

УДК 599.742.4:591.524.2(477)

ГЕОГРАФІЧНА МІНЛИВІСТЬ ЗАБАРВЛЕННЯ ХУТРА ЛАСИЦІ (*MUSTELA NIVALIS*) В УКРАЇНІ: ТАКСОНОМІЯ ЧИ КЛІМАТ?

Ігор Загороднюк

Національний науково-природничий музей НАН України
вул. Богдана Хмельницького 15, Київ, 01030 Україна

National Museum of Natural History, National Academy of Sciences of Ukraine
Bohdan Khmelnytsky St. 15, Kyiv, 01030 Ukraine

E-mail: zozzag@ukr.net

Geographical Variability of the Coat Coloration in the Weasel (*Mustela nivalis*) in Ukraine: Taxonomy or Climate? — Zagorodniuk, I. — There is a significant level of variability of the weasel's coat coloration in Ukraine. The coloration is continuous from the southern forms of type "vulgaris" (white fur only on the belly and chest with no winter phase) to the northern and eastern forms of group "nivalis" (narrowed brown zone not extended to the legs and lips and expressive white fur coloration in winter). The analysis of distribution of different color phases in space and different seasons suggests the presence of a certain number of transitional forms between these types of coloration. It was found that the variability's direction conforms to formerly accepted ranges of color phases only in general terms. The color phases have the largest match with biographical (= climatic) zones. The expansion of the range of the southern form (the same as the subspecies *nikolskii* from the group "vulgaris") and a significant shift of the limits of its records are shown. The expansion of the southern form's range is considered as the change of coloration type of the same local forms but not as the distribution of the southern form to north.

Key words: coat coloration, weasel, *Mustela nivalis*, variability, taxonomy, Ukraine.

Географічна мінливість забарвлення хутра ласиці (*Mustela nivalis*) в Україні: таксономія чи клімат? — Загороднюк, І. — В межах України має місце значна географічна мінливість забарвлення ласки, яка є неперервною у напрямку від південних форм типу «vulgaris» (білий колір хутра тільки на череві і грудях, без зимової білої фази) до північних і східних форм групи «nivalis» (звужена зона бурого кольору, що не поширюється на лапки і губи, та виразна зимова біла фаза забарвлення). Аналіз розподілу варіантів забарвлення у просторі й за сезонами дозволяє говорити про наявність повного ряду перехідних форм між цими типами забарвлення. З'ясовано також, що напрямок мінливості відповідає прийнятним раніше ареалам типів забарвлення лише в загальних рисах. Найбільшу відповідність варіанти забарвлення мають з біогеографічними (= кліматичними) видами. Показано розширення ареалу південної форми (відповідник підвиду *nikolskii* з групи «vulgaris») та істотне зміщення на північ меж її реєстрації. Розширення ареалу південної кольорової форми розглядається як зміна типу забарвлення одних і тих самих місцевих форм, а не розселення південної форми на північ.

Ключові слова: забарвлення хутра, ласка, *Mustela nivalis*, мінливість, таксономія, Україна.

Вступ

Ласиця, або ласка, мустела ласка (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766) — найпоширеніший в Україні вид родини мустелових (Mustelidae Fischer, 1817). Для нього характерна значна мінливість, яка проявляється у розмірній диференціації вікових і статевих груп, географічній і сезонній мінливості забарвлення хутра (Абеленцев, 1968; King, 1979; Sheffield, King, 1994; Загороднюк, 2009). Така мінливість виражена по всьому ареалу, і їй часто надають таксономічний зміст (Reichstein, 1993; Abramov, Varyshnikov, 1999; Zima, Cenevová, 2002).

У межах європейських *M. nivalis* (s. l.) розрізняють дві основні форми — центральноевропейську і загалом південну "vulgaris" та східну і північну "nivalis" (Frank, 1985), і такі дані

знаходяться у відповідності з поширенням хромосомних рас ласки (Abramov, Baryshnikov, 1999; Zima, Cenevová, 2002). На відміну від типової форми, форма “vulgaris” відрізняється нечіткою межею у забарвленні спини і черева, відсутністю білого забарвлення на верхній губі і боках лап, відсутністю зимової білої фази забарвлення, дрібнішими розмірами.

