичному періоді, який за кліматичними умовами близький до

атлантичного, сформувалися сучасна верхня межа лісу, лісова поясність, горизонтальне поширення лісового типу біогеопокриву. На пізніших етапах субатлантичного часу спостерігається деяке похолодання і посилення континентальності клімату, що призвело до незначного зниження верхньої межі лісу. У високогір'ї локально були поширені сніжники-перелітки. Подібний холодний і вологий період мав місце і в інших гірських регіонах Європи, зокрема в Альпах. Приблизно з кінця XIX століття клімат стає теплішим, що сприяє поширенню на вищі гіпсометричні рівні лісових угруповань [38].

2.4. Нарис рослинності й фауни регіону

Рослинність Закарпаття. Значна частина території Закарпаття вкрита лісами, площа яких перевищує 49% області. За ботаніко-географічною характеристикою рослинного покриву гірська і передгірна частина території Закарпаття належать до Східно-Карпатської біогеографічної підпровінції, а Закарпатська низовина – до Центральноєвропейської флористичної провінції. В Закарпатській області вирізняють наступні геоботанічні зони, в яких змінюється рослинність залежно від висоти місцевості: лісостепова, лісова і високогірна лучно-чагарникова.

Лісостепова зона – Притисянська низовина, розташована в передгірній частині області з висотою місцевості 100–300 м н.р.м, і є переважно зоною аграрного сектора з незначними ділянками лісової рослинності.

Лісова зона – охоплює різні пояси мішаних широколистяних, букових і хвойних лісів на висотах від 300–1600 м н.р.м. Високогірна лучно-чагарникова зона – високогірні пасовища (полонини), альпійські і субальпійські луки, розташовані вище верхньої природної межі лісу (>1200–1600 м н.р.м). Лісову і високогірну лучно-чагарникову зони автори диференціюють за висотою – виділяють п'ять висотних поясів рослинності: пояс передгірних дубових лісів (виражений тільки в Закарпатті); нижньо-гірний пояс – пояс букових лісів з трьома висотними смугами – чистих

букових лісів, ялицево-букових лісів і ялицево-смереково-букових лісів; верхньогірний пояс – пояс смерекових лісів; субальпійський та альпійський пояси [18, 103, 123, 139].

Пояс передгірних широколистяних лісів займає смугу на висоті 150–500 м н.р.м у перед гір'ї та на південних схилах Вигорлат-Гутинського хребта з теплим кліматом. Нижньогірний пояс займає смугу у межах 450–1100 м н.р.м (у деяких місцях – до 1450 м н.р.м). У цьому поясі клімат більш прохолодний, помірний. Верхньогірний пояс розташований на висотах 1300–1450 м н.р.м у помірно холодній і дуже вологій зоні Карпат Чорногори, Мармароських гір, Горган, Гуцульських Альп. Субальпійський пояс починається із висот 1200–1300 м н. р. м на Полонинському хребті, з 1450–1650 м н.р.м на Чорногірському та Мармароському хребтах і простягається до висот 1800 м н.р.м. Альпійський пояс знаходиться на висоті ві 2000 і займає найвищі вершини Українських Карпат.

За висотами ліси Закарпаття розподіляються: у північно-західній частині області на висотах 400–900 м поширені буково-ялицеві високо-продуктивні ліси з домішкою ясена та явора. На 800–1300 м н. р.м.– чисті букові ліси. В нижній частині, в домішці букових лісів зустрічається граб, дуб скельний, клен, ясен, вище явір, ільм гірський. У східній частині регіону, на висотах 1000–1300 м над рівнем моря поширені буково-ялицево-ялинові ліси з домішкою явора, клена. Рідко зустрічаються реліктові вкраплення кедра європейського, сосни звичайної, тиса. У високогір'ї (1200–1600 м) переважають чисті ялинники, рідко з домішкою явора, ясена, бука. На 1200–1600 м зростають переважно ялина, зрідка бук з домішкою явора, ялиці. З висотою насадження зріджуються, продуктивність їх знижується, дерева набувають специфічної форми. Далі починається криволісся: яворово-букове, зеленівільхове, ялівцеве, з гірської сосни, яке піднімається до висоти 2000 м.

За характером лісів Закарпаття поділяється на три частини [2]:

1) Північна і північно-східна гірська. Це зона хвойних лісів, де ростуть ялина і смерека, окремими островцями зустрічається модрина європейська, а на

ділянках кам'янистих оголень – насадження кедра. Висота над рівнем моря тут від 500 до 1700 м. Від верхньої межі лісу (1100–1700 м н. р. м.) розташована зона криволісся, зайнята заростями чагарника – зеленої вільхи, сибірського ялівцю і гірської сосни. Вище – криволісся переходить у зону гірських лук – полонин.

2) Центральна частина області. Це зона листяних, головним чином букових насаджень із домішками ясеня, явора, граба.

3) Рівнинні і передгірна зони. Зона дубових лісів – дуба чересчатого у рівнинній зоні і дуба скельного у передгірній частині. Серед них у домішках є ясен звичайний, клен гостролистий, береза та ін. У природній зоні ростуть змішані ліси із дуба звичайного з грабом, рідше з ясенем, в окремих масивах з участю береста, вільхи клейкої, липи, клена польового, поодинокі берези та інших деревних і чагарникових порід. Дубові ліси займають всього 5 % від всіх інших лісів Закарпаття. Окремі площі займають малопродуктивні й низькотоварні насадження тополі канадської. В передгір'ях (200–600 м) поширені ліси з дуба скельного з грабом та поодинокі з буком, з домішкою черешні, кленів, липи, яблуні, груші лісової. На північних схилах переважають букові і грабово-букові ліси. Рослинний світ Українських Карпат та Закарпаття детально проаналізовано у роботах М. І. Котова, В. І. Чопика, В. Б., Сочава, Н. А. Щекіна, І. А. Ільїнської, Г. В. Козія [150], а також у інших наукових доробках [38, 125].

Тваринний світ Закарпаття. На території Закарпаття науковці встановили 2027 видів і підвидів судинних рослин із 3464 відомих в Україні, а також 39438 видів тварин (68% фауни України). Серед червонокнижних видів поширено 145 судинних рослин (із 429 в Україні), 32 види птахів (із 67), 21 ссавців (із 41), 10 круглоротих та риб (із 34), 2 види плазунів (із 8) та 4 – земноводних (із 5 в Україні) [121]. Флора і фауна заповідної частини регіону детально описана у Природно-заповідний фонд Закарпатської області (2011) [125]. Фауна Карпат відрізняється від прилеглих територій і з Пд.Сх. і Зх. фауністичних комплексів. У свою чергу фауна гризунів у Карпатах розподілена нерівномірно, що зумовлено вираженою висотною поясністю

у рослинному аспекті і присутня різниця у характеристиці деяких абіотичних факторів, таких як кліматичні, едафічні. У нижніх шарах лісів на висоті 250–1200 м.н.р.м. зустрічаються наступні види гризунів: вивірка звичайна, миші лісова і польова, вовчки, заяць-русак. У поясі хвойних лісів (1300–1700 м н.р.м.) переважає руда полівка і мишак жовтогрудий, вовчок горішників, на вирубках – полівка підземна. У субальпійському і альпійському висотних поясах – підземна полівка, є снігова, водяна, а у заростях гірської сосни – руда. Поширений вовчок горішниковий. У Румунських Карпатах немає добре вираженої альпійської фауни, що пояснюється значною висотою цих гір. На основі видового складу і поширення окремих видів гризунів та інших ссавців у Румунських Карпатах, виділяються два фаунастичні райони (альпійський і лісовий) [154]. Повний перелік сучасної фауни ссавців Закарпаття представлений у працях цілого ряду науковців [7, 49, 83–88, 97, 143].

2.5. Мережа природно-заповідних територій

На території Закарпатської області розташовано ряд об'єктів природоохоронного значення. Серед них найвищі за ступенем заповідності Карпатський біосферний заповідник, три національні природні парки («Синевир», «Ужанський», «Зачарований край»), 21 заказник загальнодержавного значення, 28 місцевого, а також інші об'єкти ПЗФ. Нижче коротко описано основні із них [125]. У наших дослідженнях з представлених заповідних територій було проведено дослідження на наступних: *Карпатський біосферний заповідник* (58035,8 га) створено 1993 року. Він включає 8 філій, – територіально розмежованих заповідних масивів Свидовецького, Чорногірського, Угольського, Широко-лужанського, Кузій-Трибушанського, Марамороського, а також колишніх державних заказників «Долина нарцисів», «Чорна гора», «Юлівська гора». Територія заповідника розділена на чотири функціональні зони: заповідну (31% від загальної площі), буферну (28%), зону антропогенних ландшафтів (35%), регульованого заповідного режиму (6%). В масивах заповідника представлене все

біологічне і ландшафтне різноманіття Українських Карпат від їх передгір'їв до альпійських лук (рис. 2.3). Просторово масиви заповідника розташовані у різних районах області. Найбільші за площею об'єкти розташовані у гірських районах – Рахівському і Тячівському, решта – в низинних – Хустському і Виноградівському [125].

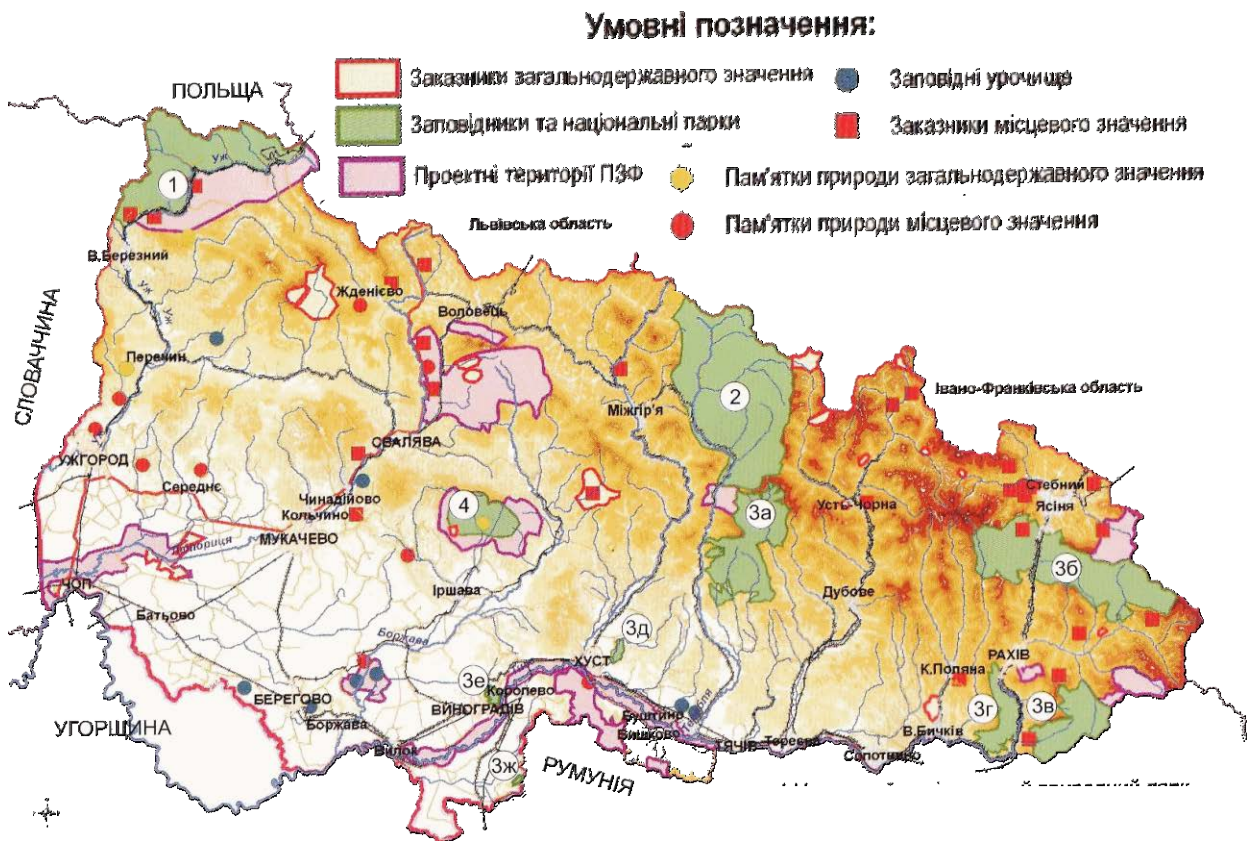


Рис. 2.3. Природно-заповідний фонд Закарпатської області (станом на 2008 рік): 1– Ужанський НПП, 2–НПП «Синевир», 3 – Карпатський біосферний заповідник: а) Широколужанський масив, б) Свидовецький та Чорногірський масив, в) Марамороський масив, г) Кузій-Трибушанський масив, д) «Долина нарцисів», е) Чорна Гора, ж) Юлівська Гора, 4. Регіональний ландшафтний парк «Зачарований край».

Ужанський національний природний парк (39,16 тис. га) створений на

території Великобerezнянського району 1999 року на базі регіонального ландшафтного парку «Стужиця», що діяв з 1974 року. Парк увійшов у Міжнародний три латеральний біосферний заповідник «Східні Карпати», який утворений на межі прикордонних територій України, Польщі і Словаччини. Парк розташований у західній частині Закарпатської області, Вододільно-Верховинських Карпат на висоті між 220–1250 м н.р.м., охоплює верхню частину басейну р. Уж. До його складу входять лісовий резерват «Стужиця», лісовий резерват «Тиха». Західна та центральна частина парку розташовані у межах Полонинсько-Чорногірської області середньогірних субальпійсько-лісових Карпат, а східна – в області Верховинських низько-гірних лісо-лучних Карпат [125, 148].

Ботанічний сад УжНУ має також охоронний статус природно-заповідної території. Створений з метою вивчення та збагачення в спеціально створених умовах різних видів рослин на базі парку-пам'ятки садово-паркової архітектури, який в 1979 отримав цей статус на базі пам'ятки природи республіканського значення [121, 125].

2.6. Особливості антропогенної трансформації рослинного покриву регіону та їх вплив на флору і фауну

Згідно історичної трансформації природного середовища поетапно виділяють 5 ступенів: дуже слабкий (9 ст. до н.е.), слабкий (до 14 ст. до н.е.), середній (до 5 ст. н.е.), сильний (до 40-х р. н.е.), дуже сильний (до сьогодні). Утакому розподілі ступенів антропогенної трансформації середовища мали місце дві проблеми: розвиток лісогосподарської діяльності та розвиток туризму, готельного господарства, розвитку зон для будівництва [5]. Згідно цього сьогодні можна виділити смуги антропогенного навантаження: – смуга дуже сильної антропогенної трансформації, що охоплює Передкарпаття і Карпатські низькогір'я; – смуга сильної антропогенної трансформації – територія, де сформоване с/г, нафтова, деревообробна промисловість, міста; – смуга

середньої трансформації – сіножаті, пасовища, городи; – слабка – територія, трансформована для туризму, гірських лижних структур [38].

Внаслідок поширеної антропогенної трансформації природного середовища у більшості випадків у полі зору дослідників опиняються ефекти реагування тварин на зміни середовища, які далекі від процесу динаміки природного населення тварин. Внаслідок цього також існує імовірність підміни природних закономірностей динаміки населення тварин наслідками антропогенного впливу. Масштаби трансформації природного середовища зумовлюють необхідність досліджень наслідків антропогенного впливу на різних рівнях організації живого [99].

Отже, Українські Карпати належать до середньоєвропейської широколистяно-лісової провінції з переважанням букових, рідше дубових, а в горах – хвойних лісів, субальпійською та альпійською рослинністю. Ліси Закарпатської області розташовані на різних висотних зонах. Від Притисянської низовини (105–150 м над рівнем моря) ліси в області поширені до полонин (1200–1700 м). Внаслідок штучного насадження хвойних порід, у зоні букових лісів зростає на значних площах ялина звичайна (європейська), яка характеризується високою продуктивністю й швидким ростом, але недовговічна й піддається вітровим буреломам і сніголамам. На території Закарпаття відомо понад 400 видів деревних і чагарникових порід. Багато з них – акліматизовані екзоти. Інтенсивна господарська діяльність упродовж багатьох століть, а особливо, другої половини XX століття зумовила значну зміну стану флори та фауни регіону і навіть зникнення видів.

Список використаних джерел

1. Агрокліматичний довідник по Закарпатській області. Київ: Державне видавництво сільськогосподарської літератури Української РСР, 1960. (Головне управління гідрометеорологічної служби при Раді міністрів Союзу РСР, Управління гідрометслужби Української РСР, Київська гідрометеорологічна обсерваторія). 120 с.

2. Антропогенні зміни біогеоценотичного покриву в Карпатському регіоні. Ред. М. А. Голубця. Київ: Наукова думка, 1994. 162 с.
3. Барановський В. А. Екологічний атлас України. К.: Географіка, 2000. 42 с.
4. Башта А.-Т. В., Потіш Л. А. Ссавці Закарпатської області. Львів, 2007. 260 с.
5. Географічна енциклопедія України. Київ, 1989. Т. 2. 479 с.
6. Екологічна ситуація на північно-східному макросхилі Українських Карпат. Кол. авт. М. А. Голубець, О. Г. Марискевич, М. П. Козловський, І. І. Козак., Б. О. Крок, В. І. Яворницький, Б. Г. Проць, А. І. Шевчук, І. М. Шпаківська, А.-Т. Башта, В. І. Козловський за ред. академіка НАН України М. А. Голубця. – Львів: Видавництво “Поллі”, 2001. 158 с.
7. Загороднюк І. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона. Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. 2007. Випуск 20. 5–13 с.
8. Кліматогенні зміни рослинного світу Українських Карпат: монографія. Дідух Я. П., Чорней І. І., Буджак В. В. та ін; наук.ред. Я. П. Дідух, І. І. Чорней. Чернівці : Друк Арт, 2016. 280 с.
9. Колюшев И. И. Краткий очерк фауны грызунов Закарпатской обл. Науч. Зап ужгор. Унив. Львов: Изд. льв. унив., 1953. Т. 8. С. 143–158.
9. Колюшев И. И. Промысловые звери Закарпатья. Науч. Зап ужгор. Унив. Ужгород, 1955. Т. 11. С. 5–36.
10. Колюшев И. И. О вертикальном распределении млекопитающих Закарпатья. Докл. И сообщ. Серия биология. Ужгород, 1957. №. 1. С. 29–30.
11. Колюшев И. И. Исследования фауны позвоночных животных Закарпатской обл. за 10 лет (1945–1955) . Науч. Зап ужгор. Унив. Львов: Изд. льв. унив., 1956. Т. 21. С. 31–40.
12. Колюшев І. І. Хребетні тварини Карпат і їх охорона. Охороняймо природу. Ужгород: Карпати, 1964. С. 176–195.
13. Луговой О., Ковальчук А. Раритетна фауна Закарпаття. Хребетні

тварини. Ужгород, 1999–2000. 121 с.

14. Маринич О. М., Ланько А. І., Щербань М. І., Тищенко П. Г. Фізична географія Української РСР. К.: Вища школа, 1982. 208 с.

15. Макушенко М. О., Шнарович І. Д. До поширення та екології деяких видів промислових звірів Чернівецької обл. Наукові записки Львівського Науково-Природничого музею АН УРСР. Львів, 1954. Т. 3. С. 77–90.

16. Поп С. Природні ресурси Закарпаття. Видання третє, доповнене, змінене. Ужгород: Всеукраїнське державне видавництво «Карпати», 2009. 338 с.

17. Природа Украинских Карпат. Ред. М. А. Голубец, М. Т. Гончар, В. И. Комендар, А. Н. Гаврусевич, И. К. Загайкевич и др. Киев: Наук. думка”, 1968. – 208 с.

18. Природно-заповідний фонд Закарпатської області (Довідник). Авт. Колектив. Антосяк В. М., Довганич Я. О., Павлей Ю. М., Покинйчереда В. Ф., Поляновський А. О., Чумак В. О. Ужгород, 1998. 304 с.

19. Природно-заповідний фонд Закарпатської області. Авт. Колектив. Ред. Поп С. С. Ужгород: Всеукраїнське державне видавництво «Карпати», 2011. 256 с.

20. Страутман Ф. И. Птицы Советских Карпат. АН УРСР. Ин-т агробиол. Киев: Изд-во АН УРСР, 1954. С. 174–269.

21. Татаринов К. А. Фауна хребетних заходу України. Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1973. 254 с.

22. Ужанський національний природний парк. Поліфункціональне значення. За ред. С. М. Стойка. Вид: «Меркатор». Львів, 2007. 306 с.

23. Флора и Фауна Карпат. *Сборник работ.* – Москва: изд. Академии наук СССР, 1960. 228 с.

24. Хамар М. Эколого-фаунистический очерк грызунов Румынской Народной Республики, *Автореф. Канд. Дисс.* М., 1959. 36 с.

РОЗДІЛ 3

МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

3.1. Характеристика дослідженого матеріалу

Як початкові джерела інформації про загальне поширення вивірки та основні екологічні принципи існування виду взято до уваги праці: О. Мигуліна (1938) [106], Ф. Страутмана (1954) [139], Ю. Л. Алтухова (1997) [3], А. В. Боркіна і І. С. Даревського (1980) [11], В. Л. Булахова і О. Е. Пахомова (2006) [12], В. Гранта (1980) [22], та Э. Майра (1968) [98]. Номенклатура виду та внутрішньовидових таксонів прийнята згідно з роботою „Наземні хребетні...” [45].

В основу дисертації покладено дані знахідок кольорових форм, зібраних на основі власних досліджень (2004–2018 рр.), анкетування (2004–2007 рр), роботи із картками спостережень (2009–2014 р) [96], дані бази статистичного бюлетня (1999–2007 рр.) про ведення мисливського господарства в Україні (форма «2 ТП Мисливство»), а також музейних колекцій протягом 2004–2017 років.

Згідно проведеного анкетування проаналізовано знахідки вивірок на предмет біотопного розподілу кольорових форм у різних районах Закарпаття, акцент зроблено на міста і села – середовище під антропогенним навантаженням. Також за допомогою анкетування аналізували поширення куниць. Загалом зібрано матеріал у природних біотопах дослідженого регіону, а також у великих містах України, для порівняння: м. Ужгород, Львів, Київ, Харків. Всього зібрано спостереження за близько 200 сімей вивірок (приблизно 460–480 знахідок).

За допомогою картування 2006–2009 роках проведено дослідження біотопного розподілу кількості особин вивірок в Ужанському національному природному парку. Також при роботі із картками спостережень звертали увагу на знахідки куниць.

Додатково проаналізовано дані державної статистичної звітності за формою «2 ТП Мисливство» – про чисельність видів по Україні за 2004–2007 роки.

Проаналізовані дані про реєстрації близько 20000 куниць і 28000 вивірок у п'яти областях України: Закарпатська, Івано-Франківська, Львівська, Рівненська, Волинська. Кожного року кількість зареєстрованих особин становила в середньому 58–60 тисяч особин. Ці дані використано для дослідження чисельності вивірки у регіоні досліджень. Зокрема у Закарпатті у різні роки було зареєстровано від 7,5 до 9,2 тисяч вивірок.

У 2015–2016 роках проаналізовано знахідки зоологічних музеїв України для аналізу морфологічних змін різних кольорових форм. Загалом аналізували 180 зразків 59 із яких були опрацьовані статистично.

При статистичному аналізі та представленні загальних результатів роботи (2016–2017 роки) до уваги було взято лише вивірок, у яких стало можливим зняти всі необхідні виміри черепа і встановити кольорову форму. Кожну проаналізовану особину було описано замісцем знахідки, описано колір хутра. Аналіз впливу природних факторів середовища на розподіл кольорових форм вивірки у регіоні проводили протягом 2017–2018 років шляхом накладання наявної інформації на готові карти [6].

3.2. Методи дослідження

Прижиттєві методи дослідження. З огляду на високу кольорову мінливість вивірки звичайної, дослідження цього виду проведено у двох напрямках: біологічному і екологічному. Дослідження біології вивірки звичайної розглянуто в трьох аспектах, а саме: харчова, рухова активність та житлові якості виду. Вивчення екологічних аспектів полягало у поясненні окремих екологічних закономірностей існування кольорових форм вивірки звичайної, де необхідним було комплексне використання методів, в тому числі ботанічних (спектр рослинних кормів), географічних (розподіл виду на території), метеорологічні (напр., вплив вологості, висоти снігового покриву), тощо.

Методи прижиттєвого дослідження тварин використано згідно загальноприйнятої класифікації [110] із доповненнями [69] – методики, що передбачають опосередковану взаємодію із ссавцями.

Збір матеріалу проведено під час маршрутних досліджень на напівстаціонарних і стаціонарних ділянках у різних районах регіону шляхом прямих спостережень. Пробні маршрути становили не менше 1% площі кожного з біотопів. Обліки на одному й тому ж маршруті повторено не менше 2 разів у суху погоду. Враховували всі можливі знахідки загиблих тварин на дорогах.

Польові дослідження було спрямовано, головним чином, на наявність виду у попередньо відібраних для стаціонарних ділянок біотопах (мішаний ліс, грабово-дубовий, ялиновий ліси, парк у населеному пункті, ліс поблизу населеного пункту, тощо), зроблено акцент на присутність тут певної кольорової форми, наявність у даному біотопі житла вивірки та його тип (гайно, дупло) та тип харчу, якому тварина надає перевагу, а також кількість особин (сімей) у кожному з досліджених біотопів. Застосовано методики вивчення за слідами життєдіяльності, зокрема за відбитками лап (взимку на снігу, або в теплі сезони року на ґрунті). Вивчення погризів на кормових столиках вивірок, разом із застосуванням інших візуальних методів, дозволило дослідити елементи харчової (зимові запаси, місця годівлі, час годівлі і пошуку їжі), і статевої поведінки об'єкту досліджень. Також використано методики обліку вивірок на відстані, що включає вивчення ссавців шляхом спостереження, фотографування, відео-зйомки, власне, за допомогою яких було проведено визначення присутності тої чи іншої кольорової форми вивірки на території досліджень, а також зібрано інформацію про тип житла (гайно, дупло).

Використані методи документування, включали прийоми, спрямовані на збір інформації щодо об'єкту досліджень шляхом анкетування, інтерв'ювання, опитування, аналізу літературних джерел, що дозволило отримати додаткову інформацію щодо поширення виду у певному населеному пункті, чи його околицях, розподілу у просторі окремих його популяцій, наявності та розміщення поселень, їх кількість на певній

території. У результаті опитування та анкетування зібрано інформацію про вивірок, починаючи від 2002 року. Спостереження проведено протягом 2004–2008 рр.

Для перевірки достовірності даних з анкет одне із запитань давали завідомо невірним. Було розіслано 500 анкет у різні райони Закарпатської області, а також у Львівську та Івано-Франківську області. Зворотно отримано близько 350 анкет.

Зразок анкети: Шановні колеги! Науковцями Ужгородського національного університету проводиться облік білки (вивірки) у Закарпатській та суміжних їй областях. Відомо, що для білок, які живуть в карпатському регіоні, характерна мінливість забарвлення ... Просимо подати дані у вигляді:

Місце спостереження	Колір та кількість	Дата спостереження
Свалява, стара забудова, сад	руда – 1, чорна – 4–5, інші – 0	травень 2004
Верхів'я р. Боржава	руда – 0, чорна – до 20	1980–2004

Примітка: Якщо білка зустрічалася в лісі, вкажіть його тип: мішаний, буковий, сосновий, ялиновий; у парку – його площу. Якщо тварина є завжди у даній місцевості, то в колонці “дата” зазначте “постійно”.

Шляхом анкетування, опитування, опрацювання даних карток з різних природоохоронних установ також досліджено наявність лісової куниці – основного ворога вивірки у Карпатському регіоні, з метою дослідження взаємовідносин «хижак-жертва» вивірки і куниці у природних екосистемах дослідженого регіону і порівняти із такими у населених пунктах [68, 70].

За допомогою картування за літературними даними отримано детальну картину розподілу різних підвидів вивірок по ареалу виду та досліджено просторовий їх розподіл в Українських Карпатах [58–60, 62]; проаналізовано знахідки вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris*) і куниці лісової (*Martes martes*) в Ужанському НПП у 2006–2009 рр. (за [68], зі змінами). Картування дозволило підтвердити важливу інформацію щодо вертикального розподілу вивірки в Карпатах і на Буковині.

Дослідження музейних колекцій. З метою виявлення кількості кольорових форм вивірки звичайної, дослідження їх морфометричних показників, вивчення розподілу різних кольорових форм в Українських Карпатах, для статистичного аналізу, взято знахідки вивірки звичайної із зоологічних музеїв: Львівського національного природничого музею (ННПМ), зоологічного музею Львівського національного університету імені І. Франка (ЗМЛНУ), Київського національного природничого музею (ННПМ), Зоологічного музею Ужгородського національного університету (ЗМУНУ), Зоологічного музею Львівського лісотехнічного університету, Зоологічного музею НЛТУ України, Державного музею природи Харківського національного університету імені В. Н. Каразіна (ДМПХНУ), Зоологічного музею Ніжинського національного університету. У всіх знахідок, де були черепи, зроблено 22 проміри: 1) максимальна довжина черепа (МДЧ); 2) конділобазальна довжина черепа (КБД); 3) довжина лицевої частини черепа (ДЛЧЧ); 4) довжина мозкової частини черепа (ДМЧЧ); 5) міжочна ширина (МШ); 6) довжина верхньої діастеми (ДВД); 7) альвеолярна довжина верхніх корінних зубів (ДВЗ); 8) скулова ширина (СШ); 9) потилична ширина (ПШ); 10) ширина між надочними вирізкам (ШНВ); 11) довжина чола (ДЧ); 12) довжина нижньої щелепи (ДНЩ); 13) довжина нижньої діастеми (ДНД); 14) максимальна висота нижньої щелепи (ВНЩ); 15) альвеолярна довжина нижніх корінних зубів (ДНЗ); 16) ширина барабанної камери (ШБК); 17) довжина барабанної камери (ДБК); 18) висота черепа (ВЧ), а також у аналізі використано 19) довжина тіла (ДТ); 20) довжина хвоста (ДХ); 21) довжина лапи (ДЛ); 22) довжина вуха (ДВ). Довжина черепа (дч), використана при аналізі морфологічної мінливості кольорових форм вивірки звичайної; конділобазальна довжина черепа (кбд), яку застосовано при дослідженні конкурентних взаємин гільдії; довжина верхнього ряду зубів (дврз), присутня у всіх розрахунках. До уваги взято також дані з етикеток, зокрема довжина тіла (дт) і довжина задньої ступні (дл) (рис. 3.1). Матеріали частково опубліковано [64].

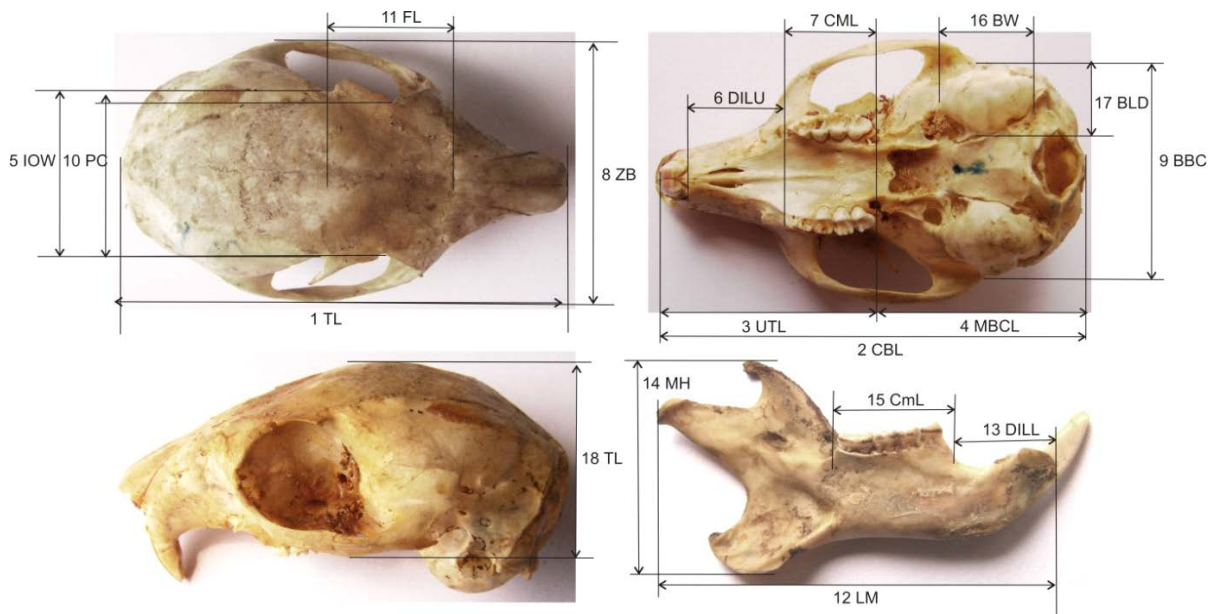


Рис. 3.1. Виміри черепа вивірки для статистичного аналізу: 1. дч, 2. кдч, 3. длчч, 4. дмчч, 5. мш, 6. двд, 7. адвкз, 8. сш, 9. пш, 10. шмнв, 11. дч, 12. днщ, 13. днд, 14. мвнщ, 15. аднкз, 16. шбк, 17. дбк, 18. вч (виміряно додатково), 19. дт, 20. дх, 21. дзл, 22. дв.

Повний перелік знахідок кольорових форм у Закарпатській обл. та гірських районах суміжних областей за колекціями зоологічних музеїв, анкетних та власних даних подано у додатку 2.

Спектральний аналіз. Для дослідження відтінків хутра різних форм вивірок взято особин із Українських Карпат та Закарпаття і проведено спектральний аналіз у видимій частині спектру. Вимірювали залежність дифузійного відбивання світла від хутра вивірки. Дослідження складали два етапи: 1. Знімали спектри відбивання із сухого хутра вивірки; 2. Виділяли меланін із проаналізованих зразків у етапі 1 та повторно аналізували спектри. Достовірність вимірів перевіряли кілька разів. Для знімання спектрів використовували спектрометр із насадкою для відбивання. За стандарт відбивання світла брали зразок Al_2O_3 , так як він дає повне відбивання 100 % у широкому діапазоні. Зразки вивірок вимірювали відносно спектру відбивання стандартного зразка (100%). Для виділення пігментів застосовували загальноприйняті методи хімічного аналізу— розчинення подрібненого хутра у

НАОН. Для дослідження взяли 30 зразків вивірок: темні особини (чорні, темно-коричневі) із Зоологічного музею Ужгородського національного університету (ЗМУНУ) та світлі особини (червоні та руді), що зберігаються в Зоологічному музеї Львівського національного університету імені І. Франка (ЗМЛНУ).

Статистичні методи. Нормальність розподілу для досліджених ознак справджується розраховано за допомогою показників Колмогорова-Смирнова та Лілієфорса [94]. Гістограми кожного виміру на нормальність показано у додатку 3. Різницю між групами кольорових форм визначали за допомогою непараметричної статистики, розрахунку коефіцієнта схожості двох незалежних вибірок за Колмогоровим-Смирновим та t-тестом Стюдента (двохвибірковий критерій, аналіз розходження середніх значень).

Географічні та морфологічні відстані між групами також оцінювали за допомогою відстаней Махаланобіса. Співвідношення різних форм групової мінливості краніометричних ознак у популяції вивірки звичайної досліджено з використанням методів дисперсійного (Nested designs, Over-parameterized model, Type III decomposition, General Linear Model, GLM) та дискримінантного аналізів. Краніометричні ознаки розглядали як залежні змінні, а форми мінливості – як фактори. Розглянуто вплив наступних форм – географічна (Region), кольорова (Color). Вплив кожного фактора (форми мінливості) розглядався окремо без урахування їхньої взаємодії. Для кожної форми групової мінливості обчислювали частку (%) факторіальної дисперсії (s) в сумарній дисперсії (S) за кожною ознакою [118, 135]. Для того щоб оцінити достовірність впливу факторів використано критерій Уїлкса-Лямбда (Wilks' Lambda). Середні значення краніометричних ознак порівнювали за допомогою критерію Тьюкі (в обох випадках статистично достовірним вважали значення $p < 0,05$).

Формули інших статистичних показників та коефіцієнтів, застосованих для дослідження взаємин між дендрофільними гризунами, показано в таблиці 3.1.

Таблиця 3.1

Формули деяких застосованих статистичних показників та коефіцієнтів

Назва коефіцієнту	Формула
Середнє арифметичне	$\bar{x} = (x_1 + x_2 + \dots + x_n) / n$
Стандартне відхилення	$\sigma = \sqrt{\sum (x_i - \bar{x})^2 / n}$
Дисперсія (середнє квадратичне)	$\sigma^2 = \sum (x_i - \bar{x})^2 / n$
Коефіцієнт варіації	$CV = (\sigma / \bar{x}) * 100$
Показник Хатчинсона	$HR = \bar{x} \text{ більшого} / \bar{x} \text{ меншого}$ представників
Коефіцієнт дивергенції	$CD = (\bar{x}_1 - \bar{x}_2) / \bar{\sigma}$

Зокрема середнє арифметичне ($\bar{x}$), стандартне відхилення (σ), дисперсія (σ^2) [94]; коефіцієнт варіації (CV), показник Хатчинсона (HR), коефіцієнти дивергенції Майра (CD)[49].

3.3. Стаціонарні ділянки обрані для проведення досліджень

Під час проведення досліджень у різних районах Закарпатської області вибрано облікові ділянки, враховуючи території із різним антропогенним навантаженням, у межах кожного із висотних поясів. Це біотопи у м. Ужгород; м. Свалява, м. Іршава; Великий-Березний – Ужанський Національний Природний парк, с. Нижні Ворота, Воловецького району; м. Рахів. Також розглянуто територію дубового пралісу ур. Атак, що знаходиться у Берегівському районі. Оскільки у цьому урочищі поселень вивірки і самих особин не виявлено даний біотоп до дослідних ділянок не включено. Окрім спостережень вивірки звичайної на вище згаданих дослідних ділянках проведено також збір даних і в інших районах області (Мукачевський р-н – сан. «Карпати», Виноградівський, Хустський р-ни) та суміжних областях (Турківський, Сколівський р-ни Львівської області), м. Галич, місцевий природний парк Івано-Франківської області), також окремі повідомлення про знахідки вивірок отримано зі Сходу України, зокрема м. Луганська. Дані, які не стосуються Карпат проаналізовано як матеріал наданий для порівняння. На стаціонарних ділянках окрім вище описаних

досліджень періодично також було проведено повний перерахунок знищених харчів під деревами, на яких вивірки гризли шишки, горіхи, пагони тощо. Внаслідок цього було отримано досить повну картину діяльності вивірок. Результати досліджень викладено у статтях “Поширення кольорових форм вивірки...” [58] та “Оцінки різноманіття кольорових форм...” [60]. Детальний опис всіх ділянок та кількість і якість матеріалу, що отримана під час спостережень детально викладений у додатку 4.

Список використаних джерел

1. Алтухов Ю. Л. Вид и видообразование. *Соровский образовательный журнал*, 1997. № 4. С. 2–10.
2. Боркин А. В., Даревский И. С. Сетчастое гибридогенное видообразование у позвоночных. *Журнал общей биологии*. Москва, 1980. Т. 41, № 4. С. 485–506.
3. Булахов В. Л., Пахомов О. Е. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці. Дніпропетровськ: Видавництво ДНУ, 2006. 356 с.
4. Грант В. Расы и виды. Грант В. Эволюция организмов. Москва: Мир, 1980. С. 162–182.
5. Загороднюк І. Наземні хребетні України та їх охоронні категорії (довідник для семінарів з зоології, екології та охорони природи). Ужгород: Ліра, 2004а. 48 с.
6. Загороднюк І. В. Рівніморфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу. *Вісник Львів. ун-ту*. Сер. Біол. 2004б. Вип. 38. С. 21–42.
7. Зізда Ю. Щодо кольорової мінливості вивірки звичайної та обрентування гіпотез про причини потемніння хутра. "Біологія: від молекули до біосфери". *Матеріали III міжнародної конференції молодих вчених* (18–21 листопада 2008 р., м. Харків, Україна). Харків: СПД ФЛ, 2008д. С. 369–370.
8. Зізда Ю. Конкурентні взаємини дендрофільних гризунів з позиції їх екоморфологічної мінливості. Молодь і поступ біології: *Мат-ли IV Міжнар. наук. конф. студ. Тааспір*. Львів, 2008в. С. 204–205.

9. Зізда Ю. Дослідження стану популяції білки звичайної у парках м. Ужгород. Зоологічний кур'єр № 3 (електронне видання): *Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів*, 2009 (м. Київ, 8–9.04.2009 р.). Київ: Ін-т зоол. НАН України, 2009а. С. 18–19.
10. Зізда Ю. Чорна форма вивірки (*Sciurus vulgaris carpathicus*) в Ужгороді. *Вестник зоології*. 2005б. Том 39, № 4. С. 84.
11. Зізда Ю. Поширення кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у Закарпатті та в суміжних областях України // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2005а. – Вип. 17. – С. 147–154.
12. Зізда Ю. Е. Оцінки різноманіття кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у синантропних і природних місцезнаходженнях Закарпаття. *Фауна в антропогенному середовищі*. Луганськ, 2006. (Праці Теріологічної школи, випуск 8). С. 126–132.
13. Зізда Ю. Особливості розподілу вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris* L.) в Ужанському національному природному парку. *Матеріали міжнародної науково-практичної конференції "Роль гірських резерватів і національних парків у збереженні природної спадщини гірських територій"* (22–23 вересня.). В. Березний, 2009в.
14. Зізда Ю. Динаміка чисельності популяцій вивірки звичайної і куниці лісової в умовах західних регіонів України. *Динаміка біорізноманіття: збірник наукових праць*. – 2012 – С. 125–128.
15. Зізда Ю. Прижиттєві методи дослідження тварин на прикладі вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris*). *Праці Теріологічної школи*. Випуск 10 (Моніторингтеріофауни). 2010. С. 115–127.
16. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
17. Літопис природи Ужанського національного природного парку. ТТ. 6, 7. 2007, 2008. 239, 298 сс.
18. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. Москва: Мир, 1968. 598 с.

19. Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. 426 с.
20. Новиков Г. О. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М., 1949. 334 с.
21. Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. Систематика млекопитающих СССР. М. Изд. МГУ, 1987. 285 с.
22. Павлинов И. Я., Яхонтов Е. Л., Агаджанян А. К. Млекопитающие Евразии: систематико-географический справочник (в 3-х частях). Москва: Изд-во Моск. ун-та, 1995. Ч. 1: Rodentia. Сб. тр. зоол. муз. МГУ. Т. 32. 240 с.
23. Синявская И. А., Песков В. Н., Емельянов И. Г. Изменчивость краниометрических признаков и формирование морфологического разнообразия в популяциях *Microtus socialis* (Rodentia, Cricetidae) на юге Украины. *Збірник Праць Зоологічного Музею*. 46.2015. С. 64–72.
24. Строганова А. С. Материалы по экологии белки в Ленинградской обл. *Труды зоолог. Инст АН СССР*. М–Л, 1948. Т. 7, вып. 3. С. 43–57.

РОЗДІЛ 4

КОЛЬОРОВА МІНЛИВІСТЬ ХУТРА ВИВІРКИ ЗВИЧАЙНОЇ ТА СПІВІСНУВАННЯ РІЗНИХ ФОРМ У РЕГІОНІ ДОСЛІДЖЕНЬ

Як було показано раніше, згідно літературних даних, існує значна кількість гіпотез щодо наявності і достатньої диференціації різних підвидів вивірки звичайної, їх адаптивного значення, характеру відмінностей між ними, що викликає значну плутанину і створює проблеми у ідентифікації різних підвидів. Тому, у цьому дисертаційному дослідженні різнозбарвлені вивірки прийнято за різні кольорові форми, як це також застосовували Б. С. Виноградов та І. М. Громов, 1952 року у праці «Грызуны фауны СССР». (1952) [13].

4.1. Результати спостережень за вивірками на стаціонарних ділянках

У цьому підрозділі проведено дослідження харчової, гніздової та статеві поведінки вивірок у регіоні досліджень на кількох вибраних стаціонарних ділянках, отримані дані з яких доповнювалися додатковими методами досліджень як опитування, картування, окремі фіксування знахідок різних кольорових форм на досліджуваній території поза межами стаціонарних ділянок.

Під час проведення досліджень у різних районах Закарпатської області вибрано облікові ділянки, враховуючи території із різним антропогенним навантаженням, у межах кожного із висотних поясів. Це біотопи у м. Ужгород; м. Свалява, м. Іршава; Великий-Березний – Ужанський Національний Природний парк, с. Нижні Ворота, Воловецького району; м. Рахів. Дослідження проведено під час маршрутних обліків на напівстаціонарних і стаціонарних ділянках у різних районах регіону шляхом прямих спостережень.

Харчова, рухова активність. Такі спостереження дозволили визначити зміни їх місцезнаходження вивірок у зимовий період часу, характер розміщення тварин за сезонами, розподіл індивідуальних ділянок, рухову поведінку під час годівлі.

На стаціонарних ділянках періодично також було проведено повний перерахунок знищених харчів під деревами, на яких вивірки гризли шишки, горіхи, пагони тощо. Внаслідок цього було отримано досить повну картину діяльності вивірок. Дослідження вивірок за слідами життєдіяльності, зокрема за відбитками лап (взимку на снігу (рис. 4.1), або в теплі сезони року на ґрунті дозволили визначити зміни їх місцезнаходження у зимовий період часу, характер розміщення тварин за сезонами, розподіл індивідуальних ділянок, рухову поведінку під час годівлі (рис. 4.2).



Рис. 4.1. «Гайновий» (ліворуч) та «кормовий (поїдний)» (праворуч) відбитки лап вивірки. Розміри відбитку (праворуч) передня лапа – 2,7 x 2,6 см; задня лапа – 5,6 x 3,1 см.

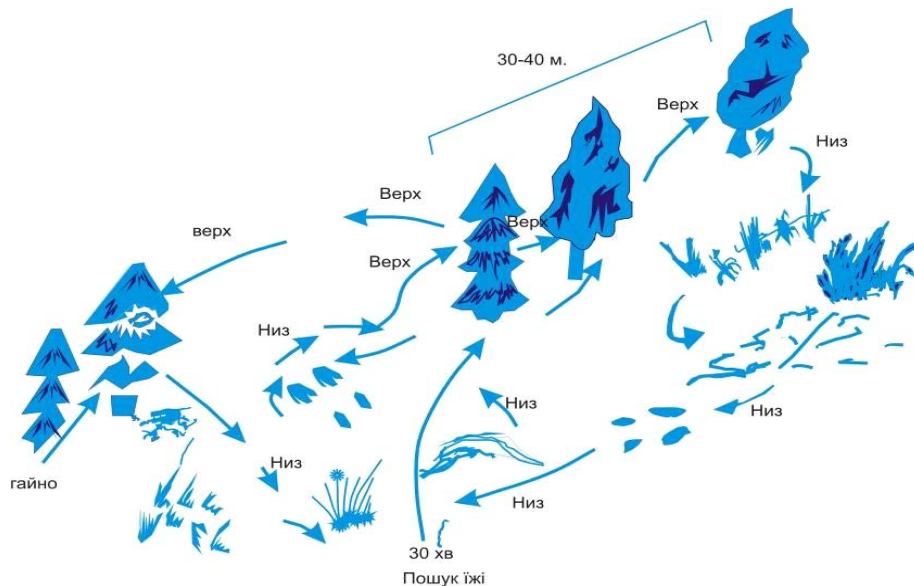


Рис. 4.2. Схема рухової активності *Sciurusvulgaris*L. під час годівлі.

Вивчення погризів на кормових столиках вивірок, разом із застосуванням інших візуальних методів, дозволило дослідити елементи харчової (зимові запаси, місця годівлі, час годівлі і пошуку їжі), і статевої поведінки об'єкту досліджень (рис. 4.3).



Рис. 4.3 Шишка-погриз вивірки (ліворуч); кормовий столик вивірки (праворуч).

Використано ці та наступні фото автора.

Наявність свіжих погризів *Sciurus vulgaris* на кормовому столику свідчили про нещодавню присутність тут цього дендрофіла. На таких ділянках постійної годівлі вивірки, як правило, накидано близько 100–300 погризених шишок [63].

За останні 20 років в м. Ужгород Закарпатської області сформувалася відносно чисельна популяція саме коричневої форми (особ. повід. О. Ю. Мателешка, В. О. Чумака, О. В. Корчинського). У досліджених зелених зонах міста виявлено особини трьох типів забарвлення хутра вивірки: червоні, чорні й коричневі. Ці дендрофіли виходять на годівлю двічі на день. У суху погоду – найчастіше вранці (9–10-та години) та ввечері до сутінок (18–19-та години). За тривалої непогоди, вивірки можуть годуватися і вдень. Восени вони активні протягом всього світлого часу, оскільки роблять запаси на зиму, як це

вказано й у дослідженнях поведінки виду [10, 151].

В осінньо-зимовий період вивірки виявляють високу міграційну активність і часто трапляються на вулицях міст, так, протягом наших досліджень у містах Закарпаття взимку у різні роки було знайдено до 10 особин загиблими. Сліди перебування вивірки в зимовий час можна спостерігати у різних частинах міст за численними відбитками лап на снігу, наприклад, м. Ужгород, особливо у прирічковій ділянці Боздошського парку. Восени вивірки Ужгорода харчуються переважно плодами волоського горіха та кінського каштана. За достатнього врожаю у парках шишок, букових горішків та жолудів, тварини переключаються на них. Весною та влітку, а також на початку осені ці гризуни їдять молоді пагони, бруньки, гриби. Коли достигають яблука, сливи, ягоди, вивірки їдять і їх. У жовтні 2008 року, проведено спостереження за харчовою поведінкою чорної вивірки під час годівлі у парку «Підзамковий» м. Ужгород (протягом 40 хв) та у різний період цього ж року спостерігали за коричневими і червоними вивірками у парках міст Львова (червоні вивірки) і Харкова (руді вивірки), а також протягом 2013–2014 рр. такі ж спостереження було проведено у лісопарку санаторію «Карпати» Мукачівського району. Підгодовувати коричневих вивірок у парку «Підзамковий» виявилось дещо важче, ніж червоних та рудих у Львові та Харкові. В Ужгороді вивірки як правило не беруть їжу з рук, проте на годівлі дозволяють досить близько (на відстані 3 метрів) спостерігати за собою, на відміну від рудих у Харкові. Проте у сан. «Карпати» при спостереженні коричневих вивірок була можливість погодувати їх із рук, і вони хоч і насторожено, але підходять близько.

Отже, в Ужгороді вивірки не звикли до уваги населення, проте ці тварини добре пристосовуються до життя поряд із людиною і явної поведінкової різниці у тому як різні кольорові форми взаємодіють із людьми не виявлено.

Гніздова активність вивірок. При дослідженні цього аспекту життєдіяльності вивірок зроблено акцент на присутність тут певної кольорової форми, наявність у даному біотопі житла вивірки та його тип (гайно, дупло) та тип харчу, якому тварина

надає перевагу, а також кількість особин (сімей) у кожному з досліджених біотопів. Також було проведено визначення присутності тої чи іншої кольорової форми вивірки на території досліджень, а також зібрано інформацію про тип житла (гайно, дупло) – рисунок 4.4.



Рис. 4.4. Гайно вивірки (м. Львів, Стрийський парк, 02 червня 2008 р.).

Гайна вивірок у м. Ужгород траплялися рідко, і за час спостережень їх було виявлено по два у 2006 році – у прирічковій частині Боздошського лісопарку, влітку 2008 року – у Ботанічному саду ДВНЗ «УжНУ», у 2012 році – у лісі мікрорайону «Шахта».

За 30 років постійних спостережень працівників Ботанічного саду гайн вивірок відзначено не було, вони влаштовували схованки на горищах господарських приміщень. Одне таке гніздо було знайдено під дощатою обшивкою даху котельні. Вивірки для потенціального житла до і осередку їжі за наявних умов надають перевагу дуплистим деревам, і в разі знищення таких дерев вони, як правило, залишають ці ділянки міста (наприклад, так сталося із 5 вивірками у районі вулиці Возз'єднання на початку літа 2005 р.).

Статева активність вивірок. Щодо статевої активності вивірок протягом періоду дослідження на стаціонарних ділянках та при фіксуванні даних поза межами цих ділянок виявлено, що молоді особини (приплід) фіксували двічі на рік у весняний та осінній період. Більшість знахідок стосується різних місцезнаходжень у м. Ужгород. Як правило спостерігали активність двох молодих особин вивірок коричневого кольору, які бігали одна за одною по території. У період гону протягом нетривалого періоду фіксували активність двох різнозабарвлених особин вивірок у тих місцезнаходженнях, де у інші періоди року, фіксували лише вивірок одного кольору. Згідно наявних результатів спостережень і відомостей про статеву активність вивірок з літературних даних, можна припускати, що у період гону на територію, де гніздяться і харчуються (наявні гнізда і кормові столики) тривалий період (у межах одного року і більше) темнозабарвлених самок вивірки, на період гону.

Кольорові форми вивірок. Дослідження кольорової мінливості вивірок при використанні методів спостереження дозволили визначити кілька кольорових форм, показаних на наступних фотографіях (рис. 4.5–4.8).



Рис. 4.5. Типова руда форма вивірки (Харків, парк ім. Горького).



Рис. 4.6. Червона форма вивірки (м. Львів, парк).



Рис. 4.7. Коричнева форма вивірки (Ужгород, Ботанічний сад).



Рис. 4.8. Типова чорна форма вивірки (м. Рахів, парк «Буркут»). Фото знизу К. Смірної зроблено 10.03.2010 (вивірка вже із китицями).

Всі особини чорної форми характерні переважно для гірської місцевості, як відомо й з літератури [81, 142]. Червонаформа знайдена здебільшого у рівнинних районах та меншою мірою у передгірних, де, в основному, спостерігаються вивірки коричневих відтінків [60].