Загальноприйнятою є точка зору про те, що ласки з України за типом забарвлення відповідають типу «nivalis» (Абеленцев, 1968). Ця точка зору суперечить описам П. Палласа (1794) кримських ласок, які не змінюють колір хутра на «типовий» для виду зимовий наряд. Те саме стверджують сучасні описи ласок із Криму (Abramov, Baryshnikov, 2000) та Асканії-Нова (Думенко, Полищук, 2005). В огляді О. Мигуліна (1938) ласок з Криму і Нижнього Придніпров'я віднесено до *M. n. nikolskii* Semenov, 1899, а ласок з інших регіонів України — до *vulgaris* Erxleben, 1777. Згодом Н. Полушина (1964) «поширила» форму *nikolskii* на всі приморські райони, а для Полісся вказала форму *nivalis* s. str., обмеживши ареал форми *vulgaris* лісостепом (рис. 1, а). Інші автори відносять всіх ласок з України і суміжних теренів РФ до групи «vulgaris» з двома підвидами — *M. n. vulgaris* (західні області і Крим, забарвлення типу «vulgaris») та *M. n. rossica* (центральні і південні частини Східної Європи, забарвлення типу «nivalis») (Аристов, Барышников, 2001; Abramov, Baryshnikov, 2000) (рис. 1, б).

Очевидно, що кількість точок зору перевищує фактичне різноманіття. Автором тестовано дві гіпотези — таксономічної значимості цієї мінливості (Zima, Cenevová, 2002) та неперервності цієї мінливості відповідно до моделі транзитивних таксономічних систем (Загороднюк, 2002). Також тестовано адаптивну гіпотезу, за якою сезонний диморфізм є не сталою генетичною особливістю, а формується відповідно до кліматичних умов і може змінюватися при зміні умов існування, зокрема й в умовах глобальних кліматичних змін.

Матеріал та методика

В основу цієї роботи покладено результати анкетування колег та аналіз доступних автору описів і фотографічних зображень ласок, що зроблені в різних районах України. Варіанти забарвлення ласки проаналізовано за фотографіями та (або) детальними описами забарвлення цих тварин завдяки сприянню колег з різних регіонів України, які упродовж 2008–2010 рр. повідомляли автору (на запит з таблицею, супроводженою описами і схемами типів забарвлення) відомості про знахідки різних за забарвленням форм ласки (рис. 1, а–с).

Всі такі дані узагальнено у формі електронної таблиці з 18 основними полями, частина яких прямо стосується опису забарвлення, у т. ч. фаза забарвлення (біла/бура), колір передніх і задніх лап та верхньої губи, особливості линьки тощо. Кожна ознака забарвлення проаналізована окремо та з урахуванням інших ознак і деталей спостереження (дата, регіон, стадія линьки та ін.). Зібрано фототеку з близько 50 зображень ласок.

Аналіз мінливості забарвлення

Розглянемо три складові проблеми мінливості забарвлення, викладені у чотирьох відповідних підрозділах: «Загальні особливості поширення кольорових форм», «Частота прояву сезонного диморфізму», «Особливості линяння», «Забарвлення лап та губ».

Загальні особливості поширення кольорових форм

Загальноновизнаною точкою зору на особливості мінливості ласки в Україні є те, що ласок звичайно розглядають як однорідну вибірку, в межах якої виділяється лише кримська популяція, відома як *M. nivalis nikolskii* Semen., для якої не властивий сезонний диморфізм. Межі поширення цієї форми неоднозначні: О. Мигулін (1938) позначає назвою *nikolskii* південну форму (а північну — як *M. n. vulgaris*); Н. Полушина відносить до *nikolskii* південних ласок (від Одещини до Донеччини), а подальші дослідники її не згадують і відносять всіх південних і західних ласок до *vulgaris* (Abramov, Baryshnikov, 2000) (рис. 2, б). Проте всі ці схеми суперечать не лише одна одній, але й фактам, що може бути пов'язано як з їх провізорністю, так і з ймовірними пізнішими (сучасними) змінами в популяціях ласок.