При даному аналізі і у подальших згадках вивірок для Закарпаття розподіл кольорових форм відповідає наступному розмежуванню: **чорна форма** – вивірки чорного кольору, типова поширена у м. Рахів, високогірних районах області; **коричнева форма** – коричневі вивірки, типова поширена у м. Ужгород, зустрічається як правило у передгірних районах області, **червона** – у якої в кольорі хутра переважають червоні відтінки, поширена у рівнинній частині за Карпатами, наприклад у Львові, а також це є найсвітліша форма для Карпатського регіону; **руда форма** – за межами Заходу України поширені найсвітліші вивірки рудого кольору (наприклад Харків, Ніжин).

Протягом часу проведення спостережень траплялися знахідки сіро-забарвлених

особин – це світло забарвлені вивірки (червона та руда кольорові форми) у зимовому хутрі. Темнозабарвлені вивірки не змінюють взимку свого кольору хутра на сіре. Часто при проведенні анкетування та опитування щодо поширення кольорових форм вивірок, респонденти описували коричневих або чорних вивірок як темнозабарвлених, тоді як червоних вивірок зі Львова та Києва (червона форма) як і найсвітліших із Харкова, Ніжина (руда форма) спостерігачі зазначали як руда вивірка. Отже при спостереженні кольорових вивірок у природі важко визначити точну відповідність кольоровій формі, особливо якщо в одному середовищі поширена лише одна кольорова форма і немає можливості порівняти забарвлення.

Таким чином у роботі при подальшому аналізі даних використано наступні комбінації кольорових форм: Чорна+коричнева форми вважаються темно забарвленими Червона+руда форми проаналізовані як світло забарвлені вивірки.

Загалом згідно зібраних даних 2005–2008 років було зареєстровано 53 спостереження різних кольорових форм вивірки звичайної. Найбільшу частку з них становили коричневі особини – 37 знахідок (70%). Особини проміжного забарвлення між коричневим та рудим (червона форма) налічують 12 спостережень (23%).руді вивірки представлені найменшою часткою – відповідно 4 записи (7%).

4.2. Кольорові форми вивірки у колекціях зоологічних музеїв

Завдяки накопиченому обсягу фауністичної інформації зоологічні музеї є хорошою базою для вивчення питань таксономії, діагностики, біогеографії, диверсикології, критичного різноманіття видів тварин, що є об'єктами досліджень [50, 51]. У цьому підрозділі проведено дослідження кольорової мінливості виду на основі колекційних зразків із зоологічних музеїв України, при цьому до уваги брали колір хутра всіх, представлених у музейних колекціях вивірок. При розміщенні поряд різних зразків цього виду чіткого розмежування на кольорові форми не спостерігається, натомість присутній поступовий перехід відтінків хутра від чорного-коричневого до червоного-рудого.Щодо нечітких кольорових

переходів між підвидами *Sciurus vulgaris* зазначено й у С. І. Огньова, який вказує також на те, що значну кількість із існуючих підвидів можна відрізнити лише у колекції, коли присутні одразу всі кольорові її прояви [111].

Згідно проведених автором досліджень, в Україні відомо поширення чотирьох кольорових форм. Приклади кольорових форм показано на рис. 4.9, 4.10. Це найтемніше забарвлені вивірки майже чорного кольору, які не змінюють забарвлення свого хутра взимку – чорна форма; вивірки коричневих відтінків – коричнева форма, вивірки проміжних відтінків – червоно-забарвлені – червона або проміжна кольорова форма, та найсвітліше забарвлені особини – рудих відтінків, які взимку мають сіре забарвлення хутра (окрім китиць, лап і хвоста) – руда кольорова форма. Групуючи вивірок за місцем їх знахідки у Південно-Західному макросхилі Українських Карпат вдалося встановити поширення трьох кольорових форм: це чорні, коричневі та червоні.



Рис. 4.9. Варіації забарвлення хутра вивірок (колекція ЛНУ ім. Івана Франка).



Рис.4.10. Кольорові форми вивірок (колекція ЛНУ ім. Івана Франка).

Чорна форма (спина від чорного до темно-коричневого кольору, білий живіт із рудим чи без на хвості, живіт чисто білий, хвіст із слабо вираженими сірими смугами без рудого).

Коричнева форма – (коричнева, червоно-коричнева спина із сірим або без, боки руді, живіт білий, хвіст або із рудуватою облямівкою, або без рудого; інші не згадані вище відтінки коричневого до рудувато-червоного).

Червона форма (хутро від червоно-рудого кольору).

За межами регіону досліджень, зокрема для центру, півночі, сходу України характерна **руда форма** вивірки (забарвлення варіює від червоно-рудого до світло-рудого кольору із до попелясто-рудим відтінком або без нього).

Отже, треба зауважити, що коли мова йде про Карпатський регіон, то найсвітліша тут поширена кольорова форма – червона, хоч у анкетних даних чи при записі спостережень зі слів спостерігача може бути зазначена як руда. Якщо увага приділена всій території України, де поширені вивірки, то найсвітлішою кольоровою

формою у межах цієї території є руда форма вивірки. Остання в анкетних даних та при опитуваннях зазначена як руда вивірка.

Детально описи підвидів вивірки за кольором хутра подано у працях С. І. Огньова [111], І. Д. Кіріса [79–81] К. А. Татарінова (1956) та ін. Також досить детально із колекції зоологічного музею Львівського національного університету ім.Дибовського карпатський підвид описала Є. Б. Сребродольська (2005) [138]. Загалом у зоологічних музеях всі або більшість темнозабарвлених вивірок позначені як карпатський підвид вивірки звичайної, а всі світло забарвлені вивірки визначено лише до рівня виду (тобто підвид не зазначено, як і не відмічено різницю в кольоровій формі).

У досліджених колекціях зоологічних музеїв зберігається 146 знахідок із заходу України: Зоологічний музей Ужгородського національного університету (ЗМУНУ) – 21 зразок, 16 з них – чорної форми, 1– руда, 4 – невідомо; Зоологічний музей Львівського національного університету (ЗМЛНУ) – 58 зразків, 15 – чорна вивірка, 17 – коричневої форми, 20 – рудих, 6 – невідомо; Національного Державно-природничого музею м. Львова (ДПМНУ) – 47 знахідок, в тому числі одна із Румунії. З них 19 чорної форми, 20 – рудої, 6 сірого кольору (червона або руда форма після линьки на зиму), 2 – невідомо; Зоологічний музей Київського національного університету (ЗМКНУ) – 15 зразків, з яких 9 – чорні, 2 – коричневої форми, 2 – руді, 2 – невідомо; Зоологічного музею Харківського національного університету (ЗМХНУ) – 1 чорна вивірка; Зоологічний музей Ніжинського педагогічного університету (ЗМНПУ) – 4 зразки, з яких 1 – коричнева та 3 – руді форми. Кілька знахідок вивірки звичайної отримано з експозиційної колекції музею лісових звірів і птахів НАУ (МЛЗПНАУ), м. Київ, з яких лише 2 знахідки чорної форми: Закарпатська область Рахівський район з весни 1955 року і Верецький перевал ця ж область з зими 1959 року.

Практично повний аналіз цих даних опубліковано у роботі автора 2008 року [61]. Всі чорні форми на етикетках позначені як підвид карпатський (*S. v. carpathicus*),

руді – як *вивірка звичайна (Sciurus vulgaris)*. Коричнева вивірка на етикетках музеїв зазначена в основному як *S. v. carpathicus*. Одна із знахідок вивірки червоно-рудих відтінків зазначена як підвид Кесслері (*S. v. kessleri*) – зберігається у колекції Зоологічного музею Львівського національного університету (ЗМЛНУ). Інших підвидів у колекціях зоологічних музеїв не зазначено, хоча у числі вивірок звичайних їх наявність ймовірна.

Частка давніх зборів: Весна. 1935–1961, максимальна кількість – 2 знахідки у 1952 році. Надходження вивірок у музей у цей період більш-менш однорідне, проте спостерігається не кожного року. **Літо.** 1944–2002, максимальна кількість – 10 знахідок, 1952 року. Очевидно, саме цього року було проведено спеціалізовану фондову експедицію. Максимальна кількість знахідок – 6–1947; 5– 1955; 4 – 1948 рр.; 3 – 1944, 1959, 1966 рр.; і по дві знахідки було передано у музей 1946, 1953, 1959, 1968 рр. Є по одній відносно новій знахідці 1999 і 2002 років, перше поповнення колекції після 1968 року. Судячи з поповнення колекцій музеїв, лови вивірок було проведено у всі три літні місяці однаковою мірою, майже кожного із зазначених вище років. Немає тушок і черепів у цей період лише 1954, 1957, 1958, 1960 і 1962 рр та у період з 1968 до 1999 і між 1999 та 2002 роками. **Осінь.** 1916–2005, максимальна кількість знахідок припадає на вересень-жовтень і становить 8 – з 1950 року. У 1916 році до зоологічної колекції ДПМУ було передано одну вивірку попелясто-рудого (ряба) кольору. На жаль, інформації про місце, звідки ця вивірка, немає. Осінні знахідки вивірки звичайної у фондах з 1996 та 2005 рр., які потрапили у музеї першими після зборів 1985 року. **Зима.** 1912–2004, максимальна кількість знахідок – 7, 1960 року. Більшість зимових надходжень – грудневі. Наявна у колекції одна особина з 1912 року; по одній – з 2003 і 2004 рр. Інші збори були проведені у кінці 40-х –60-х роках, які, власне і складають основу колекції вивірок зимового періоду.

Загалому колекціях представлені знахідки з 1912 до 2005 років. Проте поповнення відбувалося не кожного року і є доволі фрагментованим. Так основна кількість тушок у колекціях здобута у 1947, 1950, 1952 і 1960 роках, коли, ймовірно,

дослідники мали експедиції, спрямовані на масовий збір матеріалу. До 30-х років ХХ ст. у музейних колекціях є лише дві знахідки вивірки звичайної: 1912 і 1916 рр, одна з яких зберігається у ДПМУ, друга – у ЗМЛНУ. З початку 40-х і до кінця 60-х рр поповнення музеїв було досить активним. З 70-х рр знахідок у досліджених колекціях немає. Пізніше по одному екземпляру вивірок до музею надійшло лише у 2002–2005 роках, що є найновішими знахідками на сьогодні.

На рисунку 4.11. графічно представлено розподіл кольорових форм вивірок із заходу України у колекціях п'яти зоологічних музеїв.

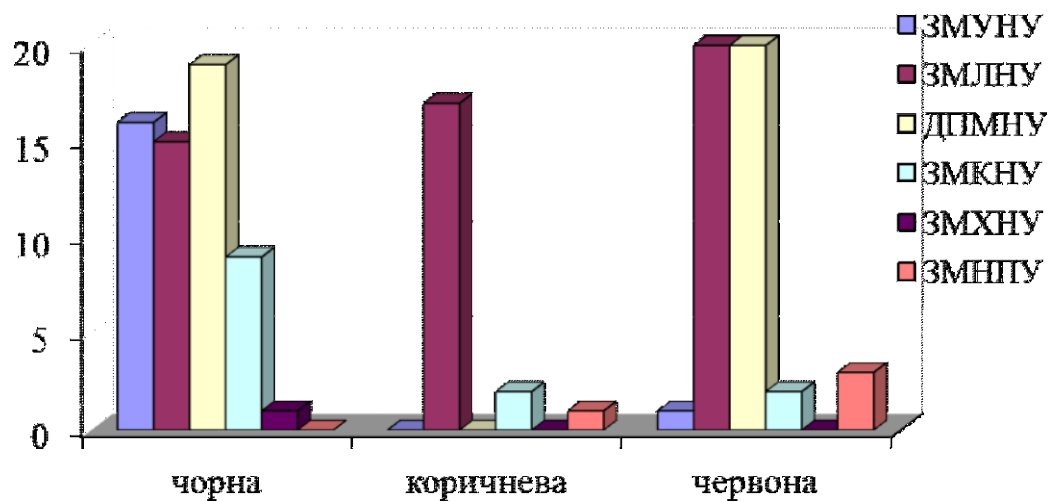


Рис. 4.11. Розподіл знахідок *Sciurus vulgaris* із Заходу України у колекціях зоологічних музеїв.

З рисунку видно, що чорна форма добре представлена майже у всіх досліджених колекціях, окрім Зоологічного музею Харківського національного університету (ЗМХНУ). Максимальна кількість знахідок чорної форми міститься у фондах Національного Державно-природничого музею, м. Львів (ДПМНУ). Коричнева форма максимально представлена у Зоологічному музеї Львівського національного університету (ЗМЛНУ), червона – у ЗМЛНУ та ДПМНУ.

З представленого розподілу кольорових форм у колекційних фондах зоологічних музеїв видно, що західна популяція вивірки найкраще представлена у зоологічних музеях, які знаходяться на заході України. Тобто, по мірі вивчення і

зборів матеріалу дослідники зберігали свої колекції, як правило, у найближчих зоологічних музеях.

4.3. Розподіл кольорових форм вивірок за адміністративними районами Закарпатської області

Аналіз проведено на основі фондкових колекційних зразків 6-ти музеїв, а також результатів анкетування 2004 та 2009 років, власних спостережень та опитувань. Дані представлено сумарно за всі досліджені роки, з метою показати місця концентрації вивірок різних кольорових форм табл. 4.1. У Берегівському районі поширена переважно коричнева форма, яка що найменше втричі переважає над числом знахідок двох інших кольорових форм. За частотою зустрічі коричневі вивірки переважають над червоними у 5-ти районах. Так, у Воловецькому районі це співвідношення складає 4:1, Ужгородському 3:1.

Таблиця 4.1

Розподіл кольорових форм вивірки у Закарпатській області за районами

Район (за абеткою)/ кількість екз	Чорна	Коричнева	Червона
Берегівський	1	3	1
Вел. Березнянський	3	0	1
Виноградівський	6	2	7
Воловецький	20	4	1
Іршавський	17	3	0
Міжгірський	39	4	0
Мукачівський	20	0	10
Перечинський	10	2	2
Рахівський	54	13	18
Свалявський	28	2	3
Тячівський	4	1	0
Ужгородський	80	14	5
Хустський	26	0	4
Разом	308	48	52

В Іршавському, Міжгірському, Тячівському районах, крім чорної форми присутня лише коричнева. У Велико-Березнянському, Мукачівському,

Хустському – зустрічається тільки червона форма, у Виноградівському співвідношення коричневих до червоних вивірок – 1:4, Перечинському – 1:1, Рахівському – приблизно 2:3, як і у Свалявському р-ні. Виділено кілька реєстрацій вивірки сірого кольору весною, зокрема дві знахідки у Мукачівському та одна у Рахівському районах, які очевидно є вивірки червоної форми у зимовому хутрі. Згідно таблиці у всіх, крім одного районів Закарпатської області переважає чорна форма. Згідно досліджень представлених у літературі, чорна форма змінює зимове забарвлення на сіре лише зрідка, і її хутро взимку, як правило, лише дещо світліше, ніж влітку, а світло-забарвлені вивірки змінюють колір хутра взимку на сіре з рясотою, окрім окремих частин тіла (китиці, лапи та хвіст) [81].

4.4. Співіснування кольорових форм

Щодо регіону досліджень загалом цікавими є взаємини чорної форми із світліше забарвленими. Відомі знахідки одночасно кількох кольорових форм вивірки в одній місцевості, а саме у рівнинних та передгірних населених пунктах. Чисельність вивірки у цих зонах є вищою, ніж у лісових масивах тих ж географічних зон. Одночасно дві форми (чорна + коричнева або чорна + червона) зустрічаються разом переважно у передгірних районах (500–1000 м).

На висотах 200–500 м можна побачити співжиття всіх трьох кольорових форм. Так, для м. Свалява характерною є чорна форма вивірки, але в одному з парків міста протягом 2004 р. було зареєстровано кілька особин коричневої і червоної форм. За межами міста (у Свалявському р-ні) співжиття чорної і червоної форм не було відмічено. Чорна форма тут поширена ближче до гір, а в бік м. Мукачева і Берегова розповсюджені червона і коричнева форми вивірки. У с. Великий Бичків та м. Ясиня Рахівського району, згідно з анкетними даними, наявні три форми вивірки, але дані, отримані із сусідніх високогірних сіл та лісових масивів, прилеглих до с. Ясиня, свідчать про поширення там виключно чорної форми. Так само це можна спостерігати в Берегові, Виноградіві та Ужгороді. За межами

Великого Бичкова та Ужгорода, у відповідних районах (Рахівський і Ужгородський р-ни), зустрічається лише одна, червона кольорова форма вивірки, при цьому спостерігається та сама закономірність: чим ближче до гір, тим темнішим є забарвлення хутра (те саме і щодо частки темніше забарвлених особин). Тобто, на рівнині темна вивірка приурочена до урболандшафтів і більш чисельна в них [60].

З наведених на рис. 4.12 даних добре видно місця (райони) підвищеної концентрації різних кольорових форм, це переважно урболандшафт. Поза такою місцевістю спільно кольорові форми зустрічаються вкрай рідко (за весь період спостережень відмічено двічі у період гону). У природних місцезнаходженнях, як правило, зустрічається лише чорна форма.

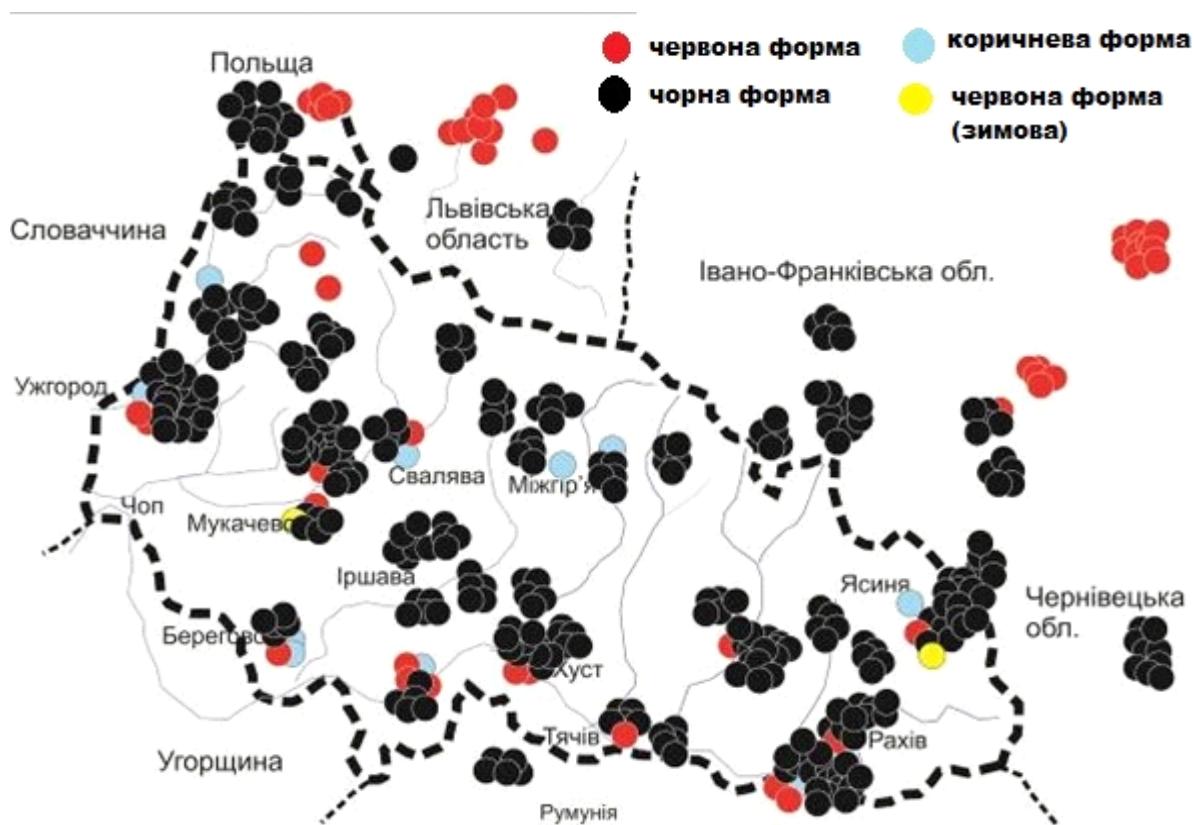


Рис. 4.12. Знахідки різних кольорових форм вивірки у Закарпатській області і суміжних регіонах.

Знахідок виключно червоної форми відносно мало, що може бути пов'язано з недостатньою кількістю даних станом на 2007 рік із рівнинних природних ділянок

Закарпаття. У сусідніх досліджених нами областях таких груп співжиття різних кольорових форм не спостерігається, зокрема у Львівській та Івано-Франківській областях ареали чорної та червоної форм не співпадають, окрім одного випадку. Тут, як правило, чорна форма мешкає у горах, а червона поширена у рівнинних районах.

Причини синантропізації вивірки у Закарпаття невідомі, можливо в умовах міставивірка може добути більше різноманітного корму, що дозволяє тварині затратити менше енергії на те, щоб вижити і почуватися краще у неврожайні зими.

4.5. Кольорові форми вивірки в цифрах

Беручи до уваги те, що кольорова мінливість хутра вивірки звичайної у межах її ареалу значна і визначити відповідність форми до певного підвиду можливо тільки при розміщенні у ряд всіх можливих кольорових варіцій, у цьому підрозділі проаналізовано зразки хутра вивірки звичайної за допомогою спектрального аналізу. Метою такого аналізу було спробувати розрізнити кольорові форми відносно кількості пігментів у їх хутрі та представити результати досліджень у цифровому співвідношенні або показниках довжини хвилі до відповідного відтінку хутра вивірок.

До цього часу описати інтенсивність забарвлення різних кольорових форм цього виду намагався І. Д. Кіріс. Загальне, що він хотів показати у своїх дослідженнях, – це те, що на однаковій довжині хвилі (одній частині спектру) можна бачити різну інтенсивність забарвлення хутра вивірок різних підвидів. На перший погляд, дійсно, різні підвиди вивірок помітно відрізняються між собою (рис 4.13 за [80] с. 23), проте при спробі розібратися у організації і проведенні дослідження вченого, виникло багато питань.

На запропонованому рисунку І. Д. Кіріс по осі X позначив класи забарвлення хутра вивірки. Один клас включає проміжок довжини хвилі у 15 меВ. Тут закладено однакові періоди довжин хвиль, при яких проходить відбивання світла від хутра. По

осі Y І. Д. Кіріс показав інтенсивність забарвлення хутра у %. Кожна крива показує інший підвид вивірки. Карпатська форма – лінія 2, порівняно із вивіркою звичайною – лінія 1 та світлою рудою (український підвид) – лінія 3 – показані вгорі. Так як встановити точну відповідність класу довжин хвиль і говорити про чітку диференціацію кольорових форм виявилось неможливим, згідно описаної методики (розділ 3) ми намагалися повторити такий дослід і отримали наступні результати вимірювань.

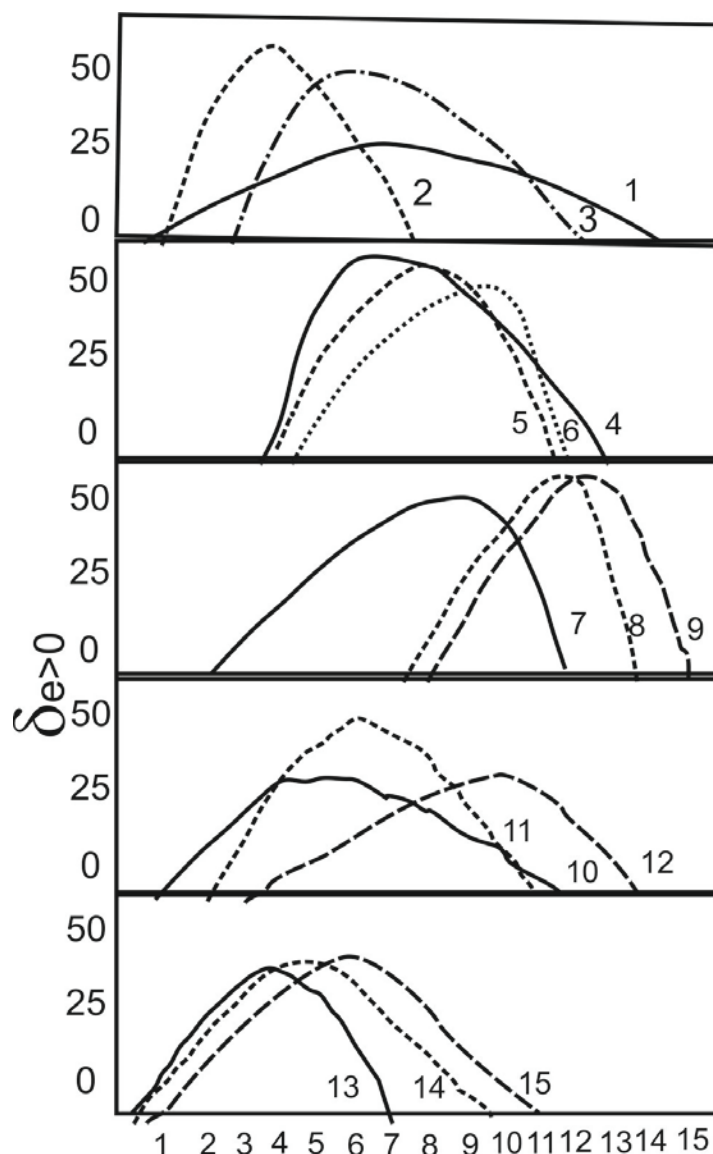


Рис. 4.13. Інтенсивність забарвлення різних підвидів вивірки [80]

Для проведення спектрального аналізу відомі 4 кольорові форми вивірок,

поширених в Україні (чорна, коричнева, червона, руда) ми об'єднали у дві групи: темні вивірки і світлі вивірки. Таким чином, на рисунку 4.14. представлено спектральну залежність дифузійного відбивання світла від хутра вивірки (30 зразків). Кожна лінія відображає окремий зразок. Чорні лінії – це темні вивірки (чорної та коричневої кольорових форм), червоні – це світлі вивірки (червоної та рудої кольорових форм). Вісь X показує довжину хвилі від 400 до 800 нм (400–480 – сині кольори спектру; 490–540 – зелені кольори спектру; 540–590 – жовто-помаранчеві кольори; 600–800 – червоні кольори).

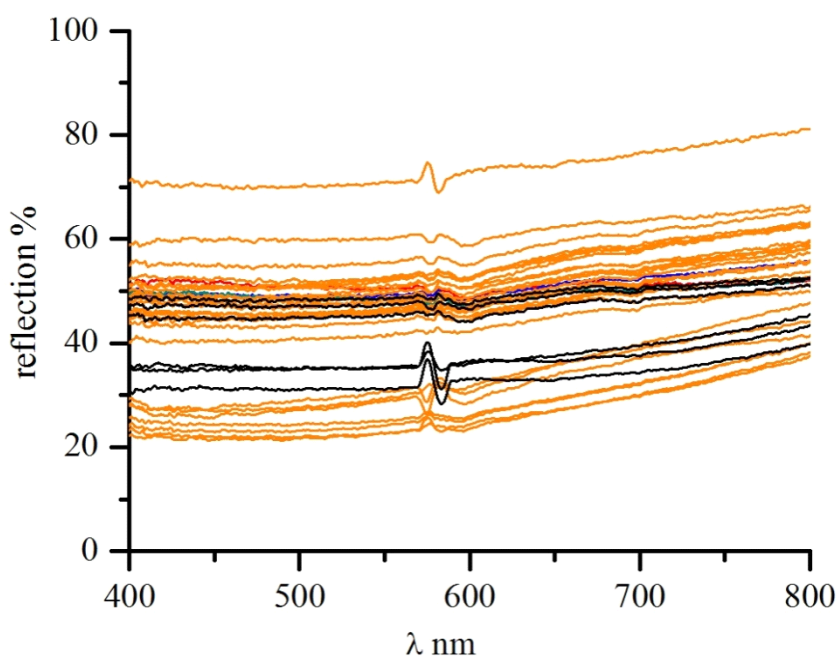


Рис. 4.14. Спектральна залежність дифузійного відбивання світла від хутра вивірки різних кольорових форм.

Отже, спектральний аналіз проводили у видимій частині спектру. Згідно правил відбивання світла і його диференціацію на кольори, які можна побачити в спектрі, всі вивірки мали б мати низький показник дифузійного відбивання у спектральному діапазоні від 400 до 560–580 нм.

У світлих вивірок початок підйому дифузійного відбивання мав би відбуватися при 560 нм. У темних вивірок підвищення дифузійного відбивання мало б зсуватися в інфрачервону область (у напрямку до 800 нм). Чим вища

інтенсивність забарвлення у % (інтенсивність кольору), тим вище розміщений графік на осі Y. Результати представленого дифузійного відбивання після зсунення графіків по осі Y до рівня одиниці, показано на рисунку 4.15.

Таким чином, різниця між лініями (зразками) є більш помітною. На рисунку зразки темних вивірок представлено жирною лінією. Можна побачити, що ці лінії мають значно менше відхилення правої частини спектру, ніж більшість ліній, що відповідають світлим вивіркам.

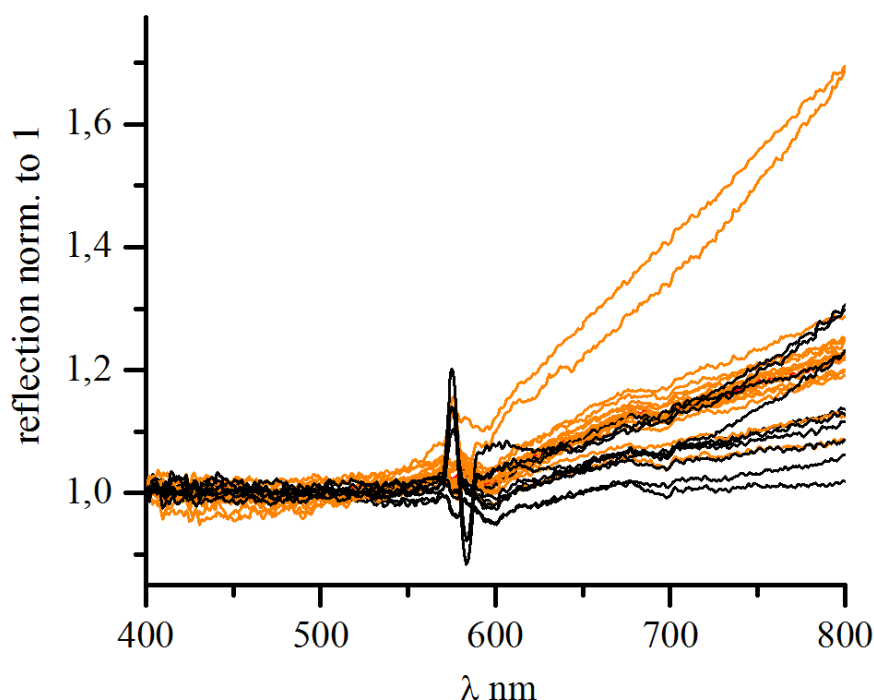


Рис. 4.15. Спектральна залежність дифузійного відбивання світла від хутра вивірки приведена до одиниці по інтенсивності відбивання.

Разом з цим серед темних вивірок є і світлі із аналогічним відхиленням правої частини спектру. Тобто, однозначного розподілу різних кольорових форм за інтенсивністю забарвлення не спостерігається. Згідно такого результату було проведено поглиблені дослідження. Порівняли між собою спектри виділених із хутра пігментів. Проаналізували два темні зразки і два світлі наступним чином: темний зразок та світлий зразок із 100% та темний зразок і світлий зразок із 50 % концентрації розчину NaOH . Додатково зразки піддали ультрафіолетовому

випромінюванню. На рисунку 4.16. показано результати спектрального аналізу хутра вивірок, розчиненого у NaOH . Тобто межа відхилення правої частини графіку світлх зразків мала б відбуватися при 600 нм. Чорна лінія на рисунку – це зразок темнозабарвленої вивірки із концентрацією розчину 100%. Найближча до нього червона лінія – світлозабарвлений зразок 100% концентрації розчину, нижче розміщений – той самий зразок із концентрацією 50%.

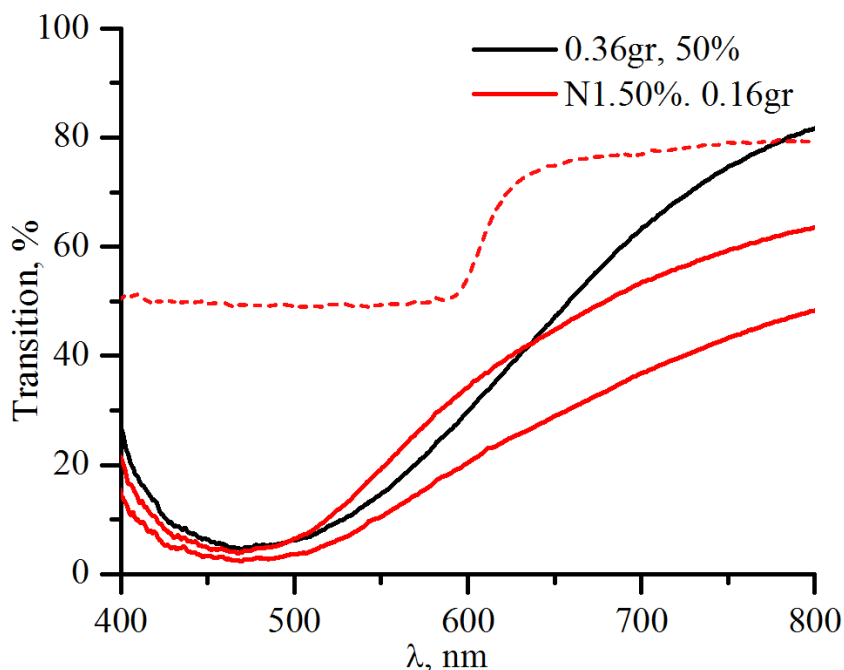


Рис. 4.16. Результати спектрального аналізу хутра, розчиненого у NaOH .

Як видно із рисунку, межі підйому у обох зразках починаються із 500 нм і далі поступово іде зростання графіків. Можна сказати, що відхилення чорної лінії є дещо більшим, проте не чітким. Якщо додати на графік й інші зразки, то чорні і червоні лінії будуть налягати одна на одну. Отже, для проведення досліджень спочатку ми знімали спектри відбивання із сухого хутра вивірки, потім, щоб зрозуміти чому графіки різних кольорових форм не розходяться – виділяли пігменти з хутра і аналізували спектри. Очевидної різниці у обох дослідженнях не спостерігалось. Такі висновки підтверджують наукові статті, де описані схожі дослідження пігментів. Виявилося, що при спектральному аналізі ці пігменти не

відрізняються між собою. Очевидно, що вирішення проблеми потребує іншого підходу. На приклад відрізняється не вид пігменту, а його кількість, і не колір хутра вивірки, а його насиченість. Якщо так, тоді відтінок хутра вивірок буде залежати від екологічних умов середовища і відіграватиме адаптивне значення (як захист шкіри від шкідливого ультрафіолетового випромінювання, ефективніше збереження тепла у вивірок із чорним пігментом у хутрі).

Висновки до розділу

Згідно проведених автором досліджень, в Україні відомо поширення чотирьох кольорових форм. Це: 1. Найтемніше забарвлені вивірки майже чорного кольору, які не змінюють забарвлення свого хутра взимку – **чорна форма**; 2. Вивірки коричневих відтінків, які не змінюють забарвлення свого хутра взимку – **коричнева форма**, 3. Вивірки проміжних відтінків, червоно-забарвлені, що змінюють забарвлення хутра взимку на сіре із ряботою – **червона форма** або проміжна. 4. Найсвітліше забарвлені особини – рудих відтінків, які взимку мають сіре забарвлення хутра (окрім китиць, лап і хвоста) – **руда форма**. На Південно-Західному макросхилі Українських Карпат поширені три кольорові форми вивірок: це чорні, коричневі та червоні.

Чорна та червона форми є просторово розмежованими і формують відносно нешироку зону спільного проживання, це переважно антропогенна зона регіону досліджень. Мішані популяції кольорових форм вивірки очевидно сформовані за рахунок їх взаємопроникнення у синантропне середовище і гібридизації внаслідок життя їх на неприродних ділянках та порушення механізмів ізоляції у цій зоні.

Згідно проведених спектроскопічних досліджень кольорові форми вивірок чітко не відрізняються між собою. Очевидно, що диференціацію вивірок на різні кольорові форми слід розрізняти не за кольором хутра, а за його інтенсивністю забарвлення або насиченістю, що, власне, може свідчити про адаптивне значення кольору хутра для вивірок.

Список використаних джерел

1. Громов И. М. Отряд Rodentia Bowdich, 1821 Грызуны. *Каталог Млекопитающих СССР* (плиоцен-современность). Под ред. И. М. Громова, Г. И. Барановой. Л.: Наука, 1981. С. 78–79.
2. Загороднюк І. Закономірності прояву географічної мінливості у двійникових комплексах ссавців (на прикладі роду *Sylvaemus*). *Доповіді національної академії наук України*, 2005. №9. С. 171–179.
3. Загороднюк І. Види двійники і морфологічно близькі види ссавців у колекціях зоологічних музеїв: головні підсумки та перспективи досліджень // *Сучасний музей наукова й експозиційна діяльність* (До 145 річниці заснування Крайового музею у Чернівцях) 15 травня 2008 р. Ред. О. П. Затуровська, І. А. Піддубний, І. В. Скільський. Чернівці: Друк Арт, 2008а. С. 25–34.
4. Зізда Ю. Е. Оцінки різноманіття кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у синантропних і природних місцезнаходженнях Закарпаття. *Фауна в антропогенному середовищі*. (Праці Теріологічної школи, випуск 8). Луганськ, 2006. С. 126–132.
5. Зізда Ю. Е. Прижиттєві методи дослідження дендрофільних гризунів. *Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття*: Матеріали міжнародної наукової конференції, присвяченої 50-ти річчю функціонування високогірного біологічного стаціонару "Пожижевська" (Львів-Пожижевська, 23–27 вересня, 2008 р.). Львів, 2008б. С. 150–151.
6. Кирис И. Д. Белка и ее промысел в СССР. Под ред. И. Д. Бородина. Москва: ЗАГОТИЗДАТ, 1948. 54 с.
7. Кирис И. Д. Экология обыкновенной белки. *Автореферат диссерт.* Ленинград, 1973. 46 с.

8. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии). Москва-Ленинград: Изд-во Академии Наук, 1940. Том 4. С. 329–421.

9. Сребродольська Є. Б., Левицька К. М. Карпатська білка (*Sciurus vulgaris carpathicus* Pietr., 1853), у колекціях музеїв м. Львова. *Біорізнноманіття Українських Карпат*: Матеріали наукової конференції, присвяченої 50-річчю Карпатського високогірного біологічного стаціонару Львівського національного університету імені Івана Франка (30 липня – 3 серпня 2005 року). Львів, 2005. 78–82.

10. Татаринов К. А. Звірі західних областей України. Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. 188 с.

11. Черемних Н. Структурно-функціональні зміни угруповань дрібних ссавців у градієнті урбанізації. *Науковий вісник Ужгородського університету*: Серія Біологія. 2005. Випуск 17. С. 34–38.

12. Фридман В. С., Кавтарадзе Д. Н., Симкин Г. Н. Города как арены микроэволюционных процессов (чем обеспечивается устойчивость популяций в нестабильной, мозаичной и изменчивой среде). *Биологический факультет МГУ*, Москва – Інтернет-версія: <http://winter-birds.narod.ru/page28.htm>.

РОЗДІЛ 5

ХАРАКТЕР ПОШИРЕННЯ КОЛЬОРОВИХ ФОРМ ВИВІРКИ ТА ДЕЯКІ ПОПУЛЯЦІЙНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ ВИДУ

5.1. Розподіл підвидів вивірки в Україні, зміни їх ареалів

У розділі акцентовано увагу на підвидах вивірки звичайної, ареали яких (або їх частина) знаходяться в Україні і суміжних з нею регіонах. У таблиці 5.1 представлено перелік підвидів, поширених в Україні та країнах, що межують з нею. Таблицю впорядковано на основі наукових джерел, які стосуються оглядів поширення та наявності підвидів вивірки звичайної. Досліджені літературні джерела подано за роками у порядку зростання. До 1912 р. (рік публікації досліджень Дж. Міллера) у Європі загалом було описано щонайменше 14 підвидів вивірки звичайної, частина ареалу одного з яких є лівобережжя України (табл. 5.1).

Таблиця 5.1

Перелік підвидів вивірки за вибраними літературними джерелами

Підвид	Мигулін, 1938 [116]	Огньов, 1940 [111]	Шнаревич, 1950 [162]	Zawidska, 1958 [244]	Sidorovich, 1958 [221]	Громов, Єрбасва, 1995 [25]	Онуфреня, 2005 [114]
<i>Sc. v. carpathicus</i> Pietruski, 1853			*		*	*	*
<i>Sc. v. fuscoater</i> Altum, 1855		*	*	*	*	*	*
<i>Sc. v. varius</i> Barret-Hamilt, 1899		*			*	*	*
<i>Sc. v. kessleri</i> Migulin, 1928	*	*	*			*	*
<i>Sc. v. ognevi</i> Migulin, 1928	*	*				*	*
<i>Sc. v. ukrainicus</i> Migulin, 1928	*	*	*			*	*
<i>Sc. v. fedjushini</i> Ognev, 1935		*				*	*
<i>Sc. v. formozovi</i> Ognev, 1935		*				*	*
Разом підвидів	3	7	4	1	3	8	8

Це *S. v. fuscoater* Altman, описаний 1855 р. З 1912 р. серед європейських підвидів у літературі також відомі підвиди, описані Дж. Міллером: *S. v. lilaeus*, поширений у напрямку з Агоріан (на пн. від Лікуара) до Парнасу в пд. Греції; *S. v. numantius*, що характерний для Іспанії і *S. v. russus*, відомий з Британії і Голландії, поширений на схід до центральної Франції (Miller, 1912, цит. за: [221]). У праці, опублікованій 1924 р. В. Убзієлла (Ubziella, 1924 цит. за: [221]) розрізняє описаний ще у 1899 р. Баррет-Гамільтом (Barret-Hamilt) з північної Скандинавії *S. v. varius* разом із *S. v. vilnensis*. Місце і рік опису останнього у розглянутих нами публікаціях не висвітлені. Пізніше ці підвиди названі Й. Сидоровичем як єдиний – *S. v. varius* [221], який у праці К. Татаринова розглядається ідентичним *S. v. vulgaris* [142]. У 1938 р. О. Мигулін [106] для України зазначав поширення трьох підвидів вивірки звичайної: *S. v. kessleri*, *S. v. ukrainicus*, *S. v. ognevi*, ареали двох із яких розділяла р. Дніпро (рис. 5.1).



Рис. 5.1. Поширення підвидів *Sciurus vulgaris* в Україні за О. Мигуліним [106].

Два перші підвиди описані з України: *S. v. kessleri* відомий із Сумської області, *S. v. ukrainicus* – з околиць Житомира. *S. v. ognevi*, описаний із Калузького району (Росія). До 1938 р., коли О. Мигулін опублікував «Звірі УРСР», в літературі з Європи було відомо щонайменше 17 європейських підвидів, у шести з яких, згідно з новішими науковими джерелами, частина ареалів знаходиться в Україні. Це *S. v. carpathicus* (Pietruski, 1853), поширений у гірській та передгірній смузі Карпат; *S. v. fuscoater* Altman, 1855, характерний для східної і центральної частин Європи, поширений від Німеччини через Австрію і Угорщину до Румунії; *S. v. varius* (Barret-Hamilton, 1899), відомий з Кольського півострова, та три підвиди, згадані вище у дослідженнях [25, 106, 142, 162, 221]. З 1937 р. для України в літературі згадується новий підвид *S. v. exalbidus*, завезений цього ж року у Крим, який вже у 1990 році обґрунтовано у якості нового підвиду *S. v. ruzanovi* на основі зміни висоти черепа відносно вихідної популяції вивірок з Барнаульської області.

Висота черепа кримських вивірок вийшла поза межі мінливості черепа модельної популяції [32, 33]. С. Огньов у праці 1940 р. із відомих 29 європейських підвидів на той час визнає 26, додаючи кілька нових, похідних з підвидів форм, називаючи їх окремими підвидами [111]. З 26 підвидів дослідник детально аналізує 17. До таких, які заходять в Україну, він відзначає два (рис. 5.2), а серед поширених в Румунії, Білорусії та сусідній частині Росії – 6. Ареали підвидів поступово замінюють один одного. Пізніше саме такий розподіл більшості підвидів на території центральної та східної Європи, в тому числі й України, підтверджують праці інших дослідників [25, 114]. М. Онуфреня для колишнього Союзу відзначає одинадцять «європейських» підвидів, зазначених і у С. Огньова, і поділяє їх на п'ять географічних груп: карпатські (*S. v. fuscoater*, *S. v. carpathicus*), східно-європейські (*S. v. ognevi*, *S. v. fedjushini*, *S. v. formosovi*, *S. v. varius*, *S. v. ukrainicus*, *S. v. kessleri*), урало-західносибірські (*S. v. baschkiricus*, *S. v. martensi*), телеутки (*S. v. exalbidus*, *S. v. golzmajeri*, *S. v. kalbinensis*) і східносибірські (*S. v. jennissejensis*, *S. v. altaicus*, *S.*

v. jacutensis, *S. v. fusconigicans*, *S. v. mantchuricus*, *S. v. rupestris*) [114].



Рис. 5.2. Поширення підвидів *Sciurus vulgaris* в Україні і суміжних територіях за С. Огньовим [111].

На Заході України К. Татаринов (1956) [142] та І. Шнаревич (1950) [162] виділяють щонайменше чотири підвиди (рис. 5.3). Так, південні райони Рівненської області, частково північно-східні райони Івано-Франківської, а також межуючі з ними Хмельницьку, Житомирську, Львівську і Тернопільську області населяє вивірка правобережна *Sciurus vulgaris kessleri* Migulin. За К. Татариновим передгірні і гірські карпатські райони населяє *Sciurus vulgaris carpathicus* Pietruski. І. Шнаревич подає детальніше: на західному кордоні ареалу підвид поширений у межах Білих і Малих Карпат (термінологія І. Шнаревича), північна межа його поширення визначається пн. схилами чеських Карпат. Далі вивірка іде на схід до Стрия (Львівська обл), Івано-Франківська, Коломиї, і вздовж р. Серет опускається

до м. Фоскани в Румунії. На півдні займає територію Венгерських Карпат.



Рис. 5.3. Поширення підвидів *Sciurus vulgaris* на Заході України за К. Татариним (1956) та І. Шнаревичем (1950) [142, 162].

Забарвлення спини в підвиді варіює від темно-коричневого до майже чорного; слабо відрізняється у зимовому й літньому хутрі; переважають “чорнохвістки” [23, 142]. К. Татарин. (1956) [142], Є. Сребродольська з Б. Левицькою (2005) [138] зазначають, що більшість карпатських вивірок *Sciurus vulgaris carpathicus* мають темне (чорно-буре) забарвлення хутра, хоча зустрічаються і бурі особини. *Sciurus vulgaris vulgaris* L. = *Sciurus vulgaris varius* Gmel поширений у північних районах Західної Волині (Рівненська й Волинська області), межа поширення цього підвиду проходить по лінії Баранячі Перетоки (10 км на північ Сокаля) – Коверці – Сарни – Бобруйськ. У південно-східних районах Закарпатської області і на Буковині К. Татарин та І. Шнаревич не виключають наявності підвиду *Sciurus vulgaris fuscoater* Altrum, який І. Громов подає як

поширений в Українських Карпатах загалом.

За його даними підвид можна знайти нижче 600 м (пояс листяних, переважно букових, лісів). У забарвленні зимового хутра *Sciurus vulgaris fuscoater* добре розвинені іржаві відтінки; переважають темнохвості особини. І. Шнарович описує поширення цього підвиду детальніше: поширений на південному заході Польщі, захоплює Румунські та Українські Карпати, поширений у Львівській області і Закарпатті. Зустрічається також у західній частині Полісся. Присутній у районі г. Говерла та горах Чернівецької обл. Займає також південний схід Буковинських Карпат. Східною межею ареалу є Гомель, Мінськ, де підвид межує з *S. v. kessleri*. Далі *S. v. fuscoater* поширюється на південь та південний захід до р. Прип'ять. В її верхів'ях – до Ровно (Рівне), далі – в Тернопільську обл. На Поділлі межує з *S. v. kessleri*[23]. Порівнюючи дослідження О. Мигуліна і С. Огньова щодо ареалів «європейських» підвидів, можна помітити деякі зміни у межах їх поширення. Зокрема, серед підвидів, які стали об'єктами вивчення обох дослідників (*S. v. ognevi* і *S. v. ukrainicus*), у С. Огньова ареалидешо змістилися на північ.

Очевидно, що результати досліджень С. Огньова змінили уявлення дослідників з цього питання у наступні роки. Так, І. Громов і М. Єрбаєва (1995), а також М. Онуфреня (2005) визнають саме такий розподіл підвидів вивірки звичайної на території України та суміжних країн, як подає С. Огньов [24, 111, 114] (рис. 5.4).

І. Громов і М. Єрбаєва пояснюють загальні особливості розподілу підвидів так: розміри вивірок зменшуються у напрямку від гірських районів до рівнинних, забарвлення їх світлішає до центру ареалу. Чорні і коричневі тони змішуються з попелясто-сірими. У тому ж напрямку одночасно збільшується і площа білого поля черева, більший відсоток червонохвосток. Достовірних підтверджень цьому, як і іншим гіпотезам потемніння вивірки, немає; навпаки, існує більше спростувань такої думки серед інших авторів [221, 222]. Разом з цим деякі протиріччя продовжують існувати, зокрема у К. Татарінова та І. Шнаровича щодо розподілу підвидів вивірки

звичайної на заході України.



Рис. 5.4. Поширення підвидів *Sciurus vulgaris* на заході України за М. Онуфреню (2005).

Таким чином, (див. рис.5.3), спостерігається перекриття ареалів у трьох підвидів вивірки звичайної (*S. v. kessleri* з *S. v. fuscoater* і *S. v. varius* з *S. v. fuscoater*), про що у працях обох дослідників мова не йде.

Щодо підвиду *S. v. varius*, основна частина його ареалу належить Скандинавському та Кольському півостровам. За даними С. Огньова, ареал цього підвиду є розірваним, в Україні та Польщі представлена лише найменша його частка, відповідно до чого існує припущення акліматизації тут даного підвиду. Варто звернути увагу на особливості поширення *S. v. carpathicus*. Незважаючи на те, що даний підвид був описаний ще 1853 р., детально його поширення починають досліджувати приблизно з 50-х років XX ст. (див. табл. 5.1). Саме з

цього часу відома більша частина публікацій щодо забарвлення хутра та поширення *S. v. carpathicus* в Європі. Вважається, що в Українських Карпатах поширені два підвиди вивірки звичайної одночасно, і відмежовані вони лише специфікою потрібних їм біотопів [162]. Проте існують й інші думки, зокрема І. Загороднюк подає для території Українських Карпат лише *S. v. carpathicus* [55], а Є. Завідська [244] вважає, що карпатського підвиду взагалі не існує, натомість у цьому регіоні поширена темна форма підвиду *S. v. fuscoater*. Й. Сидорович це підтверджує після аналізу вимірів черепів особин різних кольорових варіацій цього підвиду з Бещад і Польщі [221].

У таблиці 5.2. із всіх проаналізованих вище праць зібрано інформацію про розподіл різних підвидів вивірки у адміністративних областях України.

Таблиця 5.2.

Розподіл різних підвидів вивірки за адміністративними областями України

Адміністративна частина України	Назва підвиду
АР Крим	<i>Sciurus vulgaris exalbidus; Sciurus vulgaris pusanovi</i>
Вінницька	<i>Sciurus vulgaris kessleri</i>
Волинська	<i>Sciurus vulgaris fuscoater; Sciurus vulgaris varius</i>
Дніпропетровська	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus</i>
Донецька	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus</i>
Житомирська	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus; Sciurus vulgaris fuscoater Sciurus vulgaris kessleri</i>
Закарпатська	<i>Sciurus vulgaris carpathicus; Sciurus vulgaris fuscoater</i>
Запорізька	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus</i>
Івано-Франківська	<i>Sciurus vulgaris carpathicus; Sciurus vulgaris kessleri</i>
Київська	<i>Sciurus vulgaris fuscoater</i>
Кіровоградська	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus</i>
Луганська	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus</i>
Львівська	<i>Sciurus vulgaris carpathicus; Sciurus vulgaris fuscoater Sciurus vulgaris kessleri</i>
Миколаївська	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus</i>
Одеська	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus</i>
Полтавська	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus</i>
Рівненська	<i>Sciurus vulgaris fuscoater; Sciurus vulgaris varius Sciurus vulgaris kessleri</i>

Продовження таблиці 5.2.

Розподіл різних підвидів вивірки за адміністративними областями України

Сумська	<i>Sciurus vulgaris kessleri; Sciurus vulgaris ukrainicus</i>
Тернопільська	<i>Sciurus vulgaris fuscoater; Sciurus vulgaris kessleri</i>
Харківська	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus</i>
Херсонська	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus</i>
Хмельницька	<i>Sciurus vulgaris fuscoater; Sciurus vulgaris kessleri</i>
Черкаська	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus</i>
Чернівецька	<i>Sciurus vulgaris fuscoater</i>
Чернігівська	<i>Sciurus vulgaris ognievi</i>
м. Київ	<i>Sciurus vulgaris fuscoater</i>

Із таблиці видно, що у кількох адміністративних областях України поширено по кілька підвидів вивірки, і відповідно, кілька кольорових форм.

Це АР Крим, Волинська, Житомирська, Закарпатська, Івано-Франківська області. Чорна форма вивірки підвид *Sciurus vulgaris carpathicus* згаданий лише у двох (гірських) областях. Підвиди, виділені у таблиці жирним – їх відповідність написаним потребують перевірки, точно відомо лише те, що вивірки у цих адміністративних областях рудого кольору.

5.2. Відносна щільність популяції виду в регіоні досліджень

Згідно однієї із існуючих в літературі гіпотез (розділ 1) на присутність в горах саме чорних або темно-забарвлених вивірок певною мірою впливає щільність популяції виду, а також поведінка кольорових форм в середині популяції. Відносну щільність популяції на Заході України, зокрема у трьох адміністративних областях України проаналізовано на основі звітної бази даних «2ТП» за 1999–2007 роки (табл. 5.3).

Із таблиці видно, що в Україні в середньому у всіх адміністративних областях, де проводили обліки вивірок спостерігали число зустрічі вивірок приблизно від 58 до 62,5 тисяч особин. При цьому на Західну частину України – регіон досліджень

припадає в середньому за всі роки від 15 до 30%.

Таблиця 5.3.

Розподіл кількості особин вивірки за 1999–2007 роки (даних «2ТП»)

Рік	Україна	Зх області разом	Закарпатська	Івано- Франківська	Львівська
1999	58159	15221	7519	4561	3141
2000	59669	8726	8532	136	58
2001	61524	20487	9291	4902	3294
2002	62541	18021	9235	4976	3810
2003	60843	16674	7773	4772	4129
2004	58550	17458	8288	4963	4207
2005	62112	17325	8337	5120	3868
2006	61072	17189	7811	5056	4322
2007	61846	17504	7843	5007	4654

Також із таблиці видно, що щільність популяції вивірок у Закарпатській області як правило вища за інші регіони. На рисунку 5.5. показано, що у 2000 році у Закарпатській області кількість вивірок становило 12 особин на 1000 га, тоді ж у Івано-Франківській і Львівській областях вивірок не реєстрували.

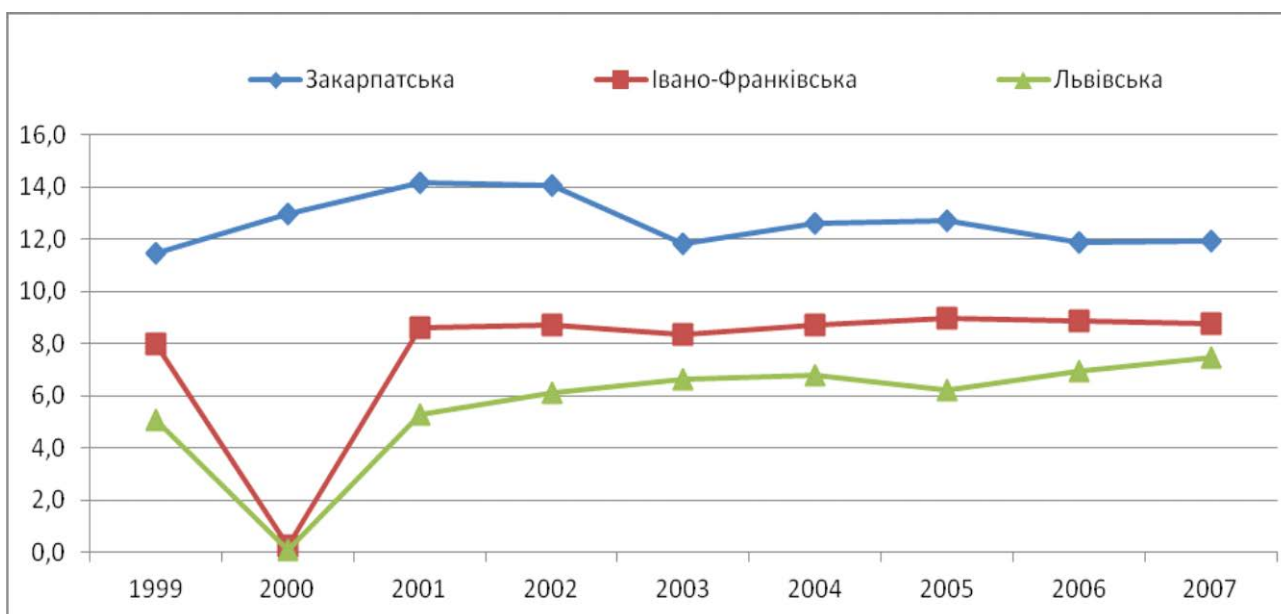


Рис. 5.5. Щільність популяції вивірок (кількість особин на тисячу га) у лісових ділянках трьох адміністративних областей Заходу України.

У інші роки кількість вивірок у межах регіону приблизно одна і становила для Івано-Франківської області близько 8 особин на 1000 га, для Львівської – 4–7, Закарпатської – 12–14 особин на 1000 га у 1999–2002 і близько 12 – з 2003 по 2007 роки. Загальна площа території і її залісненості показана в таблиці 5.3.

Таблиця 5.3.

Територія та лісистість адміністративно-територіальних одиниць України станом на 01.01.2011

Адміністративно-територіальні одиниці	Загальна територія, тис. га	Площа вкритих лісовою рослинністю, тис. га	Лісистість, % за загальною площею
Закарпатська	1275,3	656,7	51,4
Івано-Франківська	1392,7	571,0	41,0
Львівська	2183,1	621,2	28,5
Разом	60354,8	9573,9	15,9

На найменшу відносно трьох поданих областей територію Закарпатська область є найбільш лісною територією, очевидно тому кількість вивірок тут є більшою. І відповідно до відсотку залісненості регіону кількість вивірок на 1000 га варіює.

5.3. Синантропія вивірки. Характер розподілу вивірок у антропогенно зміненому ландшафті

Що найменше дві кольорові форми співіснують разом переважно у містах. За межами урбанізованого ландшафту такі випадки трапляються рідко. Очевидно, що у природі виключно чорна форма вивірки поширена вздовж карпатських гір і її ареал як в Україні загалом, так і у Закарпатті зокрема, обмежений гірськими районами Карпат. Разом з цим, вона поширена у міському середовищі, особливо у міських парках та лісонасадженнях. Саме тому й у природних угрупованнях, і у міських із трьох кольорових форм переважають чорна та коричнева (рис.5.6, 5.7).

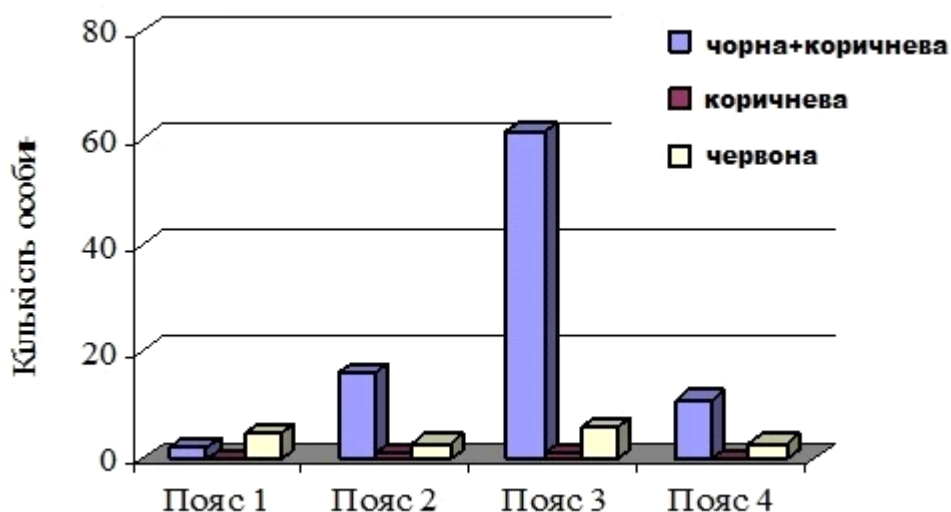


Рис. 5.6. Розподіл кольорових форм вивірки за гіпсометричними рівнями за межами урболандшафту: “пояс 1” – рівнинні і передгірні райони, в межах висот 100–500 м. “пояс 2” – нижній лісовий пояс з висотами 500–1000 м, “пояс 3” – верхній лісовий пояс з висотами 1000–1500 м, “пояс 4” – субальпійська зона з висотами 1500–2000 м.

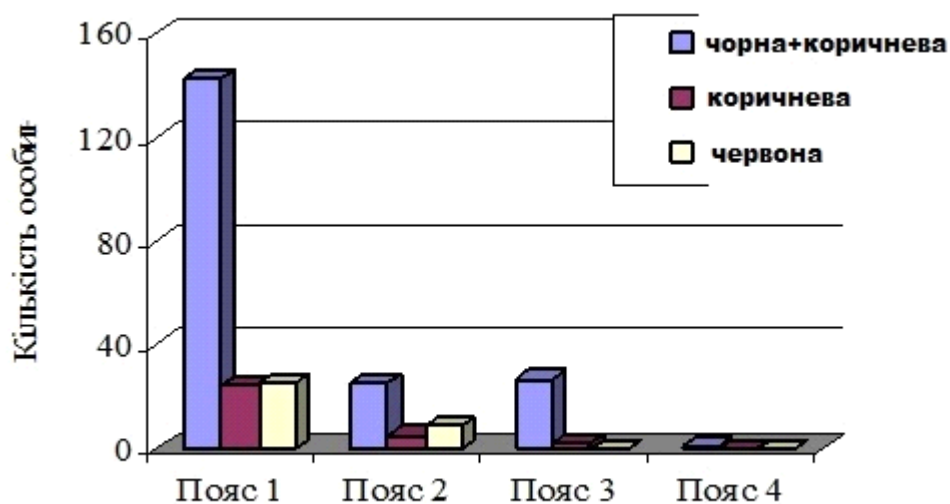


Рис. 5.7. Розподіл знахідок кольорових форм вивірки за гіпсометричними рівнями в антропогенній зоні: “пояс 1” – рівнинні і передгірні райони в межах висот 100–500 м. “пояс 2” – нижній лісовий пояс з висотами 500–1000 м, “пояс 3” – верхній лісовий пояс з висотами 1000–1500 м, “пояс 4” – субальпійська зона з висотами

1500–2000 м.

У природних біотопах чорна форма вивірки переважає у високогір'ї, а в урболандшафтах – на нижніх висотах– коричнева. Слід зауважити, що у населених пунктах спостерігається співіснування кольорових форм [60, 62]принаймні останні 15–25 років, що підтверджують дані колег (О. Мателешко, О. Станкевич, О. Корчинський, особ. повідомл.). Концентрація кольорових форм у містах спричиняє там високе різноманіття, на відміну від природних екосистем.

Для представлення даних по різноманіттю кольорових форм кількісно, проведено оцінку їх різноманіття у природних та антропогенних біотопах. Це дасть більш конкретні уявлення про домінування і вирівняність кольорових форм, значущість кожної із них у Закарпатській області, адже відомо, що високе різноманіття підвищує стабільність екосистем, або навпаки [112]. Аналіз дослідженого матеріалу на Закарпатті показує поступове зростання числа знахідок та кількості особин кольорових форм, починаючи із чорної форми, якої найменше, закінчуючи коричневою, яка є найбільш чисельною. При цьому частка чорної форми від всіх знахідок становить лише 8,8 %, тоді як червоної рівна 13,6 %, а коричневої майже 77,7% (рис. 5.8).

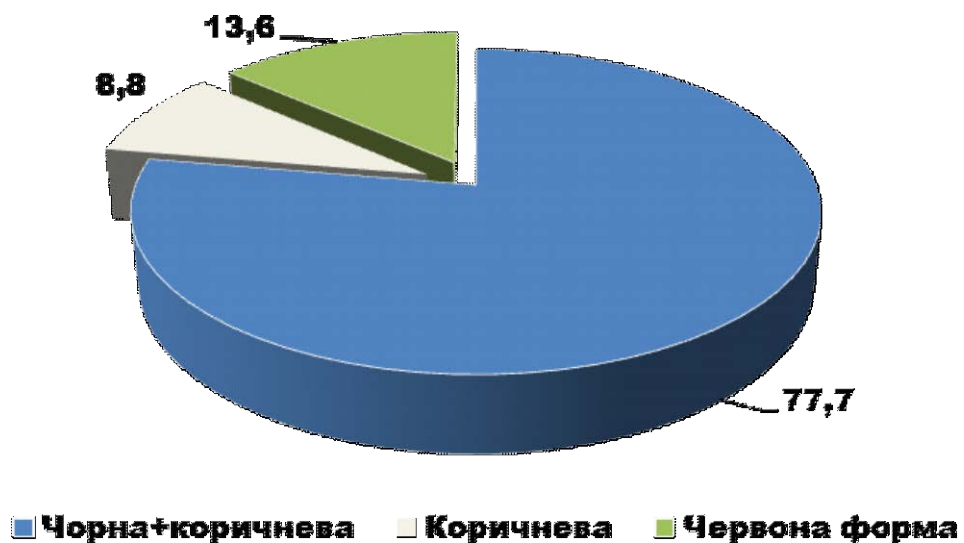


Рис. 5.8. Співвідношення різних форм у Закарпатті (2006–2008 рр.).

Зростання чисельності кольорових форм вивірки у містах Закарпатської області може бути спричинене посиленнями вирубками лісів, які забезпечують вид основною масою харчів, що змушує вивірку шукати собі більш сприятливі умови, які є у містах, за рахунок наявності там зелених зон із плодово-ягідних деревостанів, а також іншими факторами [58, 59].

У таблиці 5.4. продемонстровано кількість знахідок різних кольорових форм за адміністративними районами.

Таблиця 5.4

Число реєстрацій кольорових форм вивірки в антропогенних та природних стаціях за районами Закарпаття 2006–2009 рр.

Адміністративний район	Чорна +коричнева		Коричнева		Червона		Разом
	синант р.	прир од.	сина нтр.	при род .	сина нтр.	прир од.	
Берегівський	1	0	3	0	1	0	5
Великобerezнянський	2	0	0	0	1	0	3
Виноградівський	6	0	1	0	4	3	14
Воловецький	1	24	0	0	0	1	26
Іршавський р-н	2	16	2	0	0	0	20
Мукачівський р-н **	5	6	0	0	6	5	22
Міжгірський	20	3	2	0	0	0	25
Перечинський	3	8	1	0	0	2	14
Рахівський	20	37	9	0	8	7	81
Свалявський	2	0	1	0	1	0	4
Тячівський р-н	3	1	0	0	0	0	4
Хустський р-н	26	0	0	0	1	0	27
Ужгородський р-н	89	0	12	0	8	0	109
Разом	180	95	31	0	30	18	354
Частка%(місто+ліс=100%)	50,8	26,8	8,8	0,0	8,5	5,1	100%

З таблиці можна побачити, що коричнева форма відсутня у природних біотопах і відомі знахідки лише із синантропних місцезнаходжень. Чорна і

коричнева форми загалом переважають кількісно як у природі, так і в синантропному середовищі. Очевидним також є і те, що червона кольорова форма також за числом знахідок переважає у синантропному середовищі. Ймовірно, саме із гірських природних біотопів чорна форма проникла у гірське антропогенне середовище. Очевидно, абіотичні умови в антропогенній зоні для коричневих вивірок є більш сприятливими, ніж у природних ділянках, зокрема гірських. Власне тому, коричнева форма переважає в синантропному середовищі де поширена разом із червоною кольоровою формою.

Щодо причин поширення коричневої форми в антропогенних ландшафтах можна припустити наступне: на цій території, у зв'язку з коротко-дистанційними спостереженнями, коричневу форму ідентифікувати легше, натомість у природі на великій відстані темно-коричневі особини можуть бути сприйняті як чорні, а червоно-рудого кольору – як темні. Але, попри це, власні дані та дані опитувань про спостереження вивірок на короткій відстані, свідчать про наявність саме чорної форми у багатьох природних зонах Закарпаття; –коричнева форма може бути гібридом між чорною і рудою формами, який сформувався в місцях їх спільного існування. Власне наявність цієї форми в антропогенній зоні і забезпечує високе різноманіття кольорових форм у містах. У будь-якому випадку ця форма є проміжною і синантропною. Згідно наших досліджень коричнева форма чисельна як на рівнинних, так і у гірських ділянках, чорна ж зустрічається лише у високогір'ї.

На рисунку 5.9. можна бачити, що як в антропогенному, так і у природному середовищах рівнинних районів Закарпаття показники різноманіття кольорових форм вивірки є вищими, ніж у горах. Це, очевидно, пов'язано із наявністю тут кращих умов існування, а саме: збереженість зелених зон у містах, краща забезпеченість кормом, відсутність хижаків. Також має місце послаблений природній добір: 1) забарвлення вивірки до певної міри криптичне, і в темнохвойних лісах мала б переважати чорна форма, а в мішаних і букових лісах – коричнева та червона; у містах зустрічаються різні форми, оскільки тут наявні

різнорідні зелені зони.

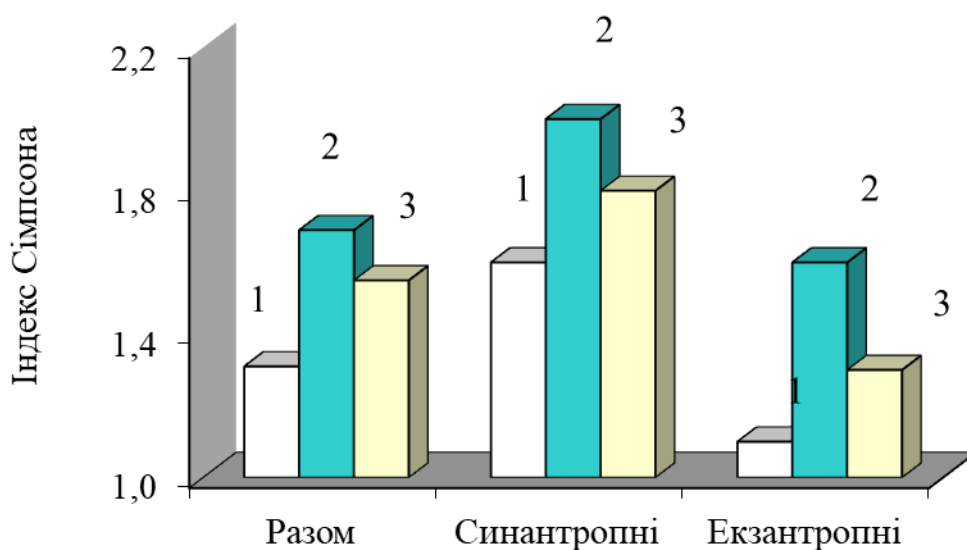


Рис. 5.7. Показники різноманіття кольорових форм вивірки у різних районах Закарпатської області. Цифрами позначено: 1 – гірські райони, 2 – рівнинні райони, 3 – Закарпаття загалом.

Тобто, міське середовище могло сприяти формуванню мішаних за забарвленням синантропних популяцій шляхом освоєння міст як коричневими, так і червоними вивірками; 2) відсутність або низька чисельність в урбоценозах тих видів хижаків, що є природними ворогами вивірки та полюють на неї: зокрема, куниць [44]. Високий рівень різноманіття кольорових форм вивірки в урбоекосистемах вимагає свого пояснення. Згідно із «Законом альтернативного різноманіття» [39], функціональна стійкість системи зумовлена компенсаторними змінами різноманіття в структурі підсистем, що взаємодіють. Тобто високе різноманіття в одній з підсистем (наприклад, в абіотиці) веде до зменшення різноманіття в іншій підсистемі (наприклад, в біотичному комплексі). У нашому випадку, різноманіття кольорових форм в урбоценозах у ~1,5 рази вище, порівняно з природними місцезнаходженнями.

У природних ценозах, зокрема, у суцільних лісових масивах, зміна якогось

абіотичного фактору поширюється на весь ценоз (наприклад, різке пониження продуктивності дерев у лісі повністю позбавляє вивірок корму, у місті за рахунок його компактності і різноманітності відносно лісу, наприклад, відсутність достатньої кількості харчів може не поширитися на всю територію, бо значний вплив має людина (присадибні ділянки, підгодовування). При цьому, вивірка здатна до міграцій, що дозволяє їй швидше вибрати оптимальні умови у місті поблизу, відносно природного середовища, де оптимальні умови можуть бути на значній відстані. На відміну від всіх гризунів вивірка легко долає перешкоди: дороги, річки, забудову. За нашими спостереженнями, вивірки в різні пори року зустрічаються в різних куточках міста. Фактично, постійно переміщуючись вивірка вирівнює і до того досить стабільні для неї умови міста. Отже, різноманіття абіотичних факторів в урбоценозах є меншим, принаймні, для вивірки.

5.4. Річний, сезонний, щомісячний перерозподіли та окремі аспекти поведінки кольорових форм виду на прикладі парків м. Ужгород

Загальну чисельність вивірки в зелених зонах міста Ужгород станом на 2008 рік можна було оцінити в 40–50 особин, на відміну від 2005 року, коли приблизна чисельність в Ужгороді становила 70–80 особин [66, 67]. Знахідки кольорових форм вивірок у м. Ужгород за місяцями, роками та кількістю особин детально показано у табл. 5.7. У місті сформувалися три відносно стабільні сім'ї: одна була зареєстрована 2006 року в прибережній зоні Боздошського лісопарку (лівобережжя міста, площа ~70 га), реєстрацій якої 2008 року вже не було. Це пов'язано із початком реконструкції парку (будівництво аквакомплексу та відпочинкової зони). Натомість протягом 2008 року постійно спостерігали 1–2 вивірки в парку Підзамковий (правобережна частина міста поблизу Замкової гори, площа ~7 га), які, згідно з опитуванням працівників парку, постійно мешкали тут у 2002–2005 і зникли у 2006 році, у 2007 році з'являлися у парку періодично. Друга – у зеленому комплексі Ботанічного саду.

Таблиця 5.7.

Розподіл кольорових форм вивірок у м. Ужгород

Коичнева		Коричнева		Коричнева	
Місяць	Рік	Місяць	Рік	Місяць	Рік
04-09	2002	09	2004	12-01	2002 (2)
12-01	2003	12-01	2004	12-01	2002
10	2003 (21)	03-05	2005	12-01	2003
12-01	2004 (20)	11	2005	06-08	2004
09	2004 (2)	01	2005	08	2004
11	2004	05	2006	09	2004
06-08	2004	12-01	2006 (4)	10	2004
06-08	2004	05	2006	08-10	2004
12-01	2004 (10)	09	2006	10	2004
09	2004	05	2006	12-01	2006
09	2004 (2)	05	2006	12-01	2007
05-06	2004	10	2007	03	2008
05	2004 (5)	12-01	2007	червона форма	
06	2004	11	2007	Місяць	Рік
08	2004	10-11	2008	09	2004
		12	2008 (2)		
09-10	2004	12	2008	09	2004
05	2004	12-01	2008	01	2005
12-01	2004	04-11	2008	05	2006

Примітка: 1. Дані в дужках – це кількість особин вивірки, які траплялися за одне проведене спостереження в одному й тому ж біотопі. Рядки, де не зазначено кількість особин – зареєстровано лише одну особину вивірки за одне спостереження.

Третя – у шкільних парках «Нового району» міста учні часто спостерігають по кілька особин вивірки, які, очевидно, постійно живуть у двох лісопарках, що знаходяться поблизу однієї із шкіл. Згідно з розподілом числа спостережень вивірок за роками, найбільша кількість вивірок спостерігалася у 2004 році. 2002 року чисельність вивірок у м. Ужгород була найменшою, при цьому в парках міста переважали вивірки коричневої форми (рис. 5.8). Очевидно, що у 2003 році була максимальна врожайність кормових дерев, тому у 2004 році спостерігалася максимальна кількість знахідок.

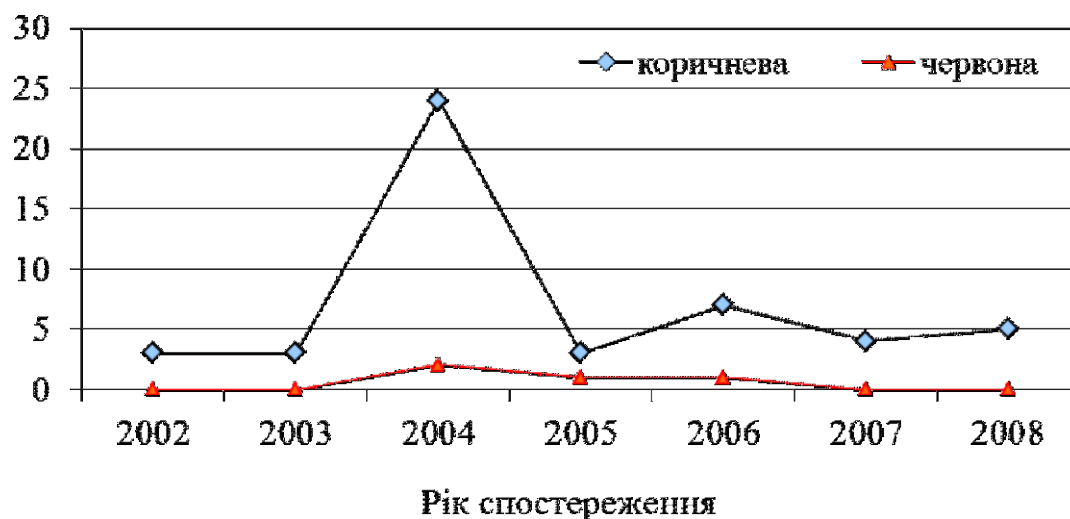


Рис. 5.8. Розподіл кількості спостережень вивірок у м. Ужгород за роками

Вивірки обох кольорових форм переважали за кількістю знахідок весною та восени (у травні та листопаді). Трохи менше в зимовий та літній періоди. (рис. 5.9). Максимальна кількість спостережень була в травні й у вересні (рис. 5.10).

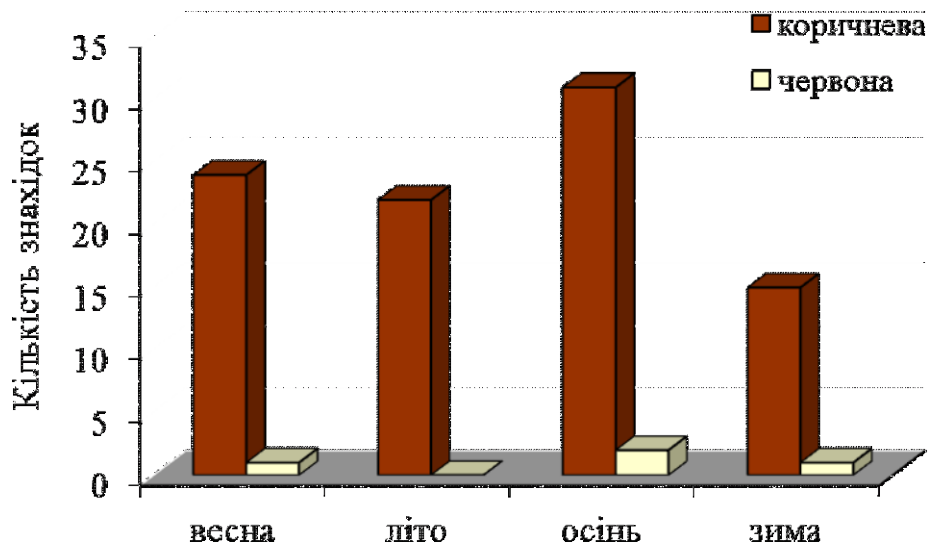


Рис. 5.9. Розподіл кількості спостережень вивірок у м. Ужгород за сезонами за період 2002–2008 рр.

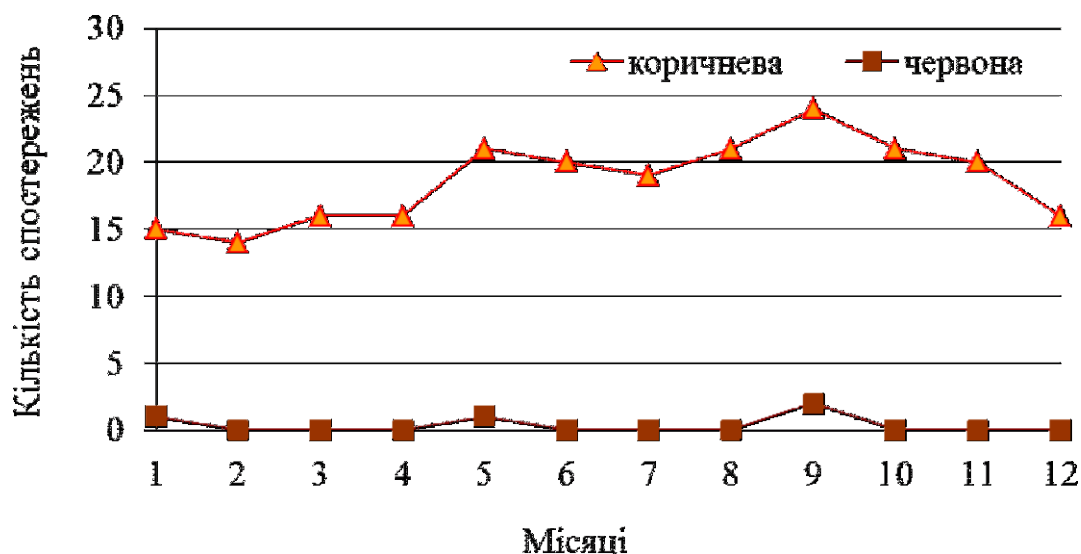


Рис. 5.10. Розподіл кількості спостережень вивірок у м. Ужгород за місяцями за період 2002–2008 рр.

Найбільшу їх кількість спостерігали в травні та вересні 2004 року. Найчастіше вивірок різних кольорових форм можна спостерігати у скверах міста, переважно восени. Порівнюючи дані з 2006 роком, чисельність вивірки в Ужгороді зменшилася і з чотирьох сімей вивірок, які постійно мешкали у місті залишилося лише три. Разом з цим, формування стабільної і відносно численної популяції в Ужгороді можна пов'язати з відносно високою схильністю чорної форми до міграцій та колонізації нових територій.

Іншими факторами синантропізації могли стати наявність достатньої кількості зелених ділянок із дуплистими деревами й низька чисельність хижаків. Ураховуючи збільшення чисельності вивірки в урбоценозі [59, 60], можна припустити освоєння чорною формою нових територій рівнинного Закарпаття, насамперед, урболандшафтів. Подібні тенденції, що описані тут для м. Ужгород за результатами проведеного нами анкетування, мають місце також у таких передгірних і рівнинних містах як Міжгір'я, Мукачево, Свалява, Рахів. Час формування популяції чорної вивірки в цих містах збігається з часом згасання популяції рудої форми загалом в Україні, що розпочався на початку 80-х років XX століття.

Висновки до розділу

Межі більшості підвидів вивірки є розмитими, що пояснюється поступовістю змін забарвлення. Найбільш чіткі межі між кольоровими формами спостерігаються там, де сходяться різноманітні ландшафти. Чіткіше розмежовані темні і світлі вивірки в Карпатах. Темнозабарвлені вивірки виявляють очевидну прив'язаність до гірських регіонів. В Україні поширено кілька підвидів, і відповідно, кілька кольорових форм. Чорна форма вивірки підвид *Sciurus vulgaris carpathicus* згаданий лише у двох (гірських) областях. в Україні. Відповідно до відсотку залісненості регіону кількість вивірок на 1000 га варіює. Як за роками, так і за місяцями спостерігається більш вирівняна картина розподілу вивірок у місті Ужгород. В урболандшафтах Закарпатської області вивірка є більш чисельною, ніж у природних місцезнаходженнях. Причиною підвищення різноманіття у синантропному середовищі може бути послаблення добору внаслідок наявності сприятливих умов для різних форм (мішані ліси –коричнева та червона форма, хвойні ліси –чорна; місто, де різноманітна рослинність, –дві форми). Низька чисельність хижих – відсутність направленої добору – дозволяє підтримувати високий рівень мінливості. Формування стабільної і відносно численної популяції в Ужгороді можна пов'язати з відносно високою схильністю чорної форми до міграцій та колонізації нових територій.

Список використаної літератури

1. Богодяж О. М. Суточная активность обыкновенной белки. Тез. докл. 3-го съезда Всесоюзн. териол. общ., 1982. Т. 2. С. 199–200.
2. Громов И. М. Отряд Rodentia Bowdich, 1821 – Грызуны. Каталог Млекопитающих СССР (плиоцен-современность). Под ред. И. М. Громова, Г. И. Барановой. Л.: Наука, 1981. С. 78–79.
3. Громов И. М. Єрбаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. Санкт-Петербург, 1995. 525 с.

4. Дулицкая Е. А., Попов В. Н., Дулицкий А. И. Фенетикокраниометрическое доказательство подвидовой самостоятельности белки крымской популяции. *Фенетика природных популяций: Материалы 4-го Всесоюзного совещания (Борок)*. Москва: АН СССР, 1990. С. 78–79
5. Дулицкий А., О., Дулицька. Білка-телеутка та її теперішній статус у Криму. *Фауна в антропогенному середовищі*. (Праці Теріологічної школи, випуск 8). Луганськ, 2006. С. 71–74.
6. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. Киев, 1999. 168 с.
7. Загороднюк І., Покиньючерда В., Киселюк О., Довганич Я. Теріофауна Карпатського біосферного заповідника. *Дод. № 5 до "Вестник зоологии"*. Київ: Ін-т зоології НАНУ, 1997. 60 с..
8. Загороднюк І.В. Дика теріофауна Києва та його околиць і тенденції її урбанізації. *Вестник зоологии*. 2003. Т. 37, № 6. С. 29–38.
9. Зізда Ю. Чорна форма вивірки (*Sciurus vulgaris carpathicus*) в Ужгороді. *Вестник зоологии*. 20056. Том 39, № 4. 84.
10. Зізда Ю. Е. Оцінки різноманіття кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у синантропних і природних місцезнаходженнях Закарпаття. *Фауна в антропогенному середовищі*. *Праці Теріологічної школи*, випуск 8. Луганськ, 2006. 126–132.
11. Зізда Ю. Дослідження стану популяції білки звичайної у парках м. Ужгород. Зоологічний кур'єр № 3 (електронне видання): *Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів*. – 2009 (м. Київ, 8–9.04.2009 р.). Київ: Ін-т зоол. НАН України, 2009а. С. 18–19. <http://izan.kiev.ua/KMDZ09-abstr.pdf>.
12. Зізда Ю. Розподіл кольорових форм вивірки звичайної та окремі аспекти їх поведінки у парках м. Ужгорода. *Вісник львівського університету*. Серія: Біологія. Львів, 2009б. Вип. 51. С. 93–101.
13. Сребродольська Є. Б., Левицька К. М. Карпатська білка (*Sciurus vulgaris*

carpathicus Pietr., 1853), у колекціях музеїв м. Львова. Біорізноманіття Українських Карпат: *Матеріали наукової конференції*, присвяченої 50-річчю Карпатського високогірного біологічного стаціонару Львівського національного університету імені Івана Франка (30 липня – 3 серпня 2005 року). Львів, 2005. С. 78–82

14. Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. 426 с.
15. Огнев С. И. Звери СССР и прилежащих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии). Москва-Ленинград: Изд-во Академии Наук, 1940. Том 4. С. 329–421.
16. Одум Ю. Экология (перевод с англ.). Москва: Мир, 1986. Том 1. 328; Том 2. 378 с.
17. Онуфреня М. В. Обыкновенная белка *Sciurus vulgaris* (Linnaeus 1758). Грызуны бывшего СССР. Виды. Москва: Центр охраны дикой природы, 2000–2005. www.biodiversity.ru.
18. Татаринов К. А. Звірі західних областей України. Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. 188 с.
19. Формозов А. Н. Основные вопросы экологии и программа работ в этой области. *Экология белки*. Москва–Ленинград, 1934. С. 3–23.
20. Шнаревич И. Д. Об ареалах карпатских белок. *Наукові Записки Чернівецького університету*. Серія Біологія. 1950. Том 7, вип. 2. С. 155–162.
21. Sidorowicz J. Geographical variation of the squirrel *Sciurus vulgaris* L. in Poland. *Acta Theriologica*. 1958. Vol. 2, N 7. S. 142–157.
22. Sidorowicz J. Problems of subspecific taxonomy of squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in Palaearctic. *Zoologischer Anzeiger*. 1971. 187: S. 123–142.
23. Zawidzka E. Geographical distribution of the dark phase of the squirrel (*Sciurus vulgaris fuscoater* Altum) in Poland. *Acta Theriologica*. 1958. Vol. 2, N 8. S. 160–174.

РОЗДІЛ 6

ЗВ'ЯЗОК РІЗНИХ КОЛЬОРОВИХ ФОРМ ВИВІРКИ ІЗ ІНШИМИ ПРЕДСТАВНИКАМИ ГІЛЬДІЇ ТА ОСНОВНИМ ВОРОГОМ

Для того, щоб вияснити зв'язок організмів із середовищем їх існування, М. Бігон [8] визначив основні необхідні характеристики тварин, які необхідно дослідити: популяційні, поведінкові відмінності виду (видів) та його (їх) взаємодія із іншими тваринами у середовищі їх існування. Знання про взаємодії між кольоровими формами вивірок в угрупованні дозволять пояснити структуру і функції середовища існування об'єкту досліджень.

6.1. Взаємодія виду із іншими дендрофілами

Для вивчення природи і специфіки існування кольорових форм вивірки, є потреба у дослідженні взаємовідносин цього виду з іншими представниками групи (гільдії), де необхідно вияснити на скільки широкою є екологічна нішавиду і на скільки можлива і виправдана така його мінливість, а також які перспективи виживання кольорових форм у природі, коли вони співіснують і яка можливість їх внутрішньо-морфологічних змін за умови географічної ізоляції кожної з кольорових форм, в тому числі в умовах міста.

Гільдія – група видів, які використовують схожим чином одні і ті ж ресурси середовища. Якщо гільдія тварин організована таким чином, що окремі види її чітко розходяться вздовж осі, яка відповідає одному ресурсу, то у межах таких гільдій має проявлятися одна спільна властивість, коли сусідні по градієнту види будуть розрізнятися за розмірами тіла чи структур, пов'язаних із живленням. Члени гільдії можуть бути як таксономічно близькі, так і ні [8].

На морфологічну мінливість видів у межах одної гільдії і їх розподіл у просторі значною мірою впливає специфіка середовища їх існування.

Оптимальний комплекс умов забезпечує високе різноманіття видів, що є показником стійкості екосистем і одною із причин високої їх диференціації. Види у межах одної гільдії, які мають найменш представлені конкурентні стосунки і почуваються добре, чітко розходяться вздовж осі, що відповідає одному ресурсу (наприклад харчовому). Тоді, сусідні за цим градієнтом види мають закономірно відрізнятися за структурами, пов'язаними з живленням [46–52].

Диференціація видів проявляється у їх розходженні по мікромісцезнаходженнях або географічно, або у часі. Розділ ніш є стимулом до посилення внутрішньовидових змін у виду і дозволяє стійко існувати конкурентам у межах гільдії, тобто мати достатньо широкі ніші. Разом з цим, якщо три ніші трьох близьких видів за їх харчовим ресурсом розміщені вздовж лінії градієнту цього ресурсу і мають незначне перекриття, то, імовірно, одна із ніш буде звуженою. В результаті цього, у межах вузької ніші буде проходити інтенсивна внутрішньовидова конкуренція, крім того у межах потенційного ресурсу існуватимуть невикористані ділянки. Тоді можна очікувати, що природний добір буде сприяти збільшенню ступеня користування цих ділянок і відповідно перекривання кривих ресурсу, ніш [8].

Група дендрофільних гризунів – це середньорозмірні ссавці, у яких перебіг життєвих процесів пов'язаний із деревним і чагарниковими ярусами лісу, основу харчів яких складає рослинна їжа.

Пристосуватися до умов середовища дендрофілам допомагає низка специфічних рис, таких як розміщення власних гнізд на деревах і використання гнізд деревних птахів, нічний спосіб життя, переживання зими у підземних захистках тощо, які власне й дали підставу для об'єднання цих видів в одну групу [28, 56]. Пристосування лісових гризунів до деревного способу життя є вторинним, тому деякі дендрофіли використовують деревний ярус лісу як постійне місце мешкання і є облігатними дендрофілами – як вивірка, вовчки, а інші, хоч і є наземними видами, чимало часу проводять на деревах і є факультативними дендрофілами – лісові види

мишоподібних гризунів та іноді нориці.

Для аналізу «доброту умов існування» та конкурентних взаємин вивірки із іншими представниками гільдії взято до уваги групу дендрофілів – п'ять видів, які характеризуються досить близькими екоморфологічними нішами: *Sciurus vulgaris* та чотири види з родини вовчкових: вовчок лісовий – *Dryomys nitedula*, вовчок садовий – *Eliomys quercinus*, вовчок ліскулька – *Muscardinus avellanarius*, вовчок сірий – *Myoxus glis* (*Glis glis*) (українські та латинські назви ссавців цієї групи взято з праці «Польовий визначник дрібних ссавців України» [43]).

Якщо для існування виду існує достатня ширина ніші і мінімальні конкурентні взаємовідносини із іншими представниками групи, то має місце інтенсивна внутрішня мінливість виду, про що, власне і говориться у літературі. Тоді, очевидно мінливість буде сформована на утворення нових підвидів. Дж. Хатчинсон зібрав приклади, коли у послідовності потенційних конкурентів сусідні види розрізняються по масі тіла у 2 рази, а по довжині структур, пов'язаних із харчуванням – у 1,3 рази. Коефіцієнт розраховується як відношення середніх значень виміру більшого виду до меншого. Окремо проаналізовано знахідки представників групи з України (музейні колекції) і ближніх країн Європи (літературні дані). Для кожного виду взято загальний min–max, з яких побудовано діаграми (рис. 6.1).

Середні значення теоретичного розподілу гільдії по Хатчинсону за конділо-базальною довжиною черепа становить розраховували за [52]: 21–26,5–33,3–42,0–52,9. Показник Хатчинсонау теоретичному ряді становив $HR=1,29$. Реальний розмір значень представників з України: 21,1–25,3–30,4–33,4–46,8–60,3; з Європи: 21,0–23,1–32,3–41,6–53,4 (табл.6.1). З таблиці видно, що представники гільдії з України добре розділилися за розмірами черепа і описують рівно спадаючу криву, що краще видно на рисунку. Між 2 – *Dryomys nitedula*, 3 – *Eliomys quercinus* видами спостерігається деяке перекриття ніш.

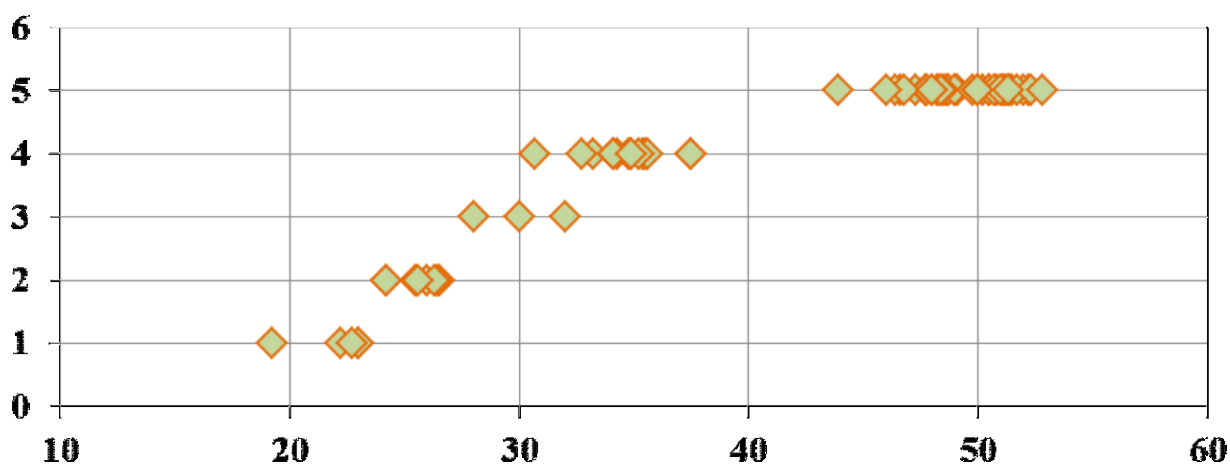


Рис. 6.1. Розподіл дендрофілів за конділобазальною довжиною черепа з України:

1 – *Muscardinus avellanarius*, 2 – *Dryomys nitedula*, 3 – *Eliomys quercinus*, 4 – *Myoxus glis* (*Glis glis*), 5 – *Sciurus vulgaris*.

Таблиця 6.1

Показники конділобазальної довжини черепа дендрофільних гризунів із України і ближніх країн Європи

Представни гільдії	України			Європи		
	Min-max (КБДЧ)	Сер. знач	HR	Min-max (КБДЧ)	Сер. знач	HR
<i>Sciurus vulgaris</i> (39)	42,8–52,8	47,8		44,7–50,0	47,4	
<i>Myoxus glis</i> (<i>Glis glis</i>) (n=17)	30,7–37,5	34,1	1,4	29,2–37,5	33,4	1,5
<i>Eliomys quercinus</i> (n=30)	28,0–32,0	30,0	1,1	28,7–35,9	32,3	1,0
<i>Dryomys nitedula</i> (8)	24,2–26,5	25,4	1,2	20,6–26,4	23,5	1,4
<i>Muscardinus avellanarius</i> (5)	19,2–23,0	21,1	1,2	19,2–22,7	21,0	1,1

Тут очевидна негативна дія *Dryomys nitedula*, так як останні знахідки *Eliomys quercinus* з України стосуються лише 1976 р. [28], а *Dryomys nitedula* тут досі зустрічається регулярно. Вивірка звичайна займає найбільш відокремлену позицію. Це говорить про виправдану її внутрішньовидову мінливість, яка, ймовірно, в Україні проявляється більшою мірою.

Розподіл дендрофілів з ближніх країн Європи (показує наявність двох пар конкуруючих між собою вовчкових. Тут чітко відокремлену позицію займає лише 5 – *Sciurus vulgaris*. Згідно такого розподілу стає не дивним, що останні знахідки

соні садової з Польщі стосуються 1960 та 1978 років. Справа ще і у накладанні ареалів цих видів. Вовчок сірий (4 – *Myoxus glis (Glis glis)*) перекриває майже весь ареал вовчка садового (3 – *Eliomys quercinus*), на півдні Польщі *Eliomys quercinus* займає лише вузьку смугу [171], тоді як *Myoxus glis (Glis glis)* закриває всю територію країни. На півночі Польщі знаходиться край його ареалу, як і на півночі Білорусі, а також у центральній Україні [219]. Перекриття ніш другої пари – вовчка ліскульки (1 – *Muscardinus avellanarius*) і вовчка лісового (2 – *Dryomys nitedula*) можна пояснити розмежованістю вовчків у просторі (поширення у різних біотопах). Хоча тут також може бути причина у накладанні ареалів. Як і в Україні, тут вивірка звичайна займає відокремлену позицію. Очевидно, щонайкраще дендрофільні гризуни почуваються в Україні, де в силу слабкої конкуренції можуть собі дозволити бути більшими за розмірами черепа, ніж європейські представники групи, яким "тісно" на одній прямій ресурсу, і присутня висока конкуренція між двома парами вовчків, імовірно, витісняє по одному з конкуруючих видів. Зокрема відсутність у сучасній фауні соні садової і відносно рідке трапляння вовчка ліскульки. Вивірка звичайна у всіх випадках займає відокремлену позицію і тому висока мінливість у межах виду є виправданою.

У таблиці 6.2. показано середні значення, сигму, коефіцієнти дивергенції та варіації для представників гільдії.

Таблиця 6.2

Показники мінливості дендрофільних гризунів із України

Представни гільдії	Δ	σ	σ^2	CD	CV
<i>Sciurus vulgaris</i>	47,9	2,4	5,7	5,6	5,0
<i>Myoxus glis (Glis glis)</i>	34,6	2,4	2,7	2,1	6,9
<i>Eliomys quercinus</i>	30,0	2,0	4	2,8	6,7
<i>Dryomys nitedula</i>	25,6	0,9	0,8	2,8	3,5
<i>Muscardinus avellanarius</i>	22,2	1,6	2,6		7,2

Згідно значень сигми притісненою в ніші є *Dryomys nitedula*, за коефіцієнтами варіації максимально комфортно у гільдії *Myoxus glis (Glis glis)* і *Muscardinus avellanarius*, найгірше – *Dryomys nitedula*.

Загалом у європейських видів спостерігаються дещо менші показники довжин черепа, ніж в українських представників, а розкид ознаки більший, щоправда окрім вивірки звичайної, де мінімальне число конділо-базальної довжини черепа більше, а розкид ознаки менший. Як і в Україні, тут вивірка звичайна займає відокремлену позицію, тобто і тут для існування виду існує достатньо широка ніша конкуренція із вовчками є мінімальною. Тому інтенсивна внутрішня мінливість виду є виправданою і не виключено, що мінливість спрямована на утворення нових підвидів.

6.2. Співіснування вивірки звичайної із куницею лісовою на прикладі Ужанського НПП

З літератури відомо, що куниця лісова є одним із основних ворогів вивірки і, відслідковуючи великі міграційні скупчення вивірок, йде за ними [106]. Загально відомою особливістю вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris*) і куниці лісової (*Martes martes*) є те, що вони – дендрофіли. Відмінність між ними полягає в тому, що перший вид є консументом першого порядку (основу харчування складають рослини – насіння шишок шпилькових, горіхи бука, дуба, граба, а також ягоди, гриби, зелені бруньки, молоді пагони хвойних і листяних дерев); другий – консумент вищого рангу – хижак, основною часткою кормів якого є дрібні ссавці, у т. ч. й вивірка.

Чисельність популяції вивірки залежить від доступності кормів, і роки неврожаю істотно впливають на чисельність цього виду. Така закономірність спостерігається з періодом 4 і 5 років, для шпилькових і листяних лісів – по-різному [80, 81, 142, 143, 149]. У свою чергу, вивірка є кормовим об'єктом хижих. К. Татаринів (1956) [142] при аналізі 73 шлунків куниці лісової визначив 6 екз.

(8,2 % особин) вивірок. За даними В. Абеленцева (1968) [1], у складі кормів лісових куниць (141 куниця) є 70% мишей і 21,2% вивірок, решта – інші корми. Вивірки є поживним і важливим кормом за недостатньої кількості мишей). У перерахунку на вагову частку значення вивірок є ще більшим. Якщо проаналізувати результати попередніх досліджень [79, 143, 147], то стає помітним, що низка авторів вбачають залежність чисельності популяцій куниці та вивірки, оскільки куниця лісова є одним із основних ворогів вивірки. Імовірно види формують взаємодіючу пару відповідно до моделі «хижак-жертва». У підрозділі проаналізовано стан узгодженості двох базових популяційних показників цих видів – особливостей просторового розподілу й чисельності – в умовах заходу України. Для дослідження обрали дві моделі:

1) Локальна – в Ужанському національному природному парку, де обидві популяції знаходяться у природних умовах. Дані взято із наукових карток спостережень за 2006–2009 рр., зібрані працівниками Ужанського НПП та з Літопису природи цієї ж установи [96]. Загалом за 2006–2009 рр. опрацьовано 34 знахідки вивірки звичайної, які містять дані про 43 особини цих тварин;

2) Загальна модель, створена на основі даних державної статистичної звітності за формою «2 ТП Мисливство» – про чисельність видів по Україні. До уваги взято п'ять областей західних регіонів України: Закарпатську, Івано-Франківську, Львівську, Рівненську, Волинську. Залежність чисельного розподілу вивірки і куниці проаналізували за 2007 рік, розподіл чисельності вивірки проаналізовано за 2004–2007 роки.

Модель 1. Аналіз зібраних даних, представлених графічно (рис. 6.2), показує два чіткі піки трапляння обох видів, межі яких охоплюють: перший пік – січень і лютий – максимально різкий; другий пік – від серпня до жовтня – пологіший підйом кількості знахідок цих тварин. У травні та грудні за досліджені 4 роки спостерігали меншу кількість вивірок, відносно інших місяців.

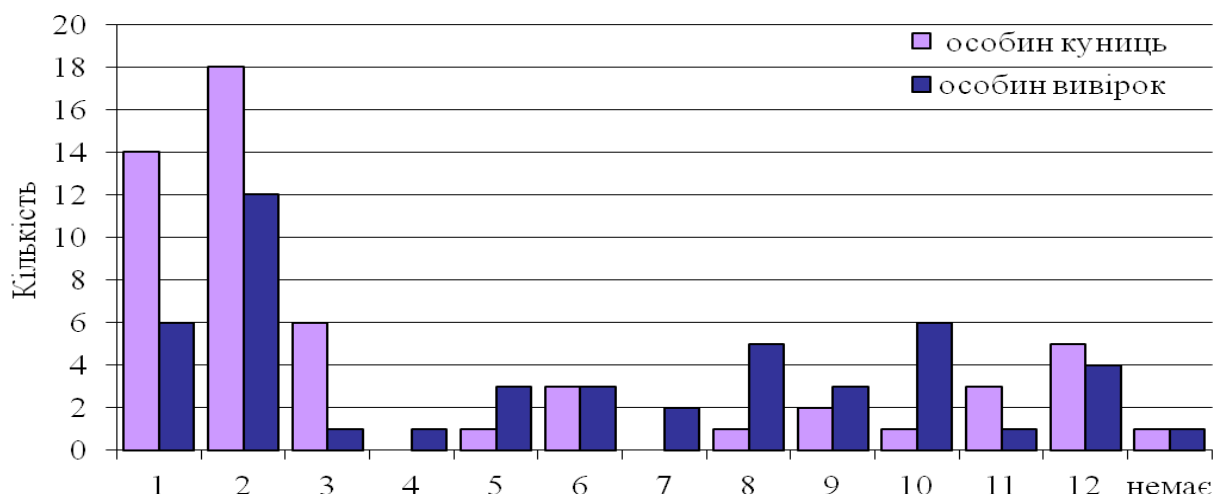


Рис. 6.2. Сумарний розподіл знахідок вивірки та куниці Ужанському НПП за місяцями 2006–2009 рр

Розподіл знахідок вивірки і куниці за роками показує одночасне збільшення їх чисельності у 2007 р. (25 особин=20 знахідок). В усі роки чисельність обох видів зберігалася у певній пропорції, в цілому у відповідності до моделі Лотки-Вольтери.