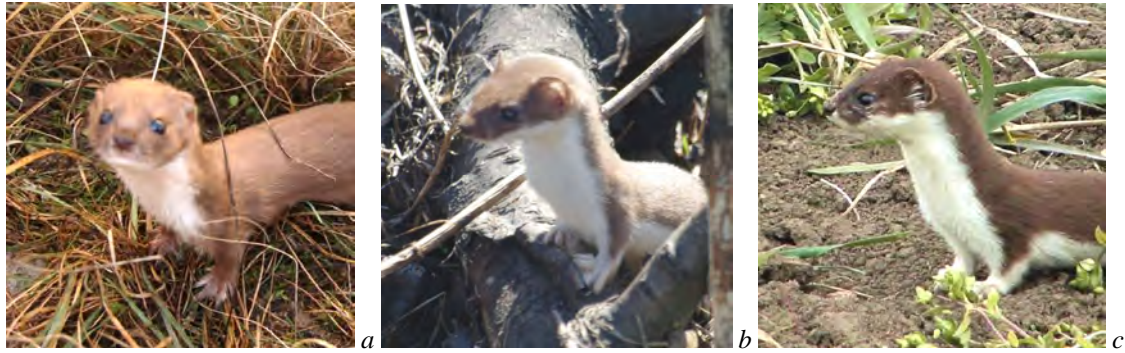


Рис. 1. Деталі «літнього» забарвлення ласок (верхня губа, передні лапки, межа білого і бурого кольорів на боках) з різних місцезнаходжень в Україні: *a* — Асканія-Нова (фото В. Думенка, 15.01.2009), *b* — Донецька (фото Д. Пилипенка, 3.04.2009), *c* — Тростянець (фото В. Пархоменка, 25.04.2007).

Fig. 1. Details of the weasel's «summer» coloration (upper lip, front paws, the limit of white and brown colors on the body sides) from different localities in Ukraine: *a* — Askania-Nova (photo by V. Dumenko, 15.01.2009), *b* — Donetsk (photo by D. Pylypenko, 3.04.2009), *c* — Trostianets (photo by V. Parkhomenko, 25.04.2007).

Як видно на мапі, що поєднує останню опубліковану схему з ареалами нині визнаних підвидів ласки (рис. 2, *b*, заливки) та фактичними даними про поширення кольорових форм цього виду (рис. 2, *b*, значки), жодної відповідності між цими схемами немає. Попри те, що характеристика цих форм значною мірою базується на особливостях забарвлення хутра, очевидно, що межі поширення кольорової форми «*vulgaris*» (без білої зимової фази забарвлення всього тіла і без білої верхньої губи та білих «рукавичок» на передніх лапах у літньому забарвленні) та межі поширення підвидів *vulgaris* та *nivalis* зовсім не збігаються (рис. 2, *b*).