Для порівняння, у м. Ужгород розподіл чисельності вивірки як за місяцями, так і за роками є більш врівноваженим, що можна пояснити відсутністю хижаків, зокрема куниці (рис. 6.3., 6.4). Загалом у природних біотопах НПП чисельність вивірки звичайної вища, ніж у місті Ужгород (рис. 6.5), попри присутній там тиск на популяцію з боку головного ворога вивірки. Також у НПП є високим перепад чисельності вивірок за роками, на відміну від досить пологих приросту та спаду чисельності популяції вивірок міста, як і у розподілі вивірок за місяцями. Тобто як за роками, так і за місяцями спостерігається більш вирівняна картина розподілу вивірок звичайних у місті і чіткі спади та підйоми числа зустрічей цього виду у природі, що, очевидно, пов'язано із співжиттям вивірок із їх основним ворогом, куницею ліською.

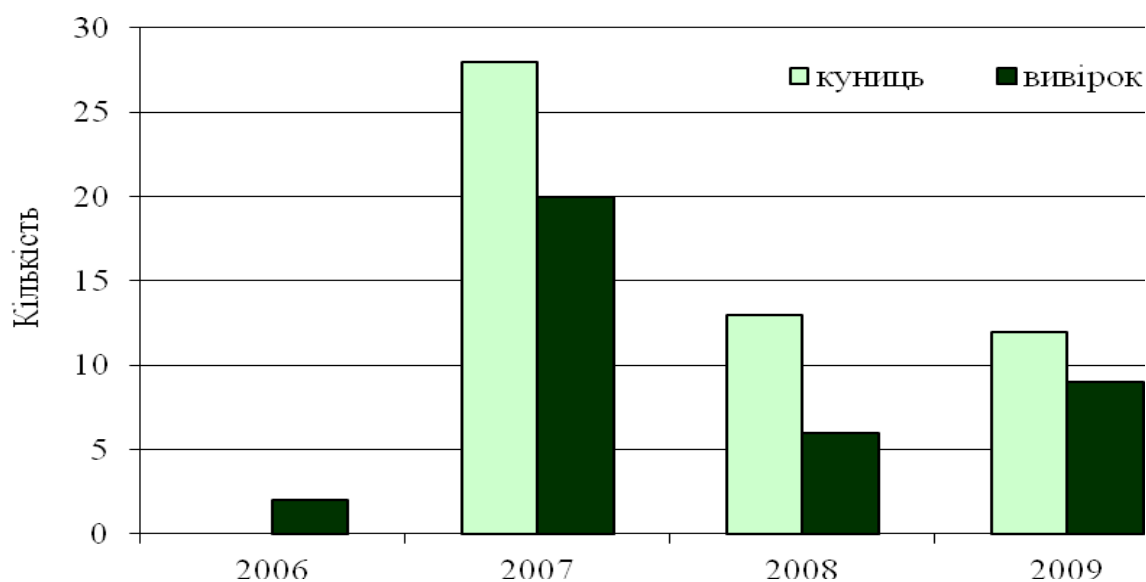


Рис. 6.3. Розподіл знахідок вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris*) і куниці лісової (*Martes martes*) в Ужанському НПП у 2006–2009 рр.

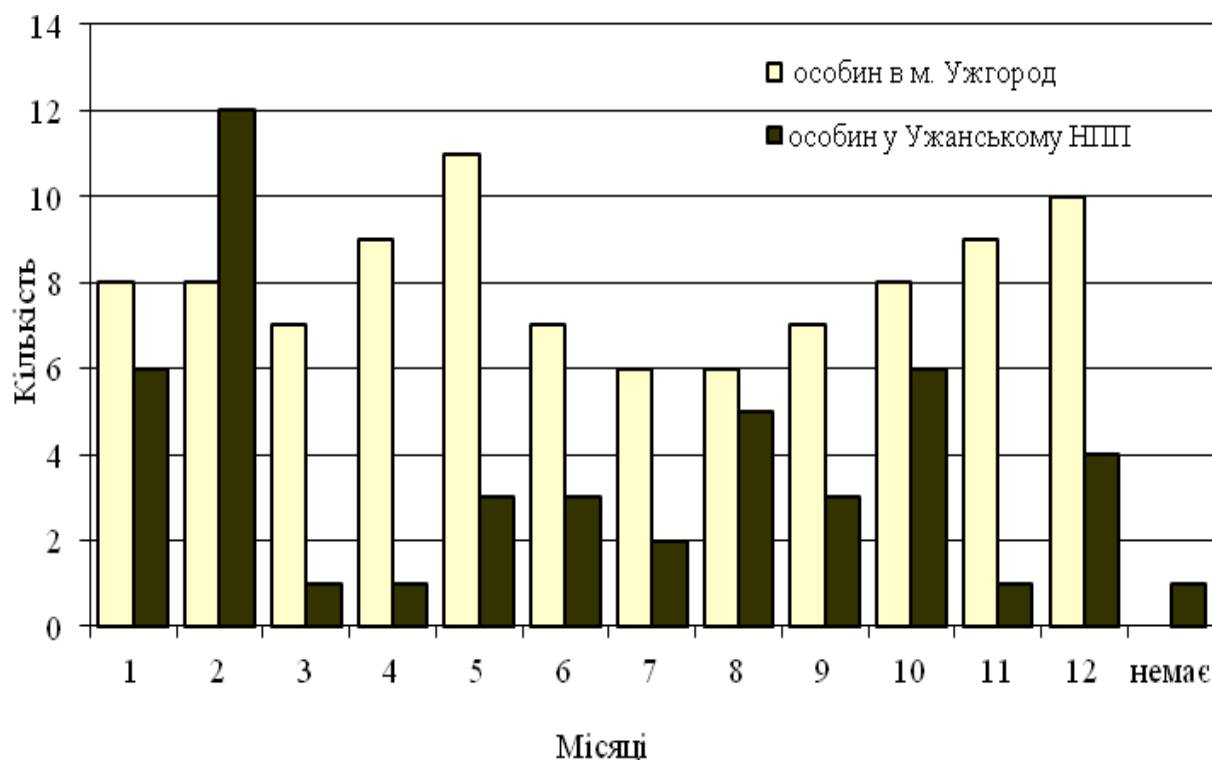


Рис. 6.4. Сумарний розподіл знахідок вивірки в м. Ужгород та Ужанському НПП за місяцями 2006–2009 рр.

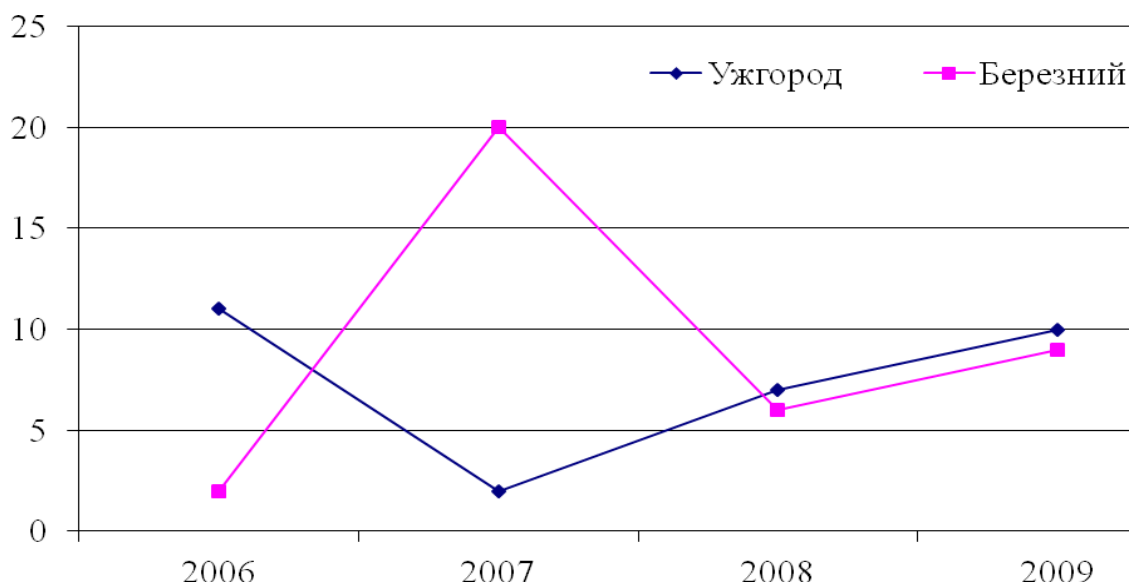


Рис. 6.5. Сумарний розподіл знахідок вивірки у м. Ужгород та Ужанському НПП за роками 2006–2009 рр.

З літератури відомо, що куниця лісова є одним із основних ворогів вивірки і, відслідковуючи великі міграційні скупчення вивірок, йде за ними. Звісно, промисловий меланізм у випадку вивірки не має місця, але те, що куниця лісова може виїдати лише світло-забарвлених особин, імовірно варте уваги. На карті (рис. 6.6) проаналізовано розподіл куниці лісової та місць поселення вивірки звичайної разом. Знахідки розміщено відносно найближче розміщених до знахідок населених пунктів.

Загалом представленість знахідок вивірки і куниці на карті повторюють розподіли, представлені на графіках. Максимальна кількість знахідок у одній локалізації (таких є дві) концентруються на заході НПП, а найбільш вирівняні групи знахідок розподілені північним заходом та західною частиною національного природного парку. Картографічний аналіз реєстрацій вивірки й куниці також показує, що місця щільної концентрації цих видів у різних виділах Парку здебільшого збігаються.

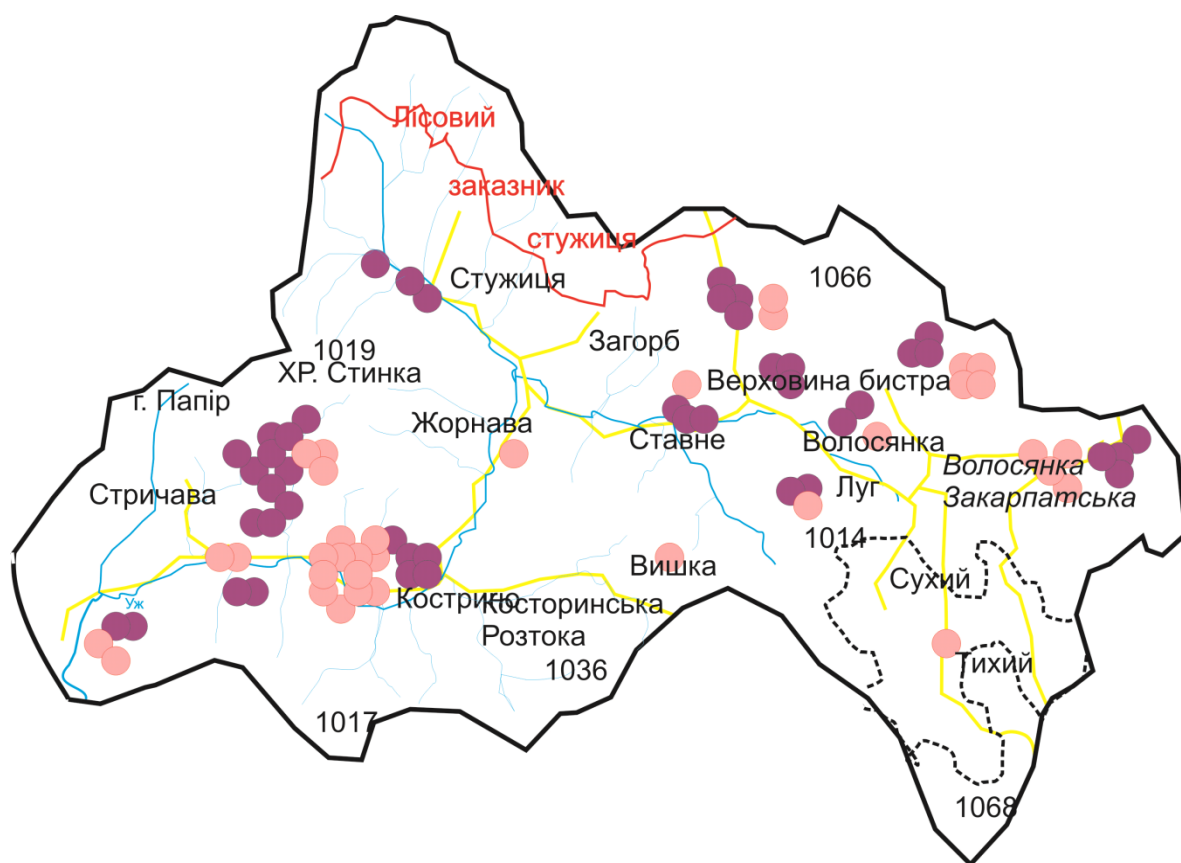


Рис. 6.6. Розподіл вивірок і куниць в Ужанському НПП у 2006–2009 рр. фіолетові знахідки це вивірки, червоні – це куниці [70].

Коефіцієнт кореляції даних – 0,96. Частота трапляння вивірки й куниці та їх вирівняність в Ужанському НПП за площею є неоднаковими, що пов'язано із різним кормовим багатством наявних тут угідь, і є підставою для організації поглиблених досліджень цього питання в майбутньому.

Модель 2. Розподіл знахідок вивірки звичайної і куниці лісової за 2007 р. показує аналогічну до Ужанського НПП закономірність: рівні чисельності популяцій вивірки й куниці є узгодженими у всіх областях (рис. 6.7). Коефіцієнт кореляції – 0,75. Неоднаковий розподіл вивірки звичайної територією Ужанського НППта в природних місцезнаходженнях західних регіонів України загалом, свідчать про різночасовість у межах цих територій піків плодоношення деревних видів, які формують її кормову базу, а також можуть свідчити про міграцію частини природної популяції вивірки в міста й навпаки, залежно від урожайності

дерев упродовж певного року.

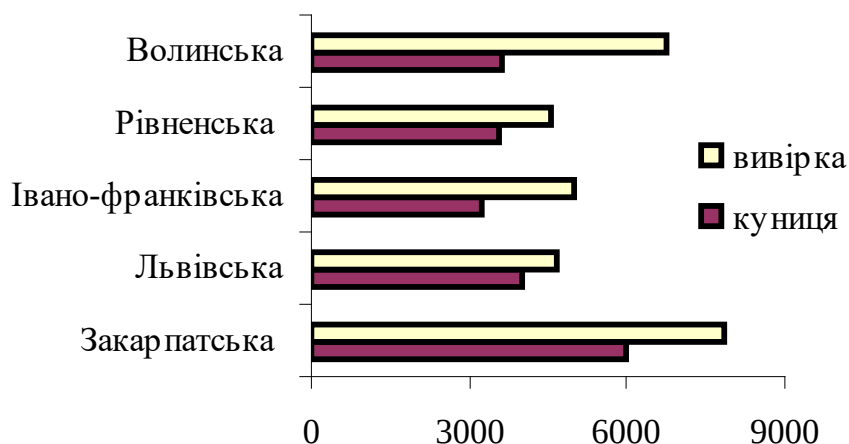


Рис. 6.7. Розподіл числа знахідок вивірки звичайної й куниці лісової за статистичними даними з «2ТП мисливство» за 2007 р.

Наявність різких коливань кількості знахідок вивірки звичайної у природних біотопах, окрім відповідного стану кормової бази, можна пояснити постійною присутністю тут куниці лісової. Оскільки збільшення чисельності популяції вивірки збігається зі збільшенням кількості куниці в одні й ті ж місяці та роки й навпаки, то можна говорити про залежність чисельності популяцій куниці лісової від вивірки звичайної.

Отже, загалом вивірка звичайна у природних біотопах НПП «Ужанський» є більш чисельною, ніж у місті Ужгород. У частоті зустрічі, як у природі, так і у місті, вивірка має два піки, один весною, інший восени. У місті розподіл вивірок як за місяцями, так і за роками є пологішим, що можна пояснювати наявністю у природних лісах ворогів вивірки, зокрема куниці. Прогнози підвищення чисельності вивірок звичайних у місті і вивірок звичайних та куниць лісових у природі на різні роки, а також неоднаковий розподіл цих тварин територією парку, свідчать про неодноразову високу плодючість дерев на цих територіях, а також може свідчити про мігрування частини природної популяції вивірок у міста і навпаки, залежно від урожайності дерев певного року.

Висновки до розділу

Гільдія досліджених дендрофілів у фауні України представлена досить добре. Згідно сказаного вище, можна припустити, що в Україні для представників цієї гільдії присутні оптимальні умови і їх ніші не перекриваються, або перекриття є мінімальним. Присутня висока кольорова мінливість вивірки звичайної говорить про наявність деякого простору між нішею вивірки звичайної і нішею сусіднього з цим представником виду. Дійсно, за результатами проведених досліджень, водній групі (гільдії) із вовчками вивірка звичайна в займає відокремлену позицію, тобто існування виду забезпечується достатньо широкою нішею і конкурентні взаємини із вовчками є мінімальними. Мінливість виду є виправданою і не виключено, що мінливість спрямована на утворення нових підвидів. Результати проведених досліджень також показують залежність чисельності популяцій куниці та вивірки, оскільки куниця лісова є одним із основних ворогів вивірки. Імовірно види формують взаємодіючу пару відповідно до моделі «хижак-жертва». Розподіл знахідок вивірки і куниці за роками показує одночасне збільшення їх чисельності у 2007 р. (25 особин=20 знахідок). В усі роки чисельність обох видів зберігалася у певній пропорції, в цілому у відповідності до моделі Лотки-Вольтери.

Список використаної літератури

1. Абеленцев В. І. Куниці. Київ: Наукова думка, 1968. Т. 1, вип. 2, 3. 280 с.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции, сообщества. Пер. с англ. В. В. Белова и А. Г. Пельмского, под ред. А. М. Гилярова. Москва: Мир, 1989. Том 2. 480 с.
3. Дикий І., Загороднюк І. Вовчок садовий (*Eliomys quercinus*) із Закарпаття у фондах Зоологічного музею імені Бенедикта Дибовського (Львів). *Вестник зоологии*. 2005. Том 39, № 3. 84 с.

4. Загороднюк І. В. Польовий визначник дрібних ссавців України. *Праці Теріологічної Школи*. Вип. 5. Київ, 2002. 60 с.
5. Загороднюк І.В. Рівноморфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу. *Вісник Львів. ун-ту*. Сер. Біол. 2004б. Вип. 38. С. 21–42.
6. Загороднюк І. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона. *Науковий вісник Ужгородського університету*. Серія Біологія. 2007. Випуск 20. С. 5–13.
7. Загороднюк І. Види двійники і морфологічно близькі види ссавців у колекціях зоологічних музеїв: головні підсумки та перспективи досліджень. Сучасний музей наукова й експозиційна діяльність (До 145 річниці заснування Крайового музею у Чернівцях) – 15 травня 2008 р. Ред. О. П. Затуровська, І. А. Піддубний, І. В. Скільський. Чернівці: Друк Арт, 2008а. С. 25–34.
8. Загороднюк І. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. *Науковий вісник Ужгородського університету*. Серія Біологія. 2008б. Випуск 24. 11–23.
9. Загороднюк І. В. Закономірності розмірної диференціації видів і статей у багатовидовій гільдії (на прикладі роду *Mustela*). *Наукові записки Державного природознавчого музею*. 2009. Вип. 25. С. 251–266.
10. Зізда Ю. Конкурентні взаємини дендрофільних гризунів з позиції їх екоморфологічної мінливості. Молодь і поступ біології: *Мат-ли IV Міжнар. наук. конф. студ. та аспір.* Львів, 2008в. С. 204–205.
11. Зайцева Г. Ю. Структура популяцій та біоценотичні зв'язки дендрофільних гризунів в екосистемах кам'янецького придністров'я. *Дис. канд. біол. наук*. Львів, 2008. 275 с.
12. Зізда Ю. Особливості розподілу вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris* L.) в Ужанському національному природному парку. *Матеріали міжнародної науково-практичної конференції "Роль гірських резерватів і національних парків у збереженні природної спадщини гірських територій"* (22–23 вересня, В. Березний). В. Березний, 2009в.

13. Зізда Ю. Динаміка чисельності популяцій вивірки звичайної і куниці лісової в умовах західних регіонів України. *Динаміка біорізноманіття: збірник наукових праць*. 2012. С. 125–128.
14. Кирис И. Д. Белка. Киров. 1973б. 423 с.
15. Кирис И. Д. Экология обыкновенной белки. *Автореферат диссерт док. биол. наук.* – Ленинград, 1973а. 46 с.
16. Літопис природи Ужанського національного природного парку. ТТ. 6, 7. 2007, 2008. 239, 298 сс.
17. Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. 426 с.
18. Татаринов К. А. Звірі західних областей України. Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. 188 с.
19. Татаринов К. А. Фауна хребетних заходу України. Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1973. 254 с.
20. Турянін І. І. Хутрово-промислові звірі та мисливські птахи Карпат. Ужгоро: Вид-во «Карпати», 1975. С. 98–174.
21. Флинт В. Е., Чугунов Ю. Д., Смирин В. М. Млекопитающие СССР. Москва, 1970. С. 256–260.
22. Bertolino S., L. Wauters. Ecologia dello Scoiattolo comune (*Sciurus vulgaris*) in boschi alpini di conifere: relazioni spaziali e trofiche. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2007. V. 14. S. 87–88.
23. Shar, S., Lkhagvasuren, D., Bertolino, S., Henttonen, H., Kryštufek, B. & Meinig, H. *Sciurus vulgaris*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. 2008: e.T20025A9135609. <http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T20025A-9135609.en>.

РОЗДІЛ 7.

МОРФОЛОГІЧНА ДИФЕРЕНЦІАЦІЯ ПОПУЛЯЦІЇ ВИВІРКИ З ТОЧКИ ЗОРУ ЇЇ ФУНКЦІОНАЛЬНОЇ СТАБІЛЬНОСТІ

7.1. Морфометрична характеристика вивірки. Індивідуальна мінливість

Як основні форми групової мінливості у гризунів зазвичай розглядають статеву, вікову, географічну, біотопічну, сезонну мінливість. Всі ці форми мінливості у сумі утворюють морфологічне різноманіття, яке найкраще реалізується на популяційному рівні у вигляді відмінностей між різними внутрішньо популяційними групами тварин. При вивченні співвідношення різних форм мінливості дослідники традиційно використовують методи багатовимірної статистики (наприклад – аналіз головних компонент, кластерний, дисперсійний, дискримінантний аналізи).

Згідно досліджень М. Бігона, Дж. Харпера (1987) [8], І. Загороднюка (2009) [52], конкурентні взаємини і тіснота ніш популяцій на одній і тій самій прямій ресурсу є фактором що зумовлює здрібнення морфологічних ознак їх особин, пов'язаними із живленням, відносно інших членів гільдії. Дослідження ряду науковців, описані в дисертації І. Синявської (2015) [135], показують, що на піку чисельності популяції мишей самці є агресивнішими, а особини в популяції – дрібнішими за абсолютною довжиною черепа, відносно тієї самої популяції при низькій її чисельності. Згідно того, що явище здрібнення серед тварин може відбуватися на всіх рівнях, цікавим стає перевірити, що характерно для різних кольорових форм вивірок, а саме: чи є різниця між кольоровими формами, наприклад на межі їх співіснування?

У цьому підрозділі досліджений зв'язок між рівнями морфологічної та географічної диференціації різних кольорових форм вивірки звичайної. Проаналізовано 22 краніометричні ознаки різних кольорових форм вивірки із

трьох регіонів України: Захід, Центр та Північ. Згідно описової статистики досліджених ознак для всіх кольорових форм разом ряд промірів характеризуються підвищеним показником варіації, відносно інших. Такі краніометричні ознаки виділені жирним у таблиці 7.1.

Таблиця 7.1.

Основні статистичні показники для вивірок за 18-ти ознаками черепа

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

Це 5 (Міжочна ширина), 6 (Довжина верхньої діастеми), 9 (Потилична ширина), 10 (Ширина між надочними вирізками), 13 (Довжин анижньої діастеми), 14 (Максимальна висота нижньої щелепи), 16 (Ширина барабанної камери), 17 (Довжина барабанної камери). (Відповідність всіх цифр першого стовпчика таблиці назві ознаки описано у розділі методика).

Проаналізовано нормальність розподілу краніометричних ознак вивірок за показниками описової статистики (табл. 7.2).

Таблиця 7.2.

Тест нормальності розподілу ознак за основними показниками

Ознака	N	max D	K-S	Lilliefors	W	p
МДЧ	59	0,107835	p > .20	p < ,10	0,977292	0,335648
КБЧ	59	0,083638	p > .20	p > .20	0,969792	0,149406
ДЛЧЧ	59	0,086615	p > .20	p > .20	0,960580	0,053469
ДМЧЧ	59	0,097480	p > .20	p < ,20	0,970351	0,158961
МШ	59	0,285907	p < ,01	p < ,01	0,762085	0,000000
ДВД	59	0,242156	p < ,01	p < ,01	0,740041	0,000000
АДВКЗ	59	0,076367	p > .20	p > .20	0,982587	0,558570
СШ	59	0,073865	p > .20	p > .20	0,978075	0,363589
ПШ	59	0,161503	p < ,10	p < ,01	0,868821	0,000013
ШМНВ	59	0,287256	p < ,01	p < ,01	0,808200	0,000000
ДЧОЛ	59	0,073139	p > .20	p > .20	0,981570	0,510014
ДНЦ	59	0,079351	p > .20	p > .20	0,954752	0,028128
ДНД	59	0,153680	p < ,15	p < ,01	0,857221	0,000006
МВНЦ	59	0,117590	p > .20	p < ,05	0,918401	0,000739
АДНКЗ	59	0,163679	p < ,10	p < ,01	0,832000	0,000001
ШБК	59	0,135806	p > .20	p < ,01	0,908704	0,000312
ДБК	59	0,078758	p > .20	p > .20	0,986521	0,757670
ВЧ	59	0,194759	p < ,05	p < ,01	0,905174	0,000231

Згідно таблиці статистично достовірні значення виділено жирним. За всіма дослідженими показниками достовірними є значення ознак: 5 Міжочна ширина (МШ), 6. довжина верхньої діастеми (ДВД), 10. ширина між надочними вирізками (ШМНВ); за показниками Лілієфорса і Шапіро-Уїлкса – 9. Потилична ширина (ПШ), 14. Максимальна висота нижньої щелепи (МВНЦ), 15. Альвеолярна довжина нижніх корінних зубів (АДНКЗ), 16. Ширина барабанної камери (ШБК), 18. Висота черепа (ВЧ); лише за Шапіро-Уїлксом – 12. Довжина нижньої щелепи (ДНЦ), 13. Довжина нижньої діастеми (ДНД).

7.2. Дослідження відмінностей між кольоровими формами вивірки

За t-критерієм Стюдента та коефіцієнтом дивергенції CD порівнювали різні кольорові форми (18 краніометричних ознак, табл. 7.3).

Таблиця 7.3

Варіації краніометричних ознак вивірок за критеріями Стюдента та Майра

Parameter	кольорові форми			порівняння за t-st			порівняння за CD		
	Black+ Brown	Red	Orange	T1/2	T1/3	T2/3	CD1/2	CD1/3	CD2/3
1 (МДЧ)	50,58 ±2,03	52,48± 0,20	51,34 ±2,40	-2,85	-1,10	-1,32	-0,81	-0,34	-0,45
2 (КБД)	46,67 ±1,91	47,77± 2,65	46,89 ±2,24	-1,68	-0,34	-1,04	-0,48	-0,11	-0,36
3 (ДЛЧЧ)	25,02 ±1,00	24,37± 2,16	25,54 ±0,92	1,43	-1,67	1,96	0,41	-0,54	0,76
4 (ДМЧЧ)	21,69 ±1,09	22,51± 1,57	21,80 ±1,22	-2,20	-0,32	-1,46	-0,62	-0,10	0,51
5 (МШ)	16,43 ±2,35	17,55± 0,86	16,96 ±2,51	-2,09	-0,70	-1,00	-0,70	-0,22	-0,35
6 (ДВД)	12,95 ±0,93	14,06± 3,09	13,32 ±1,73	-1,82	-0,91	-0,84	-0,55	-0,27	-0,31
7 (ДВЗ)	9,61 ±0,52	9,64±0 ,34	9,72 ±0,47	-0,23	-0,67	0,57	-0,07	-0,22	0,19
8 (СШ)	30,76 ±0,98	31,78± 1,69	31,44 ±1,70	-2,68	-1,68	-0,59	-0,76	-0,51	-0,20
9 (ПШ)	21,88 ±3,12	22,92± 1,43	22,91 ±1,10	-1,42	-1,23	-0,03	-0,46	-0,49	-0,01
10 (ШНВ)	16,84 ±2,97	16,43± 3,20	17,02 ±3,28	0,47	-0,18	0,54	0,13	-0,06	0,18
11 (ДЧ)	13,09 ±0,99	12,97± 0,78	13,19 ±0,66	0,47	-0,34	0,88	0,14	-0,12	0,30
12 (ДНЦ)	29,81 ±1,00	31,36± 2,33	30,15 ±2,25	-3,22	-0,71	-1,56	-0,93	-0,21	-0,53
13 (ДНД)	7,47 ±0,83	8,00±1 ,50	7,65 ±0,79	-1,58	-0,70	-0,80	-0,45	-0,22	-0,30

Продовження таблиць 7.3

Parameter	кольорові форми			порівняння за t-st			порівняння за CD		
	Black+ Brown	Red	Orange	T1/2	T1/3	T2/3	CD1/2	CD1/3	CD2/3
14 (ВНЦ)	16,36 ±2,06	18,45± 2,51	16,77 ±2,63	-3,23	-0,57	-1,94	-0,92	-0,18	-0,65
15 (ДНЗ)	9,40 ±0,39	9,40±0 ,41	9,29 ±0,30	0,05	0,94	-0,81	0,02	0,31	-0,28
16 (ШБК)	10,77 ±0,98	11,33± 0,72	10,85 ±0,77	-2,23	-0,29	-1,91	-0,66	-0,10	-0,64
17 (ДБК)	8,09 ±0,83	8,34±0 ,92	8,18 ±0,52	-1,00	-0,38	-0,61	-0,29	-0,13	-0,22
18 (ВЧ)	20,33 ±1,53	20,90± 0,94	21,46 ±0,82	-1,50	-2,66	1,87	-0,46	-0,96	0,64

Із 150 наявних знахідок відібрано черепи, із яких вдалося зняти більшість необхідних промірів та була присутня інформація із точними відомостями про місце знахідки на етикетках (всього таких 59). Значення із достовірністю $p < 0,05$ у таблиці виділено жирним, із $p < 0,1$ – жирним курсивом. Із таблиці помітно, що показників CD для проаналізованих 18 ознак із значеннями достовірності $p < 0,1$ немає. Якщо значення ознаки є достовірним із $p < 0,05$ для однієї із кольорових форм то для двох інших воно є достовірним тільки із $p < 0,1$ або форми достовірно не відрізняються.

Двох достовірних значень із $p < 0,05$ у різних кольорових форм не спостерігається. Значення ознак із різною достовірністю для двох різних кольорових форм присутні. Таких є 4: №№ 8 (СШ), 14 (ВНЦ), 16 (ШБК), 18 (ВЧ) (див. табл. 7.1). Ознаками із $p < 0,05$, які визначають мінливість між чорною і червоною кольоровими формами є наступні: 1 (МДЧ): $t = -2,85$, $CD = -0,81$; 4 (ДМЧЧ): $t = -2,20$, $CD = -0,62$; 5 (МШ): $t = -2,09$, $CD = -0,70$; 8 (СШ): $t = -2,68$, $CD = -0,76$; 12 (ДНЦ): $t = -3,22$, $CD = -0,93$; 16 (ШБК): $t = -2,23$, $CD = -0,66$. Із $p < 0,1$ дві ознаки: 2 (КБД): $t = -1,68$; 6 (ДВД): $t = -1,82$.

Ознаками, які визначають мінливість між чорною і рудою кольоровими формами за є наступні із $p < 0,05$: №№ 18 (ВЧ): $t = -2,66$, $CD = -0,96$; 8 (СШ): $CD = -0,76$. Із $p < 0,1$: № 8 (СШ): $t = -1,68$. Ознаками, які визначають мінливість між червоною і рудою кольоровими формами із $p < 0,05$ виявилися: №№ 3 (ДЛЧЧ): $CD = -0,76$; 14 (ВНЩ): $CD = -0,65$, 16 (ШБК): $CD = -0,64$; 18 (ВЧ): $CD = 0,64$, Із $p < 0,1$: 3 (ДЛЧЧ): $t = 1,96$; 14 (ВНЩ): $t = -1,94$; 16 (ШБК): $t = -1,91$; 18 (ВЧ): $t = 1,87$.

Отже, чорна і руда кольорові форми за обома критеріями (t , CD) достовірно відмінні за 2-ма краніометричними ознаками, обидві належать мозковому черепу. Це висота черепа (із $p < 0,05$, показник CD становить 0,92, і скулова ширина ($p < 0,1$, показник CD для неї достовірний $p < 0,5$). Червона і руда форми за показниками t , CD відрізняються за 4-ма ознаками із достовірністю $p < 0,1$. Мозковому черепу що належать 2 виміри, верхній щелепі і нижній щелепі – по 1 виміру. коефіцієнти їх CD становлять 0,64 і 0,76. Чорна+коричнева і червона кольорові форми – за t -критерієм достовірно розрізняються за найбільшою кількістю ознак – 9-ма (8 із коефіцієнтом достовірності $p < 0,05$, одна – із $p < 0,1$). Це переважно виміри верхньої щелепі і мозкового черепа. На нижній щелепі інформаційним виявився лише один вимір. Показники дивергенції Майра (CD) достовірний із $p < 0,05$ виявився для 6 ознак і становить від 0,62 до 0,96. Результати середніх значень краніометричних ознак за Тьюкі, дисперсійного, кореляційного та факторного аналізів, що розширюють розуміння мінливості показані у додатку 5

Згідно проведеного дискримінантного аналізу найкраще розрізнення різних кольорових морф виявляється при аналізі всіх вимірів: 18 краніометричних ознак та 4-ох основних вимірів тіла. Результати показано на рисунку 7.1.

Спостерігаються три відмежовані групи із досить незначною частиною їх перекриття. Приблизно із 10% перекриваються профілі (хмари) чорної з червоною формами вивірок та хмари червоної із рудою кольорових форм. При цьому видно, що руді і чорні вивірки розподіляються поряд, проте відносно далеко одна від одної; червоні тут займають проміжну позицію між чорною і червоною.

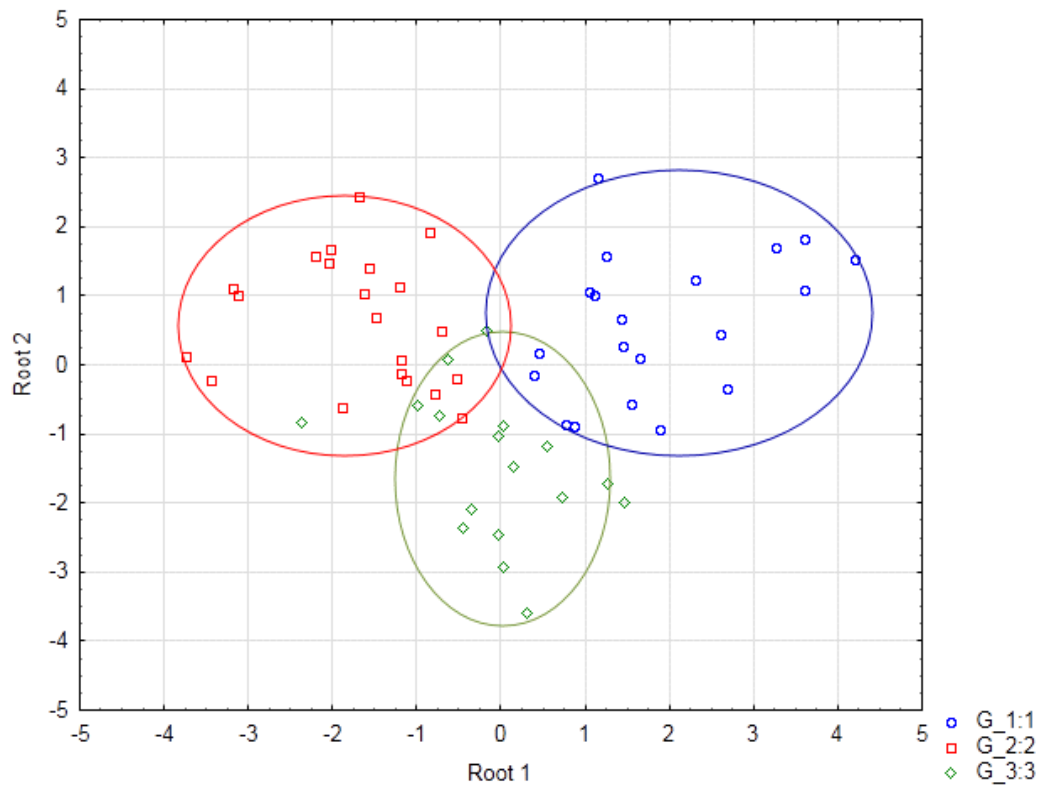


Рис. 7.1. Різниця між кольоровими формами вивірок згідно дискримінантного аналізу 22 краніометричних ознак: G1:1 – чорна+коричнева форма, G2:2 – руда форма, G3:3 – червона форма вивірки.

Хмари чорно-забарвлених і червоних вивірок перекриваються більше, ніж чорних і рудих за забарвленням хутра. Руда і червона кольорові форми мають приблизно таку ж зону перекриття хмар, як і чорна з червоною кольоровими формами. Між популяціями спостерігається більша різниця у віддаленості хмар, ніж у межах однієї форми. Тобто спостерігається аналогічна ситуація із тою як поширені різні кольорові форми у природі [58].

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

Отже, наявні відмінності у хмарах і згідно відстаней Махаланобіса показали, що чорні вивірки від червоних віддалені найменше (відстань Махаланобіса – 8,16), але кількість ознак, які вказують на відмінність між цими формами – найбільша (9 – за критерієм Стьюдента). Червоні вивірки займають проміжну позицію по віддаленості від чорної до рудої кольорових форм. Згідно з відстанню Махаланобіса, червоні вивірки більше схожі до чорних, ніж до рудих. Відстані Махаланобіса між темними і світлими популяціями вивірок та між червоною і рудою (світлими вивірками) близькі за значенням. Проте, згідно з дискримінантним аналізом ці кольорові форми мають видиму різницю лише за двома ознаками черепа. Тенденція така, що чим ближче географічно знаходяться кольорові форми, тим більшу сукупність морфологічних ознак треба, щоб відрізнити їх між собою. Імовірно, беручи до уваги результати проведених досліджень, різниця між коричневими і чорними вивірками буде проявлятися при сукупній відмінності не менше 12-ти ознак із 18 досліджених. Тобто достовірної різниці побачити на даному етапі кольорового поліморфізму між найближчими кольоровими формами буде неможливо. Якщо це так, то така закономірність відповість на запитання: чому між близькими кольоровими формами вивірок у Карпатах (чорні і коричневі) при проведених генетичних і морфологічних дослідженнях не спостерігали відмінностей і генетична диференціація різних кольорових форм залежить від географічної компоненти й відповідає рівню між популяційної [9, 221, 244]. Різниця між популяціями виявляється більшою, ніж всередині популяцій.

Отже, кольорові форми вивірок добре розрізняються за рядом ознак, проте форми настільки близькі, що максимальні значення ознак становлять менше одиниці і тільки накопичена кумулятивна відмінність дозволяє розсунути хмари (отримані при дискримінантному аналізі). А географічно проміжна кольорова форма виявляється проміжною і за результатами дискримінантного аналізу. З огляду на це, можна припустити подальшу кольорову і морфологічну диференціацію чорної форми вивірок, беручи до уваги той аспект, що у Карпатському регіоні

чорнозабарвлені вивірки приурочені до гірської і високогірної місцевості і є відносно ізольованими від інших кольорових форм. Три кольорові форми мають стабілізовані морфотипи, так як у багатовимірному просторі їхні профілі майже не перекриваються. Зустрічаються вони разом із іншими кольоровими формами лише у нижніх географічних висотах свого поширення. До того ж мають широку нішу у цьому регіоні у межах своєї гільдії.

Висновки до розділу

За рядом краніометричних ознак за допомогою різних коефіцієнтів кольорові форми вивірок можна розрізнити між собою. За рахунок збільшеної мінливості червоної (проміжної) форми спостерігається перекриття її морфологічних ознак із рудою і чорною. Узагальнюючи дані, можна припустити, що географічну мінливість виду зумовлює червона (проміжна) форма вивірки. За квадратом відстаней Махаланобіса чорна форма від червоної за морфологічно найбільше віддалена від інших (показник 7,57). Згідно з дискримінантним аналізом спостерігається три відмежовані групи із досить незначною частиною їх перекриття приблизно 10%.

Список використаної літератури

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции, сообщества. Пер. с англ. В. В. Белова и А. Г. Пельмского, под ред. А. М. Гилярова. Москва: Мир, 1989. Том 2. 480 с.
2. Білоконь С., М. Белоконь, Ю. Белоконь, І. Дикий. Мінливість вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris* L.) заходу України за мікросателітними локусами. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*. 2014. Випуск 65. С. 296–305.
3. Загороднюк І. В. Закономірності розмірної диференціації видів і статей у багатовидовій гільдії (на прикладі роду *Mustela*). *Наукові записки Державного природознавчого музею*. 2009. Вип. 25. С. 251–266.

4. Синявская И. А., Песков В. Н., Емельянов И. Г. Изменчивость краниометрических признаков и формирование морфологического разнообразия в популяциях *microtus socialis* (Rodentia, Cricetidae) на юге Украины. *Збірник праць зоологічного музею*. 2015. Том 46. С. 64–72
5. Зізда Ю. Поширення кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у Закарпатті та в суміжних областях України. *Науковий вісник Ужгородського університету*. Серія Біологія. 2005а. Вип. 17. С. 147–154.
6. Sidorowicz J. Problems of subspecific taxonomy of squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in Palaearctic. *Zoologischer Anzeiger*. 1971. 187: S. 123–142.
7. Zawidzka E. Geographical distribution of the dark phase of the squirrel (*Sciurus vulgaris fuscoater* Altum) in Poland. *Acta Theriologica*. 1958. Vol. 2, N 8. S. 160–174.

РОЗДІЛ 8.

РОЗПОДІЛ КОЛЬОРОВИХ ФОРМ В УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТАХ ЗА ГРАДІЄНТАМИ ОСНОВНИХ ЧИННИКІВ ТА ЕКОЛОГІЧНА ІНТЕРПРЕТАЦІЯ ПОТЕМНІННЯ ХУТРА ВИВІРКИ

Щоб зрозуміти шляхи географічного поширення і причини формування сучасного стану кольорових форм вивірки, необхідним є вивчення пристосованості виду до середовища його існування, зміни географії місцезнаходжень різних кольорових форм, схожості між угрупованнями та різноманіття в їх межах, спеціалізації в межах виду, а також генетичний поліморфізм та співвідношення між видом і середовищем [8]. Значну частину вище згаданих питань щодо вивірки вже висвітлено в літературі й у попередніх розділах. У цьому розділі із чотирьох потрібних напрямів досліджень (ресурси, популяційні характеристики, конкурентні взаємодії, вплив умов середовища) досліджено останній з метою з'ясувати адаптивність кольорових форм до умов, у яких вони поширені.

8.1. Вплив висоти над рівнем моря, вологості повітря, типу рослинності регіону на розподіл кольорових форм вивірки

Висотний розподіл вивірок. Вертикальна межа, що розділяє основні області поширення двох основних кольорових форм вивірки у Закарпатській, Львівській та Івано-Франківській областях, проходить на висотах 400–600 м. Судячи з розподілу кольорових форм за межами Закарпатської області (власні дані), у суміжних, Львівській (колекційні зразки) та Івано-Франківській областях (анкетні дані) і виходячи з даних в літературі [92, 106, 118, 142], можна говорити про те, що чорна форма поширена лише у горах, хоч у рівнинній частині Львівської обл. (анкети та опитування), де наразі поширена виключно червона форма, вказують на наявність чорної форми у 50-ті роки ХХ ст.

Порівнюючи наші дані, очевидно, що на Закарпатті чорна форма поширена у горах, коричнева розповсюджена ширше за межами поясу шпилькових лісів і зустрічається також у поясі листяних лісів, де часто є червона форма. Нижче 500–1000 м у Закарпатській обл., як і у Львівській та Івано-Франківській обл., разом із чорною формою зустрічається коричнева форма (те саме і в Польщі [244]). Для висот до 500 м характерні коричнева і червона форми. Очевидно, що чорна форма поширена переважно вздовж карпатських гір і її ареал в Україні, а саме у Закарпатті, обмежений гірськими районами Карпат. Це переважно пояс шпилькових лісів. У листяних лісах, нижче, присутня також коричнева форма. коричнева та червона форми поширені у передгірній частині Закарпатської області та у Карпатській частині Львівської та Івано-Франківської областей на висоті близько 500 м. Вертикальна межа, що розділяє головні області розповсюдження двох основних кольорових форм вивірки, проходить на висотах 400–600 м.н.р.м. Оскільки вивірка може легко долати перешкоди: дороги, річки, забудову і, постійно переміщуючись у просторі, «вирівнювати» і до того досить стабільні для неї умови існування в місті, високе різноманіття кольорових форм спостерігається саме у синантропній зоні Закарпаття.

З метою порівняння із тим як кольорові форми вивірки звичайної розподіляються за висотами над рівнем моря в різних географічних районах України, зроблено наступний аналіз. Для кожної знахідки (використаної для морфологічного аналізу у попередньому розділі і дані про яку отримано із музейних колекцій) визначено висоту над рівнем моря її місцезнаходження за допомогою карт Google (online). На наступній діаграмі показано розподіл різних кольорових форм вивірок за градієнтом висот над рівнем моря для заходу, півночі та центру України. Схід не аналізували, так як мали обмежену кількість даних і на сході встановлено поширення іншого підвиду вивірки (телеутки) [53, 54, 156]. До Заходу України належать знахідки вивірок із Закарпатської, Львівської, Івано-Франківської, Чернівецької та Тернопільської областей (рис. 8.1).

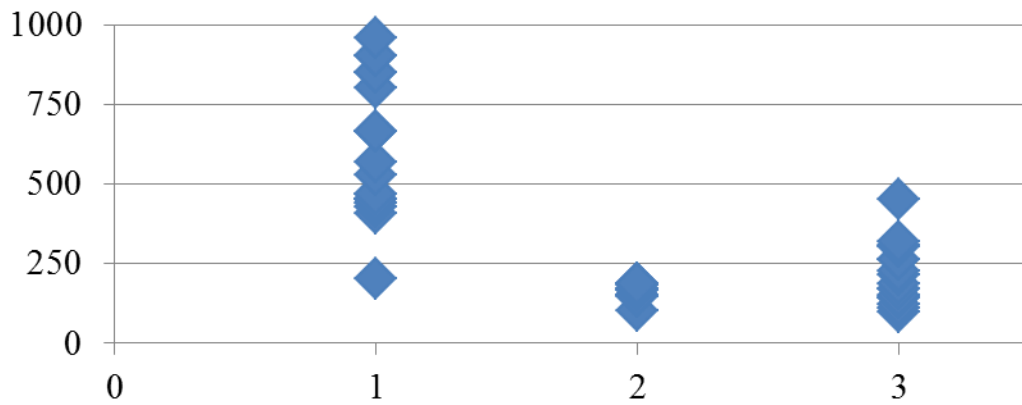


Рис. 8.1. Розподіл кольорових форм за висотами над рівнем моря: 1 – чорна та коричнева форма, 2 – руда форма, 3 – червона форма

На Заході України поширені чорні+коричневі вивіртки та червоні. При цьому коричнева форма поширена на висотах від 200 до 750 метрів, чорна займає верхні межі висот, червона вивірка поширена у рівнинних областях західного регіону й займає висоти 200–500 метрів над рівнем моря. На півночі України: у Волинській, Чернігівській областях поширена руда кольорова форма вивірки, при цьому вона займає висоти не вище за 150 метрів над рівнем моря. У центрі країни (проаналізовані знахідки із Київської області), поширені дві кольорові форми, руда і червона. Обидві характерні для висот до 200 метрів над рівнем моря.

Загалом чорна+коричнева форми вивірки (так як їх аналізували разом) в проаналізованих частинах України займає висоти від 200 до майже 1000 метрів над рівнем моря. Нижні висоти, як правило, зайняті населеними пунктами (антропогенною зоною), а верхні межі – це гірські, природні біотопи (природа зона) поширення вивірок, де зустрічається лише чорна форма вивірок. Вивірки рудої кольорової форми поширені на висотах до 200 метрів над рівнем моря, а червона – від 100 до 500 метрів у різних регіонах. Також із діаграми яскраво помітно, що в горах переважають саме темні вивірки. Варто також зауважити, що при аналізі стало очевидним, що всі чорні та коричневі вивірки належать західному регіону України.

Інформація по музейним колекціям зібрана за 1932–1999 роки. Дані, представлені за ці роки дуже фрагментарні, і сумарно по часу, це практично одна знахідка в рік. Разом із цим, картина поширення кольорових форм, представлена вище за ці роки, відображає сучасну загальну картину розподілу кольорових форм вивірки у дослідженому регіоні. Тобто те, що у Закарпатті переважає поширення чорних вивірок в горах у природних місцезнаходженнях, а темних вивірок в антропогенному середовищі у широких межах висот, є істинним.

У таблиці 8.1 (доповнена таблиця 5.2 розділу 7) показано наявність кольорових форм вивірок у досліджених областях України.

Таблиця 8.1.

Розподіл різних підвидів вивірки за адміністративними областями України

Область	Назва підвиду	Форма
Вінницька	<i>Sciurus vulgaris kessleri</i>	червона
Волинська	<i>Sciurus vulgaris fuscoater</i> ; <i>Sciurus vulgaris varius</i>	коричнева, руда
Житомирська	<i>Sciurus vulgaris ukrainicus</i> ; <i>Sciurus vulgaris kessleri</i>	руда, червона
Закарпатська	<i>Sciurus vulgaris carpathicus</i> ; <i>Sciurus vulgaris fuscoater</i>	чорна, коричнева
Івано-Франківська	<i>Sciurus vulgaris carpathicus</i> ; <i>Sciurus vulgaris fuscoater</i> , <i>Sciurus vulgaris kessleri</i>	чорна, червона
Київська	<i>Sciurus vulgaris fuscoater</i> , <i>Sciurus vulgaris kessleri</i>	Коричнева, червона
Львівська	<i>Sciurus vulgaris carpathicus</i> ; <i>Sciurus vulgaris fuscoater</i> , <i>Sciurus vulgaris kessleri</i>	чорна, коричнева, червона
Рівненська	<i>Sciurus vulgaris fuscoater</i> ; <i>Sciurus vulgaris varius</i> , <i>Sciurus vulgaris kessleri</i>	коричнева, руда, червона
Тернопільська	<i>Sciurus vulgaris fuscoater</i> ; <i>Sciurus vulgaris kessleri</i>	коричнева, червона,
Чернівецька	<i>Sciurus vulgaris fuscoater</i>	коричнева
Чернігівська	<i>Sciurus vulgaris ognievi</i>	руда
м. Київ	<i>Sciurus vulgaris kessleri</i>	червона

Згідно літературних даних, щодо наявності різних підвидів вивірок у різних областях України, що проаналізовано у попередніх розділах, показано, що на Заході України були поширені чорні, коричневі, червоні і руді вивірки (що відповідає рис. 4.2 розділу 4). Згідно літературних даних на півночі поширені коричневі і руді вивірки, попри те, наші дослідження під час спостережень, Жопитувань та музейних колекцій показали наявність лише рудих вивірок. У Центрі зазначено поширення коричневих (для дослідженої Київської області) і рудих вивірок у інших областях. Проте, при цьому знахідок коричневих вивірок із київської області не зберігається, натомість і є вивірки лише червоної і рудої кольорових форм.

Розподіл кольорових форм згідно температурного режиму. В сухому повітрі з підвищенням висоти на кожні 100 м температура повітря знижується на 1 градус, а у вологому – на 0,6 градусів [8]. Поширення багатьох тварин залежить від температурного режиму території, проте причина такої залежності належить не температурі повітря як фактору Ж, а кількість і якість корму, що може бути придатним для вживання при певному температурному режимі. Тварина може адаптовуватися до температурного режиму і його дії на організм, змінюючи свою поведінку. У процесі еволюції може навіть виникати різниця між видами чи расами одного виду. Дія вологості і температури тісно пов'язані між собою. Чим вища відносна вологість повітря зовнішнього середовища, тим менша різниця між зовнішнім і внутрішнім середовищем тварин, і тим менша потреба у зниженні втрат води чи протидії цьому з точки зору адаптації тварини до умов зовнішнього середовища [8]. На рисунку 8.6. показано розподіл кольорових форм вивірки і температурний режим регіону досліджень. Лініями вказані ізотерми температури (карту взято із географічної енциклопедії України [18]).

Загалом видно, що чим ближче до гірської місцевості тим більша середньо річна кількість опадів для неї характерно, а температура повітря в середньому стає

НИЖЧОЮ.

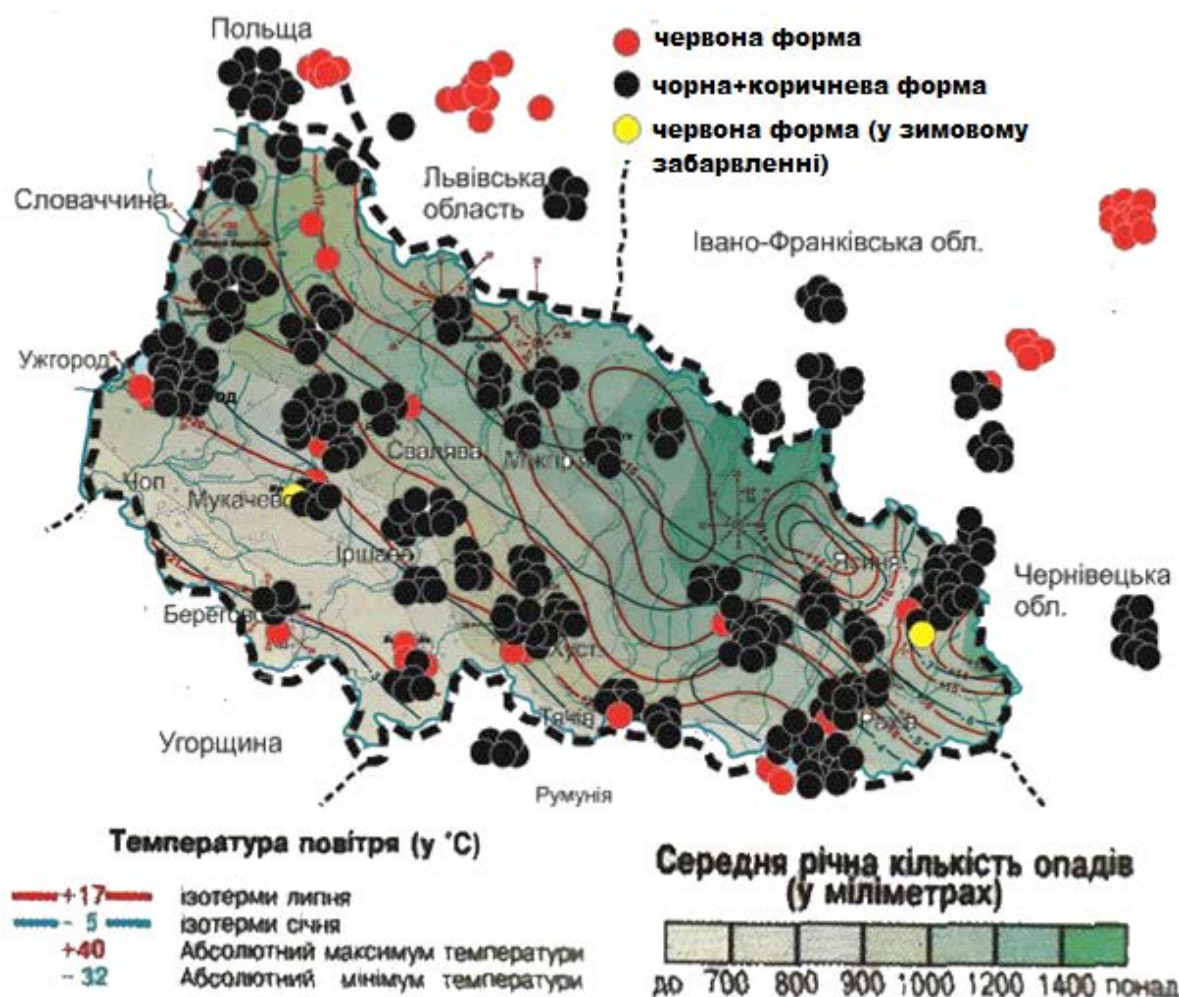


Рис. 8.6. Розподіл кольорових форм вивірки за температурою та вологістю повітря в регіоні досліджень.

При цьому чіткого взаємозв'язку поширення різних кольорових форм із даними умовами спостерігати не вдається. Разом з цим однотипні (однокольорові) популяції вивірок поширенні у піках середньої кількості опадів та вологості повітря. Низинні, найтепліші і найбільш сухі регіони також характеризуються наявністю темних та світлих вивірок.

Розподіл кольорових форм згідно різних типів рослинності. Далі проаналізовано розподіл вивірок за типами рослинності. Отримані дані щодо

реєстрацій вивірок розміщено на карту області із різними типами рослинності. На рисунку 8.7 представлено розподіл кольорових форм вивірки і поширення рослинності різних типів на території Закарпатської області.

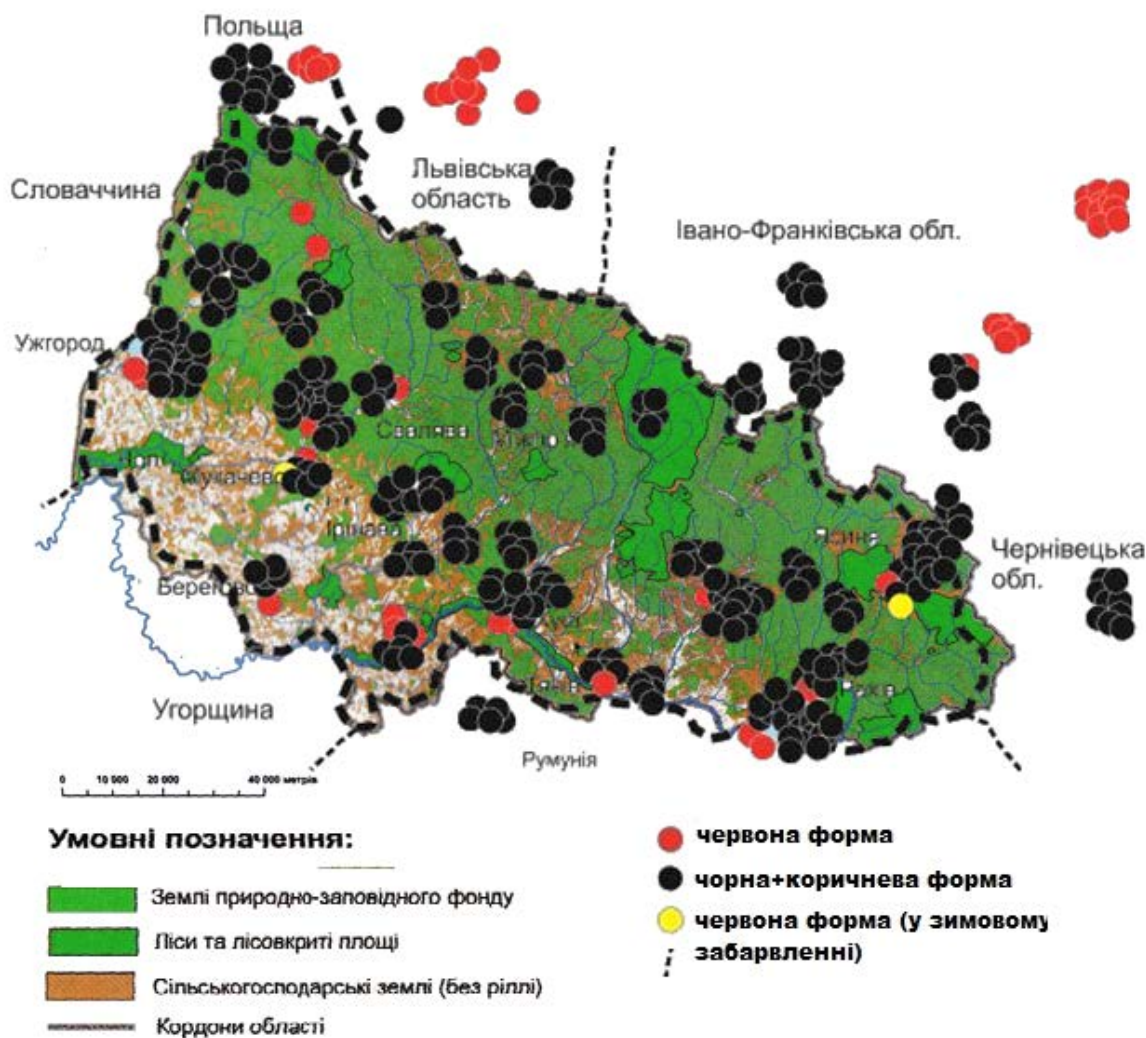


Рис. 8.7. Розподіл кольорових форм вивірки за типами рослинності.

Найтемніші за забарвленням точки – чорні та коричневі вивірки, найтемніший відтінок карти – землі природно-заповідного фонду. З карти помітно, що вивірки займають в основному території вкриті лісом та заповідні зони області.

На рисунку 8.8. Показано кількість реєстрацій різних кольорових форм у

різних типах насаджень (вгорі) та за сезонами (знизу). З рисунку помітно що всі три кольорові форми реєстрували разом, окрім двох випадків, при дослідженні їх у гірському криволіссі та у гірських букових лісах (чорні+коричневі вивірки).

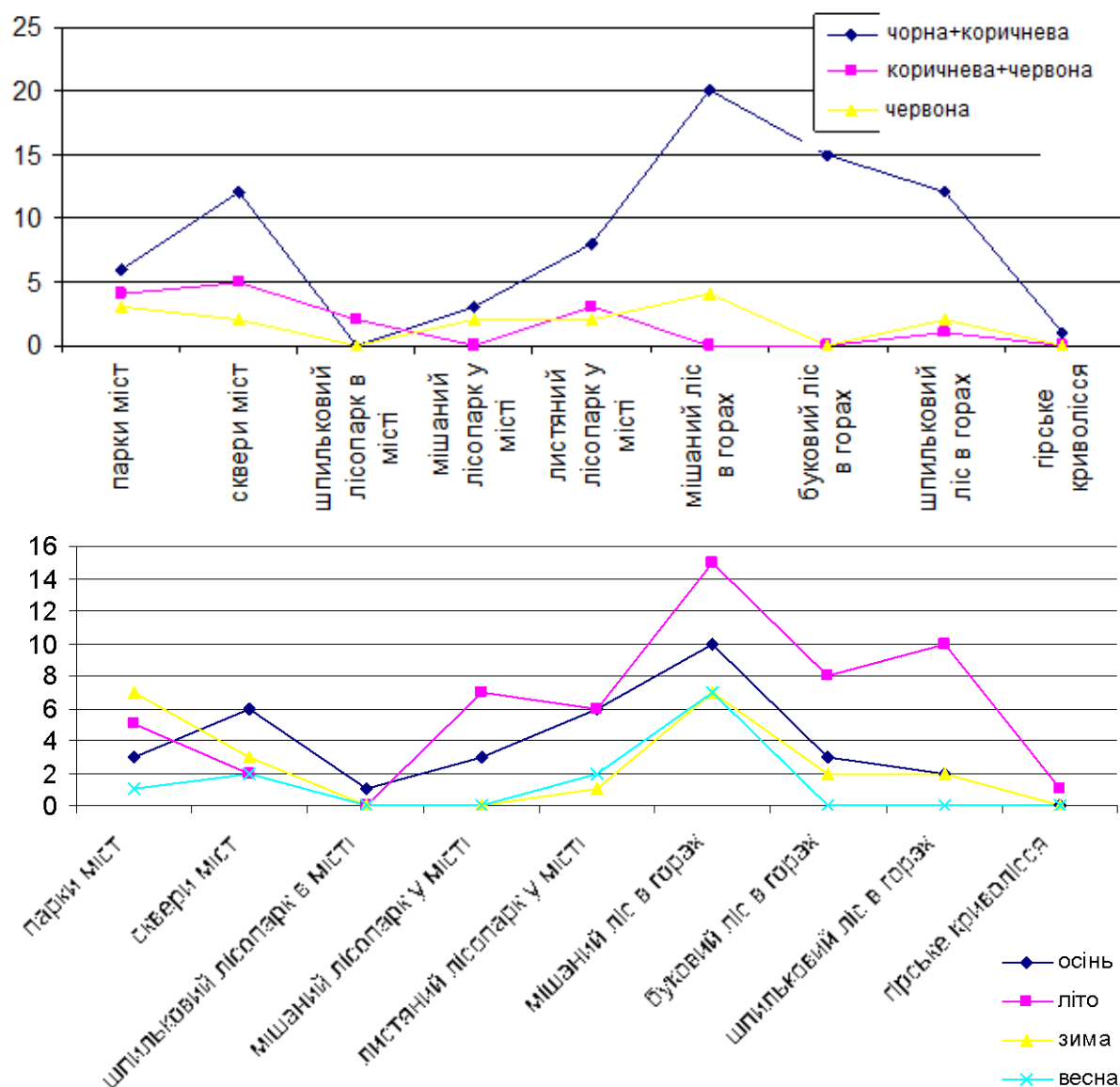


Рис. 8.8. Розподіл кольорових форм вивірки у різних місцезнаходженнях.

Тоді як у штучно насаджених шпилькових лісосмугах, що розташовані у межах міст, зустрічали лише червону форму вивірок. Найбільше знахідок темнозабарвлених вивірок спостерігали у горах у всіх досліджених місцезнаходженнях. У парках, скверах міст та приміських лісосмугах трапляються всі кольорові форми у однаковій мірі. Загалом у Закарпатті темні вивірки

трапляються всюди, а червоні у окремих місцезнаходженнях.

Розподіл вивірок у досліджених типах рослинності за сезонами показав наступне: у всі сезони найбільше вивірок зареєстровано у мішаних лісах в горах, найменше – у скверах міст. Немає реєстрацій вивірок у всі пори року, крім осені у шпилькових насадженнях у населених пунктах, та немає реєстрацій вивірок у криволіссі, крім як влітку. Восени і влітку вивірки зустрічалися у лісопарках із змішаним типом деревостанів, а весною вивірок немає в гірських лісах.

Отже найбільш оптимальними умовами для поширення чорної форми вивірок є гірські умови регіону із різним типом рослинності, прийнятними умовами для існування цих вивірок є парки і сквери міст та мішані ліси у межах населених пунктів. Для коричневих і червоних вивірок гірські умови Закарпаття є критичними, а всі інші досліджені біотопи – придатними для існування. Загалом для існування всіх кольорових форм найбільш придатними у області є мішані гірські ліси та парки і сквери населених пунктів. У таких типах біотопів вивірки можуть перебувати круглий рік, без міграцій.

Коричнева форма абсолютно переважає в Карпатах. Спостерігається розмежування кольорових форм в гірських екосистемах. При цьому спостерігається значний розрив в кількості реєстрацій між формами, абсолютна перевага, знову ж таки належить темнозабарвленим вивіркам. Світлі кольорові форми в горах трапляються рідко, без будь якої приуроченості до типу лісу. Аналогічно гірському середовищу існування вивірок, кольорові форми в місті не приурочені до певного типу місцезнаходження. У містах спостерігається тісне співіснування всіх трьох кольорових форм. Різні форми займають лише різні ділянки просторово, і зустрічаються у різних типах біотопів. У випадку з парками міст можна зустріти разом різні кольорові форми у різні роки, і разом, в тому числі.

8.2. Екологічна інтерпретація кольорової мінливості вивірки або адаптивне значення кольорових форм вивірки в регіоні досліджень

Пристосованість – це відносний внесок особин у чисельність майбутніх поколінь [8]. Найбільш пристосовані особини в популяції ті, число потомків у яких більше, ніж у інших представників популяції. Одна із форм пристосованості є кольоровий поліморфізм у популяції. Кольоровий поліморфізм з точки зору адаптивності ссавців детально описаний у додатку 6.

Кольоровий поліморфізм у ссавців пояснюють трьома напрямками адаптації до середовища їх існування: маскуванню, комунікацією, фізіологічним аспектом. Кожен із цих напрямків адаптацій проявляється у змінах строкатості та інтенсивності забарвлення покривів тіла. Адаптація проходить на різних рівнях організації: всередині популяцій, між популяціями, між видами, родами і т. д. Визначити відповідність характеру забарвлення до певної адаптації складно, оскільки один тип забарвлення може сприяти виживанню при дії різних чинників, наприклад при захисті від ворогів, комунікації в популяції, терморегуляції.

Судячи із існуючих пояснень природи і функції кольорового поліморфізму у ссавців, характер забарвлення вивірки звичайної служить проявом адаптації до умов середовища, у якому вона існує. У якості маскування – це відповідність фону (темнозабарвлені популяції поширені у шпилькових лісах); створення протитіні (темна спина і білий живіт); комунікації всередині популяції (китиці на вухах, характер забарвлення хвоста); фізіологічних пристосувань (темнозабарвлене хутро краще акумулює тепло, захищає від ультрафіолету, і тому краще забезпечує терморегуляцію у вологих умовах).

Маскування під середовище існування у вивірок виражається у поширені кольорових форм у різних угрупованнях [4]. Наприклад, руді вивірки поширені у широколистяних лісах Прикарпаття; чорні, зустрічається у високогір'ї Карпат.

Існує гіпотеза, що *Sciurus vulgaris fuscoater* є аборигенним видом Карпат й історія підвиду пов'язана з історією широколистяних лісів Європи в кінці третинного періоду, тоді як *S. v. carpathicus* – молода форма, що сформувалася у четвертинний період у зв'язку із розвитку у Карпатах хвойної рослинності [162]. У минулому у Карпатах також були поширені букові ліси, у четвертинному періоді їх витіснили хвойні, а букові збереглися лише у вигляді плям, тому ареал рудої вивірки пов'язаний із буковими лісами і також має фрагментарне поширення, вкраплене в ареал чорної вивірки. Так, відомо досить багато знахідок чорних вивірок із листяних і шпилькових лісів поблизу населених пунктів та різних кольорових форм у містах [58–60].

Приуроченість вивірок до певної смуги лісової рослинності може говорити про те, що існує певна «відповідність до середовища» і темніші форми поширені у темніших лісах, куди проникає менше сонячного світла. Таке пристосування може слугувати перевагою над рудими вивірками і дає можливість розходитися різним кольоровим формам у просторі або як *комунікативне пристосування* для уникнення ворогів.

Імовірно, ступінь фрагментарності середовища існування (як букові ліси у Карпатах), впливає і на генетичну структуру популяцій вивірок. Так, за генетичними дослідженнями мікросателітної ДНК виявлено, що вивірки в Англії для існування використовують різні за віддаленістю вільні нові біотопи із штучно насадженою хвойною рослинністю, що зумовило істотне генетичне змішування вивірок із шотландськими (за 100 км від шотландських лісів). Тобто вивірки мають адаптивну перевагу у штучно насаджених хвойних лісах Північної Англії [196].

Створення протитіні. Є добре відомим, що для вивірок характерне різне забарвлення для спини і живота. Спина забарвлена завжди у темніший колір, живіт як правило білого кольору, проте буває жовтуватого, із рудою межею із темним кольором спини [62, 65]. Темна спина і білий живіт служить

пристосуванням до активності вивірок на землі.

Комунікація. Наявність чи відсутність китиць на вухах у різних кольорових форм та залежно від сезону року (взимку китиці більші, влітку часто відсутні), а також характер забарвлення хвоста (чорнохвостки, червонохвостки, бурохвостки) служать для комунікації особин у межах популяції.

Фізіологічні пристосування. Очевидно, що для оптимальних умов існування вивірці в різні пори року, потрібні ліси різних типів: весною – ялинові, в кінці літа та восени – мішані ліси з багатим і різномірним підліском як це зазначено [161]. Фізіологічні пристосування вивірки звичайної до цього проявляються у міграціях за урожайністю кормових дерев [162], зміні густоти хутра на зиму у чорних форм, а також кольору у світлих вивірок [81]. До того ж відомо, що чорні і руді вивірки мають різницю у періоді гону, що дозволяє надавати перевагу собі подібному партнеру для виведення потомства [4]. У праці 1928 р. Р. Люріх (Lührig, 1928, цит. за: [244] розподіл вивірок за кольоровими расами пов'язував із різним температурним режимом навколишнього середовища, в якому вони існують.

Географічний поліморфізм. У 1928 р. Р. Люріх (Lührig, 1928, цит. за: [244] інтерпретував появу темної форми вивірки через вплив характеру географічних умов, тобто висоти над рівнем моря. У своїй науковій роботі І. Д. Кіріс вказував, що найтемніше забарвлені і найменш мінливі вивірки поширені на краю свого ареалу – підвид карпатський; поступове висвітлення хутра вивірок іде у двох протилежних напрямках: із заходу і сходу до геометричного центру; у напрямку із півдня на північ такого явища не спостерігається. До цього ж у горах вивірки є темнішими, ніж на рівнині. Наявність чорної форми автор пояснює невеликим розміром популяції та її ізольованістю, а також відсутністю ворогів в горах та заборонаю на промисел виду [81]. Те, що чорні вивірки прийшли з північно-східного кордону Польщі в напрямку заходу і північного заходу по поясній смузі, вважає В. Удзієла (Udziela, 1924, цит. за: [244]). Він також вказує, що чорна форма вивірки трапляється у Карпатах і їх передгірній частині, вздовж вертикальної межі

лісу. Характер розподілу кольорових форм пов'язує з кількістю опадів на рік і підвищенням вологості, що сприяє потемнінню забарвлення вивірок. Наявність найбільш темних кольорових форм у горах і присутність меланістів у найвищих висотах ареалу може говорити про підпорядкованість вивірки звичайної правилу Глогера.

Меланізм. Зареєструвавши темні форми вивірки серед телеуток у різних частинах лісу, Д. В. Терновський (1967) [144] досліджував їх потомство у лабораторних умовах. Схрестивши самку і самця альбіносів, отримав четверо дитинчат альбіносів, довівши, що альбінізм є рецесивною ознакою. Від альбіноса самця та самки темного кольору отримав трьох темних дитинчат (гетерозигот). Типова самка із альбіносом самцем дали потомство, яке було з'їдено самцем на наступний день після народження (трос білченят). Відповідно до проведених досліджень зробив наступні висновки: кольорову мінливість вивірок пояснює ізольованістю і відносно невеликим розміром популяції у співвідношенні із заборонаю на промисел виду і відсутності ворогів у антропогенному середовищі, де поширені вивірки.

Й. Сидорович та Є. Завідзька визнають 5 підвидів, в яких зустрічається меланістична форма: *S. v. italicus*, *S. v. lilaus*, *S. v. alpinus*, *S. v. numantius*, *S. v. infuscatus* [221, 244]. В Україні меланістичні форми вивірок трапляються часто, у вигляді окремих популяцій у гірській частині регіону. Відповідно до характеру поширення кольорових морф вивірки у цьому регіоні К. А. Татарінов виділив 4 підвиди [142]. Досліджуючи приплід *Sciurus carolinensis* в Англії, М. Шортен-Візосо припустив, що меланізм є рецесивною ознакою (Shorten-Vizoso, 1945, цит. за: [221]). Потім автор спростував цю думку як недостовірну. Наявність чорних форм вивірки також може пояснюватися різницею у харчуванні між кольоровими формами, наприклад приналежність форми до харчування насінням шпилькових дерев.

Потемніння (меланізм) вивірки як наслідок складу її їжі також обумовлював

Р. Спарк і Люк Уотерс з колегами (Spärck, 1936, цит. за: [238, 244]. За їх дослідженнями, руда форма надає перевагу насінню горіха, а чорна – шишки. Не виключено, що саме через нестачу необхідного різноманітного корму вивірці у природних біотопах різні кольорові морфи на початку XX ст. одночасно почали заселяти антропогенне середовище, зокрема населені пункти та їх парки.

Щодо синантропізації чорної форми у містах можна запропонувати кілька гіпотез, перевірка яких становить предмет окремого дослідження:

1) періодична (сезонна) зміна природних умов у горах призвела до формування високої міграційної активності вивірки і її закономірних сезонних міграцій в гори і на передгірні ділянки (зокрема, у міста та селища);

2) чорна форма вивірки виявилася більш адаптованою до умов міського середовища, ніж руда, і активніше використовує створений людиною ресурс або є стійкішою до умов міста;

3) аспект засновника, тобто чорна форма першою освоїла урболандшафти і швидше збільшила тут свою чисельність, тим самим “притісняючи” в містах руду форму;

4) гарна кормова база в місті дає велику економію власної енергії вивірки на здобування їжі, відповідно антропогенна зона має кращі умови для її виживання. Оскільки енергії на життя є у надлишку, то організм вивірки може собі дозволити виробляти велику кількість пігменту, надаючи хутру чорного забарвлення. Тобто спостерігається вторинний меланізм.

Оскільки дослідження угруповань дендрофільних гризунів було проведено в тому числі на території, яка є важливим природоохоронним об’єктом державного значення, дані щодо поширення, міжвидових взаємозв’язків, екосистемної ролі та біоіндикаційного значення дендрофільних гризунів можуть бути використані під час створення екомережі в цьому регіоні, а також для формування інформаційної бази заповідників для перевірки видової різноманітності на його території.

8.3. Созологічна оцінка екологічного значення кольорової мінливості вивірки

Після прийняття документів Ріо-1992, в охороні природи формується системна парадигма: визнання біорізноманіття базовим об'єктом який підлягає збереженню й відтворенню, як еволюційний потенціал біосфери, тим самим забезпечується спроможність останньої виконувати свої функції забезпечувати природні основи виживання людства. Так як природа Європи зазнала докорінної трансформації упродовж багатьох тисячоліть і природні чи умовно-природні екосистеми збереглися тут фрагментарно, вони роз'єднані просторами трансформованих агроландшафтів, урбо-промислових агломерацій, тощо. Саме європейськими вченими вперше була сформульована концепція оселищного підходу до збереження біорізноманіття в системі екомережі [77].

Оселищний підхід дозволяє виділити окремі фрагменти території, на яких збереглися залишки природних екосистем і поєднати їх в системі екомережі за допомогою екологічних коридорів що дозволило б нормально функціонувати природним екосистемам і забезпечувати нормальну життєдіяльність популяцій рослинних і тваринних організмів.

Екомережа передбачає охоплення як територій природно-заповідного фонду, так і територій, антропогенно трансформованих, які також мають певне значення для збереження умов існування визначених видових комплексів або угруповань. Оселище (habitat) у контексті цієї концепції – це фізичне й біотичне середовище організму [173]. Ландшафт, як об'єкт охорони – це велика територія, із більше ніж одним типом оселища, представлених фрагментарно [186], або, з урахуванням антропогенного впливу – сукупність різних але взаємодіючих форм земної поверхні, поєднаних за ознакою господарського використання як сільськогосподарський ландшафт полів, пасовищ, тощо [173]. У контексті оселищної концепції охорони

біорізноманіття термін “біотоп” є синонімом терміна “оселище” (“habitat”) – це однотипні суходільні або водні ділянки, природні, напівприродні чи антропогенні, у межах яких певна сукупність живих організмів постійно живе, відтворюється або трапляється на хоча б одному із етапів своєї життєдіяльності. Такий контекст визначення цих категорій є важливим, оскільки фундаментальна мета созології – збереження біотичної різноманітності, може бути досягнута лише в результаті охорони, захисту й керування оселищами ландшафтом. Наявність відповідних типів оселищ – основа забезпечення життєздатності популяцій видів та угруповань, а ступінь оригінальності типу оселища визначає його приналежність до звичайних або рідкісних. Популяції стають чутливішими до загрози зникнення в результаті змін умов середовища, характерних для їхнього оселища.

Сучасні геоекосистеми Українських Карпат і Закарпатської низовини є результатом сукупного впливу не лише природних, але й антропогенних чинників, які протягом тривалого часу формували ландшафти цієї території. Такі ландшафти, разом із розподілом різних кольорових форм вивірок показано на рисунку 8.9.

Карпатський регіон є тим і унікальним, що дуже різномірний і вивірка у цьому регіоні поширена всюди, хоч різні кольорові форми локалізуються як правило, у містах (на рівнині і передгір’ї). Так як вивірка звичайна добре адаптивний вид, здатний до міграції, необхідно зберігати площі зелених зон, лісопарків (у населених пунктах), лісів (у природному середовищі) із різномірною рослинністю, характерною для кожного із висотних поясів.

Згідно з представленою картою (див. рис. 8.9), в оселищах першого округу вивірок фіксували виключно у містах (I округ. Надтисянський), в оселищах другого округу (II округ. Закарпатський передгірний) – переважно у містах, зустрічаються кілька кольорових форм разом. Оселища третього округу (III округ. Карпатський (Рахівсько-Турківський-Берегометський) характерні для поширення темних вивірок. Найтемніші кольорові форми, поширені у оселищах четвертого округу (IV округ.

Гірсько карпатський (Вишківсько-Гринявський)) (округи описано згідно з [77].

Треба зауважити, що так як вивірка звичайна – дендрофіл, основною локалізацією виду є лісові екосистеми на різних висотах регіону.

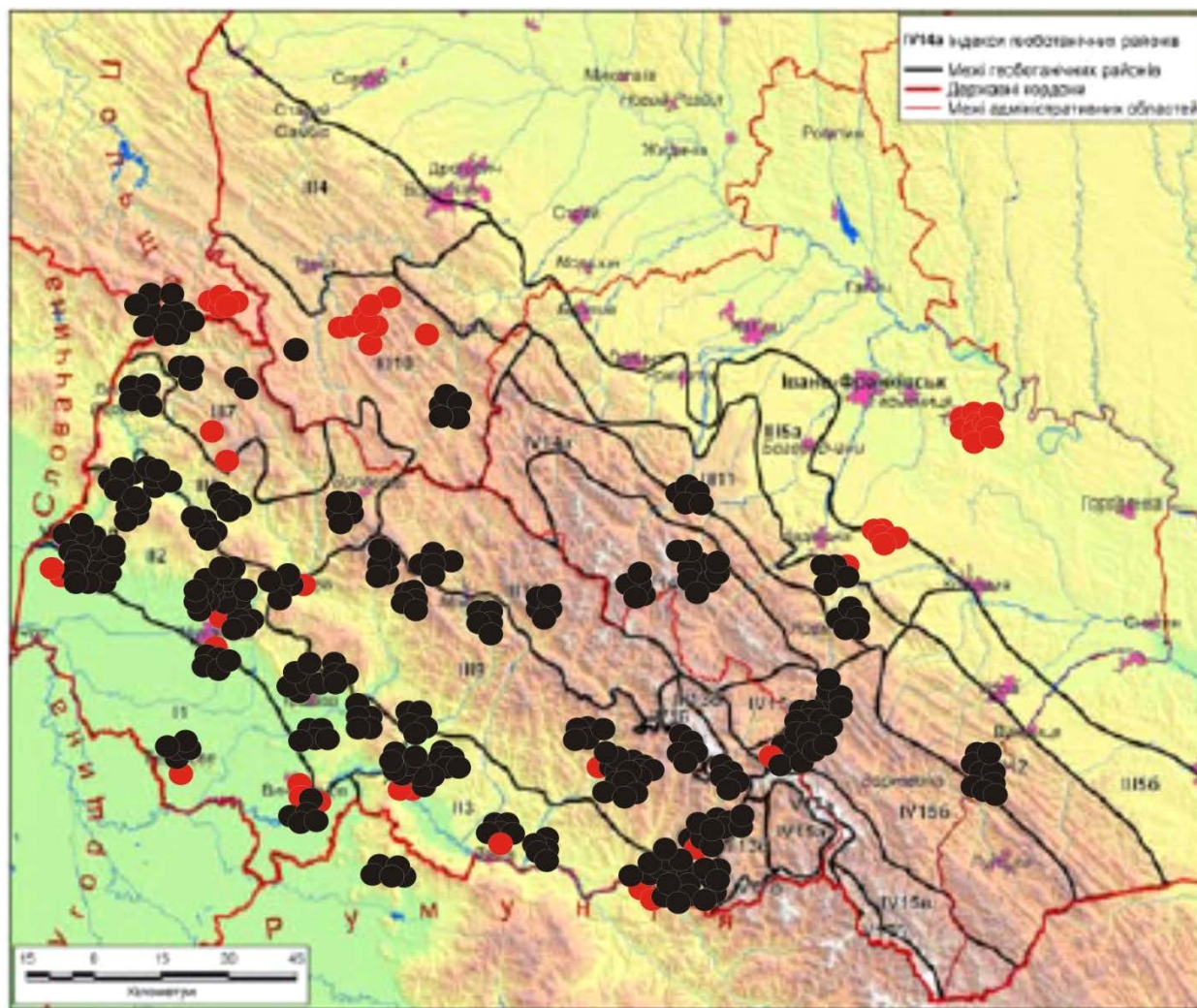


Рис. 8.9. Схема геоботанічного районування Українських Карпат і Закарпатської низовини (за Геоботанічне..., 1977 зі змінами) та поширення вивірки в регіоні досліджень.

Далі представлено типи лісорослинних умов, характерних для вивірок, які потребують особливої уваги щодо заходів охорони, якщо на меті поставлено зберегти різноманіття популяції вивірки як генетичного потенціалу виду.

Природні ліси. *Букові ліси (Лс17) типу*: свіжа грабова субучина (С2ГБк), свіжа

дубово-грабова суббучина (С2ДГБк), свіжа грабова бучина (D2ГБк), свіжа ялицева бучина (D2ЯцБк), волога грабова бучина (D3ГБк), волога ялицева бучина (D3ЯцБк), волога грабово-ялицева бучина (D3ГЯцБк), волога ялиново-ялицева бучина (D3ЯЯцБк), волога ялинова бучина (D3ЯБк) із деревостанами складної структури, що утворені двома або трьома ярусами. У першому ярусі мішаних деревостанів разом з буком субдомінантами є ялиця біла, іноді трапляється ялина європейська. У підлеглих ярусах переважають граб звичайний, явір. У підліску трапляються ліщина звичайна, бузина червона [77]. *Високогірні смерекові ліси на верхній межі поширення (Лс26) типу:* волога (С3БкЯцЯл) буково-ялицеві сурамені. Формують верхню межу лісу на схилах різної експозиції, зростаючи в крайніх для існування лісової рослинності умовах [77]. *Букові ліси (Лс19) типу:* свіжий (С2ГБкС) і вологий (С3ГБкС) грабово-букові сугрудки. Букові ліси з домішкою явора, ялиці білої. Чагарниковий ярус добре розвинутий [77]. *Ацидофільні букові ліси (Лс16) типу:* свіжа (С2ЯлЯцБк) і волога (С3ЯлЯцБк) ялиново-ялицеві суббучини, волога ялиново-ялицева (D3ЯлЯцБк) бучини. У верхньому лісовому поясі формуються мішані деревостани за участю смереки та ялиці білої. Чагарниковий ярус слабо виражений, формується за рахунок підросту домінантів [77]. *Середньоєвропейські яворово-букові гірські ліси (Лс20) типу:* яворово-буковий (В3ЯвБк) суббір. У деревостані панує бук лісовий та явір, часто з домішкою ялиці білої. Чагарниковий ярус розвинений нерівномірно, його формує головним чином ліщина та підріст деревних порід [77].

Карпатські дубово-грабові ліси (грабові діброви) (Лс13). Карпатські грабові діброви з домінуванням дуба гірського у першому та граба – в другому ярусах, до яких, зазвичай, доміщується бук лісовий. Ці ліси поширені на схилах переважно південних експозицій в низькогір'ї та острівними локалітетами – нижньому гірському поясі на Закарпатті, формуючи перехідну смугу до поясу букових лісів [77]. *Високотравні смерекові ліси (Лс27).* Належить до типу корінних смерекових лісів, тому трапляється на невеликих територіях у верхній частині лісового поясу в межах висот 1100–1600 м н.р.м. у Бескидах (рідко), частіше на Свидовці, у Чорногорі

(північний макросхил), Мармароських Альпах і в Горганах. Може вважатися висотним дериватом яворово-букових гірських лісів [77].

Ялицеві та смереково-ялицеві ліси монтанного та альпійського поясів (Лс22) типу: свіжий ялиново-буковий суяличник (С2-ЯлБкЯц); вологий буково-ялиновий суяличник (С3-БкЯлЯц); сирий ялиновий суяличник (С4-ЯлЯц); вологий буково-ялиновий яличник (D3-БкЯлЯц). мішані ліси з домінуванням ялиці за участі інших дерев, найчастіше смереки. В екологічно різних угрупованнях, де едифікатором є ялиця, можна виокремити три типи на рівні підсоюзів. Першим типом є ялицеві ліси, на флішах де ґрунтові умови обмежують розповсюдження бука. Цей варіант оселища сформувався на висотах 400–700 м н. р. м., на пологих схилах різних експозицій, у низинах з застійним режимом зволоження. Другим типом є мезотрофні ялицеві ліси в найвищих висотних положеннях поширення ялиці, де бук представлений як незначна домішка у другому-третьому ярусах. Третім типом є смереково-ялицеві ліси високогірських локалітетів на ненасичених буроземах, часто опідзолених [77].

Чисті та змішані хвойні ялицеві ліси типу: свіжий ялиново-буковий суяличник (С2-ЯлБкЯц); вологий буково-ялиновий суяличник (С3-БкЯлЯц); вологий буково-ялиновий яличник (D3-БкЯлЯц). ґрєвостани складної структури утворені трьома (рідко – чотирма) ярусами. У першому ярусі переважно домінує ялиця біла і тільки подекуди присутні окремі стовбури ялини звичайної чи бука лісового. У другому ярусі та кож переважає ялиця, окремими деревами представлені ялина і бук. Третій ярус також формує ялиця разом з буком і ялиною [77].

Ялицєво-буково-смєрекові мішані ліси типу: свіжий (С2-ДЯц), вологий (С3-ДЯц) і сирий (С4-ДЯц) дубові суяличники; вологий буковий (С3-БкЯц) і дубово-буковий (С-3БкЯц) суяличники; свіжий (D2-БкЯц) і вологий (D3-БкЯц) букові яличники; вологий дубовий (D3-ДЯц), дубово-буковий (D3-ДБкЯц) і грабово-буковий (D3-ГБкЯц) яличники. Тип оселища представлений на висотах від 300 до 1200 м н.р.м. на відносно пологих схилах різних експозицій, в елементах рельєфу із застійним режимом зволоження. Деревостани складної структури утворені двома або трьома ярусами. У першому

ярусі переважно домінує ялиця біла і переважно присутній бук лісовий, рідше – дуб звичайний. У другому ярусі та кож переважає ялиця, окремими деревами представлені бук, граб звичайний і явір. Третій ярус також формує ялиця разом з буком, явором, кленом гостролистим чи грабом [77]. А також ліси, що без опису у каталозі, проте зазначений тип (додаток): Лс5 Заплавні ясеневі-вільхові ліси рівнини та передгір'я; Лс14 Передгірські та низькогірні ялицево-дубові ліси з дубом звичайним (*Quercus robur*); Лс15 Дубово-грабово-липові ліси; Лс18 Дакійські букові ліси *Symphytio-Fagion*; Лс23 Буково-ялицеві ліси; Лс31 Карпатські реліктові соснові ліси; Лс33 Березово-ялиново-соснові ліси на греботах; Лс34 Модринові та/або кедрові високогірні ліси.

Антропогенні ділянки. Зруби із домінуванням чагарниково-деревного покриву (Ан14). Оселище представляє собою природну сукцесію на чагарниково-деревній стадії. У флористичному складі поєднуються піонерні рослинні та види первісної знищеної рослинності. Розповсюджений тип оселища, трапляється спорадично по всій території Закарпатській низовині та Українських Карпат [77]. Також інші, зазначені у переліку оселищ під антропогенним навантаженням (див. додаток): Ан12 Деревно-кущові насадження та парки; Ан13 Зруби з домінуванням трав'яного покриву; Ан15 Лісові культури широколистяних неаборигенних видів; Ан16 Лісові культури хвойних неаборигенних видів.

Який би був вигляд популяцій якби не було антропогенних монокультур? Якщо говорити про потребу збереження різноманітності популяції вивірки звичайної (наявність різних кольорових форм у регіоні), то треба зауважити, що вид добре пристосований для життя у міських скверах і парках, і, отже, диференціація антропогенних оселищ також корисна, їх різноманіття служить як основа збереження генотипу популяції, її адаптаційного потенціалу. Тобто як природні, так і антропогенні оселища характерні для вивірок різних кольорових форм Українських Карпат та Закарпатській низовині мають бути в наявності для збереження гетерогенності популяції. Це найкраще реалізується в системі екомережі, так як

остання включає антропогенні оселища у природних місцезнаходженнях.

Висновки до розділу

Судячи з існуючих сучасних пояснень щодо природи (або скоріше функції) кольорового поліморфізму у ссавців, характер забарвлення вивірки служить проявом адаптації до умов зовнішнього середовища: у якості маскування, – це відповідність фону (темно забарвлені популяції поширені у шпилькових лісах); створення проти тіні (темна спина, білий живіт, – як пристосування до активності на землі); комунікації всередині популяції (китиці на вухах, характер забарвлення хвоста); фізіологічних пристосувань (темно забарвлене хутро краще зберігає тепло і захищає від ультрафіолетового випромінювання, отже – краще забезпечує терморегуляцію у вологих умовах).

Поступова зміна відтінків хутра у вивірки звичайної, пов'язана із географічним його поширенням, отже присутній географічний поліморфізм. Крім того, наявність найбільш темних кольорових форм у горах і присутність меланістів у найвищих висотах ареалу говорить про підпорядкованість вивірки звичайної правила Глогера.

Список використаної літератури

1. Андреев И. Ф. Материалы к изучению фауны птиц и млекопитающих Прикарпатья. *Зап. Кишиневского унив. Кишинев*, 1953. Т. 8. С. 271–309.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции, сообщества. Пер. с англ. В. В. Белова и А. Г. Пельмского, под ред. А. М. Гилярова. Москва: Мир, 1989. Том 2. 480 с.
3. Географічна енциклопедія України. Київ, 1989. Т. 2. 479 с.
4. Загороднюк, І. Міжвидова гібридизація і фактори її формування на прикладі теріофауни Східної Європи. *Біологічні Студії*. 2011. Том 5, № 2. С. 173–210.
5. Загороднюк І. Дослідження остеологічних зразків ссавців:

ключові краніометричні ознаки. *Праці Теріологічної Школи; Том 11.* Мінливість та екологія ссавців. Київ, 2012. С. 16–32.

6. Зізда Ю. Поширення кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у Закарпатті та в суміжних областях України. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія.* 2005а. Вип. 17. С. 147–154.

7. Зізда Ю. Е. Оцінки різноманіття кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у синантропних і природних місцезнаходженнях Закарпаття. *Праці Теріологічної школи, випуск 8.* Фауна в антропогенному середовищі. Луганськ, 2006. С. 126–132.

8. Зізда Ю. Е. Мінливість забарвлення хутра та аналіз поширення різних підвидів *Sciurus vulgaris*. *Науковий вісник Ужгородського університету. Серія біологія.* 2008а. Вип. 22. С. 179–185.

9. Зізда, Ю. Поліморфізм за інтенсивністю забарвлення хутра у ссавців. *Праці Теріологічної Школи.* Том 14. 2016: С. 121–133.

10. Каталог типів оселищ Українських Карпат і Закарпатської низовини. Ред. Б. Проць та О. Кагало. Львів: Меркатор, 2012. С. 294(218–219).

11. Кирис И. Д. Экология обыкновенной белки. *Автореферат диссертдок. биол. наук.* – Ленинград, 1973а. 46с.

12. Корчинский А. В. Грызуны Украинских Карпат (итоги исследования). Вопросы охраны и рационального использования растительного и животного мира Украинских Карпат. Ужгород: МОИП (Ужгородск. отд.), 1988. С. 156–173.

13. Мальджюнайте, С.А. Куницеобразные хищники Литовской ССР, их биология, численность и хозяйственное значение. *Автореферат дис. Кандидата биологических наук.* Вильнюс: вильнюсский государственный университет имени. Капсукаса, 1963. 20 с.

14. Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. 426 с.

15. Павлинов И. Я., Яхонтов Е. Л., Агаджанян А. К. Млекопитающие Евразии: систематико-географический справочник (в 3-х частях). – Москва: Изд-во Моск.

ун-та, 1995. Ч. 1: Rodentia. (Сб. тр. зоол. муз. МГУ. Т. 32). 240 с.

16. Скороход О., Русіна Л. Поліморфізм забарвлення тварин у місті: огляд теми. *Праці Теріологічної Школи, випуск 8*. Фауна в антропогенному середовищі. Луганськ, 2006. С. 52–55.

17. Татаринов К. А. Звірі західних областей України. Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. 188 с.

18. Терновский, Д. В. Изменчивость и некоторые черты поведения белки телеурки. *Материалы Всесоюз. научно-произв. совещ. по белке (Тезисы докладов)*. Под ред. И. Д. Кириса. Киров, 1967. 141 с.

19. Формозов А. Н., Наумов Н. П., Кирис И. Д. Экология белки. Н.П. Наумов. *Биология размножения обыкновенной белки*. Москва. М.-Л. КОИЗ, 1934. 128 с.

20. Цюпка В. О. Белка обыкновенная, *Sciurus vulgaris* L. (RODENTIA, SCIURIDAE), в Украине (современное состояние популяции, проблемы внутривидовой структуры). Сообщение 1. *Вісник Національного науково-природничого музею*, 2012, № 10. С. 42–52.

21. Шило А. А. Качественная оценка лесных охотничьих угодий и проблема местообитаний. *Мат. всесоюз. произв. совещ. по белке*. (Тезисы докладов). Под ред. Кириса И. Д. Киров, 1967. С. 215–217.

22. Шнаревич И. Д. Об ареалах карпатских белок. *Наукові Записки Чернівецького університету*. Серія Біологія. 1950. Том 7, вип. 2. С. 155–162.

23. Bolen Eric G., William Laughlin Robinson. *Wildlife Ecology and Management*. Prentice Hall, 1999. 605 p.

24. Danielson M., *Communities in a Landscape: The Influence of Habitat Heterogeneity on the Interactions between Species*, *The American Naturalist* 138, No. 5 (Nov., 1991): S. 1105–1120.

25. Hale M. L., Lurz P. W. W., Wolff K. Patterns of genetic diversity in the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.): Footprints of biogeographic history and artificial introductions. *Conservation Genetics*. 2004. Vol. 5. S. 167–179.

26. Sidorowicz J. Problems of subspecific taxonomy of squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in Palaearctic. *Zoologischer Anzeiger*. 1971. 187: S. 123–142.
27. Wauters L. A., M. Zaninetti, G. Tosi S. Bertolino. Is coat-colour polymorphism in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) adaptive? *Mammalia*, Walter de Gruyter. Volume 68, 07. Berlin–New York, 2004. S. 37–48.
28. Wauters L. A., Matthysen E., Adriaensen F. Tosi G. Within-sex density dependence and population dynamics of red squirrels *Sciurus vulgaris*. *Journal of Animal Ecology*, Volum 73, N. 1, Blackwell Publishing, 2004. S. 22–25.
29. Zawadzka E. Geographical distribution of the dark phase of the squirrel (*Sciurus vulgaris fuscoater* Altum) in Poland. *Acta Theriologica*. 1958. Vol. 2, N 8. 160–174.

ВИСНОВКИ

У роботі вперше, на підставі комплексного застосування прижиттєвих та камеральних методів проведено дослідження наявності, розподілу, диференціації, біоценотичних зв'язків та екологічного статусу кольорових форм вивірки в природних та антропогенних оселищах; обґрунтовано практичне значення щодо збереження різноманіття популяції виду та його генетичної складової.

1. На південно-західному макросхилі Українських Карпат поширені три кольорові форми вивірки (чорна, коричнева, червона). Загалом в Україні – чотири кольорові форми: чорна, коричнева, червона й руда. Згідно з результатами спектроскопічних досліджень хутра, кольорові форми вивірок чітко не розрізняються між собою. Диференціацію вивірок на різні кольорові форми слід інтерпретувати не за кольором хутра, а за інтенсивністю забарвлення, що свідчить про адаптивне значення забарвлення хутра.

2. В антропогенних оселищах південно-західного макросхилу Українських Карпат спостерігається співіснування кількох кольорових форм, що, очевидно, відображає їх пристосування до відповідних умов середовища. У природних оселищах кольорові форми, як правило, розділені просторово, коричнева кольорова форма поширена, переважно, в антропогенно зміненому середовищі. Загалом у регіоні досліджень кількісно переважає коричнева кольорова форма. Кольорові форми у регіоні, відповідно до проведених досліджень, найбільш близько відповідають таким підвидам: чорна форма – *Sciurus vulgaris carpathicus*, коричнева – *Sciurus vulgaris fuscoater*, червона – *Sciurus vulgaris kessleri*, руда – *Sciurus vulgaris ukrainicus*.

3. В Україні чорна та коричнева форми вивірки поширені на висотах від 200 до 1000 м н. р. м., при цьому коричнева чисельна найбільше в антропогенній зоні, а в природній зоні у верхніх межах висот – чорна. Червона кольорова форма займає висоти від 100 до 500 м. і в природній, і в антропогенній зоні. Вивірки

рудой форми трапляються на висотах до 200 метрів над рівнем моря, переважно в антропогенній зоні. Ця кольорова форма поширена лише за межами карпатського регіону. Аналіз отриманих даних і літератури свідчить, що в горах присутність чорних або темнозабарвлених вивірок певною мірою зумовлена щільністю популяції виду, а також поведінкою кольорових форм у межах популяції. В Україні, протягом 1999-2007 років, пересічно, у всіх адміністративних областях, де проводили обліки вивірок, спостерігали загальну кількість від 58 до 62,5 тисяч особин. При цьому на західну частину України пересічно за всі роки припадає від 15 до 30%.

4. Для дослідження зв'язку між рівнями морфологічної та географічної диференціації різних кольорових форм вивірки звичайної проаналізовано 18 краніометричних ознак та 4 основних виміри тіла різних кольорових форм вивірки із трьох регіонів України: Захід, Центр та Північ. Згідно з описовою статистикою досліджених ознак для всіх кольорових форм разом низка промірів характеризується підвищеним показником варіації, відносно інших. Згідно з дискримінантним аналізом, найкраще розрізнення кольорових морф виявляється при аналізі всіх вимірів. Отже, кольорові форми вивірок добре розрізняються за низкою морфометричних ознак.

5. За результатами проведених досліджень біоценотичних зв'язків вивірок із вовчками, показано, що вони займають відокремлену позицію, що забезпечується достатньо широкою екологічною нішею і конкурентні взаємини із вовчками є мінімальними. Відповідно до цього, внутрішньовидова мінливість вивірки звичайної є екологічно зумовленою й може бути в подальшому спрямована на істотну диференціацію у межах однієї популяції.

6. Результати проведених досліджень взаємодії вивірки з її основним ворогом, куницею ліською, показують взаємозалежність кількості зустрічей особин куниці та вивірки. Імовірно види формують взаємодіючу пару відповідно до моделі «хижак-жертва». Розподіл знахідок вивірки й куниці за роками також показує одночасне збільшення чисельності обох видів. Протягом усього

дослідженого періоду чисельність обох видів зберігалася у певній пропорції, що загалом відповідає моделі Лотки-Вольтера.

7. За рахунок збільшеної мінливості червоної форми спостерігається перекриття її морфологічних ознак із рудою і чорною + коричневою. Згідно з цим можна припустити, що географічну мінливість виду зумовлює червона форма вивірки. Згідно з отриманими результатами факторного аналізу вплив кожного з досліджених показників не перевищує 20%. Можна припустити, що на мінливість краніометричних ознак має комплексний вплив різних форм варіабельності.

8. Кольоровий поліморфізм вивірки звичайної є пристосуванням виду до специфічних умов регіону. Темнозабарвлені вивірки (чорна й коричнева форми) найбільш пристосовані до гірських умов. Для світлих форм (червоні на заході України та руді за межами карпатського регіону) оптимальними для існування є передгірні та рівнинні умови.

9. Проведені дослідження дають змогу створити та впровадити базу даних щодо розподілу різних кольорових форм вивірок у регіоні в об'єктах природно-заповідного фонду з метою ведення постійних обліків різних популяцій та забезпечення збереження їх генофонду. Для збереження гетерогенності популяції вивірки у дослідженому регіоні мають бути в наявності як природні, так і антропогенні оселища, характерні для вивірок різних кольорових форм, що найкраще реалізується в системі екомережі, оскільки вона включає антропогенні оселища у природних місцезнаходженнях.

ЛІТЕРАТУРА

1. Абеленцев В. І. Куницеві. Київ: Наукова думка, 1968. Т. 1, вип. 2, 3. 280 с.
2. Агрокліматичний довідник по Закарпатській області. Київ: Державне видавництво сільсько-господарської літератури Української РСР, 1960. 12 с.
3. Алтухов Ю. Л. Вид и видообразование. Соровский образовательный журнал, 1997. № 4. С. 2–10.
4. Андреев И. Ф. Материалы к изучению фауны птиц и млекопитающих Прикарпатья. *Зап. Кишиневского унив.* Кишинев, 1953. Т. 8. С. 271–309.
5. Антропогенні зміни біогеоценотичного покриву в Карпатському регіоні. Ред. М. А. Голубця. Київ: Наукова думка, 1994. 162 с.
6. Барановський В. А. Екологічний атлас України. К.: Географіка, 2000. 42 с.
7. Башта А.-Т. В., Потіш Л. А. Ссавці Закарпатської області. Львів, 2007. 260 с.
8. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции, сообщества. Пер. с англ. В. В. Белова и А. Г. Пелымского, под ред. А. М. Гилярова. Москва: Мир, 1989. Том 2. 480 с.
9. Білоконь С., М. Белоконь, Ю. Белоконь, І. Дикий. Мінливість вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris* L.) Заходу України за мікросателітними локусами *Вісник Львівського університету*. Серія біологічна. 2014. Випуск 65. С. 296–305.
10. Богодяж О. М. Суточная активность обыкновенной белки. Тез. докл. 3-го съезда Всесоюзн. териол. общ., 1982. Т. 2. С. 199–200.
11. Боркин А. В., Даревский И. Сетчастое гибридогенное видообразование у позвоночных. *Журнал общей биологии*. Москва, 1980. Т. 41, № 4. С. 485–506.
12. Булахов В. Л., О. Е. Пахомов. Біологічне різноманіття України. Дніпропетровська область. Ссавці. Дніпропетровськ: Видавництво ДНУ, 2006. 356 с.
13. Виноградов Б., Громов И. М. Грызуны фауны СССР. 1952. 124 с.
14. Войлочников А. Т. Использование запасов белки в годы ее высокой численности в зоне кедрово-широколиственных лесов Дальнего Востока. *Мат.*

Всесоюзн. науч-произв. совещ. по белке. Киров, 1967. С. 32–34.

15. Водяная полевка. Образ вида. Под ред. П. А. Пантелеева. Серия «Виды фауны России и сопредельных стран». Москва: Наука, 2001. 527 с.