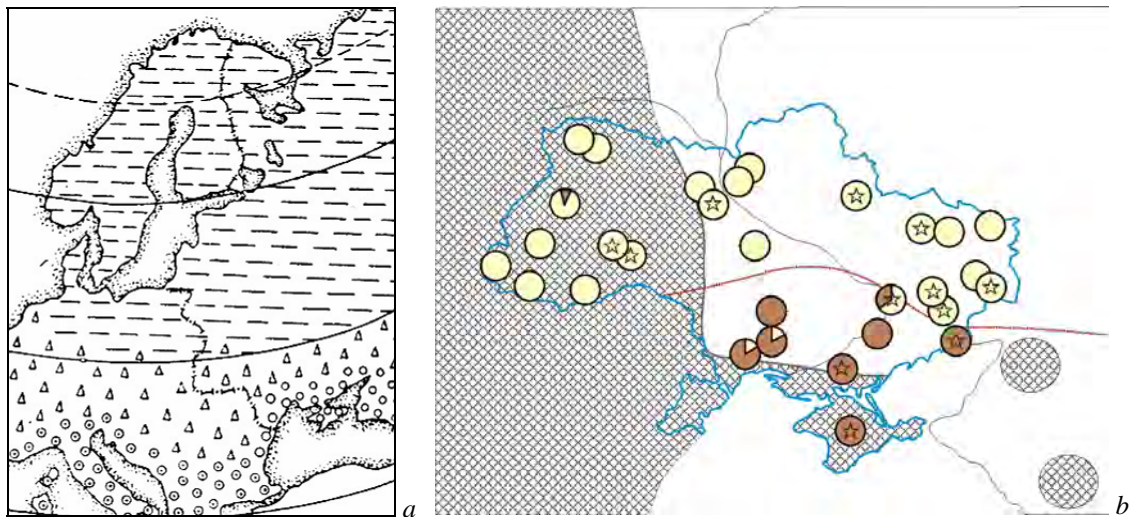


Рис. 2. Дві точки зору на географічну мінливість ласки та їх відповідність сучасним фактичним даним: *a* (ліворуч) — географія підвидів за Н. Полушиною (1964): *nivalis* (—), *vulgaris* (Δ), *nikolskii* (O), *boccamela* (O); *b* (праворуч) — поширення двох кольорових типів ласки за Abramov, Baryshnikov (2000) (сірим — *vulgaris*, білим — *nivalis*); оригінальними даними (кола позначають зимові знахідки особин з бурим і білим кольором хутра, зірки всередині кружечків означають, що відмічено також відповідний колір лап влітку).

Fig. 2. Two points of view on the weasel's geographical variability and their compliance with current factual data: *a* (left) — ranges of subspecies after N. Polushina (1964): *nivalis* (—), *vulgaris* (Δ), *nikolskii* (O), *boccamela* (O); *b* (right) — distribution of two color forms according to Abramov & Baryshnikov (2000) (gray shading — *vulgaris*, white — *nivalis*) and original data (circles indicate the winter records of individuals with brown and white fur coloration; stars in circles indicate the appropriate color of paws in summer).

Частота прояву сезонного диморфізму

Сезонний диморфізм забарвлення з виразною зимовою (білою) фазою чітко виявляється в усіх північних областях, зокрема, у Рівненській, Житомирській, Київській, Сумській та Харківській, а також на Поділлі, Закарпатті та Буковині. Дати цих спостережень змінюються від грудня до квітня. Зворотну картину можна бачити на півдні України: у Криму (М. Товпинець, особ. повід.) та в Асканії-Нова (Думенко, Полищук, 2005, особ. повід.) біла фаза жодного разу не відмічена. Для порівняння: у Чехії та Словаччині з 824 ласок, здобутих взимку, біле хутро мали лише 0,5 % особин (Zima, Cenevová, 2002).

На Одещині і Миколаївщині (у приморській зоні, на 80 км вглиб материка від моря) на 40 спостережень ласок взимку з різними датами відмічено лише 5 % цілком білих і 12,5 % білих з домішкою коричневих кольорів (П. Панченко, К. Редінов, О. Форманюк, особ. повід.). Подібні варіанти з неповною або незакінченою линькою виявляються і в інших регіонах. У автора є шкірка грудневої ласки з Луганщини (с. Щастя) з виразно сірим (вохригим) чепраком, темнуватим верхом дистальної частини хвоста і світло-бурими плямами на морді.

Подібні ознаки з меншою виразністю (плями на вухах і навколо носа) є у лютевих ласок із Донеччини (Клебан-Бик, 27.02.2009, фото Д. Пилипенка); подібну особину в кінці грудня 2009 р. відмічено в Голосіївському парку, що у Києві (В. Тищенко, особ. повід.). Н. Полушина (1964) зазначає, що частина ласок із західних областей України (вибірка 100 екз.) має взимку бурий колір хутра (у 2 екз.), або бурі плями поверх основного білого кольору (2 екз., січень і грудень). Отже, доступні для аналізу дані свідчать про існування поступової географічної мінливості не лише частоти виявлення, але й ступеню виразності сезонного диморфізму, а не про чіткі географічні межі двох «основних» типів забарвлення.