16. Гаврин В. Ф. О биоценотических связях белки с хищниками в зоне хвойно-широколиственных лесов. *М-лы Всес науч-произв.совещ.по белке.* Под ред. И. Д. Кириша. Киров, 1967. С. 200–203.

17. Гайдук В. Е. Экологическая терморегуляция, суточные и сезонные биоритмы обыкновенной белки. *Тез.докл. 3-го съезда Всесоюзн. териол. общ.,* 1982. 171 с.

18. Географічна енциклопедія України.Київ, 1989.Т.2.479.

19. Гепнер В. Г., Насимович А. А., Банников А. Г. Млекопитающие Советского Союза. Москва, 1961. Т.1. с. 466.

20. Гепнер В. Г., Наумов Н. П., Юркенсон П. Б., Слудский В. А и др. *Млекопитающие Советского Союза.* Москва, 1967. Т.2, ч.1. 456 с.

21. Гибет Л. А. Об изменении численности обыкновенной белки и лесной куницы в охотничьих угодьях Костромской обл. *Хронологические изменения численности охотничьих животных в РСФСР.* Москва, 1988. С. 5–9.

22. Грант В. Расы и виды. Грант В. Эволюция организмов. Москва: Мир, 1980. С. 162–182.

23. Громов И. М. Отряд Rodentia. Грызуны. Громов И. М., Гуреев А.А., Новиков Г. А. и др. Млекопитающие фауны СССР. Москва, Ленинград: Акад. наук СССР, 1963.Часть 1. С. 244–638.

24. Громов И. М. Отряд Rodentia Bowdich, 1821. Грызуны.Каталог Млекопитающих СССР (плиоцен-современность). Под ред. И. М. Громова, Г. И. Барановой. Л.: Наука, 1981. С. 78–79.

25. Громов И. М. Єрбаева М. А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. Санкт-Петербург, 1995. 525 с.

26. Делеган І. В., Бондаренко В. Д. Фауна міських екосистем. Проблеми

урбоекотології. Київ: НМК ВО, 1992. С. 107–123.

27. Делеган І. В., Делеган І. І. Біологія лісових птахів і звірів. За ред. І. В. Делегана. Львів: Поллі, 2005. 600 с.

28. Дикий І., Загороднюк І. Вовчок садовий (*Eliomys quercinus*) із Закарпаття у фондах Зоологічного музею імені Бенедикта Дибовського (Львів). *Вестник зоології*. 2005. Том 39, № 3. С. 84.

29. Довганич Я. Е. Млекопитающие. Фауна Карпатского заповедника. Серия флора и фауна заповедников СССР. Москва, 1988. С. 36–43.

30. Допельмайр Г. Г., Мальчевский А., Новиков Г. А., Фалькенштейн Б. Ю. Биология лесных птиц и зверей. Москва, 1975. С. 205–210.

31. Дудкин О. В. Цветовая изменчивость у степного сурка (*Marmota bobac*) в Украине. *Вестник зоології*. 1998. 32 (5–6). С. 123–126.

32. Дулицкая Е. А., Попов В. Н., Дулицкий А. И. Фенетико кра-ниометрическое доказательство подвидовой самостоятельности белки крымской популяции. Фенетика природных популяций: *Материалы 4-го Всесоюзного совещания (Борок)*. Москва: АН СССР, 1990. С. 78–79.

33. Дулицкий А.И. Биоразнообразие Крыма. Млекопитающие: история, состояние, охрана, перспективы. Симферополь, 2001. 208 с.

34. Дулицкий А. О., Дулицька. Білка-телеутка та її теперішній статус у Криму. Фауна в антропогенному середовищі. *Праці Теріологічної школи*. Луганськ, 2006. С. 71–74.

35. Дулькейт Г. Д. К вопросу о методах учета численности белки. *Мат. Всесоюзн. науч-произв совещ. по белке*. Под. ред. И. Д. Кириса. Киров, 1967. С. 116–118.

36. Евдокимов Н. Г. Сравнительный анализ цветковых морф полиморфной популяции обыкновенной слепушонки. *Экология*. 2005. №5. С. 1–8.

37. Егоров О. В. Экорлогия и промысел якутской белки. Москва, 1961. 286 с.

38. Екологічна ситуація на північно-східному макросхилі Українських Карпат. Кол. авт. М. А. Голубець, О. Г. Марискевич, М. П. Козловський, І. І. Козак, Б. О. Крок, В. І. Яворницький, Б. Г. Проць, А. І. Шевчук, І. М. Шпаківська, А.-Т. Башта, В. І. Козловський за ред. академіка НАН України М. А. Голубця. Львів: Видавництво "Поллі", 2001. 158 с.
39. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. Киев, 1999. 168 с.
40. Ермолаева В. Н., Кузьмин Д. А. Особенности кровообращения молочных желез белки. *Мат. 3-го съезда Всесоюзн териолог. Общ.*, 1982. С. 64–65.
41. Загороднюк І. Природна історія пацюка чорного (*Rattus rattus*) в Україні. Урбанізоване навколишнє середовище: охорона природи та здоров'я людини. Під ред. В. Костюшина. *Мат-ли Укр. респ. Наради*. Київ, грудень 1995. Київ, 1996. С. 228–231.
42. Загороднюк І. Контрольний список теріофауни України. Ссавці України під охороною Бернської конвенції. *Праці Теріологічної школи*. Вип. 2. Київ, 1999. С. 202–210.
43. Загороднюк І. В. Польовий визначник дрібних ссавців України. *Праці Теріологічної Школи*. Вип.5. Київ, 2002. 60 с.
44. Загороднюк І. В. Дика теріофауна Києва та його околиць і тенденції її урбанізації. *Вестник зоологии*. 2003. Т. 37, № 6. С. 29–38.
45. Загороднюк І. Наземні хребетні України та їх охоронні категорії. Довідник для семінарів з зоології, екології та охорони природи. Ужгород: Ліра, 2004а. 48 с.
46. Загороднюк І. В. Рівніморфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу. *Вісник Львів.ун-ту*. Сер. Біол. 2004б. Вип. 38. С. 21–42.
47. Загороднюк І. Закономірності прояву географічної мінливості у двійникових комплексах ссавців (на прикладі роду *Sylvaemus*). *Доповіді національної академії наук України*, 2005. № 9. С. 171–179.

48. Загороднюк І. Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань. Фауна в антропогенному середовищі. *Праці Теріологічної школи*. Вип.8. Луганськ, 2006. С. 18–47.

49. Загороднюк І. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона. *Науковий вісник Ужгородського університету*. Серія Біологія. 2007. Випуск 20. С. 5–13.

50. Загороднюк І. Види двійники і морфологічно близькі види ссавців у колекціях зоологічних музеїв: головні підсумки та перспективи досліджень. *Сучасний музей наукова й експозиційна діяльність* (До 145 річниці заснування Крайового музею у Чернівцях. 15 травня 2008 р.) Ред. О. П. Затуровська, І. А. Піддубний, І. В. Скільський. Чернівці: Друк Арт, 2008а. С. 25–34.

51. Загороднюк І. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. *Науковий вісник Ужгородського університету*. Серія Біологія. 2008б. Випуск 24. С. 11–23.

52. Загороднюк І. В. Закономірності розмірної диференціації видів і статей у багатовидовій гільдії (на прикладі роду *Mustela*). *Наукові записки Державного природознавчого музею*. 2009. Вип. 25. С. 251–266.

53. Загороднюк І. Міжвидова гібридизація і фактори її формування на прикладі теріофауни Східної Європи. *Біологічні Студії*. 2011. Том 5, № 2. С. 173–210.

54. Загороднюк І. Дослідження остеологічних зразків ссавців: ключові краніометричні ознаки. *Праці Теріологічної Школи*; Том 11. Мінливість та екологія ссавців. Київ, 2012. С. 16–32.

55. Загороднюк І., Покинйчереда В., Киселюк О., Довганич Я. Теріофауна Карпатського біосферного заповідника. *Дод. № 5 до Вестник зоології*. Київ: Ін-т зоології НАНУ, 1997. 60 с.

56. Зайцева Г. Ю. Структура популяцій та біоценотичні зв'язки дендрофільних гризунів в екосистемах кам'янецького придністров'я. *Дис. канд. біол. наук*. Львів, 2008. 275 с.

57. Зверев Е. Численность и заготовки белки. *Охота и охотничье хозяйство*. М, 1987. № 1. С. 16–17.

58. Зізда Ю. Поширення кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у Закарпатті та в суміжних областях України. *Науковий вісник Ужгородського університету*. Серія Біологія. 2005а. Вип. 17. С. 147–154.

59. Зізда Ю. Чорна форма вивірки (*Sciurus vulgaris carpathicus*) в Ужгороді. *Вестник зоологии*. 2005б. Том 39, № 4. С. 84.

60. Зізда Ю. Е. Оцінки різноманіття кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у синантропних і природних місцезнаходженнях Закарпаття. Фауна в антропогенному середовищі. *Праці Теріологічної школи*, випуск 8. Луганськ, 2006. С. 126–132.

61. Зізда Ю. Морфологічна та кольорова мінливість вивірки звичайної за даними колекційних зборів. Сучасний музей. Наукова й експозиційна діяльність. *Матеріали наукової конференції*, присвяченої 145-й річниці заснування Крайового музею в Чернівцях (15 травня, 2008 року). С. 156–158.

62. Зізда Ю. Е. Мінливість забарвлення хутра та аналіз поширення різних підвидів *Sciurus vulgaris*. *Науковий вісник Ужгородського університету*. Серія біологія. 2008а. Вип. 22. С. 179–185.

63. Зізда Ю. Е. Прижиттєві методи дослідження дендрофільних гризунів. Значення та перспективи стаціонарних досліджень для збереження біорізноманіття: *Матеріали міжнародної наукової конференції*, присвяченої 50-ти річчю функціонування високогірного біологічного стаціонару "Пожижевська" (Львів-Пожижевська, 23–27 вересня, 2008 р.). Львів, 2008б. С. 150–151.

64. Зізда Ю. Конкурентні взаємини дендрофільних гризунів з позиції їх екоморфологічної мінливості. Молодь і поступ біології: *Мат-ли IV Міжнар. наук. конф. студ. та аспір.* Львів, 2008в. С. 204–205.

65. Зізда Ю. Щодо кольорової мінливості вивірки звичайної та обрuntuвання гіпотез про причини потемніння хутра."Біологія: від молекули до

біосфери". *Матеріали III міжнародної конференції молодих вчених* (18–21 листопада 2008 р.). Харків: СПД ФЛ, 2008д. С. 369–370.

66. Зізда Ю. Дослідження стану популяції білки звичайної у парках м. Ужгород. Зоологічний кур'єр № 3: Тези доповідей Конференції молодих дослідників-зоологів. 2009 (м.Київ, 8–9. 04. 2009 р.). Київ: Ін-т зоол. НАН України, 2009а. 18–19 (електронне видання).

67. Зізда Ю. Розподіл кольорових форм вивірки звичайної та окремі аспекти їх поведінки у парках м. Ужгорода. Вісник львівського університету. Серія: Біологія. Львів, 2009б. Вип. 51. С. 93–101.

68. Зізда Ю. Особливості розподілу вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris* L.) в Ужанському національному природному парку. *Матеріали міжнародної науково-практичної конференції "Роль гірських резерватів і національних парків у збереженні природної спадщини гірських територій"* (22–23 вересня). В.Березний, 2009в. С. 73–75.

69. Зізда Ю. Прижиттєві методи дослідження тварин на прикладі вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris*). Моніторинг теріофауни. Праці Теріологічної школи. Випуск 10. 2010. С. 115–127.

70. Зізда Ю. Динаміка чисельності популяцій вивірки звичайної і куниці лісової в умовах західних регіонів України. Динаміка біорізноманіття: збірник наукових праць. 2012. С. 125–128.

71. Зізда Ю. Поліморфізм за інтенсивністю забарвлення хутра у ссавців. Праці Теріологічної Школи. Том 14. 2016. С.121–133.

72. Каверзнев В. Н. Белка и бели чий промысел. Охотничья монография. М: Когиз, 1931. 96 с.

73. Карпухин И. П. К биологическим основам планирования заготовок беличьих шкурок. *Материалы Всесоюзного научно-производственного совещания по белке*. Под. ред. И. Д. Кириша. Киров, 1967. С. 45–48.

74. Карпухин И. П. Опыт группового содержания белок. *М-лы Всес. Науч*

произв. совещ по белке. Тез докл. Под ред. И. Д. Кириса. Киров, 1967а. С. 118–120.

75. Карпухин И. П. Анализ экологического механизма регуляции численности белки. Промысловая териология. Москва, 1982. С. 84–98.

76. Карпухин И. П. Диагностика фаз численности белки при регулировании её промысла. *Тезисы докл. 3-го Всесоюз териол. Общ.*, 1983. С. 222–223.

77. Каталог типів оселищ Українських Карпат і Закарпатської низовини. Ред. Б. Проць та О. Кагало. Львів: Меркатор, 2012. С. 294 (218–219).

78. Каштанов Н., О. Е. Лазебный, А. О. Ньюхонов, И. Е. Чернова, Г. Р. Свищева, О. В. Трапезов. Интенсивность пигментации мехового покрова соболей (*Martes xibellina* L.) и репродуктивная способность. *Вавиловский журнал генетики и селекции*, 2014. Том 18, №2. С. 205–257.

79. Кирис И. Д. Белка и её промысел в СССР. Под ред. И. Д. Бородина. Москва: ЗАГОТИЗДАТ, 1948. 54 с.

80. Кирис И. Д. Экология обыкновенной белки. *Автореферат диссерт.* Ленинград, 1973 а. 46 с.

81. Кирис И. Д. Белка. Киров. 1973б. 423 с.

82. Кліматогенні зміни рослинного світу Українських Карпат: монографія. Дідух Я. П., Чорней І. І., Буджак В. В. та ін; Наук. ред. Я. П. Дідух, І. І. Чорней. Чернівці : Друк Арт, 2016. 280 с.

83. Колюшев И. И. Краткий очерк фауны грызунов Закарпатской обл. *Науч. Зап ужгор.* Унив. Львов: Изд. льв. унив., 1953. Т. 8. 143–158.

84. Колюшев И. И. Промысловые звери Закарпатья. Науч. Зап. Ужгор. Унив. Ужгород, 1955. Т. 11. С. 5–36.

85. Колюшев И. И. Исследования фауны позвоночных животных Закарпатской обл. за 10 лет (1945–1955). *Науч. Зап ужгор. Унив.* Львов: Изд. Льв. унив., 1956. Т. 21. С. 31–40.

86. Колюшев И. И. О вертикальном распределении млекопитающих Закарпатья. *Докл. сообщ.* Серия биология. Ужгород, 1957. №.1. С. 29–30.

87. Колюшев И. И. Фауна позвоночных животных Советских Карпат. *Науч. зап. Ужг. Унив.* Ужгород, 1959. Т.40. С. 3–19.
88. Колюшев І. І. Хребетні тварини Карпат і їх охорона. Охороняймо природу. Ужгород: Карпати, 1964. С. 176–195.
89. Конвенція про охорону дикої фауни і флори та середовищ існування в Європі (Берн, 1979). Київ: Мінекобезпеки України, 1998. 76 с.
90. Корнеев О. П. Визначник звірів УРСР. Київ: Радянська школа, 1952. 216 с.
91. Корнеев О. П. Визначник звірів УРСР. Видання друге. Київ: Радянська школа, 1965. 236 с.
92. Корчинский А. В. Грызуны Украинских Карпат (итоги исследования). Вопросы охраны и рационального использования растительного и животного мира Украинских Карпат. Ужгород: МОИП (Ужгородск.отд.), 1988. С. 156–173.
93. Кучерук В. В., Лапшов В. А. Современный ареал черной крысы (*Rattus rattus* L.). *Бюл. Моск. о-ва испыт. прир.* 1995. Т. 100, вып 1. С. 3–11.
94. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высш.шк., 1990. 352 с.
95. Леонтьев Д. Ф. Фенотипический состав промысловых проб как показатель динамики численности белок. Тезисы докладов 3-го Всесоюзного териологического общества, 1982. 234 с.
96. Літопис природи Ужанського національного природного парку. ТТ. 6, 7. 2007, 2008. 239, 298 с.
97. Луговой О., Ковальчук А. Раритетна фауна Закарпаття. Хребетні тварини. Ужгород, 1999–2000. 121 с.
98. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. Москва: Мир, 1968. 598 с.
99. Макушенко М. О., Шнарович І. Д. До поширення та екології деяких видів промислових звірів Чернівецької обл. *Наукові записки Львівського Науково-Природничого музею АН УРСР.* Львів, 1954. Т. 3. С. 77–90.

100. Малышев Ю. Меланизм в популяции красной полевки (*Clethrionomys srutilus* Pallas, 1779). Верхне-ангарской котловины. *Байкальский зоологический журнал*, Иркутск, 2010. №2 (5). С. 81–85.
101. Малышев Ю. Обнаружение меланизма в популяции северной пищухи (*Ochotona hyperborean* Pallas) Верхнеангарской котловины. *Байкальский зоологический журнал*, №2 (17), 2015, Иркутск. С. 91–96.
102. Мальджюнайте С. А. Куницеобразные хищники Литовской ССР, их биология, численность и хозяйственное значение. *Автореферат дис. Канд. биол. наук*. Вильнюс: Вильнюсский государственный университет имени. Капсукаса, 1963. 20 с.
103. Маринич О. М., Ланько А. І., Щербань М. І., Тищенко П. Г. Фізична географія Української РСР. К.: Вища школа, 1982. 208 с.
104. Маркевич О. П., Татарко К. І. Російсько-українсько-латинський зоологічний словник: термінологія і номенклатура. Київ: Наукова думка, 1983. 412 с.
105. Марков Г. Катерицата в България. София: «Тодор Димидов», 1960. 124 с.
106. Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). Київ: Вид-во АН УРСР, 1938. 426 с.
107. Михайловский Б. А. К вопросу о размножении, возрастном составе популяции и методике определения возраста белки по шкурке. *Мат. Всесоюзного науч. - производ. совещания по белке*. Киров, 1967. С. 168–170.
108. Михеева К. В. Природное районирование и особенности пространственной структуры белки. Тезисы докладов Третьего съезда Всесоюзного териологического общества. Москва, 1982. С. 237–238.
109. Млекопитающие. Большой энциклопедический словарь. Под ред. И. Я. Павлинова. Москва: АСТ, 1999. 416 с.
110. Новиков Г. О. Полевые исследования экологии наземных позвоночных животных. М., 1949. 334 с.

111. Огнев. И. Звери СССР и прилежащих стран (Звери Восточной Европы и Северной Азии). Москва-Ленинград: Изд-во Академии Наук, 1940. Том 4. 329–421.
112. Одум Ю. Экология (перевод с англ.). Москва: Мир, 1986. Том 1. 328. Том 2. 378 с.
113. Онуфрения М. В. Размножение и структура популяции белки в районе Окского заповедника. Сборник Многолетней динамики природных объектов Окского заповедника. Москва, 1985. 125–142.
114. Онуфрения М. В. Обыкновенная белка *Sciurus vulgaris* (Linnaeus 1758). *Грызуны бывшего СССР. Виды*. Москва: Центр охраны дикой природы, 2000–2005. С. 25–26.
115. Онуфрения М. В., Онуфрения А. Опыт по изучению суточной активности обыкновенной белки. *Материалы второго съезда Всесоюзного териологического общества*. Москва, 1978. С. 176–177.
116. Онуфрения М. В., Онуфрения А., Сухов В. П. Изучение экологии белки с помощью радиотелеметрии. *Мат. 6-го Всесоюзного совещания по грызунам*. Л., 1983. С. 590–591.
117. Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. Систематика млекопитающих СССР. М. Изд. МГУ, 1987. 285 с.
118. Павлинов И. Я., Яхонтов Е. Л., Агаджанян А. К. Млекопитающие Евразии: систематико-географический справочник (в 3-х частях). Москва: Изд-во Моск.ун-та, 1995. Ч. 1: Rodentia. Сб. тр. зоол. муз. МГУ. Т. 32. 240 с.
119. Паночіні С. Словник біологічної термінології. *Науково-дослідчий інститут мовознавства ВУАН*. Харків: Держ.вид-во «Радянська школа», Серія практичних словників. Випуск IV. 1931. 89 с.
120. Плюснин Ю. М. Этологическая структура популяции водяной полевки на разных фазах динамики численности: *Автореф. дисс. канд. биол. наук*. Новосибирск, 1985. 10 с.

121. Поп. С. С. Природні ресурси Закарпаття. Видання третє, доповнене, змінене. Ужгород: Всеукраїнське державне видавництво «Карпати», 2009. 338 с.
122. Приклонский. Г. Оценка численности и опромышления поголовья белки на больших территориях путем маршрутных учётов по следам в конце промысла. *Материалы всесоюзного научно-производственного совещания по белке*. Тезисы докладов. Под ред. И. Д. Кириша. Киров, 1967. С. 114–116
123. Природа Украинских Карпат. Ред. М. А. Голубец, М. Т. Гончар, В. И. Комендар, А. Н. Гаврусевич и др. Киев: Наук. думка, 1968. 208 с.
124. Природно-заповідний фонд Закарпатської області (*Довідник*). Авт. Колектив: Антосяк В. М., Довганич Я. О., Павлей Ю. М. та ін. Ужгород, 1998. 304 с.
125. Природно-заповідний фонд Закарпатської області. Авт. Колектив. Ред. С. С. Поп. Ужгород: Всеукраїнське державне видавництво «Карпати», 2011. 256.
126. Реймерс Н. Ф. Основные биологические понятия и термины: *Книга для учителя*. Москва: Просвещение, 1988. 319 с.
127. Рудишин М. П., Колісник Б. І., Авдєєнко, Є. П. *Словник-довідник мисливця*. Київ: Урожай, 1992. 176 с.
128. Руковский Н. Н. По следам лесных зверей. М., 1988. 120–127.
129. Русанов Я. С. Основы промысла белки. Издательство «Лесная промышленность», Москва, 1966. С. 56.
130. Самош В. М. Распространение меланистической формы хомяка обыкновенного (*Cricetus cricetus* L.) (Mammalia, Muridae) на Украине. *Вестник зоологии*. 1978. № 6. С. 75–76.
131. Сарафанов А. М. Белка и охота на нее. *Уральский охотник*. Свердловск, 1929. С. 48.
132. Седалищев В., Ларионов М. Беличий промысел в Якутии. *Охота и охотничье хозяйство*. Москва, 1989. № 12. С. 23.
133. Сенник Г. Ф. Нова форма крота Українських Карпат. *Доп. АН України*. Київ, 1965. № 5. С. 674–676.

134. Сержанин Ю. И. Состояние естественных запасов обыкновенной белки в Белоруссии. *Мат. Всес. Совещ. по белке*. Киров, 1967. С. 129–132.
135. Синявская И. А., Песков В. Н., Емельянов И. Г. Изменчивость краниометрических признаков и формирование морфологического разнообразия в популяциях *microtus socialis* (Rodentia, Cricetidae) на юге Украины. *Збірник праць зоологічного музею*. 2015. Том 46. С. 64–72.
136. Скороход О., Русіна Л. Поліморфізм забарвлення тварин у місті: огляд теми. *Фауна в антропогенному середовищі*. Серія: Праці Теріологічної Школи, випуск 8. Луганськ, 2006. С. 52–55.
137. Сокольский М., Кудрявцева Э. Н. Мечение белки в Печоро-Илычском заповеднике. *Итоги мечения млекопитающих*. М., 1980. С. 108–123.
138. Сребродольська Є. Б., Левицька К. М. Карпатська білка (*Sciurus vulgaris carpathicus* Pietr., 1853), у колекціях музеїв м. Львова. Біорізноманіття Українських Карпат: *Матеріали наукової конференції*, присвяченої 50-річчю Карпатського високогірного біологічного стаціонару Львівського національного університету імені Івана Франка (30 липня-3 серпня 2005 року). Львів, 2005. С. 78–82.
139. Страутман Ф. И. Зоогеография Советских Карпат. Ин-т агробиол. Киев: Изд-во АН УРСР, 1954. С. 174–269.
140. Строганова А. Материалы по экологии белки в Ленинградской обл. *Труды зоолог. Инст АН СССР*. М-Л, 1948. Т. 7, вып. 3. С. 43–57.
141. Суворов А. П. Внутривидовой полиморфизм волка (*Canis lupus*) Приенисейской Сибири: *Автореф. дисс. докт. биол. наук*. Красноярск, 2009. 29 с.
142. Татаринов К. А. Звірі західних областей України. Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. 188 с.
143. Татаринов К. А. Фауна хребетних заходу України. Львів: Вид-во Львів. ун-ту, 1973. 254 с.
144. Терновский Д. В. Изменчивость и некоторые черты поведения белки телеутки. *Материалы Всесоюзн. научно-произв. совещ. по белке (Тезисы*

докладов). Под ред. И. Д. Кириса. Киров, 1967. С. 141.

145. Токарский В. А., Бибиков Д. И. Появление новых цветковых морф у сурков. *Международ. (V) Совещ. по суркам стран СНГ*, 21–23 сент. *Тез. докл* 1993. М., 1993. С. 37–38.

146. Турянин И. И. Фауна, хозяйственное и эпидемиологическое значение грызунов Закарпатской области. *Науч. Зап. Ужгород. ун-т. Фауна и животный мир Советских Карпат*. Ужгород, 1959. Том 40. С. 21–38.

147. Турянin I. I. Хутрово-промислові звірі та мисливські птахи Карпат. Ужгород: Вид-во «Карпати», 1975. С. 98–174.

148. Ужанський національний природний парк. Полі функціональне значення. За ред. М. Стойка. Вид: «Меркатор». Львів, 2007. 306 с.

149. Флинт В. Е., Чугунов Ю. Д., Смирин В. М. Млекопитающие СССР. Москва, 1970. С. 256–260.

150. Флора и Фауна Карпат. *Сборник работ*. Москва: изд. Академии наук СССР, 1960. 228 с.

151. Формозов А. Н. Основные вопросы экологии и программа работ в этой области. *Экология белки*. Москва–Ленинград, 1934. С. 3–23.

152. Формозов А. Н., Наумов Н. П., Кирис И. Д. Экология белки. Н. П. Наумов. *Биология размножения обыкновенной белки*. Москва. М. – Л. КОИЗ, 1934. 128 с.

153. Фридман В., Кавтарадзе Д. Н., Симкин Г. Н. Города как арены микроэволюционных процессов (чем обеспечивается устойчивость популяций в нестабильной, мозаичной и изменчивой среде). Биологический факультет МГУ, Москва. Интернет-версія: <http://winter-birds.narod.ru.page28.htm>.

154. Хамар М. Эколого-фаунистический очерк грызунов Румынской Народной Республики. *Автореф. Канд. Дис.* М., 1959. 36 с.

155. Храневич В. Нарис фавни Поділля. Ч. 1. Ссавці та птахи. *Вінн. Філія Всенар. Бібл. України при Всеукр. АН*. Каб. Виуч. Поділля. Вип. 7. Вінниця. 1925.

C. 1–129.

156. Цюпка В. О. Белка обыкновенная, *Sciurus vulgaris* L. (RODENTIA, SCIURIDAE), в Украине (современное состояние популяции, проблемы внутривидовой структуры). Сообщение 1. *Вісник Національного науково-природничого музею*, 2012, № 10. С. 42–52.

157. Черемних Н. Структурно-функціональні зміни угруповань дрібних ссавців у градієнті урбанізації. *Науковий вісник Ужгородського університету: Серія Біологія*. 2005. Випуск 17. С. 34–38.

158. Шарлемань М. В. Звірі України. Короткий poradnik до визначання, збирання і спостереження ссавців (Mammalia) України. Під ред. Акад. М. Кашенка. Київ: Держ. вид-во України. 1920. 84 с.

159. Шарлемань М., К. Татарко. Ссавці. Плазуни. Земноводяні. Назви хребетних тварин. *Словник зоологічної номенклатури*. Ч. 2. Київ: Держ.вид-во України, 1927. С. 9–67.

160. Шевченко Л. С., П. Н. Песков, Морфологическая изменчивость и внутривидовая систематика обыкновенной рыси *Lynx lynx*. *Збірник праць зоологічного музею*. № 39. 2007. С. 81–99.

161. Шило А. А. Качественная оценка лесных охотничьих угодий и проблема местообитаний. *Мат. Всесоюз. произв. совещ. по белке*. (Тезисы докладов). Под ред. Кириша И. Д. Киров, 1967. С. 215–217.

162. Шнаревич И. Д. Об ареалах карпатских белок. *Наукові Записки Чернівецького університету*. Серія Біологія. 1950. Том 7, вип.2. С. 155–162.

163. Шнаревич І. Д. Горизонтальні і вертикальні міграції карпатської білки. *Наукові Записки Чернівецького університету*. Серія Біологія. 1954. Том 15, вип. 4. С. 149–158.

164. Andren H. A. Delin. Habitat selection in the Eurasian red squirrel, *Sciurus vulgaris*, in relation to forest fragmentation. *Oikos*, 1994. Vol. 70, N 1. S. 43–48.

165. Andren H., A. Delin. Effects of habitat fragmentation on Eurasian red

squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a forest landscape. *Landscape Ecology*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1999. Vol. 14. S. 67–72.

166. Andrén Henrik and Per-Arne Lemnell. Population fluctuations and habitat selection in the Eurasian red squirrel *Sciurus vulgaris*. *Ecography*. 1992. Volume 15, Issue 3. S. 303–307.

167. Barratt E. M., J. Gurnell, G. Malarky, R. Deaville, and M. W. Bruford. Genetic structure of fragmented populations of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the UK. *Molecular Ecology*, 1999. V. 8. S. 55–63.

168. Bearder S. K., Nekaris K. A. I., Curtis D. J. A re-evaluation of the role of vision in the activity and communication of nocturnal primates. *Folia Primatol* (Basel). 2006. Vol. 77, No. 1 – 2. S. 50–71.

169. Bertolino S. Red squirrel ecology in alpine forests: space, seeds and fungi. *Abstract Booklet 3rd International Colloquium on the Ecology of Tree Squirrels*. 7th European Squirrel Workshop (Ford Castle, 26–30 May 2003). Northumberland: University of Newcastle, 2003. S. 3.

170. Bertolino S., L. Wauters. Ecologia dello Scoiattolo comune (*Sciurus vulgaris*) in boschi alpini di conifere: relazioni spaziali e trofiche. *Hystrix, the Italian Journal of Mammalogy*. 2007. V. 14. S. 87–88.

171. Bertolino S., L. Wauters., A. Pizzul, A. Molinary, Lurz G., Tosi. A general approach of using hair-tubes to monitor the European red squirrel: A method applicable at regional and national scales. *Mammalian biology*. Deutsche: Elsevier GmbH. V 74. 2009. S. 210–219.

172. Bevan R. M., Lurz W. W. Comparative energetics of red and grey squirrels and the constraints of habitat?. *Abstract Booklet 3rd International Colloquium on the Ecology of Tree Squirrels*. 7th European Squirrel Workshop (Ford Castle, 26–30 May 2003). Northumberland: University of Newcastle, 2003. S. 4.

173. Bolen Eric G., William Laughlin Robinson. *Wildlife Ecology and Management*. Prentice Hall, 1999. 605 p.

174. Bősze S., B. Bakó and G. Csorba. Research on Distribution and ecology of red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Hungary. *Abstract Booklet 3rd International Colloquium on the Ecology of Tree Squirrels*. 7th European Squirrel Workshop (Ford Castle, 26–30 May 2003). Northumberland: University of Newcastle, 2003. S. 4–5.
175. Bowers N., R. Bowers, K. Kaufman. The best guides for getting started mammals of North America. *Library of Congress Cataloging-in-Publication*. Houghton Migflin Company, 2004. S. 352.
176. Braude S., Ciszek D., Berg, N. E., Shefferly N. The ontogeny and distribution of countershading in colonies of the naked mole-rat (*Heterocephalus glaber*). *J. Zool. Lond.* 2001. Vol. 253, No. 3. S. 351–357.
177. Bryce J. Changes in the distributions of red and grey squirrels in Scotland. *Mammal review*. 1997. Vol. 27. S. 171–176.
178. Carey M., Hamilton G., Poole A. and Lawton. The Irish squirrel survey. COFORD, Dublin, 2007. 52 p.
179. Caro, T. The adaptive significance of coloration in mammals. *BioScience*. 2005. Vol. 25, No.2. S. 125–136.
180. Caro, T. The colours of extant mammals. *Seminars in Cell and Developmental Biology*. 2013. Vol. 24, No.6–7. S. 542–552.
181. Cartmel S. Do red and grey squirrels co-exist in the conifer forests of Wales. 6th European Squirrel Workshop: *Abstracts Book* (Acqui Terme, Italy, 11–13 September 2001). Turin: University of Turin, 2001. S. 9.
182. Carleton Michael D, Guy G Musser. Order rodentia. *Mammal species of the world: a taxonomic and geographic reference* (D. E. Wilson and D. M. Reeder, eds.), third edition: Baltimore: Johns Hopkins University Press, 2005. S. 745–752.
183. Celada G., Bogliani A. Gariboldi, et al. Occupancy of isolated Woodlots by the red squirrel *Sciurus vulgaris* L. *Biological Conservation*. 1994. Vol. 69. S. 177–183.
184. Chávez A. E., Bozinovic F.; Peichl L., Palacios A. G. Retinal spectral sensitivity, fur coloration, and urine reflectance in the genus *Octodon* (Rodentia):

implications for visual ecology. *Investigative Ophthalmology & Visual Science*. 2003. Vol. 44, No. 5. S. 2290–2296.

185. Cott H. B. Adaptive Coloration in Animals. London: Methuen & co LTD, 1940. 285 c..

186. Danielson, Communities in a Landscape: The Influence of Habitat Heterogeneity on the Interactions between Species, *The American Naturalist* 138, No. 5 (Nov., 1991): S. 1105-1120.

187. Degn H. Systematic position, age criteria and reproduction of Danish red squirrels (*Sciurus vulgaris*). *Review of Game Biology*. 1973. Vol. 8. S. 1–24.

188. Desjardins, Maruniak, J. A., Bronson, F. H. Social rank in house mice: differentiation revealed by ultraviolet visualization of urinary marking patterns. *Science*. 1973. Vol. 182 (4115). S. 939–941.

189. Emry R. J., Korth W. W. The Chadronian squirrel “*Sciurus*” jeffersoni Douglass, 1901: a new generic name, new material, and its bearing on the early evolution of Sciuridae (Rodentia). *J. Vertebr. Paleontol.* 1996. Vol. 16. S. 775–780.

190. Emry R. J., Korth W. W. Douglas sciurus, new name for Douglassia *Vertebr. Paleontol.* 2001. Vol. 21. S. 775–780.

191. Emry R. J., Thorington Jr. R. W. Descriptive and comparative osteology of the oldest fossil squirrel, Proto sciurus (Rodentia: Sciuridae). *Smith. Contr. Paleo.* 1982. Vol. 47. S. 1–35.

192. Finnegan L. A., J. E. Ceiridwen, J. M. Rochford. Origin of and conservation units in the Irish red squirrel (*Sciurus vulgaris*) population. *Conservation Genetics*. Springer. Netherlands, 2008. V. 9, N. 5. S. 1099–1109.

193. Grodziński W. Materiały do fauny kręgowców Bieszczad Zachodnich. *Zesz. Nauk. UJ, Zool.*, 1957. N 10. S. 177–221.

194. Gurnell J. Squirrel numbers and the abundance of tree seeds. *Mammal Review*. 1983. V. 13, Issue 2–4. S. 133–148.

195. Hale M. L., Lurz W. W., M. D. F. Shirley, S. Rushton, R. M. Fuller,

K. Wolff. Impact of Landscape Management on the Genetic Structure of Red Squirrel Populations. *Sciense*. 2001. Vol. 293. N. 5538. S. 2246–2248.

196. Hale M. L., Lurz. W. W., Wolff K. Patterns of genetic diversity in the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L): Footprints of biogeographic history and artificial introductions. *Conservation Genetics*. 2004. Vol. 5. S. 167–179.

197. Hale M. L., T. M. Burg, T. E. Steeves. Sampling for microsatellite-based population genetic studies: 25 to 30 individuals per population is enough to accurately estimate allele frequencies. *PLoS ONE*. V7 (9). Canada, 2012. e45170.

198. Jacobs G. H., Neitz J., Deegan J. F. Retinal receptors in rodents maximally sensitive to ultraviolet light. *Letters to nature*. 1991. Vol. 353. S. 655–656.

199. Jacobs G. H. The distribution and nature of colour vision among the mammals. *Biol. Rev.* 1993. Vol. 68. S. 413– 471.

200. Kitchener A. , Peacock G., Lynch J. M., Gurnell J. Geographical variation in British red squirrels, *Sciurus vulgaris*. Abstract Booklet 3-rd International Colloquium on the Ecology of Tree Squirrels. *7th European Squirrel Workshop* (Ford Castle, 26–30 May 2003). Northumberland: University of Newcastle, 2003. S.10.

201. László A., Mária R. T. Városi parkok mint vörös mókus (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758) menedékek. *Állattani közlemények*. 2012. Vol. 97 (2). S. 213–225.

202. Lühring R. Das Haarkleid von *Sciurus vulgaris* L.und die Verteilung seiner Farbvarian-ten in Deutschland, 1928. *Z. Morph. bol. Tiere* 11: S. 667–762.

203. Lurz. W. W., South A. B. Cached fungi in non-native conifer forests and their importance for red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.). *Journal of Zoology*. The Zoological Society of London: Cambridge University Press, 1998.Volum 246, Issue 4. S. 443–486.

204. Lurz. W. W., J. Garson, Wauters L. A. Effects of temporal and spatial variations in food su ly on the space and habitat use of red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.). *Journal of Zoology*. The Zoological Society of London Research Article: Cambridge University Press, 2000. Volum 251, Issue 02. S. 167–178.

205. Lurz W. W., Gurnell J., Magris, L. *Sciurus vulgaris*. *Mammalian Species*. 2005. No. 769. S. 1–10.
206. Macdonald D. The Encyclopedia of Mammals. *Facts on File* Publishing. Editor Joseph F. Merritt, NY. 1984. 895 p.
207. Madsen O., T. T. Kortum, T. V. Rheede, W. W. D. Jong. Loss of Octarepeats in Two Processed Prion Pseudogenes in the Red Squirrel, *Sciurus vulgaris*. *Journal Mol. Evol.* Springer, 2010. The online version: [www. Springerlink. com](http://www.springerlink.com).
208. Magris L., J. Gurnell. Population ecology of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in a fragmented woodland ecosystem on the Island of Jersey, Channel Islands. *Journal of Zoology*. Cambridge University press The Zoological Society of London. 2002, 256. 1: S. 99–112.
209. Mercer J.M., Roth V. M. The effects of Cenozoic global change on squirrel phylogeny. *Science*. 2002. Vol. 299. S. 1568–1572.
210. Mezquida E. T., W. Benkman. The geographic selection mosaic for squirrels, crossbills and Aleppo pine. *Journal of Evolutionary Biology*, V.18, N. 2. Blackwell Publishing, .2005. S. 348–357 (10).
211. Moller H. Foods and foraging behavior of red (*Sciurus vulgaris*) and gray (*Sciurus carolinensis*) squirrels. *Mammal Review*. 1983. Vol. 13. S. 81–98.
212. Nyangababo J. T. Trace metal concentrations in squirrel (*Sciurus vulgaris*) and black Rat (*Ratus muridae*) inhabiting roadside ecosystem. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 2001. Vol. 66. S. 714–718.
213. Oshida T., Masuda R., Yoshida M. Phylogenetic relationships among Japanese species of the family Sciuridae (Mammalia, Rodentia), inferred from nucleotide sequences of mitochondrial 12S ribosomal RNA genes. *Zoological Science*. 1996. Vol. 13, № 4. S. 615–620.
214. Oshida T., Masuda R. Phylogeny and zoogeography of six squirrel species of the Genus *Sciurus* (Mammalia, Rodentia), inferred from cytochrome b gene sequences. *Zoological Science*. 2000. Vol. 17. S. 405–409.

215. Paulauskas Algimantas, Jana Radzijeuskaja & Eglė Namavičiūtė Genetics Diversity of the Red Squirrel (*Sciurus vulgaris* L.) in Lithuania. *Acta Zoologica Lituanica*. 2006. 16:2. S. 124–129, DOI:10. 1080. 13921657. 2006. 10512720.
216. Poole A., Lawton. The translocation and post release settlement of red squirrels *Sciurus vulgaris* to a previously uninhabited woodland. *Biodivers Conserv*. 2009. Volum 18. S. 3205–3218.
217. Rushton S, W. W. Lurz, A. B. South, A. Mitcheli-Jones. Modelling the distribution of red squirrels (*Sciurus vulgaris*) on the Isle of Wight. *Animal Conservation*, Cambridge University Press. 1999. Vol. 2. S. 111–120.
218. Rise-Oxley S. B. Caching behavior of red squirrels *Sciurus vulgaris* under conditions of high food availability. *Mammal Review*. Vol. 23, Issue 2. 2008. S. 93–100.
219. Shar, S., Lkhagvasuren, D., Bertolino, S., Henttonen, H., Kryštufek, B. & Meinig, H. *Sciurus vulgaris*. *The IUCN Red List of Threatened Species*. 2008: e. T20025A9135609. [http://dx.doi.org/10.2305.IUCN.UK.2008.RLTS.T20025A-9135609.en](http://dx.doi.org/10.2305/IUCN.UK.2008.RLTS.T20025A-9135609.en). Downloaded on 13 November 2015.
220. Shuttleworth. M. The use of nest boxes by the red Squirrel *Sciurus vulgaris* in a coniferous habitat. *Mammal Review*. Volume 29, Issue 1. S. 63–68.
221. Sidorowicz J. Geographical variation of the squirrel *Sciurus vulgaris* L. in Poland. *Acta Theriologica*. 1958. Vol. 2, N. 7. S. 142–157.
222. Sidorowicz J. Problems of subspecific taxonomy of squirrel (*Sciurus vulgaris* L) in Palaearcti. *Zoologischer Anzeiger*. 1971. 187. S. 123–142.
223. Stean S. J., Storz B. L., Hoffmann R. S. Nuclear DNA phylogeny of the squirrels (Mammalia: Rodentia) and the evolution of arboreality from c-myc and RAG1. *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2004. Vol. 30. S. 703–719.
224. Tittensor, Andrew M. The Red Squirrel (*Sciurus vulgaris* L) in relation to its food resource. *Doctoral Dissertation*. Department of Forestry and Natural Resources, University of Edinburgh. PhD, 1970. 289 p.

225. Todd R. The population genetics of red squirrels in a fragmented habitat. PhD Thesis. University of Nottingham, 1999. 269 p.
226. Todd R. Microsatellite loci in the Eurasian red squirrel, *Sciurus vulgaris* L. Mol. Ecol. 2000. Vol. 9. S. 2165–2166.
227. Tonkin J. M. Activity patterns of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*). *Mammal Review*. 1983. Vol. 13. S. 99–111.
228. Thorington R. W., K. Darrow, Aimee D. K. Betts. Comparative Myology of the Forelimb of Squirrels (Sciuridae). *Journal of morphology*. USA: Wiley-liss, 1997. V. 234. S. 155–182.
229. Thorington R. W., Ferrell K. Squirrels: the animal answer guide. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 2006. 185 p.
230. Trizio I., Crestanello B., Galbusera, Wauters L. A., Tosi G., Matthysen E., Hauffe H. Geographical distance and physical barriers shape the genetic structure of Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris*) in the Italian Alps. Mol. Ecol. 2005. Vol.14, № 2. S. 469–481.
231. Veerbeylen G., L. D. Bruyn, F. Adriaensen, E. Matthysen. Does matrix resistance influence Red squirrel (*Sciurus vulgaris* L.1758) distribution in an urban landscape?. *Landscape Ecology*. V. 18, Netherlands; Kluwer Academic Publishers, 2003. S. 791–805.
232. Verbeylen Goedeke, Lucas A. Wauters, Erik Matthysen. Woodland fragmentation affects space use of Eurasian red squirrels. *Acta Oecologica*. Volume 35, Issue 1, January–February 2009. S. 94–103.
233. Verboom B. and R. van Apeldoorn. Effects of habitat fragmentation on the red squirrel, *Sciurus vulgaris* L. *Landscape Ecology*. The Hague: SPB Academic Publishing, 1990. Vol.4. No. 2. 3. S. 171–176.
234. Voipio Paavo and Raimo Hissa. Correlation with Fur Density of Color Polymorphism in *Sciurus vulgaris*. *Journal of Mammalogy*. Vol. 51, No. 1 (Feb., 1970). C. 185–187.

235. Wauters L. A., Y. Hutchinson, D. T. Parkin and A. A. Dhondt. The effects of habitat fragmentation on demography and on the loss of genetic variation in the red squirrel. *Biological Sciences*. 1994. Vol. 255, № 1343. S. 107–111.
236. Wauters Luc A., Jukka Suhonen and Andre A. Dhondt. Fitness consequences of hoarding behaviour in the Eurasian red squirrel. *Pro. R. So. Land. B.* 1995. S. 262, 277–281.
237. Wauters L. A., Matthysen E., Adriaensen F., Tosi G. Within-sex density dependence and population dynamics of red squirrels *Sciurus vulgaris*. *Journal of Animal Ecology*, Volum 73, N.1, Blackwell Publishing, 2004. S. 22–25.
238. Wauters L. A., M. Zaninetti, G. Tosi, S. Bertolino. Is coat-colour polymorphism in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris* L) adaptive? *Mammalia, Walter de Gruyter*. Volume 68, 07. Berlin–New York, 2004. S. 37–48.
239. Wauters L. A., S. Bertolino, Adamo M, Dongen S., Tosi G. Food shortage disrupts social organization: The case of red squirrels in conifer forests. *Evolutionary Ecology*. V.19, N.4. Springer, 2005. S. 375–404.
240. Wauters L. A., Vermeulen M., Van Dongen S., Bertolino S., Molinari A. Tosi G. & Matthysen E. Effects of spatio-temporal variation in food supply on red squirrel *Sciurus vulgaris* body size and body mass and its consequences for some fitness components. *Ecography*. Blackwell Publishing. 2007. 30 (15). S. 51–65.
241. Wiegand C. Habitat nützung in Subpopulationen des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris* L., 1758) = Habitat utilization in subpopulations of the red squirrel (*Sciurus vulgaris* L., 1758). *Zeitschrift für Säugetierkunde*, Jena: Fisher Jena Allemagne, 1995. Vol. 60 (27), N 5. S. 265–276.
242. West. M. The Lion's Mane. *American Scientist*. 2005. Vol. 93, No. 3. S. 226–235.
243. West M., Parker. Sexual selection temperature and the Lion's Mane. *Science*. 2002. Vol. 297 (1339). S. 1339–1343.
244. Zawadzka E. Geographical distribution of the dark phase of the squirrel

(*Sciurus vulgaris fuscoater* Altum) in Poland. *Acta Theriologica*. 1958. Vol. 2, N 8. S. 160–174.

245. Zizda J. E. The colour phases of the European red squirrel in Ukraine: Similarities and differences by craniometric characters. *Biosystems Diversity*. 26 (3), S. 183–187. doi: 10.15421.011828.

ДОДАТКИ

Додаток 1

Опис гіпотез щодо наявності різнокольорових особин та підвидів у вивірки звичайної з літератури

Р. Люгріг у праці 1928 р. (Lührig, 1928 [202]) інтерпретував появу темної форми через вплив характеру географічних умов, тобто висоти над рівнем моря, а розподіл вивірок за кольоровими расами – через температуру навколишнього середовища. Разом з цим, дослідник вважає чорну форму вивірок меланістичною формою.

Кіріс І. Д. у своїх роботах вказував, що найтемніше забарвлені і найменш мінливі вивірки поширені на краю свого ареалу – підвид карпатський; поступове висвітлення хутра вивірок іде у двох протилежних напрямках – із Заходу і Сходу до геометричного Центру, у напрямку із Півдня на Північ такого явища не спостерігається. До цього ж в горах вивірки є темнішими, ніж на рівнині. Природу кольорової мінливості автор пояснює невеликим розміром та ізолюваністю популяції, а також відсутності ворогів та заборонаю на промисел виду [79–81] (табл. див. 1.1 розділ 1, підрозділ 1.3. дисертації).

Д. В. Терновский (1967), зареєструвавши темні форми серед телеуток у різних частинах лісу, досліджував їх потомство у лабораторних умовах. Схрестивши самку і самця альбіносів, отримав четверо дитинчат альбіносів, довівши, що альбінізм є рецесивною ознакою [144]. Від альбіноса самця та самки темного кольору отримав трьох темних дитинчат – гетерозигот. Типова самка із альбіносом самцем дали потомство, яке було з'їдено самцем на наступний день після народження (трьох білченят). Відповідно до проведених досліджень він дійшов висновку, що кольорова мінливість вивірок зумовлена ізолюваністю й відносно невеликим розміром популяції у співвідношенні із заборонаю на промисел виду й відсутністю ворогів в

антропогенному середовищі, де поширені вивірки.

І. Ф. Андреев (1953) також вказує на різницю у поширенні кольорових форм. Руда форма вивірки (*Sciurus vulgaris fuscoater* поширена у широколистяних лісах Прикарпаття; чорна форма – *Sc. vul. carpathicus* зустрічається у верхній зоні гір [4].

І. Шнарович (1950) вважає, що *Sciurus vulgaris fuscoater* є аборигенним видом Карпат, історія якої пов'язана із історією широколистяних лісів Європи в кінці Третинного періоду. *Sc. vul. carpathicus* – молода форма, що сформувалася у Четвертинний період у зв'язку із розвитку у Карпатах хвойної рослинності. У минулому у Карпатах були поширені букові ліси, у четвертинному періоді їх витіснили хвойні і букові збереглися лише у вигляді плям. Тому ареал рудої вивірки пов'язаний із буковими лісами і також мають фрагментоване поширення, вкраплене в ареал чорної вивірки. До того ж дослідник припускає, що поширення світлої та темної форм вивірок пов'язане, насамперед, із розподілом за висотами листяних та шпилькових лісів. У перших поширена світла форма (руда вивірка), а у других – темна (чорна вивірка) [162]. Кожна з кольорових форм робить вертикальні міграції, шукаючи дерева із кращим врожаєм [163]. К. Татарінов до аргументів І. Шнаровича додає, що чорна форма поширена у лісах не нижче 600 м над р. м. Проте на території Українських Карпат, де є велика кількість штучно насаджених лісосмуг нижче 600 м, поширена також чорна вивірка, що протирічить даним К. Татарінова та І. Шнаровича. Так, відомо досить багато знахідок чорних вивірок із листяних і шпилькових лісів поблизу населених пунктів та різних кольорових форм у містах [58–60].

Отже, припущення І. Шнаровича потребують детальної перевірки, а спектр висот, де поширена чорна форма вивірки, – уточнення. Більш імовірними у цій ситуації є думки інших дослідників, які вважають, що для оптимальних умов існування вивірки в різні пори року виду потрібні ліси різних типів: весною – ялинові, в кінці літа та восени – мішані ліси з багатим і різномірним підліском [114, 161]. Необхідність вертикальної міграції вивірок із одного рослинного поясу в інший підтверджує і М. Онуфреня [114]. Він також висловлюється з приводу

внутрішньовидової мінливості вивірок: мінливість найбільш чітко виражена у співвідношенні типів забарвлення (червоно-, буро-, темно-, чорно-, сіро- хвостки), імовірно детерміноване генетично [114].

Künze (за: Sidorowich, 1958 [222]) говорив, що в Польщі трапляються *Sc. v. fuscoater*, *Sc. v. varius*. З точки зору генетики кольорові раси можуть бути проявом філогенетичного феномену з впливом температури навколишнього середовища, і що наявність чорних форм вивірки – це показник меланізму, який також може пояснюватися різницею у харчуванні між кольоровими формами, наприклад приналежність форми до харчування насінням шпилькових дерев. Р. Спарк (Spärck, 1936, цит. за: Zawidzka, 1958 [244]) також обумовлював потемніння (меланізм) вивірки як наслідок складу її їжі. За його дослідженнями, руда форма надає перевагу насінню горіха, а чорна – шишки. Не виключено, що саме через нестачу необхідного різноманітного корму вивірці у природних біотопах, різні кольорові морфи на початку XX століття одночасно почали заселяти антропогенне середовище, зокрема населені пункти та їх парки. В. Удзіела (Udziela, 1924 цит. за: Zawidzka, 1958 [244]) вважає, що чорні вивірки прийшли з північно-східного кордону Польщі в напрямку заходу і північного заходу по пояській смузі. Вказував, що чорна форма вивірки трапляється у Карпатах і їх передгірній частині, вздовж вертикальної межі лісу. Характер розподілу кольорових форм пов'язує із кількістю опадів на рік і підвищенням вологості, що сприяє потемнінню забарвлення вивірок. М. Шортен-Візосо (Shorten-Vizoso, 1945 цит. за: Sidorowicz, 1958 [221]), досліджуючи приплід *Sciurus carolinensis* в Англії припустив, що меланізм є рецесивною ознакою. Потім автор спростував цю думку як недостовірну. Є. Завідська [244] говорить про те, що потемніння вивірки залежить від комплексу факторів, кожен окремо з яких не є лімітуючим. Вона розглядає мінімум три сторони впливу на вид: клімат (опадів, температура повітря), географічне розташування, характер харчової бази вивірки.

Очевидно, має також місце синантропізація виду, і потемніння вивірок є

адаптивним, причиною чого є відмінні від природних умови в антропогенному ландшафті (місто, село). При цьому важливими є і змінена харчова база, і значно менша кількість лісових насаджень, і відсутність ворогів у містах тощо. Варто звернути увагу і на ворогів вивірки звичайної, оскільки серед інших тварин, зокрема у метеликів, наслідком їх потемніння є саме хижаки [136]. З літератури відомо, що куниця лісова є одним із основних ворогів вивірки і, відслідковуючи великі міграційні скупчення вивірок, йде за ними [106]. Звісно, промисловий меланізм у випадку вивірки не має місця, але те, що куниця лісова може виїдати лише світло-забарвлених особин, імовірно варте уваги. Молоді особини часто гинуть від хижаків – деяких пернатих і лісових куниць, а також сойок і сов.

Додаток 2

**Перелік знахідок кольорових форм,
що зберігаються у зоологічних музеях**

Перелік подано за схемою: місцевість, колір, кількість особин, дата, джерело інформації. Прийняті скорочення: @ = кожен новий запис в межах зазначеного району; ibidem = той самий пункт, що у попередньому записі; loc? – дані про місце знахідки відсутні; формат дати = dd.mm.yy; анк. = анкетування, опит. = опитування, вд. = власні дані.

Берегівський р-н: @ м. Берегово, руда, n=1, дата?, опит.; @ ibidem, чорна, n=1, дата?, опит.; @ ibid., парк лікарні, темна, n=2, 10.04, опит.; @ ibid., темна, n=1, 11.04, анк.

Велико-Березнянський р-н: @ с. Люта, руда, n=1, весна 2003, анк.; @ м. В. Березний, парк в центрі міста, чорна, n=2, літо 2003, 2004, опит.

Виноградівський р-н: @ м. Виноградів, виноградник, чорна, n=2, 1948, ЗМЛУ; @ ibid., чорна, n=1, 06.04, анк.; @ ibid., чорна, n=3, 06.04, анк.; @ ibid., темна, n=1, приблизно 2003, опит.; @ ibid., міський парк, руда, n=2, 06.04, анк.; @ ibid., р. Тиса, руда, n=2, 06.04, анк.; @ с. Підвиноградів, ліс, руда, n=3, 08.04, анк.

Воловецький р-н: @ смт. Воловець, чорна, n=1, 30.09.50 ДПМУ (№ 1327/1, череп № 2469); @ смт. Воловець, хр. Бескиди, ялиново-смерековий ліс, чорна, n=1, 18.10.51, ДПМУ (№ 1327/2, череп № 1902); @ с. Вишній Бистрий, г. Смерек, чорна, n=1, 24.06.47, ЗМЛУ; @ с. Лопушне, сосновий ліс, чорна, n=1, 25.06.47, ЗМЛУ; @ ibid., мішаний ліс, чорна, n=1, 25.06.47, ЗМЛУ; @ ibid., чорна, n=2, дата?, ЗМЛУ; @ “Воловецька окр.”, буковий ліс, чорна, n=1, 16.05.54, ДПМУ (череп № 2938); @ “Воловецька окр.”, буковий ліс, чорна, по n=1, 03.06.52, 27.05.52, 12.08.52, 06.08.52, 26.08.52, 20.06.52, 03.09.52, 19.06.52, 17.08.52, ЗМЛУ;

@ *ibid.*, чорна, n=1, 1952, ЗМЛУ; @ “Синевирсько-Полянська окр.”, смерековий ліс, чорна, n=2, 26.06.47, ЗМЛУ; @ с. Гукливе, хр. Боржави, ліс, чорна, n=1, 06.09.52, ДПМУ (№ 1328/2, череп № 2469); @ Верецький пер., ялиновий ліс, чорна, n=2, 17.08.55, 22.08.55, ЗМУУ (№ 14, № 868); @ г. Бескиди, чорна, n=1, 08.08.1950, ДПМУ (№ 1328/2, череп № 2469); @ хр. Бескиди, мішаний ліс під р. Боржавою, ближче до г. Плай, чорна, n=1, 02.01.51, ДПМУ (№ 1326, череп № 1780); @ г. Боржави, ур. Занька, чорна, n=1, 05.09.52, ДПМУ (№ 1328/1, череп № 2468); @ г. Менчул, руда, n=1, дата?, ЗМЛУ.

Іршавський р-н: @ м. Іршава, парк, темна, n=2, 11.05.04, опит.; @ с. Негрово, сад, чорна, n=1, 24.7.57, ЗМУУ; @ с. Хмільник, біля жилого будинку, чорна, n=1, 11.04, опит.; @ “Іршавська окр.”, буковий ліс (колись Липове-Вага), чорна, n=2, 02.09.47, ЗМЛУ; @ “Іршавська окр.” (кол. с. Корендяк), чорна, n=2, 06.09.47, ЗМЛУ; @ *ibid.* (кол. с. Липове), чорна, n=2, 14.08.46, ЗМЛУ; @ *ibid.*, чорна, n=5, 1946, ЗМЛУ; @ *ibid.*, мішаний ліс, чорна, n=1, 1946, ЗМЛУ; @ г. Явірське Чоло (кол. с. Липове), чорна, n=3, 21.06.46, ЗМЛУ; @ *ibid.*, мішаний ліс (кол. с. Липове), чорна, n=1, дата?, ЗМЛУ.

Міжгірський р-н: @ лос?, темна, n=1, дата?, опит.; @ м. Міжгір'я, біля “гуртка Юних Натуралістів”, темна, n=1, постійно з 1984, опит.; @ *ibid.*, біля жилого будинку, частіше бачила взимку, темна, n=1, з 1997, опит.; @ *ibid.*, ялиновий ліс, чорна, n=1, 05.04, анк.; @ с. Тюшка, чорна, n=20, 2004, постійно, анк.; @ г. Кам'янка, “Синевирсько-Полянська окр.”, смерековий ліс, чорна, n=2, 27.06.47, ЗМЛУ. *Мукачівський р-н:* @ м. Мукачево, лісонасадження поблизу меблевого комбінату, чорна, n=2, 07–09.04, анк.; @ *ibid.* лікарня, дах хірургічного корпусу, чорна, n=3, 25.09.04, анк.; @ *ibid.* Комсомольський парк, руда, n=4, літо 2004, анк.; @ *ibid.*, шкільний сад, руда, n=1, 09.04, анк.; @ *ibid.* (перебігала через дорогу), руда, n=1, 2001, анк.; @ с. Кольчино, буковий ліс, чорна, n=1, 08.04, анк.; @ *ibid.*, чорна, n=1, 18.07.04, анк.; @ *ibid.*, сіра, n=1, 07.04, анк.; @ *ibid.*, сіра, n=1, 06.04, анк.; @ *ibid.*, сіра, n=1, 10.03, анк.; @ *ibid.*, ліс, сіра, n=3, 10.04, анк.; @ *ibid.*, сіра, n=1, 07.04, анк.; @ *ibid.*, мішаний ліс, руда, n=1, 08.03, анк.; @ *ibid.*, руда, n=1,

07.04, анк.; @ loc?, дубовий ліс, руда, n=2, 09.04, анк.; @ ibid., чорна, n=4, 09.04, анк.

Перечинський р-н: @ с. Перечин, біля школи, чорна, n=1, постійно з поч. 80-х, анк.; @ ibid., ліс, чорна, n=5, 2004, анк.; @ ibid., сад (тимчасово), чорна, n=1, 2000–2004, анк.; @ с. Ворочево, чорна, n=1, 03.03, анк.; @ с. Дубриничі, темна, n=1, 05.02, анк.; @ окол. с. Лумшори, поляна гори, ялиновий ліс, руда, n=2, 30.07.04, опит; @ г. Руна (1000 м), чорна, n=1, 14.08.48, ЗМЛУ; @ ibid., буковий ліс, чорна, n=1, 06.06.52, ЗМУУ (№ 838, тушка); @ ibid., чорна, n=1, 08.11.52, ЗМУУ (№ 833).

Рахівський р-н (гірська частина): @ с. Кобилецька Поляна, парк, руда, n=1, 2004, постійно, анк.; @ с. Лазещина, біля жилого будинку, руда, n=1, 2004, постійно, анк.; @ ibid., чорна, n=4, 08.04, анк.; @ ibid., чорна, n=1, 11.04, постійно, анк.; @ ibid., біля лісу, сіра, n=1, 06.04, опит; @ ibid., ліс, руда, n=1, 08.04, опит; @ ibid., чорна, n=1, 10.04, анк.; @ ibid., сад, чорна, n=1, літо 2004, анк.; @ окол. с. Лазещина, мішаний ліс, чорна, n=1, 06.03, анк.; @ ibid., ялиновий ліс, чорна, n=2, 04.04, анк.; @ с. Ясиня, темна, n=1, дата?, опит.; @ “Рахівська окр.”, г. Струнжин, чорна, n=1, 1948, ЗМЛУ; @ ibid., мішаний ліс (800 м), чорна, n=1, 02.08.48, ЗМЛУ; @ г. Балцатул (1640 м), криволісся, чорна, n=1, 31.07.48, ЗМЛУ; @ ibid. (південний. схил) чорна, n=1, 26.07.48, ЗМЛУ; @ г. Говерла, верхня межа лісу, чорна, n=1, 07.06.55, ЗМУУ (є тушка, череп, № 704); @ окол. с. Кобилецька поляна, мішаний ліс, чорна, n=1, 2004, постійно, анк.; @ м. Рахів, парк, що переходить у мішаний ліс, чорна, n=2, постійно з кін. 80-х., вд.; @ м. Рахів, р-н КБЗ, г. Калінь-грунь, мішаний ліс, руда, n=3, 11.04, анк.; @ ibid., чорна, n=7, 11.04, анк.; @ ур. Дебря, руда, n=2, 2004, постійно, анк.; @ ibid., чорна, n=3, 2004, постійно, анк.; @ ibid., ур. Кичера, чорна, n=10, 1974–2004, анк.; @ г. Чорногора, ур. Кечера, чорна, n=1, 30.05.48, ДПМУ (№ 1319/1); @ ур. Козьмешик, чорна, n=1, 07–08.04, анк.; @ ibid., хвойний ліс, чорна, n=1, 08. 06. 59, ЗМУУ (№ 25).

Рахівський р-н (рівнинна частина): @ с. Вел. Бичків, чорна, n=3, постійно з 2003, анк.; @ ibid., у садку біля жилого будинку, чорна, n=1, 06.04, анк.; @ ibid., біля жилого будинку, чорна, n=1, 2004, постійно, анк.; @ ibid., вулиця, біля річки,

чорна, n=1, 2004, постійно, анк.; @ *ibid.*, чорна, n=7, 11.04, постійно, анк.; @ *ibid.*, сад біля інтернату, чорна, n=1, постійно з 2003, анк.; @ *ibid.*, темна, n=8, 12.04, анк.; @ с. Вел. Бичків, руда, n=1, 11.04, анк.; @ *ibid.*, біля школи, руда, n=1, 2004, щорічно, анк.; @ *ibid.*, парк, руда, n=3, 11.04, постійно, анк.; @ *ibid.*, сад, руда, n=1, дата?, анк.; @ *ibid.* окол., мішаний ліс, чорна, n=2, постійно з 2003, анк.; @ *ibid.*, ур. Козьмин, руда, n=1, постійно з 2003, анк.

Свалявський р-н: @ м. Свалява, біля дитсадку "Білочка", чорна, n=2, постійно з поч. 80-х років, опит.; @ *ibid.*, парк біля Палацу Культури, руда, n=1, 10.04, опит.; @ санаторій "Карпати", парк, темна, n=1, дата?, опит.

Тячівський р-н: @ м. Тячів (окол.), чорна, n=1, бл. 2003 р., опит.; @ лос?, темна, n=1, дата?, опит.; @ смт. Тересва, чорна, n=3, 2004, постійно, анк.

Ужгородський р-н: @ с. Гайдош, чорна, n=1, літо 2004, анк.; @ с. Середнє, руда, n=1, 2004, опит.; @ с. Великі Лази, шкільний парк, чорна, n=10, з 1990, опит.

Ужгород (паркові зони): @ Боздоський парк, темна, n=1, літо 2004, анк.; @ *ibid.*, з боку "Нового району", чорна, n=2, 10.03, опит.; @ *ibid.*, чорна, n=1, 05–06.04, вд.; @ парк біля маг. "Білочка", чорна, n=10, 2004, постійно, опит.; @ обл. лікарня, чорна, n=1, 2004, анк.; @ сквер біля пл. Поштова, чорна, n=1, 08.04, опит.; @ парк біля райради, темна, n=1, 09–10.04, опит.; @ біля головного корпусу ун-ту, на схилі, чорна, n=1, осінь-весна 2002, опит.; @ Ботсад УжНУ, чорна, n=5, 01.05.04, опит.; @ верхня частина р. Уж, руда, n=1, 09.04, анк.; @ *ibid.*, чорна, n=2, 09.04, анк.; @ парк Горького, чорна, n=1, 06.04, опит.; @ напроти гурт. № 5 УжНУ, чорна, n=1, 17.05.04, вд.; @ набережна біля гурт. № 3, темна, n=1, 08.04, опит.; @ біля школи № 6, сосновий і буковий ліс, темна, n=2, 2002, опит.; @ *ibid.*, сосновий ліс, темна, n=1, 18.09.04, опит.; @ мікрорайон "Шахта", чорна, n=1, літо 2004, анк.; @ *ibid.*, ліс, темна, n=1, 2003, анк.; @ *ibid.*, ліс біля коньячного заводу, чорна, n=1, 2003, опит.; @ р-н "Світанку", цвинтар, чорна, n=2, 21.09.04, вд.; @ ліс в р-ні Словацького кордону, темна, n=1, 2002, опит.; @ окол. Ужгорода, чорна, n=1, 10.02.05, ЗМУУ; @ *ibid.*, темна, n=1, 08–10.04, анк.

Ужгород (забудови): @ біля готелю "Світанок" (вбита), чорна, n=1, 14.01.05, опит.; @ біля стадіону "Спартак" чорна, n=1, 2004, анк.; @ дитсадок, чорна, n=1, 11.04, анк.; @ біля жилого будинку, чорна, n=20, протягом 2004, анк.; @ мікрорайон "Шахта", чорна, n=1, щорічно, анк.; @ *ibid.*, чорна, n=1, 2004, анк.; @ *ibid.*, заклад ОТМО, руда, n=1, 09.04, анк.; @ *ibid.*, руда, n=?, дата?, анк.; @ стад. Авангард, чорна, n=1, літо 2004, анк.; @ прибудинкове подвір'я, чорна, n=20, 2004, анк.; @ площа Корятовича, біля хімфаку УжНУ (перебігала дорогу), чорна, n=1, 17.10.04, вд.; @ школа № 4 біля дороги, чорна, n=1, 09.04, опит.; @ *ibid.*, руда, n=1, 17.01.05, опит.; @ біля УМВС (липа, перебігала), темна, n=1, 10.04, опит.; @ біля філармонії (на каштані), темна, n=1, 11.11.04, опит.

Хустський р-н: @ с. Каменеве, сад, чорна, n=5, 2004, постійно, анк.; @ с. Стеблівка, руда, n=2, 05–06.04, анк.; @ м. Хуст, г. Замкова, руда, n=1, літо 2004 (і попередні роки), анк.; @ *ibid.*, чорна, n=1, 11.04, анк.; @ *ibid.*, чорна, n=6, 06.04, анк.; @ *ibid.*, чорна, n=6, цілорічно 2004, анк.; @ *ibid.*, чорна, n=3, 11–12.04, анк.; @ *ibid.*, чорна, n=3, літо 2004, анк.; @ *ibid.*, райлікарня, руда, n=1, 12.04, анк.; @ *ibid.*, територія "Хуставтотранс", чорна, n=2, 05–06.04, анк.

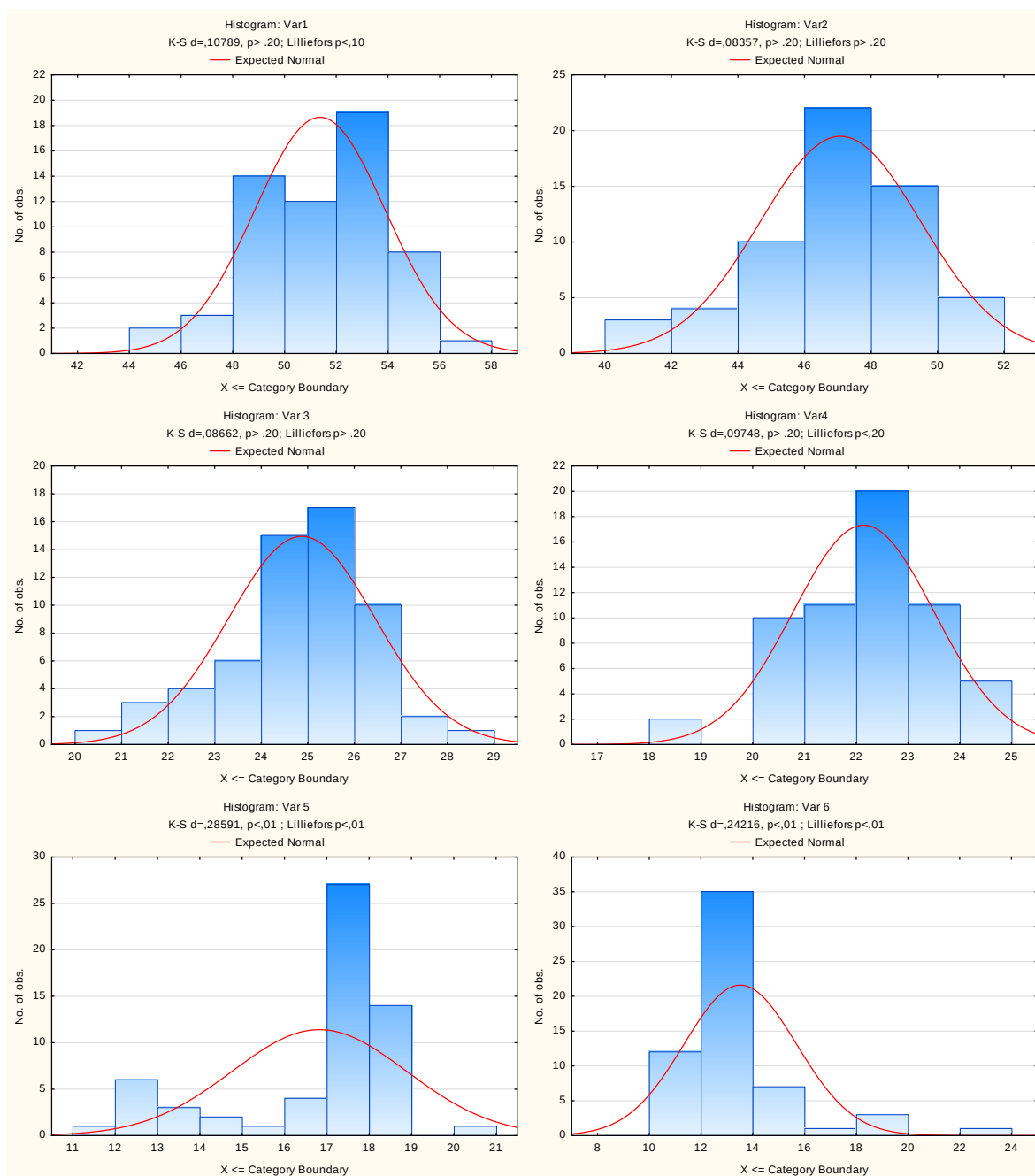
Івано-Франківська обл.: @ Надвірнянський р-н, с. Майдан Середній, руда, n=1, 10.04, анк.; @ *ibid.*, руда, n=5, 10.04, анк.; @ *ibid.*, с. Майдан Верхній, руда, n=1, 10.04, анк.; @ *ibid.*, чорна, n=1, 10.04, анк.; @ *ibid.*, с. Лісна Тарновиця, чорна, n=2, 10.04, анк.; @ *ibid.*, чорна, n=10, 10.04, анк.; @ *ibid.*, чорна, n=5, 2004, анк.; @ *ibid.*, чорна, n=3, 10.04, анк.; @ с. Вижня-Яна, чорна, n=1, 27.08.52, ДПМУ; @ с. Яремча, окол. садиби Карпатського нац. парку, чорна, n=1, бл. 2003, опит.; @ с. Осмолода, чорна, n=1, 02.02.53, ДПМУ (№1324/2); @ Тисминецький р-н, с. Узин, біля р. Узинець, руда, n=1, 09.04, анк.; @ *ibid.*, руда, n=1, 09.04, анк.; @ *ibid.*, мішаний ліс, руда, n=1, весна 2004, анк.; @ *ibid.*, руда, n=1, 06.02 (тимчасово), анк.; @ *ibid.*, чорна, n=10, 2002–2003, анк.; @ *ibid.*, руда, n=2, 2002–2003, анк.; @ *ibid.*, ур. Бабина Видолина, ліс, чорна, n=5, 06.04, анк.; @ *ibid.*, руда, n=2, 06.2005, анк.; @ с. Рогатин руда, n=1, 24.12.12, ДПМУ (№ 1317, LJ14); @ *loc?* сосновий ліс, чорна, n=1, 24.06.61, ЗМУУ.

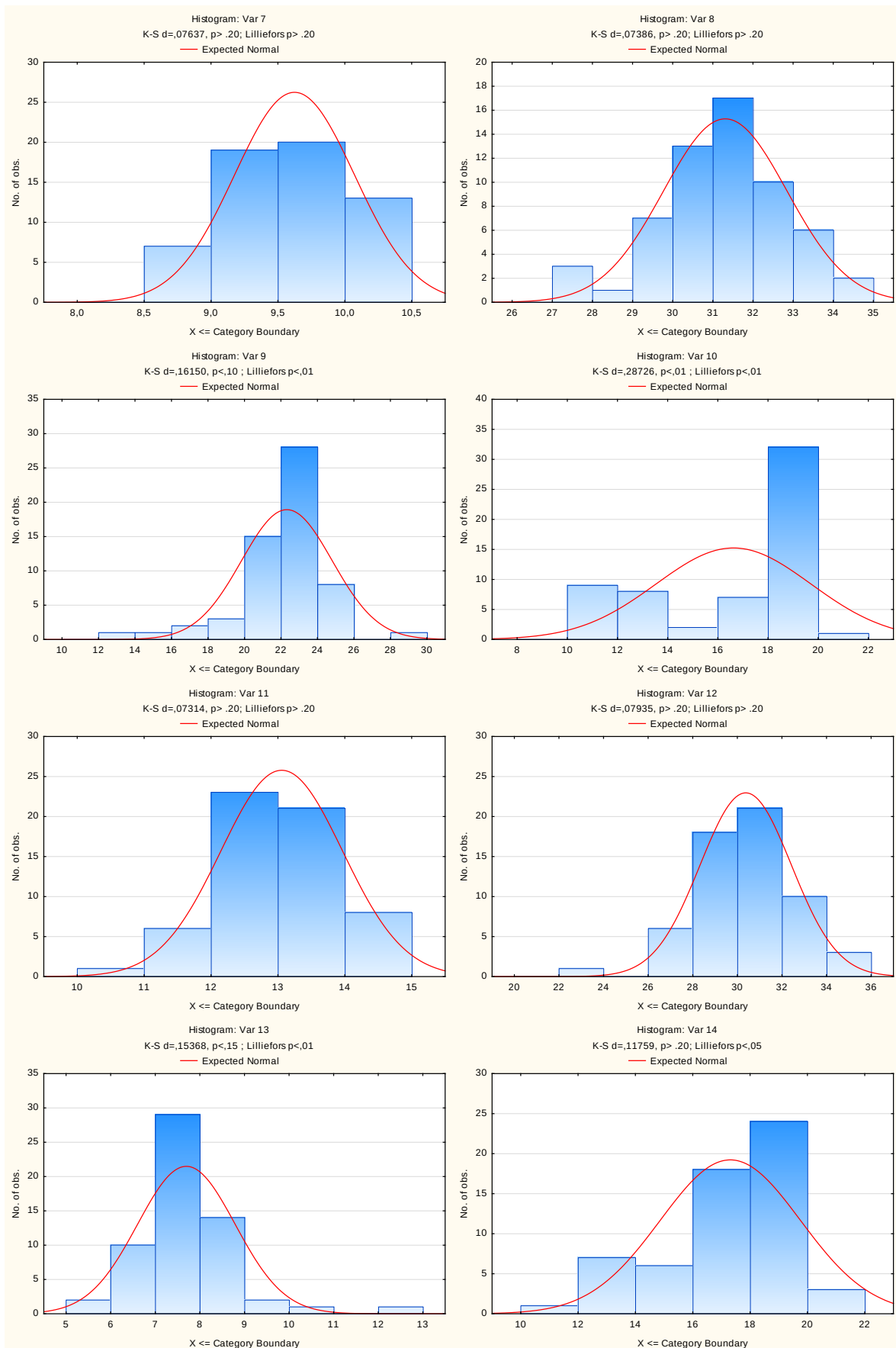
Львівська обл.: @ м. Львів, ботсад Черемшина, руда, n=1, 28.01.03, ЗМЛУ; @ *ibid.*, р-н заводу "Райдуга", руда, n=1, літо 1984-85, вд.; @ *ibid.*, парк культури, біля вул. Гвардійська, руда, n=5, 1990–2005, анк.; @ *ibid.*, Шевченківський р-н, гай, руда, n=3, травень, 2004, анк.; @ *ibid.*, вул Менделєєва, ботсад, руда, n=1, літо, 2004 р., анк.; @ *ibid.*, вул. Г. Чупринки, дендропарк, руда, n=1, червень, 2005, анк.; @ *ibid.*, вул Кобилянської, сквер, руда, n=2, літо, 2004 р., анк.; @ с. Новий Став, руда, n=1, 13.08.49, ЗМЛУ; @ Сколівський р-н, с. Либохори, смерековий ліс, чорна, n=3, зима, 1998, анк.; @ смт. Турка, чорна, n=2, літо, 2004 р., анк.; @ *ibid.*, Яворвський р-н, смт. Янів, сад, руда, n=1, червень, 2003 р., анк.; @ *ibid.*, *ibid.*, ПЗ "Розточчя", садиба, мішаний ліс, руда, n=3, весна, 2003 р., анк.; @ с. Старий Розділ, парк, руда, n=3, літо 1999, вд.; @ Винниківський р-н, с. Сихів, руда, n=1, 21.11.49, ДПМУ, № 1320, шкірка без черепа; @ *ibid.*, руда, n=1, 21.11.49, ДПМУ, № 1320, шкірка без черепа; @ Перемишляни, руда, n=1, Січ.52, ДПМУ (№ 76/2, шкірка без черепа); @ *ibid.*, n=1, Лют.52, ДПМУ (шкірка № 1391, без черепа); @ Івано-Франківський р-н, с. Страдч, руда, n=1, 25.01.53, ДПМУ (№ 1336, череп № 2563); @ с. Сиворичі, руда, n=1, 6.12 54, ДПМУ (шкірка № 1337, череп № 2985); @ м. Старий Самбір, руда, n=1, 2004, опит; @ Глинянський р-н, с. Ясенівка, руда, n=1, 07.10.51, ДПМУ (№ 1322/1, череп № 1940); @ *ibid.*, руда, n=1, 10.11.51, ДПМУ (№ 1322, череп № 1941); @ *ibid.*, смерековий ліс, руда, n=1, 29.11.51, ДПМУ (№ 1322/3, череп № 1967); @ Яворівське лісництво, Рава-Руське ДЛГ, руда, n=1, 2004, опит.; @ Стрийське ДЛГ, руда, n=184, 2004, опит; @ Турківське ДЛГ, руда, n=91, 2004, опит; @ Басівське лісництво, руда, n=1, 11.09.55, ДПМУ (№ 1338, череп № 3017); @ с. Славське, перевал, ялиновий ліс, чорна, n=1, 19.08.55, ЗМУУ (тушка).

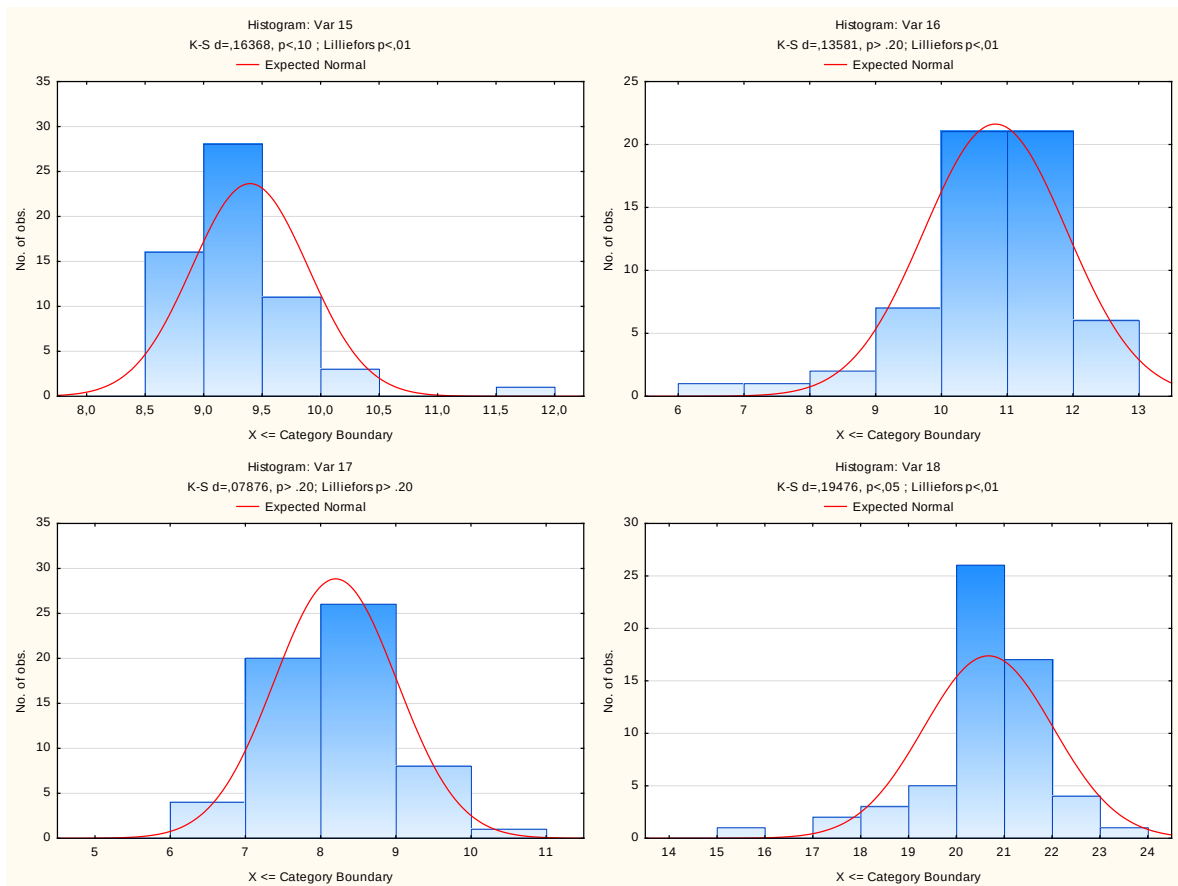
Румунія (Південні Карпати): @ р. Лібан, г. Харчіта, чорна, n=1, 24.09.57, ДПМУ (№ 1332/2, череп без номеру); @ *ibid.*, г. Ретезат, чорна, n=1, 3.03.56, ДПМУ (№ 1332/1, 230756 № 2).

Додаток 3

Гістограми кожної із 18 краніометричних ознак на нормальність вибірки трьох кольорових форм вивірки звичайної







Додаток 4

Опис ділянок, де було проведено спостереження

м. Ужгород, ботанічний сад Ужгородського національного університету. 2007 року у ботанічному саду (м. Ужгород) мешкала пара коричневих вивірок. Позаминулого року сюди заходила червона вивірка. Цього року (2008, 2009), на жаль, спостереження було проведено лише за одною особиною вивірки. Друга вивірка була вбита студентами і забрана співробітниками музею до колекції. Найбільше приваблює сім'ю вивірок на цій ділянці великий старий горіх, що росте у господарському дворі, і знаходиться через дорогу від ботанічного саду. Так, кормовий столик вивірок знаходиться під великою сосною, біля якої розкидано значну кількість погризенних волоських горіхів. Дивним є те, що вивірка їсть не насіння шишок з цього дерева, а надає перевагу горіхам.

Ужгородський Боздошський парк. Тут зафіксовано всього 4 записи про вивірок, 3 з яких належать чорній (коричневій) формі та один – червоній. 2006 року у парку мешкало 3–4 сім'ї вивірок. Проте із початком розбудови парку 2005 року і перетворенню його на новий елітний житловий район, вивірки почали зникати. Так, 2007 року на цій території спостерігали вже одну особину чорної вивірки, а 2008 року вивірок не виявлено. У 2009 році в Боздошському парку постійно перебувала лише одна особина чорної вивірки та одна світла (коричнева+червона форми).

У 2004 році тут було знайдено одне гайно на висоті близько 15 метрів. 2006 року знайдено ще одне, якого в 2004 році не було. Живляться тут вивірки грабовими й буковими горішками та насінням шпилькових дерев, що ростуть безпосередньо у парку, проте достатньої кількості корму ці дерева не забезпечують, судячи із реєстрації тут лише 1-ї особини.

2006 року у парку мешкало 3-4 сім'ї вивірок. Дану територія може бути

прикладом такої із діючим посиленням антропогенним навантаженням, попри те, що парк не вирубується і кормова база для вивірки суттєво не знищується, тварина з'являється рідко на цій території. У парку проходять різні атракціони, багатолюдно і шумно. Вивірки у 2009, 2012, 2019 році спостерігалися на тихих локаціях у парку, далеко від атракціонів і натовпу.

м. Ужгород, де проведено одиночні дослідження: два лісопарки у мікрорайоні «Шахта»; лісопарк поблизу словацького кордону, парк ім. М. Горького, або Комсомольський парк; «парк Підзамковий», сквери (всі невеликі зелені ділянки міста та поодинокі дерева по обидва боки доріг, поблизу будинків тощо), цвинтарі: старий цвинтар на вул. Капушанська та діючий цвинтар трохи нижче від готелю «Світанок».

Лісопарки у мікрорайоні «Шахта». Усього наявні 10 записів. Темно-коричневі вивірки – 5 спостережень, коричнева – 3 спостереження та червоні – 2 записи. Лісопарки в мікрорайоні «Шахта» відокремлені один від одного забудовами та дорогою. Один лісопарк представлений насадженнями сосни й смереки, інший – бука. У соснових насадженнях спостерігали чорних і червоних вивірок, у букових – лише особин темно забарвлених. Ці ж вивірки часто трапляються у різних зелених зонах мікрорайону «Шахта» за межами названих лісопарків. Протягом 2011–2012 рр. тут постійно реєстрували 3 сім'ї чорних вивірок, які живуть тут у гайнах.

Лісопарк поблизу словацького кордону. Єдиний запис 2002 року щодо темно-забарвлених вивірок. Лісопарк представлений буковими та дубовими насадженнями.

У парку ім. М. Горького (Комсомольський) вивірок спостерігали лише в 2004 році, улітку та восени. Усього є 4 записи, 3 з яких належать вивіркам чорної (коричневі) форми. У вересні 2004 р. спостерігали також одну руду (червону) особину. Парк представляє собою невелику площу із насадженнями бука й дуба приблизно одного віку. Очевидно присутність вивірки у цьому парку є випадковою. Чорні вивірки трапляються тут час від часу, очевидно з метою перевірити

достатність врожаю на деревах.

У Ботанічному саду ДВНЗ «Ужгородський національний університет» всього за період 2004–2008 років зроблено 7 записів/спостережень вивірок звичайних. Два із них належать вивіркам проміжної, або темної форми, інші – чорній формі цього виду. У 2004 році в саду бачили одразу 5 особин чорних вивірок (дорослі і молоді особини), 2006 року тут мешкали вже 4 вивірки, одна з яких була темної форми. Наприкінці 2006 року було отримано інформацію про загибель однієї чорної вивірки, самки, яку працівники зоологічного музею Ужгородського національного університету долучили до колекції. Разом з цим, у 2007 та 2008 роках у саду спостерігали тільки одну чорну вивірку. Очевидно, молоді особини вже репродуктивного віку, яких бачили у попередні роки, покинули сад. Попри те, що у ботанічному саду представлено високе видове різноманіття дерев і кущів – основним осіннім кормом вивірки тут є плоди волоського горіха, що росте за територією саду, через дорогу. Цікавим є те, що кормовим столиком, на якому вивірка їсть ці горіхи, є велика стара американська сосна, що росте на території саду.

У парку Підзамковий зареєстровано 3 знахідки чорних вивірок, кожна з яких у різні роки: травень 2006, жовтень 2007 та жовтень-листопад 2008 років. Живляться вивірки у парку плодами кінського каштану та волоського горіха. Оскільки в кожен із зазначених вище років зареєстровано лише одну особину вивірки, то можна припустити, що в парку мешкає лише одна вивірка, і всі записи належать спостереженням за однією й тою ж вивіркою. Зі слів працівників Ужгородського Замку тут постійно живе 1–2 чорні вивірки, скоріше темнозабарвлені, коричневі.

Сквери міста. Усього зроблено 20 записів. З них 15 спостережень чорних вивірок, 4 – червона та 1 запис належить реєстрації рудої вивірки. Очевидно, всі відзначені особини темної форми насправді є коричневої форми, оскільки спостерігачі описують їх як темно-коричневих, майже чорних за забарвленням. У 2002 та 2005 роках зареєстровано спостереження однієї та двох особин чорної форми відповідно. У 2004 році у скверах міста загалом бачили 37 особин. За анкетними даними тут проживає

одночасно до 20 вивірок. Треба сказати, що при таких загальних значеннях під час проведення обліків, жодного разу в м. Ужгород не спостерігали більше, ніж 5 особин одночасно. Тому, найбільш імовірно, що у скверах міста 2004 р. було близько 17 особин коричневої форми вивірки. У 2006–2008 рр. спостерігали по дві коричневі вивірки у кожному із скверів. Також 2004 та 2008 року було зареєстровано 4 темні вивірки (3 і 1 особину, відповідно).

Цвинтарі міста. Усього зареєстровано 4 спостереження. Три записи належать чорній формі та 1 – темній. У 2004 році, восени, на кладовищі, бачили дві вивірки, ймовірно пару. 2005 року тут була одна чорна вивірка, яка, очевидно, мешкає на кладовищі постійно. 2008 року спостерігали 1 вивірку, яку зазначали як темну (особис. повід. колишнього студента УжНУ), проте під час уточнення виявилось, що, ймовіріше, це була чорна вивірка. На цвинтарях міста ростуть як листяні дерева: буки, граби, дуби, – так і шпилькові: ялиця, сосна, смерека. Також тут є ряд дерев, з яких вивірка вибирає для поїдання молоді пагони та бруньки, кору. Гайна вивірок тут не знайдено, очевидно тут вони влаштовують гнізда в дуплах.

Свалява (район військового містечка). Зібрано погризи вивірки та проведено ряд обрахунків стосовно кормової потреби вивірки на сезон. До уваги взято також місто загалом, оскільки великих парків у Сваляві немає і вивірка зустрічається у різних частинах міста. Житло цих вивірок ймовірно знаходиться за містом у мішаному лісі. Також взято до уваги реєстрацію вивірки на г. Кичера, де ймовірно є її поселення.

Іршава. Проведено кілька спостережень на окраїні міста, поблизу лісу. Зібрано погризи у місцевому парку.

Великий-Березний (Ужанський Національний Природний парк). Зроблено огляд території парку загалом та визначено кілька ділянок, які являють собою типові біотопи для вивірки. На одній із таких ділянок улітку цього року знайдено кілька погризених ще зелених вивіркою шишок. Всі відібрані біотопи заплановано оглянути детальніше протягом цього року та у січні-лютому за умови невисокого

снігу 2009 року.

с. Нижні Ворота (околиці місцевого ретранслятора), Воловецького району (ялиново-сосновий ліс, який знаходиться на шляху підйому до місцевого ретранслятора). Зібрано погризи та перераховано кількість шишок яка припадає на один столик, на одне дерево. Також у польовому щоденнику зазначено кількість погризенних шишок знайдених тут іншими тваринами та їх відсоток відносно всіх зібраних шишок і шишок, погризенних витвіркою.

м. Рахів (територія Карпатського Біосферного заповідника). Дану територію буде досліджено детальніше протягом зими–весни 2008. Попередньо у лісах Карпатського Біосферного заповідника мешкають чорні та руді вивірки, їх досить значна кількість. Всі поширені у шпилькових лісах.

Проведено також збір даних і в інших районах області (Мукачевський р-н, Виноградівський, Хустський р-ни) та суміжних областях (Турківський, Сколівський р-ни Львівської області), м. Галич, Івано-Франківської області), також взято до уваги окремі повідомлення про знахідки вивірок зі Сходу України, зокрема м. Луганська.

Ужанський національний природний парк – Велико-Березнянський р-н (кілька ділянок типового для вивірки лісу в Ужанському Національному Природному парку). Зроблено огляд території парку загалом та визначено кілька ділянок, які являють собою типові біотопи для вивірки. На одній із таких ділянок влітку 2008 року знайдено кілька ще зелених погризенних вивіркою шишок. Також лісникам було роздано анкети, які запропоновано заповнювати під час обходів з метою точного визначення ділянок лісу, де наявні поселення та сім'ї вивірок, оскільки за словами лісників парку вивірки зустрічаються відносно часто, проте поодинокі, переважно по одній особині. Проаналізовано картки спостережень лісників по вивірці і куніці протягом 2007–2009 років.

Окол. с. Нижні Ворота, Воловецького району (ялиново-сосновий ліс, що знаходиться на шляху підйому до місцевого ретранслятора). Територія являє собою

змішаний ялицево-сосновий ліс, у якому мешкає щонайменше одна сім'я вивірок із кількома виводками. Зібрано погризи та досліджено кормову поведінку вивірок. Кормові столики вивірки у цьому біотопі досить великі і луска розкидана на великій площі (3–5 дерев). Таких кормових столиків у лісі 4, два з яких великі (луска і шишки розкидані навколо чотирьох дерев) і два малі (1 і 2 дерев).

Карпатський Біосферний заповідник та Національний Карпатський Природний парк (кілька ділянок смерекового та мішаного лісу, що знаходяться на території). Дана ділянка опрацьована через анкетування і опитування персоналу заповідника та дворазових маршрутних спостережень на території Кузійського масиву поблизу садиби. Влітку 2009 р. зареєстровано одну особину чорної форми на маршруті під г. Маришевська. Проведено спостереження вивірок у м. Рахів, у лісопарку «Буркут», де було зареєстровано два гайна та сім'я найтемнішої – чорної форми вивірок, які займають цю територію більше 30 років. Проведено також збір даних і в інших р-нах області (Мукачевський р-н, Виноградівський, Хустський р-ни) та суміжних областях (Турківський, Сколівський р-ни Львівської області); м. Галич; Карпатський національний природний парк Івано-Франківської області). Також для порівняння взято до уваги окремі повідомлення про знахідки вивірок зі Сходу України, зокрема м. Луганська. Всього опрацьовано близько 1000 знахідок вивірки звичайної у Закарпатті та суміжних областях.

Додаток 5

Середні значення краніометричних ознак, що порівнювали за допомогою критерію Тьюкі

Tukey HSD test; variable МДЧ						
	geo+col or	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,149615	0,894541	0,001949	0,031171
2	b	0,149615		0,796341	0,967848	0,505469
3	c	0,894541	0,796341		0,313338	0,163075
4	d	0,001949	0,967848	0,313338		0,662578
5	g	0,031171	0,505469	0,163075	0,662578	

Жирним кольором виділено статистично достовірні результати обчислень.

Tukey HSD test; variable КБЧ						
	geo+col or	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,710157	0,998504	0,195843	0,081565
2	b	0,710157		0,714570	0,996120	0,391848
3	c	0,998504	0,714570		0,359729	0,090277
4	d	0,195843	0,996120	0,359729		0,440327
5	g	0,081565	0,391848	0,090277	0,440327	

Tukey HSD test; variable ДЛЧЧ						
	geo+col or	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,654258	0,709496	0,915411	0,730919
2	b	0,654258		1,000000	0,286453	0,992002
3	c	0,709496	1,000000		0,347610	0,991468
4	d	0,915411	0,286453	0,347610		0,512370
5	g	0,730919	0,992002	0,991468	0,512370	

Tukey HSD test; variable ДМЧЧ						
	geo+col or	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,850336	0,852967	0,497124	0,450671
2	b	0,850336		0,470709	0,194851	0,232406
3	c	0,852967	0,470709		0,999925	0,848576
4	d	0,497124	0,194851	0,999925		0,846954
5	g	0,450671	0,232406	0,848576	0,846954	
Tukey HSD test; variable МІІІ						
	geo+col or	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,228225	0,993794	0,044385	0,897268
2	b	0,228225		0,659164	1,000000	0,998749
3	c	0,993794	0,659164		0,488979	0,974173
4	d	0,044385	1,000000	0,488979		0,998060
5	g	0,897268	0,998749	0,974173	0,998060	
Tukey HSD test; variable ДВД						
	geo+col or	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,999927	0,532431	0,425349	0,999770
2	b	0,999927		0,617254	0,616865	0,999274
3	c	0,532431	0,617254		0,997347	0,960233
4	d	0,425349	0,616865	0,997347		0,982804
5	g	0,999770	0,999274	0,960233	0,982804	

Tukey HSD test; variable АДБКЗ						
	geo+color	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,681988	0,993988	0,969464	0,989440
2	b	0,681988		0,952703	0,913793	0,786912
3	c	0,993988	0,952703		1,000000	0,963970
4	d	0,969464	0,913793	1,000000		0,946861
5	g	0,989440	0,786912	0,963970	0,946861	
Tukey HSD test; variable СІІІ						
	geo+color	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,832815	0,231652	0,043394	0,410657
2	b	0,832815		0,879315	0,804999	0,808875
3	c	0,231652	0,879315		0,999996	0,989690
4	d	0,043394	0,804999	0,999996		0,981458
5	g	0,410657	0,808875	0,989690	0,981458	

Tukey HSD test; variable ПIII						
	geo+color	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,157467	0,459318	0,041279	0,459969
2	b	0,157467		0,991515	0,999884	0,996780
3	c	0,459318	0,991515		0,995276	0,969054
4	d	0,041279	0,999884	0,995276		0,990668
5	g	0,459969	0,996780	0,969054	0,990668	
Tukey HSD test; variable ИИМHB						
	geo+color	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,997880	0,995678	0,999594	0,983955
2	b	0,997880		0,999996	0,989814	0,963912
3	c	0,995678	0,999996		0,984467	0,957034
4	d	0,999594	0,989814	0,984467		0,991923
5	g	0,983955	0,963912	0,957034	0,991923	
Tukey HSD test; variable ДЧОЛ						
	geo+color	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,347105	0,999995	0,997375	0,097283
2	b	0,347105		0,604649	0,489837	0,630780
3	c	0,999995	0,604649		0,999851	0,159031
4	d	0,997375	0,489837	0,999851		0,130658
5	g	0,097283	0,630780	0,159031	0,130658	
Tukey HSD test; variable ДНЦ						
	geo+color	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,524644	0,998461	0,009225	0,652977
2	b	0,524644		0,847881	0,848085	0,991103
3	c	0,998461	0,847881		0,209575	0,805181
4	d	0,009225	0,848085	0,209575		0,999989
5	g	0,652977	0,991103	0,805181	0,999989	
Tukey HSD test; variable ДНД						
	geo+color	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,994981	0,869819	0,443903	0,999998
2	b	0,994981		0,987094	0,905969	0,999881
3	c	0,869819	0,987094		0,999331	0,989360
4	d	0,443903	0,905969	0,999331		0,965044
5	g	0,999998	0,999881	0,989360	0,965044	

Tukey HSD test; variable MBHII						
	geo+color	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,997290	0,764081	0,038853	0,682705
2	b	0,997290		0,716033	0,104180	0,626075
3	c	0,764081	0,716033		0,896348	0,978351
4	d	0,038853	0,104180	0,896348		0,999985
5	g	0,682705	0,626075	0,978351	0,999985	
Tukey HSD test; variable AДHK3						
	geo+color	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,999601	0,779094	0,959781	0,918650
2	b	0,999601		0,928886	0,952119	0,961778
3	c	0,779094	0,928886		0,485133	0,999910
4	d	0,959781	0,952119	0,485133		0,796235
5	g	0,918650	0,961778	0,999910	0,796235	
Tukey HSD test; variable IIБK(						
	geo+color	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,999571	0,999995	0,743615	0,107678
2	b	0,999571		0,999967	0,958178	0,119225
3	c	0,999995	0,999967		0,932905	0,148676
4	d	0,743615	0,958178	0,932905		0,032599
5	g	0,107678	0,119225	0,148676	0,032599	
Tukey HSD test; variable ДБК						
	geo+color	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,996269	0,963983	0,692010	0,742991
2	b	0,996269		0,998925	0,973880	0,877191
3	c	0,963983	0,998925		0,999011	0,940272
4	d	0,692010	0,973880	0,999011		0,961520
5	g	0,742991	0,877191	0,940272	0,961520	
Tukey HSD test; variable БЧ						
	geo+color	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	a		0,005821	0,003264	0,011254	0,212596
2	b	0,005821		0,997792	0,800793	0,999970
3	c	0,003264	0,997792		0,610727	0,999982
4	d	0,011254	0,800793	0,610727		0,946129
5	g	0,212596	0,999970	0,999982	0,946129	

Результати дисперсного та кластерного аналізів

За результатами дисперсійного аналізу вплив кольору виявився наступним: (Wilks 'Lambda = 0,281; $p = 0,02$). Приклад із довжиною чола та ширини барабанної камери показані на рисунках 1, 2.

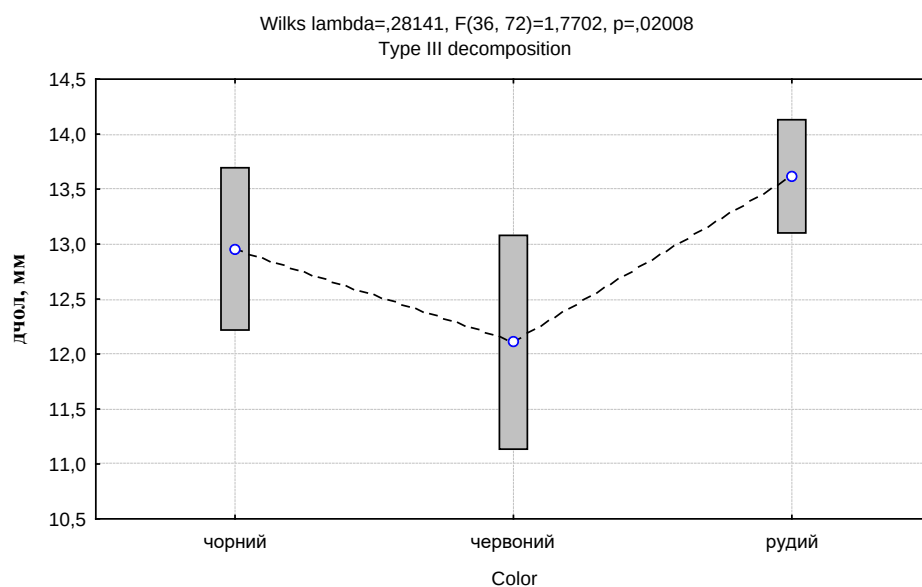


Рис.1. Показники мінливості кольорових форм вивірки за довжиною чола.

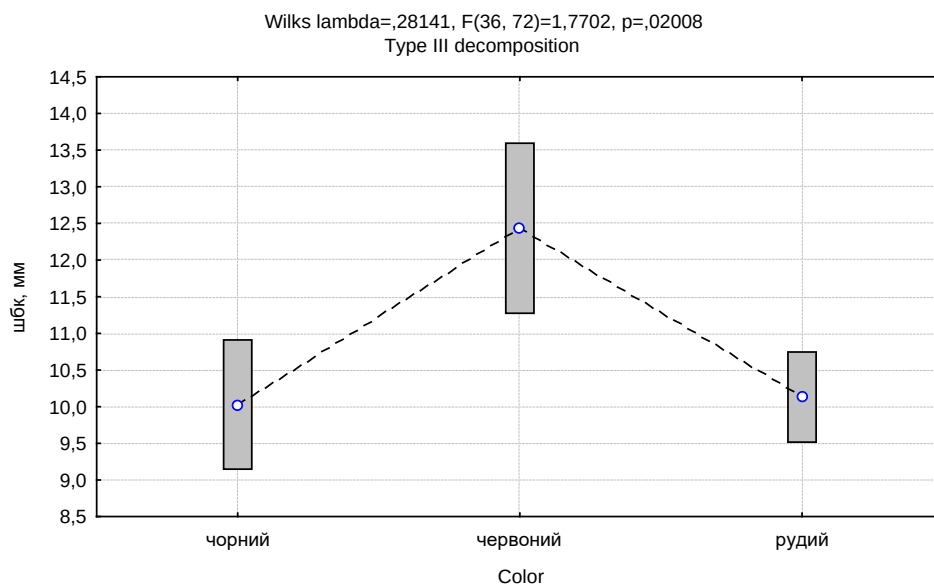


Рис. 2. Показники мінливості кольорових форм вивірки за шириною барабанної камери.

Максимальний вплив цього фактору встановлений для висоти черепа, ширини барабанної камери, довжини чола (15,97% – 13,60% від загальної дисперсії). Зокрема отримані дані свідчать про те що довжина чола найбільша у рудих вивірок, а ширина барабанної камери – у червоних. На мінливість інших краніометричних ознак фактор забарвлення впливає слабо і його доля становить менше 10% від загальної дисперсії. Також варто відзначити що вплив цього фактора на мінливість 6 з 18 досліджуваних ознак (ДВД, СШ, ШМНВ, ДНД, МВНЩ, ДБК) трохи більше 1% і не є статистично достовірним. Тобто абсолютні значення цих ознак у різних кольорових форм вивірок суттєво не відрізняються.

За допомогою кластерного аналізу 11 (Довжина чола), 16 (Ширина барабанної камери) 18 (Висота черепа) ознак, які показали найбільшу мінливість показано міру схожості кольорових форм вивірки за цими ознаками (рис. 3).

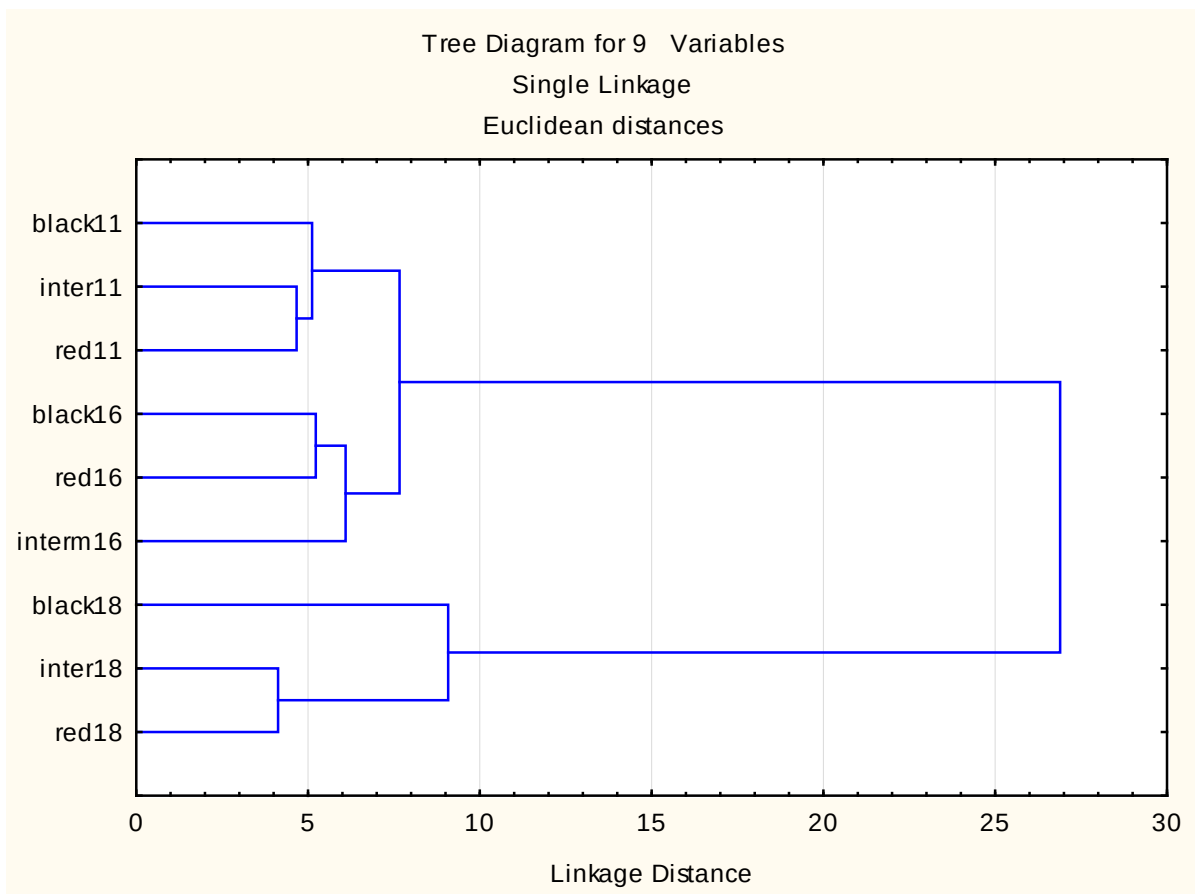


Рис. 3. Схожість кольорових форм за трьома ознаками 11, 16, 18.

За ознакою 16 (Ширина барабанної камери) найбільше відрізняється від інших червона (проміжна) форма вивірки, за двома іншими проаналізованими ознаками – чорна. Також варто зауважити, що ознака 18 (Висота черепа) має відокремлену позицію і розташована у другому кластері.

Географічна мінливість вивірки згідно статистичних розрахунків

Достовірний вплив географічної мінливості виявлено для 13 (Довжина нижньої діастеми) з 18 (Висота черепа) краніометричних ознак (Wilks 'Lambda = 0,309; $p = 0,04$). Максимальний вплив фактору відмічений для 16 (Ширина барабанної камери) 2 (Кондилобазальна довжина) черепа та 11 (довжини чола) і 4 (Мозкової частини черепа) – 10,28% – 7,44% (табл. 1).

Таблиця 1.

Частки дисперсії різних форм групової мінливості краніометричних ознак

Ознака		Частка дисперсії, %			
		Регіон	Колір	Стать	Інші форми мінливості
1	МДЧ	6,48%	6,08%	9,93%	65,19%
2	КБЧ	10,04%	4,23%	11,51%	72,24%
3	ДЛЧЧ	0,37%	5,33%	3,62%	85,20%
4	ДМЧЧ	8,87%	3,26%	0,69%	85,90%
5	МШ	2,17%	6,37%	2,60%	84,20%
6	ДВД	2,65%	1,07%	9,44%	83,04%
7	АДВКЗ	2,49%	3,80%	1,16%	94,96%
8	СШ	1,76%	0,84%	11,27%	75,52%
9	ПШ	0,30%	7,09%	12,71%	76,33%
10	ШМНВ	0,81%	0,53%	0,83%	98,01%
11	ДЧОЛ	7,44%	13,60%	2,55%	84,72%
12	ДНЦ	2,23%	3,04%	0,35%	81,73%
13	ДНД	0,60%	1,12%	0,45%	93,64%
14	МВНЦ	3,76%	0,34%	4,88%	78,15%
15	АДНКЗ	1,60%	3,06%	5,81%	88,23%
16	ШБК	10,28%	14,07%	0,11%	84,92%
17	ДБК	1,56%	1,58%	4,37%	90,95%
18	ВЧ	0,20%	15,97%	13,40%	62,07%

Примітка: достовірні значення відмічено напівжирним шрифтом

Приклади впливу фактора для ширини барабанної камери та конділобазальної довжини черепа показано на рисунках 4 та 5. Дещо менше даний фактор впливає на 1 (Максимальна довжина черепа).

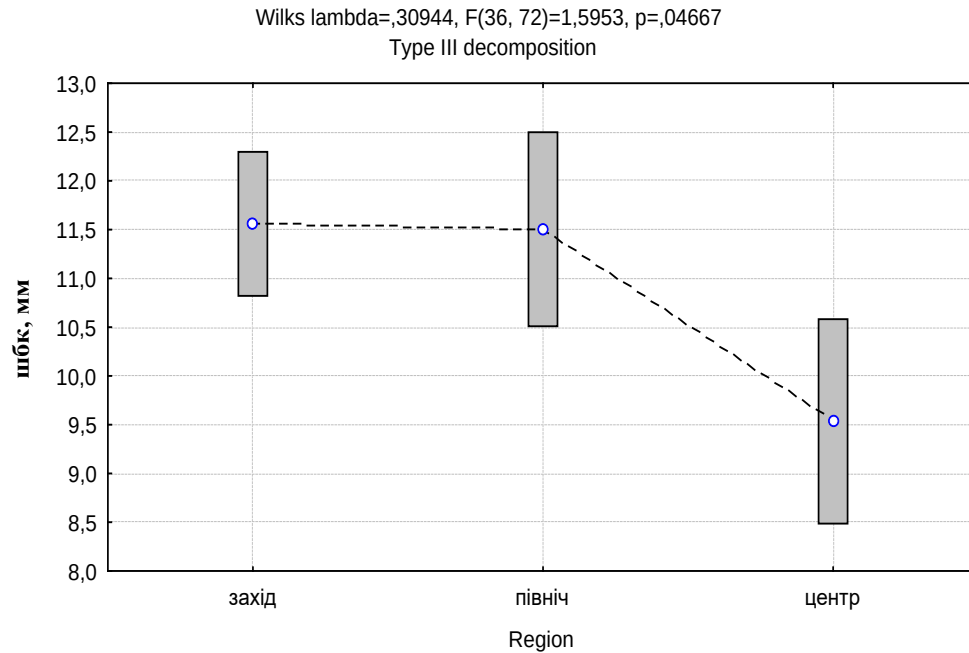


Рис. 4. Вплив географічного розподілу на ширину барабанної камери.

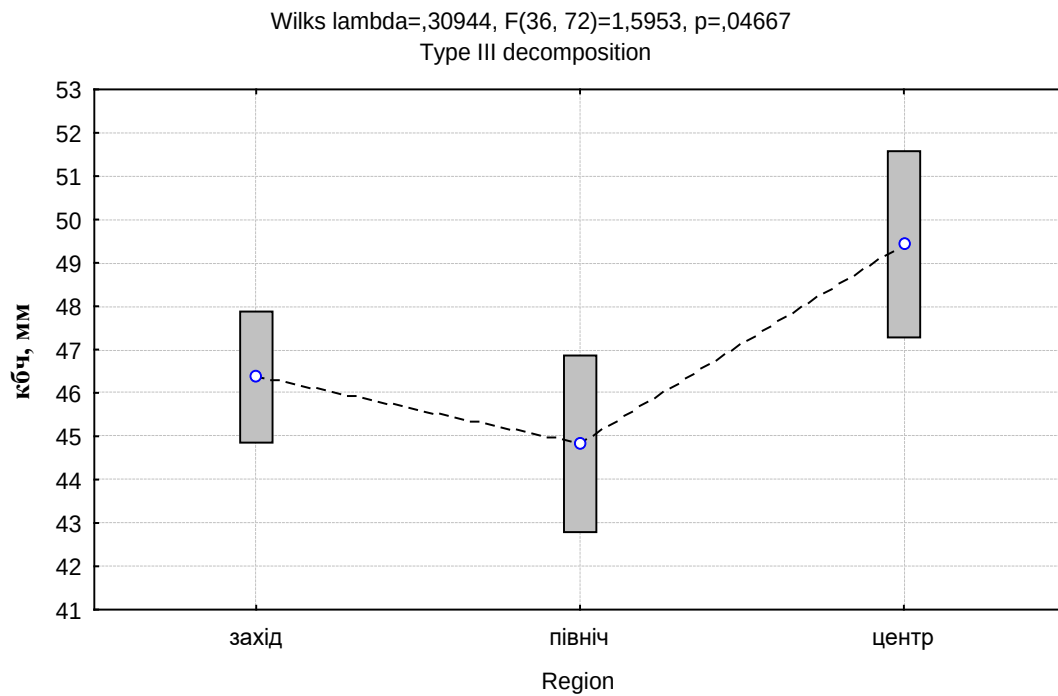


Рис. 5. Вплив географічного розподілу на конділобазальну довжину

Варто відзначити те, що абсолютний розмір названих ознак змінюється у напрямі від заходу до центру. Зокрема, ширина барабанної камери є найбільшою у вивірок з півночі, і найменшою у вивірок з центральної частини України. Розміри наступних ознак (кбч, дмчч, дчол), навпаки, поступово збільшуються в напрямі від заходу до центру, досягаючи середнього розміру у північних вивірок. Вплив географічної мінливості на інші ознаки незначний і не перевищує 5% від загальної дисперсії (див. табл. 1). Для 5 ознак (длчч, пш, днд, вчшмнв) частка дисперсії є меншою 1%, тобто статистично достовірного впливу нами не виявлено.

За допомогою кластерного аналізу проаналізовано на скільки схожі між собою вивірки із заходу, півночі та центру України. Очевидним є із рисунку 6, що вивірки із центру за ознакою 16 відрізняються від західних і північних, а за ознакою 2 вони більше подібні до західних і північних вивірок, що близькі між собою за ознакою 1.

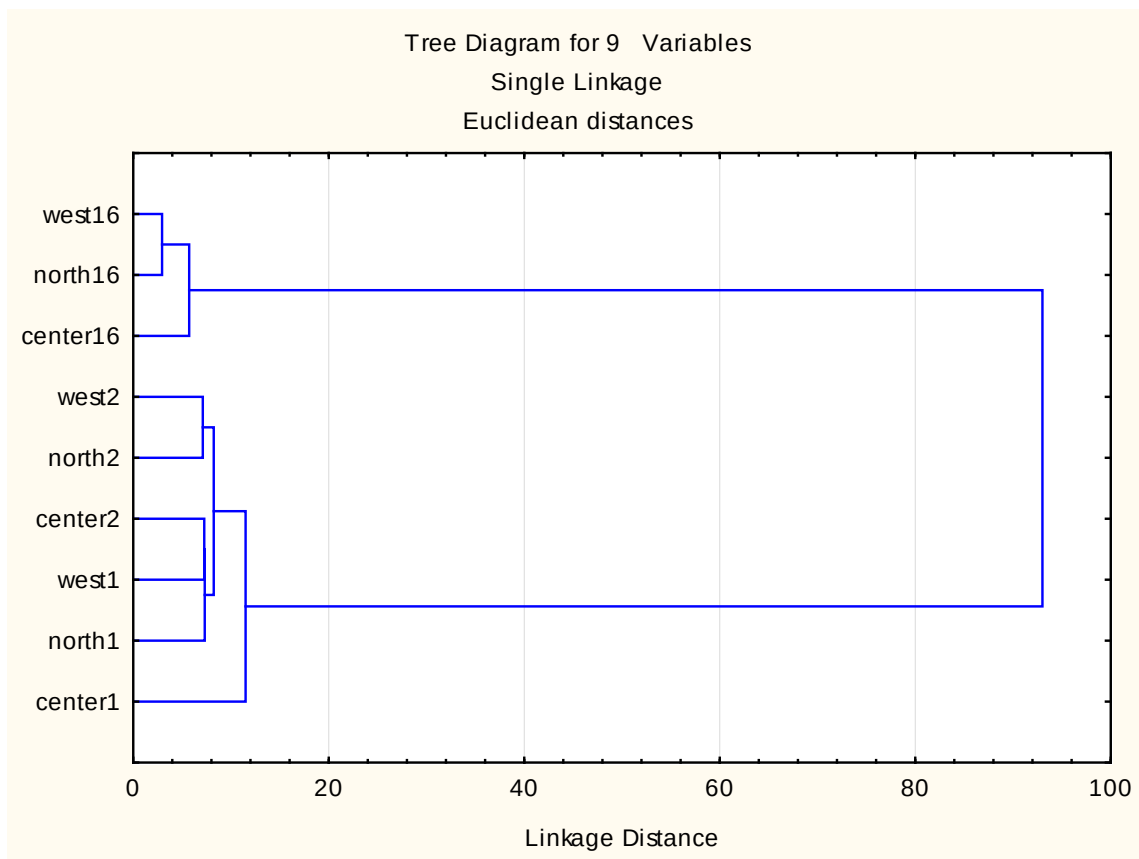


Рис. 6. Схожість морфологічних ознак вивірок за географією їх поширення.

Остання морфологічна ознака для вивірок із центральних областей розміщена відокремлено від групи вивірок із півночі та заходу за ознаками 1 і 2. Такий розподіл може пояснювати те, що як на заході, так і у центральних областях поширені щонайменше дві кольорові форми, і лише на півночі реєструвал одну форму – рудих вивірок.

В цілому кольорові форми вивірок розділені просторово і мають певне перекриття. Причому це перекриття спостерігається між чорною і рудою формами, червона форма знаходиться поблизу, але точки не заходять ні в одну із сусідніх хмар. Оскільки у одній хмарі є чорні із м. Ужгород і чорні з м. Рахів і руді з м. Львів і руді з м. Ів. Франківськ, то можна сказати, що просторове їх розміщення безпосередньо на колір вивірок не впливає, тобто має місце дія іншого, або кількох факторів у комплексі.

Згідно окремих показників є три, що розрізняють форми за географічним аспектом. Це 1,2, 16. За результатами кластерного аналізу ознака 16 є відмежованою у окремий кластер, а вивірки з центру добре розрізняються за максимальною довжиною черепа (ознака 1) і шириною барабанної камери (ознака 16). Проте очевидно є внесок розподілу кольорових форм за географічним фактором, оскільки між ознаками 1 і 2 із різних географічних регіонів виникло групування ознак. Дискримінантний аналіз показує чітке розходження хмар за географічним фактором, а відстань Махалобіса у цьому аспекті показує найбільшу відстань між вивірками із заходу та півночі. Дослідження різної кількості ознак при дискримінантному аналізі показує, що найкращі результати між кольоровими формами спостерігаються, коли до уваги брали всі можливі ознаки. Згідно критерію Стюдента, щоб побачити різницю між різними популяціями вивірок знадобилася неоднакова кількість ознак:

– чорна/руда = 2 ознаки – розрізняються найкраще і перекриття хмар між цими популяціями найменше. У Карпатському регіоні просторово ці дві кольорові форми значно віддалені одна від одної. Чорні вивірки поширені високо в горах і

на території зелених зон населених пунктів, руді – характерні для низовини регіону і для зелених зон міст у цих висотах. Разом ці кольорові форми зустрічаються рідко і переважно у населених пунктах;

– руда/червона=4 ознаки – добре розрізняються, перекриття хмар до 10%. У природі відмежовані географічно, в Українських Карпатах разом зустрічаються на рівні нижньої межі передгір'їв, а також у населених пунктах, розташованих у межах цих висот;

– червона/чорна=9 ознак – розрізняються найменше, проте достовірно достатньо, і помітно. У природних умовах Українських Карпат зустрічаються поряд у межах нижніх гірських висот та верхньої межі передгір'їв, дуже часто, майже постійно їх можна побачити разом у зелених зонах гірських населених пунктів. Тенденція така, що чим ближче географічно знаходяться кольорові форми, тим більшу сукупність морфологічних ознак треба, щоб відрізнити їх між собою. Імовірно, беручи до уваги результати проведених досліджень, різниця між коричневими і чорними вивірками буде проявлятися при сукупній відмінності не менше 12-ти ознак із 18 досліджених. Тобто достовірної різниці побачити на даному етапі кольорового поліморфізму між найближчими кольоровими формами буде неможливо. Якщо це так, то така закономірність відповість на запитання: чому між близькими кольоровими формами вивірок у Карпатах (чорні і коричневі) при проведених генетичних і морфологічних дослідженнях не спостерігали відмінностей і генетична диференціація різних кольорових форм залежить від географічної компоненти й відповідає рівню між популяційної [9, 221, 244]. Різниця між популяціями виявляється більшою, ніж всередині популяцій. Отже, кольорові форми вивірок добре розрізняються за рядом ознак, проте форми настільки близькі, що максимальні значення ознак становлять менше одиниці і тільки накопичена кумулятивна відмінність дозволяє розсунути хмари (отримані при дискримінантному аналізі). А географічно проміжна кольорова форма виявляється проміжною і за результатами дискримінантного аналізу. З огляду на це, можна

припустити подальшу кольорову і морфологічну диференціацію чорної форми вивірок, беручи до уваги той аспект, що у Карпатському регіоні чорнозабарвлені вивірки приурочені до гірської і високогірної місцевості і є відносно ізольованими від інших кольорових форм. Три кольорові форми мають стабілізовані морфотипи, так як у багатовимірному просторі їхні профілі (хмари) майже не перекриваються. Зустрічаються вони разом із іншими кольоровими формами лише у нижніх географічних висотах свого поширення. До того ж мають широку нішу у цьому регіоні у межах своєї гільдії.

Факторний аналіз. Кольорова та географічна мінливість вивірки

Згідно проведеного факторного аналізу за всіма краніометричними ознаками та вимірами тіла, виявляли ознаки, що підпадають під вплив факторів (табл. 2).

Таблиця 2.

Факторні навантаження (без обертання), принцип головних компонент.

Виявлені навантаження $p > 0,7$

Ознак и	Фактор - 1	Фактор - 2	Ознак и	Фактор - 1	Фактор - 2
Geo	-0,445655	-0,129492	7	-0,333909	0,112574
form	-0,355256	-0,241241			
f/m	0,134172	-0,593844	8	-0,835739	0,236079
L	-0,782391	0,198068	9	-0,499668	-0,667388
Pl	-0,247152	-0,386153	10	-0,590162	-0,092470
Ca	-0,236927	0,607685	11	-0,480539	-0,404128
Au	-0,008221	-0,337779	12	-0,817132	-0,110788
1	-0,900942	0,190908	13	-0,404961	0,350767
2	-0,713202	0,394862	14	-0,747891	0,144627
3	-0,354814	-0,031099	15	-0,232279	0,489769
4	-0,639880	-0,065017	16	-0,212750	-0,398160
5	-0,359560	-0,556367	17	-0,384920	-0,214562
6	-0,481961	0,406604	18	-0,467695	-0,625803
Expl. Var	6,785492	3,449747	Prp. To tl	0,271420	0,137990

Відмічено достовірні навантаження першого фактору на довжину тіла L ($-0,78$), краніометричні ознаки: 1 – Довжина черепа ($-0,95$) 2 – Кондилобазальна довжина ($-0,71$), 8 – Скулова ширина ($-0,83$), 12 – Довжина нижньої щелепи ($-0,81$), 14 – Максимальна висота нижньої щелепи ($0,74$). Прямої достовірної дії другого фактору незафіксовано. Загальна взаємодія між ознаками (6,7), вплив факторів на всі ознаки (фактор 1 – $0,27$; фактор 2 – $0,13$).

На рисунку 7. показано графічний розподіл взаємодії ознак. Помітно, що ознаки, які підпадають під вплив факторів (див. табл. 2) зайняли ліву третину діаграми. Загалом розподіл ознак на рисунку рівномірний, центральну частину на графіку займає переважна більшість вимірів черепа.

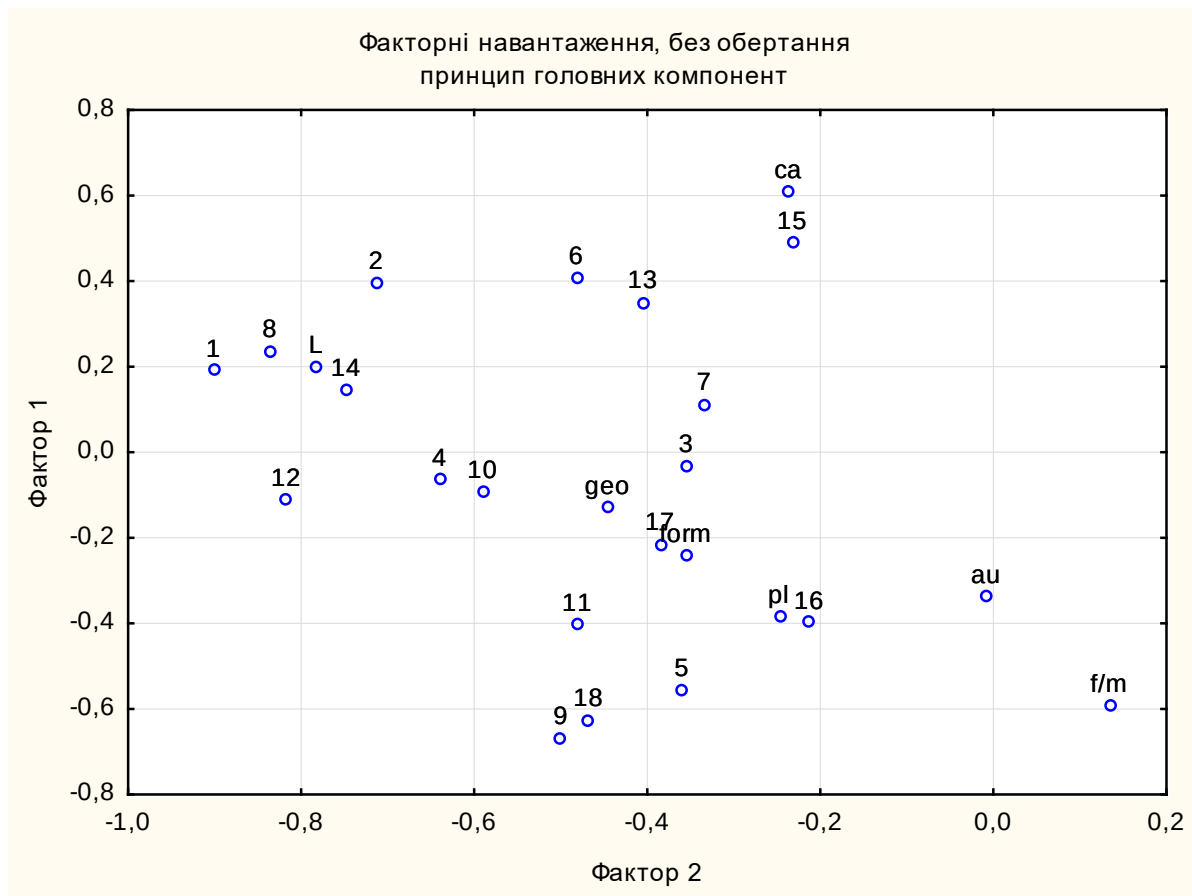


Рис. 7. Розподіл факторних навантажень на краніометричні ознаки черепа та виміри тіла.

У таблиці 3. показано результати факторного аналізу вимірів черепа з урахуванням кольорової форми та регіону її поширення. Кольорові форми аналізували за трьома найбільш мінливими ознаками по цьому фактору (це ознаки 11, 16, 18), а географічний розподіл досліджували за найбільш мінливими ознаками при дії цього фактору (ознаки 1, 2, 16). Було цікавим виявити взаємовплив різних кольорових форм між собою та із їх географічним поширенням. Спільною в аналізі кольорових форм та географії їх поширення є ознака 16 (Ширина барабанної камери).

Таблиця 3.

Результати кореляції. Максимальний вплив факторів. Достовірні взаємодії впливу, виявлені за $p > 0,1$

	black11	inter1 1	red1 1	black1 6	interm1 6	red1 6	west 1	north 1	center 1
black11	0,49	0,38	0,04	-0,09	0,01	0,05	0,17	-0,13	0,46
inter11	0,38	0,74	-0,33	0,03	0,02	0,19	0,13	-0,58	0,21
red11	0,04	-0,33	0,88	-0,43	-0,02	0,29	-0,01	0,59	0,25
black16	-0,09	0,03	-0,43	0,36	0,01	-0,14	-0,08	-0,30	-0,25
interm16	0,01	0,02	-0,02	0,01	0,05	-0,02	-0,01	-0,03	-0,00
red16	0,05	0,19	0,29	-0,14	-0,02	0,89	-0,12	-0,38	-0,11
black18	0,00	-0,00	0,00	0,00	-0,00	-0,00	-0,00	0,01	-0,00
inter18	0,25	0,01	0,22	-0,15	0,01	-0,22	0,12	0,31	0,38
red18	0,35	0,13	0,44	-0,29	-0,01	0,22	0,13	0,18	0,47
west16	-0,09	0,03	-0,43	0,31	0,01	-0,14	-0,08	-0,30	-0,25
north16	-0,14	-0,58	0,20	-0,01	-0,01	-0,62	0,03	0,72	0,13
center16	0,01	0,02	-0,02	0,01	-0,00	-0,02	-0,01	-0,03	-0,00
west2	-0,18	-0,36	0,08	-0,05	-0,00	-0,50	0,04	0,53	0,02
north2	-0,35	-0,53	0,51	-0,23	-0,02	0,02	-0,14	0,63	-0,24
center2	0,26	-0,19	0,39	-0,12	0,00	0,04	0,09	0,22	0,47
west1	0,17	0,13	-0,01	-0,08	-0,01	-0,12	0,22	0,05	0,29
north1	-0,13	-0,58	0,59	-0,30	-0,03	-0,38	0,05	1,00	0,20
center1	0,46	0,21	0,25	-0,25	-0,00	-0,11	0,29	0,20	0,75

	black1 8	inter1 8	red1 8	west1 6	north1 6	center1 6	west 2	north 2	center 2
black11	0,00	0,25	0,35	-0,09	-0,14	0,01	-0,18	-0,35	0,26
inter11	-0,00	0,01	0,13	0,03	-0,58	0,02	-0,36	-0,53	-0,19
red11	0,00	0,22	0,44	-0,43	0,20	-0,02	0,08	0,51	0,39
black16	0,00	-0,15	-0,29	0,31	-0,01	0,01	-0,05	-0,23	-0,12
interm16	-0,00	0,01	-0,01	0,01	-0,01	-0,00	-0,00	-0,02	0,00
red16	-0,00	-0,22	0,22	-0,14	-0,62	-0,02	-0,50	0,02	0,04
black18	0,02	0,01	0,01	0,00	0,01	-0,00	-0,00	0,01	-0,00
inter18	0,01	0,37	0,27	-0,15	0,26	0,01	0,14	-0,00	0,27
red18	0,01	0,27	0,54	-0,29	-0,04	-0,01	-0,12	-0,01	0,37
west16	0,00	-0,15	-0,29	0,36	-0,01	0,01	-0,05	-0,23	-0,12
north16	0,01	0,26	-0,04	-0,01	0,90	-0,01	0,54	0,30	0,35
center16	-0,00	0,01	-0,01	0,01	-0,01	0,05	-0,00	-0,02	0,00
west2	-0,00	0,14	-0,12	-0,05	0,54	-0,00	0,50	0,30	-0,01
north2	0,01	-0,00	-0,01	-0,23	0,30	-0,02	0,30	0,79	-0,14
center2	-0,00	0,27	0,37	-0,12	0,35	0,00	-0,01	-0,14	0,93
west1	-0,00	0,12	0,13	-0,08	0,03	-0,01	0,04	-0,14	0,09
north1	0,01	0,31	0,18	-0,30	0,72	-0,03	0,53	0,63	0,22
center1	-0,00	0,38	0,47	-0,25	0,13	-0,00	0,02	-0,24	0,47

За шириною барабанної камери чорна форма підпадає під вплив рудої по ознакам 11 (-0,43), та 16 (-0,14), також проміжної за ознакою 18 (-0,15). Чорні форми взаємозалежні за ознаками 16 і 18 (-0,29) (табл. 3). На руду кольорову форму за ознакою 16 виявлено достовірний вплив проміжної форми за ознаками 11 (0,19), 18 (-0,22), рудої за ознаками 11 (0,29) та 18 (0,22) й чорної за ознакою 16 (-0,14). Проміжна форма за ознакою 16 під вплив факторів не підпадає. Щодо географічного розподілу кольорових форм за ознакою 16: Чорні вивірки за краніометричною ознакою 16 підпадають під вплив вивірок із заходу за цією ж ознакою із показником (-0,43) та півночі (-0,23) і центру (-0,12) за ознакою 2, також із півночі та центру за ознакою 1 (-0,38 та -0,11 відповідно). На рисунку 8 показано розподіл факторних навантажень на 18 краніометричних ознак черепа різних кольорових форм залежно від їх географії поширення.

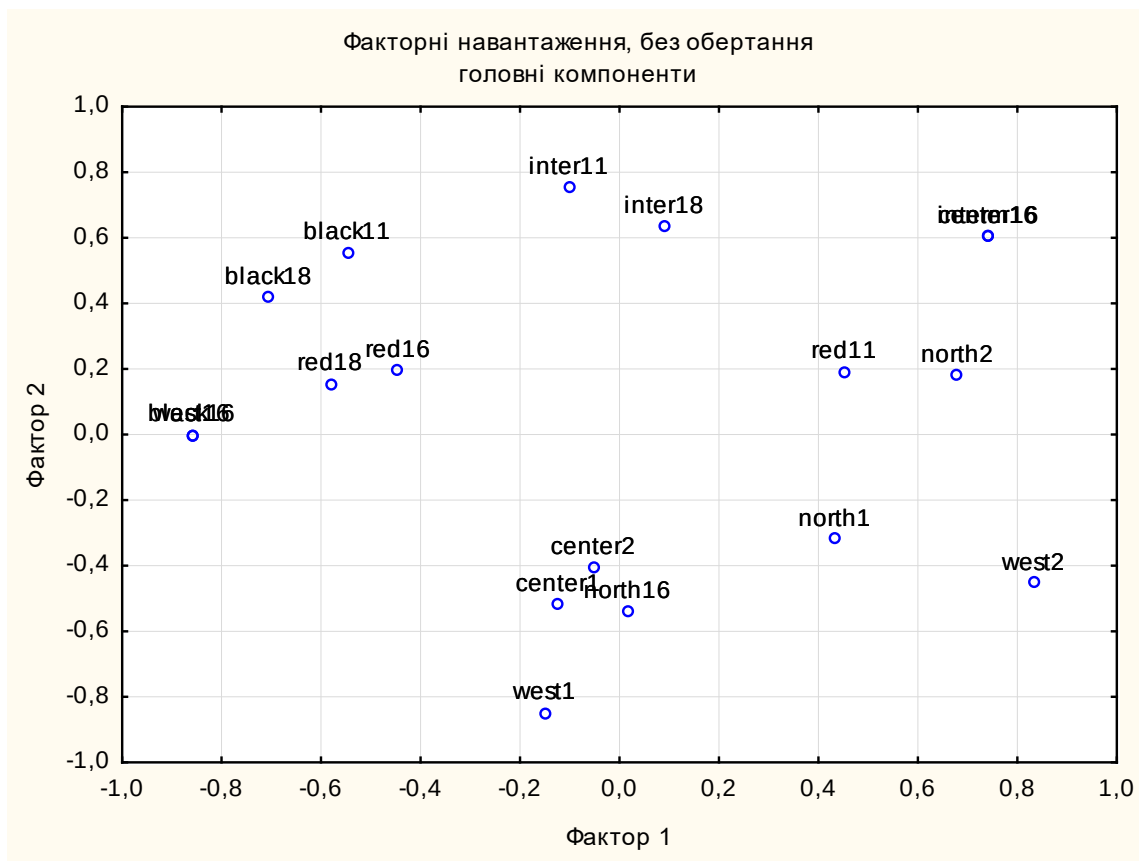


Рис. 8. Розподіл факторних навантажень кольорових форм вивірок та їх географічного поширення за 18 краніометричними ознаками.

У лівій частині діаграми сконцентровані кольорові форми, у центрі знаходяться проміжні кольорові форми та вивірки з центральних і північних регіонів, права частина рисунку містить рудих та проміжних вивірок та особин, поширених на півночі. Західні вивірки займають центральну і праву позицію на рисунку. Чорні і руді вивірки за 11 та 18 ознакою підпадають під більший вплив факторів, ніж інші, так як і вивірки із півночі і заходу. Різниця лише у додатному чи від'ємному напрямку дії факторів.

Кольоровий поліморфізм з точки зору адаптивності ссавців

Строкатість та інтенсивність забарвлення ссавців для маскування проявляється у якості різного рівня і характеру плямистості та смугастості. Серед хижаків плямистість – ознака життя у закритих місцях, як наприклад, рись [160], а смугастість – на пасовищах. Так існує приказка серед мисливців, що смугасті тигри ховалися у високих очеретах і траві, тому й такі. Також плямистість може використовуватися ссавцями для відлякування суперників чи попередження родичів про хижака.

Для комунікації строкате забарвлення на видовому рівні може використовуватися як підтримка візуального контакту. На рівні особин комунікація за допомогою забарвлення хутра може використовуватися для організації соціальної структури в популяції, наприклад, для соціального домінування у зграї чи у вигляді сигналів підпорядкування молодих особин матерям; або – для вираження готовності самців до репродуктивного періоду, наприклад різниця у забарвленні між самками і самцями на період гону (статеве забарвлення).

Фізіологічний аспект у плямистого забарвлення (характерний орнамент) служить перевагою при статевому відборі у приматів та інших окремих груп ссавців [179, 180].

Інтенсивність забарвлення для маскування проявляється у: видів з білим забарвленням зовнішніх покривів, що трапляються в арктичних і тундрових біотопах; охристих, бурих, кольору піску видів, поширених в пустелях і відкритих ландшафтах; видів із характерним для них червоним і сірим забарвленням, яких реєструють в скелястих місцях; темнозабарвлених особин, характерних для закритих приміщень і щільних або тропічних лісів.

Біле хутро може розсіювати сонячне випромінювання, отже таких тварин можна очікувати у холодному кліматі. Тварин із блідим хутром, що відбиває світло, можна очікувати в дуже жарких місцях, таких як пустелі. Тварин із темним хутром можна очікувати в тропічних лісах, як пристосованих до посиленого випаровування там води відносно холодних територій (правило Глогера) або тому, що темне забарвлення захищає від надлишку ультрафіолетового випромінювання. Ці висновки працюють і у межах виду, наприклад, окремі гризуни пустелі з хутром блідих відтінків зустрічаються на такого ж відтінку ґрунтах, а темніше забарвлені – на почорнілих від лави просторах, на додачу їх колір збігається із фоном середовища, що дозволяє їм уникнути хижака – сов [185]. Темніше забарвлення спини у ссавців, окрім їх відповідності загальному фону, може бути також засобом для зменшення дії на шкіру ультрафіолету. Так, землерії мають темні животи, але руді спинки і дуже короткі ноги [176].

Комунікація. Колір хутра у деяких видів ссавців може змінюватися за сезонами чи в онтогенезі, деякі види є поліморфними за кольором зовнішніх покривів залежно від віку, статі; характер забарвлення використовується також для соціальної організації популяції [120]. Наприклад, відомо, що самки водяної полівки показують дещо більшу кольорову мінливість, ніж самці, а темно-бурі особини, як гетерозиготи є більш агресивними і займають вищий соціальний статус, ніж чорні і червоні гомозиготи [120].

Фізіологія. Однією із гіпотез щодо різної яскравості забарвлення ссавців говорить про те, що вони мають двоколірний зір і завдяки цьому фізіологічному пристосуванню зменшується важливість фарбування при маскуванні чи комунікації [199]. Існує ще таке пояснення, що ссавці, які активні переважно вночі, коли мало світла, для виживання не потребують інтенсивного забарвлення чи яскраво вираженого малюнку на хутрі і шкірі [168] у цих тварин як правило обмежена кількість пігментів [180]. Разом з цим у нічних ссавців присутні інші адаптивні ознаки, такі як чутливість до ультрафіолетового випромінювання. Так, свіжа сеча, що

відбивається в ультрафіолетовій частині спектру, є сигналом для соціального статусу [184, 188, 198].

Географічний поліморфізм. Кольоровий поліморфізм, виражений в інтенсивності забарвлення хутра, вважають географічним у сліпачка (*Ellobiustalpinus* Pall). Відомі чорні, бурі, проміжні та перехідні форми за кольором хутра [36]. У межах уральського регіону спостерігається чітко виражена кольорова мінливість популяції від світло-бурого до чорного відтінків. Зміна цих морф у напрямку до чорної іде по географічній трансекті у напрямку із півдня на північ ареалу. Спостерігається також 100%-й меланізм на північно-західній межі поширення виду, в Челябінській області. Співвідношення кольорових морф детермінується генетично. Від чорних батьків народжується потомство чорного кольору, від бурих – в основному бурі, від перехідних – переважно такі ж і бурого кольору. При цьому комбінації можуть бути різними. Зазначається також, що кожна кольорова форма сліпачка має краніальні відмінності [36]. У водяної полівки відомі також кілька типів забарвлення: руді, бурі, сіро-бурі, темно-бурі, сірі, чорні, а також бувають альбіноси. Для виду характерна географічна мінливість, яка підпорядковується правилу Бергмана; присутня також залежність розмірів виступаючих частин тіла від його довжини, що характерне для правила Алена. Маса і довжина тіла полівок збільшуються в напрямку зниження температури середовища із півдня на північ або за висотою над рівнем моря. Індeksi хвоста і ступні в бік зниження температури зменшуються [15].

Географічна мінливість, що характеризується поступовим потемнінням відтінку хутра від майже пісочного кольору до смолисто-чорного у напрямку із заходу на схід ареалу, відома у соболя. При цьому на півночі ареалу виду і у високогірних ділянках із екстремальними умовами взимку сформувалися популяції із більш світлим забарвленням. Також відомі дослідження з виведення темних популяцій цих тварин як більш життєздатних і плодовитих, і з більшою тривалістю життя [78].

Рись також характеризується географічною мінливістю за кольором хутра. Відома індивідуальна мінливість забарвлення від пісочно-палевої до темно-сірої. При цьому мінливий і характер малюнку (строкатість забарвлення) – від крупної яскравої плямистості до її повної відсутності. Форма плям також варіює, до того ж для рисі характерні варіації присутньої смугастості. Ознака плямистості у виду служить для визначення різних географічних рас. Між вказаними типами малюнку існують перехідні форми. Найбільш плямисті рисі відмічені у кавказькій популяції, найменш плямисті рисі із території Швеції. Рисі, поширені на інших територіях займають проміжне положення. У Західних Карпатах плямистість рисі дещо більша, ніж у Східних Карпатах, і лише 10–20% тварин у Західних Карпатах забарвленні однотонно, не мають плям. Загалом частота зустрічі яскраво-забарвлених плямистих особин зростає у напрямку із півночі (присутні сіро-бурі тони, слабо виражена плямистість або її повна відсутність) на південь (насичено руді із крупними яскраво вираженими плямами – Кавказ, каштановий, рудий, сіро-бурий колір, «вовчий тип» забарвлення – Карпати) [160].

Географічний поліморфізм відомий також для парнокопитних, хижаків і зайцеподібних, зміна забарвлення хутра яких підкоряється правилу Глогера [179]. Очевидно, що така мінливість пов'язана з особливостями угруповань, у яких ці тварини поширені.

У крота географічний поліморфізм виявляється морфологічно як нова форма в Українських Карпатах [133].

Географічний поліморфізм та кряжі. У лісовому господарстві, при обліку видів хутрових звірів, що характеризуються кольоровою мінливістю зовнішніх покривів, для визначення якості їх хутра для промислових цілей, прийнято вживати поняття «кряж».

Кряж – сукупність товарних властивостей (колір, висота, густота, м'якість волосяного покриву, розмір шкірки), які притаманні для хутрових звірів одного виду, що водяться у певному географічному регіоні [109, 127].

Якість (пишність, м'якість і колір) хутра звірів у межах одного виду залежить від температури повітря району їх проживання – є фізіологічним пристосуванням ссавців. Так, північні звірі мають густе, пишне хутро. У пустельних районах з різко континентальним, але менш холодним кліматом, звірі мають менш густе і пишне хутро із забарвленням рудуватого і рудого відтінків. Прикладами поділу ссавців на кряжі є соболь. У 1925 р. в його ареалі за характером забарвлення хутра виділяли 18 географічних рас – кряжів [78]. Виділяють кілька кряжів (наприклад, «північний», «південний») у рисі, зокрема Карпатський підвид належить до «південного» кряжу [160]. Характеристика забарвлення за допомогою кряжів застосовується і для вовка. Зокрема, вовків, поширених в Сибіру, поділяють на три кряжі: «полярний», «лісовий», «степовий» [141]. Відомі кряжі і у вивірки звичайної. Наприклад, вивірки із східної частини Якутії, Охотського узбережжя, Камчатки, північних районів Читинської області належать до Якутського кряжу із особливо пишним шовковистим волоссяним покривом темно-сірого кольору з блакитним відтінком. Вивірки з європейської частини Росії, України, крім Карпатських, належать до Північно-Центрального кряжу. Вони мають грубуватий, менш пишний волоссяний покрив темно-сірого або сірого кольору, з рудою смугою по хребту (*горболистість*) [111].

Меланізм. Меланізм може мати важливе значення для регулювання температури у вологих середовищах, таких як тропічні ліси [126]. Унікальним серед котячих є леви, які мають руду і чорну гриву. Чорне забарвлення пов'язане із вживанням більшої кількості їжі, поширенням у прохолодніших умовах та з віковим збільшенням концентрації тестостерону [179]. Темнозабарвлені самці більш агресивні, сильніші й успішніші у боях за самок, мають кращу репродуктивну здатність, а їхнє потомство має більш високу здатність до виживання [242, 243].

Меланізм також проявляється у ссавців, хижаків, що живуть у тропічних лісах: пантери, які з'являються у антропогенних ландшафтах, у лисиць, у лисячих

білок, що живуть у клімаксових саванах, які постійно піддаються пожежам [179]; в лісостеповій зоні України – у хом'яків [130], у степу – у байбаків [31]. Адаптацію ссавців до антропогенних умов середовища, наприклад у хом'яка та пацюка сірого, пояснюють ряд авторів [93, 130]. Чорний пацюк водночас є синантропним та одним з найрідкісніших видів нашої фауни, зберігся у приморських лісах Криму, у місцях, де відсутній *R. norvegicus*. Вид є індикатором інтенсивності та ступеню процесів антропогенного перетворення фауни регіону [41]. Меланізм, що є результатом забрудненості середовища радіонуклідами, проявляється у червоної полівки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) [100].

Серед бабаків чорні особини народжуються у другому поколінні від рудих батьків, предком який був чорний самець [145]. У цьому випадку, імовірно, має місце генетична природа меланізму, причому чорний колір, імовірно, є рецесивною ознакою, як це проявляється у котових. Встановлено, що чорне забарвлення у водяної полівки детермінується генетично аутосомним рецесивним геном із серії агуті, що знаходиться у гомозиготному стані, тобто чорні особини гомозиготні по рецесивному гену [15]. Меланізм як рецесивну ознаку описують також у пискух. Наявність чорних особин пояснюють також їх поширенням у природних, проте стресових умовах. У пискухи північної (*Ochotona hyperborean* Pallas, 1881) відомі чорні форми, поширені у темнохвойних лісах, у пискухи алтайської (*Ochotona alpina*) чорні особини вважають рецесивними за генотипом і поширення їх пов'язують із впливом радіоактивності, ультрафіолетових випромінювань сонця, сейсмічності регіону [101].

Непристосовані до середовища організми в популяції витісняються більш пристосованими (перехідний поліморфізм). Відповідність між організмами і середовищем в одних випадках діє так, що організми реагують безпосередньо на зміни середовища, а в інших – реагують на сигнальні до змін фактори [8]. Підтримка відповідності (пристосованості) організму середовищу відбувається за рахунок природного добору [8]: 1) коли гетерозиготи мають підвищену до

пристосування властивість, хоч і дають слабкі до пристосування гомозиготні особини; 2) інтенсивність відбору може змінюватися у межах певного діапазону. На одній межі відбір може сприяти одній морфі, а на іншій – іншій. При проміжній інтенсивності відбору можуть виникати поліморфні популяції (як це, очевидно, відбулося і у вивірок в умовах Карпатського регіону); 3) іноді відбір є частково-залежним і будь-яка із внутрішньовидових форм найбільше життєздатна тоді, коли зустрічається найрідше. Тут має місце індустріальний поліморфізм; 4) у різних ділянках різнорідної просторової структури відбір може діяти по-різному, і певна форма обирає той відрізок умов середовища, до якого пристосована найбільше (поширення чорної форми вивірок у високогір'ї Карпатського регіону).

Найкраща відповідність між організмами і середовищем – це деякий компроміс між пристосуванням до змін і здатністю до їх переживання (як вертикальні міграції вивірок, залежно від врожайності дерев, зміна густоти хутра чи зимовий період у чорних форм та зміна кольору і густоти хутра у рудих вивірок у цей період [71]).

Невідповідність між організмом і середовищем виникає тоді, коли при зміні умов середовища одна форма витісняє іншу, краще пристосовану до змінених умов. Такий поліморфізм є перехідним. Для вивірок це твердження справджується у випадку витіснення вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris*) у хвойні біотопи вивіркою телеуткою (*Sciurus carolinensis*) у Італійських Альпах [237].

Звісно, промисловий меланізм у випадку вивірки не має місця, але те, що куниця лісова може виїдати лише світло-забарвлених особин, імовірно варте уваги. Очевидно варто звернути увагу також на ворогів вивірки звичайної, оскільки серед інших тварин, зокрема у метеликів, наслідком їх потемніння є саме хижаки [136]. З літератури відомо, що куниця лісова є одним із основних ворогів вивірки і, відслідковуючи великі міграційні скупчення вивірок, йде за ними [106]. Встановлено автором, що найбільш висока щільність населення куниці і скоріше збільшення її чисельності спостерігається у лісах із переважанням листяних порід,

менше у ялинових, ще менше у соснових. Лісові куниці надають перевагу старим лісам, де є дуплисті дерева. Вивірка у харчуванні куниці становить 3,5% [102].

Білка буває мало чисельною у світлих старих борах-ягельниках, що не мають ялин, хоч урожай шишок у цих лісах буває значним. Очевидно розрідженість надлишок світла, відсутність надійної схованки від хижака роблять ці ліси малоприсадибними для них [151].

Основний тип видоутворення у організмів – географічний – у результаті пристосування близьких форм до різного географічного середовища, до різних частин первинного єдиного ареалу [8]. Ареал вивірки звичайної є широким і включає різноманітні частини за умовами існування виду як за географічною складовою – висотою над рівнем моря, так і за природними умовами (вологість повітря, кількість опадів, світла, ультрафіолетового випромінювання), та за ресурсами (широколистяні, хвойні, змішані біотопи, синантропні угруповання із різноманітною рослинністю) (попередні розділи дисертації).

При географічному типі видоутворення і поширенні виду у різноманітних біотопах популяції виду «видають» своє походження, так як виражають приуроченість до певного типу угруповань, лісу, степу, тощо. Як досліджено, це явище характерне для різних кольорових форм вивірки (розділ 1.1). Коли вид має достатньо умов для свого розвитку, то завойовує частини ареалу, що різняться за умовами існування, і в такому разі виникають генетичні форми виду; у окремих випадках – підвиди. Один підвид не може існувати в ареалі іншого, так як у результаті схрещування вони з'єднуються у єдине ціле.

Поступова зміна відтінків хутра у вивірки звичайної, пов'язана із географічним поширенням виду, а наявність темнозабарвлених форм у горах і присутність меланістів у найвищих гіпсометричних рівнях по всьому ареалу, може бути підпорядкованістю правилу Глогера. Виникнення генетичних форм виду – генетичного поліморфізму показує існування в межах одного угруповання двох чи більше внутрішньовидових форм як це відбувається у вивірок.

Акти впровадження

ЗАТВЕРДЖУЮ

Декан біологічного факультету
Державний вищий навчальний заклад
«Ужгородський національний університет»
доцент Ірина Якович



» 2020 р.

АКТ ВПРОВАДЖЕННЯ

1. Пропозиція для впровадження: Аутоекологічні особливості *Sciurus vulgaris* в умовах синантропізації рослинного покриву південно-західного макросхилу Українських Карпат.

2. Установа розробник: ДВНЗ «Ужгородський національний університет» МОН України.

3. Джерело інформації:

Зізда Ю. Прижиттєві методи дослідження екології тварин та їх значення у дослідженнях на прикладі *Sciurus vulgaris*. Праці Теріологічної Школи. Луганськ, 2010. Випуск 10. С. 115–127.

4. Базова установа, яка проводить впровадження: Кафедра ентомології та збереження біорізноманіття, біологічний факультет, ДВНЗ «Ужгородський національний університет» МОН України.

5. Термін впровадження: впродовж 2020 року.

6. Форма впровадження: в навчальний процес, матеріали практичних та лабораторних робіт, практики у межах курсу екології.

Відповідальний за впровадження:
завідувач кафедри ентомології та
збереження біорізноманіття,
к. біол. н. доцент

Рошко В. Г.

ЗАТВЕРДЖУЮ

Проректор з наукової роботи
Державного вищого навчального закладу
«Ужгородський національний університет»
проф. Студеняк І. П.



січень 2020 р.

АКТ ВПРОВАДЖЕННЯ

1. **Пропозиція для впровадження:** Вивчення морфологічної та кольорової мінливості вивірки звичайної на базі зоологічних колекцій.
2. **Установа розробник:** ДВНЗ «Ужгородський національний університет» МОН України.
3. **Джерело інформації:**
Зізда Ю. Морфологічна та кольорова мінливість вивірки звичайної за даними колекційних зборів. Сучасний музей. Наукова й експозиційна діяльність. *Матеріали наукової конференції*, присвяченої 145-й річниці заснування Крайового музею в Чернівцях (15 травня, 2008 року). 2008. С. 156–158.
4. **Базова установа, яка проводить впровадження:** Зоологічний музей ДВНЗ «Ужгородський національний університет» МОН України.
5. **Термін впровадження:** впродовж 2020 року.
6. **Форма впровадження:** в навчальний процес, матеріали практичних та лабораторних робіт, практики у межах курсу екології, зоології.

Відповідальний за впровадження:
завідувач зоологічного музею

Крон А. А.

ЗАТВЕРДЖУЮ

Голова громадської організації
«Соціально-природничче об'єднання ЕКОТОН»
Крон А.А.

_____ 2019 р.



АКТ ВПРОВАДЖЕННЯ

1. **Пропозиція для впровадження:** Аутоекологічні особливості *Sciurus vulgaris* в умовах синантропізації рослинного покриву південно-західного макросхилу Українських Карпат.
2. **Установа розробник:** ДВНЗ «Ужгородський національний університет» МОН України.
3. **Джерело інформації:**

Зізда Ю. Прижиттєві методи дослідження екології тварин та їх значення у дослідженнях на прикладі *Sciurus vulgaris*. Праці Теріологічної Школи. Луганськ, 2010. Випуск 10. С. 115–127.
4. **Базова установа, яка проводить впровадження:** «Соціально-природничче об'єднання ЕКОТОН».
5. **Термін впровадження:** впродовж 2019 року.
6. **Форма впровадження:** в соціально-просвітницький процес, природничо-наукова підготовка школярів.

Відповідальний за впровадження:

Голова громадської організації

«Соціально-природничче об'єднання ЕКОТОН»



Крон А. А.

ЗАТВЕРДЖУЮ

Ректор Карпатського університету
імені Августина Волошина
проф. В.В. Бедь



«23» грудня 2019 р.

АКТ ВПРОВАДЖЕННЯ

1. **Пропозиція для впровадження:** Розподіл кольорових форм вивірки звичайної та окремі аспекти їх поведінки у парках м. Ужгорода
2. **Установа розробник:** ДВНЗ «Ужгородський національний університет», МОН України.
3. **Джерело інформації:** Зізда Ю. Розподіл кольорових форм вивірки звичайної та окремі аспекти їх поведінки у парках м. Ужгорода // Вісник львівського університету. Серія Біологія. — Львів, 2009.
4. **Базова установа, яка проводить впровадження:** Карпатський університет імені Августина Волошина, кафедра психології, педагогіки та соціальної роботи.
5. **Термін впровадження:** впродовж 2020 року.
6. **Форма впровадження:** в навчальний процес для студентів 1-го курсу коледжу Карпатського університету імені Августина Волошина, з шкільного курсу біологія та екологія, матеріали лабораторних та практичних робіт, лекційний матеріал з екології.

Відповідальний за впровадження:

декан гуманітарно-економічного
факультету



проф. І. П. Богаш