У частині популяцій з невиразним «класичним» диморфізмом (біле зимове хутро і буре літнє) спостерігається очевидне посвітління зимового забарвлення. Зокрема, про зимові зустрічі світло-коричневих ласок (білих не було) повідомили колеги з Дніпровсько-Орільського заповідника на Дніпропетровщині (1 екз., повід. Н. Антоненко) та НПП «Бузький Гард» на Миколаївщині (до 15 «зимових» екз. за 10 років, повід. В. Артамонов).

Цінні дані отримано з Черкаського краєзнавчого музею (фото М. Селіверстова): аналіз забарвлення зразків (лютий і березень) свідчить, що ласки з Черкащини (окол. Черкас) мають неповністю білу зимову фазу з плямами світло-рудоді пігментації на голові, виразним рудуватим смагом на спині і плечах, а також рудим або темнуватим дистальним кінцем хвоста. Такі ласки з неповною линькою (часто з рудими плямами або рудуватим відтінком) відмічено у південних регіонах України, у т. ч. на Одещині, Миколаївщині, Дніпропетровщині та Донеччині. У Чорноморському заповіднику зустрічаються ласки, що линяють у біле хутро, і які його не змінюють, у співвідношенні близько 45:55 (З. Селюніна, особ. повід.).

Особливості линяння

Серед аспектів ходу линьки ласок важливо відмітити різну швидкість линяння у різних частинах тіла, про що свідчать як фото особин у стані линяння, так і аналіз шкірок.

Найшвидше відбувається побіління кінцівок і боків тіла. Залишки темного хутра або часткове збереження пігментованого волосся характерне для кількох ділянок: кінця хвоста (особливо дорсальної поверхні) та кінчика морди навколо носа і на тімені, а часто і всієї потиличної частини голови. Загальний характер линяння — поступове розширення зони білого хутра з черева на боки, лапи, щоки, а далі на спину, основу хвоста і вуха. Фактично характер заміни пігментованого хутра внаслідок осінньої линьки є пропорційним до інтенсивності літнього забарвлення різних частин хутра, кінець хвоста і морда (особливо її ростральний відділ) влітку найтемніші, вони частіше виявляють і сліди неповної линьки в зимовому вбранні.

Загалом молоді ласки є найбільш однотонно бурими і відповідають найбільш південним типам забарвлення (що й дозволяє впевнено припустити їхню первинність). Доросліші ласки і, головне, найбільш північні форми у літньому хутрі забарвлені найконтрастніше, з найбільш обширними зонами білого хутра, включаючи лапи і верхню губу.

Забарвлення лап та губ

Однією з ключових систем ознак при описі двох основних типів забарвлення ласок (форми «*nivalis*» та «*vulgaris*») є ступінь поширення білого кольору на дистальних частинах лап і верхній губі. Доступний для аналізу матеріал засвідчує значну мінливість цих ознак. У південних ласок (зокрема, Крим, Асканія, Меотида, Хомутовський степ) як задні, так і передні лапки є коричневими до кінчиків пальців; верхня губа у них також коричнева. Загалом можна говорити не про те, що ці частини тіла забарвлені тим чи іншим способом, а про те, що у південних форм коричневий колір спинного боку поширюється на всю верхню частину тіла до найбільш крайніх точок (вкл. лапки). В Клебан-Бику (Донецька обл.), де, очевидно, сходяться південні і північні форми, відмічені всі три варіанти літнього забарвлення.

Протилежний варіант забарвлення демонструють північні (Київщина, Чернігівщина, Сумщина, Харківщина) і східні (Донеччина, Луганщина) ласки. Для них властиві широко поширені на лапи (вище кисті і плесна) білі «рукавички» та відносно широкі білі верхні губи. З урахуванням контурів зон пігментації хутра правильніше говорити не про розширення білих зон на значну частину поверхні лапок (та на губи), а про скорочення розмірів чепрака (бурого поля) і, зокрема, бурих плечових смуг на дистальних частинах лап.

Мінливість: ТТС чи дискретні таксони

Продуктивною гіпотезою для аналізу мінливості ласки є транзитивні таксономічні системи (ТТС), ідея яких і можливі механізми формування яких сформульовані автором при вивченні мінливості ховрахів (Загороднюк, 2002). ТТС розглядаються як наслідок формування аловидових комплексів у градієнті, який відповідає одночасно шляхам розселення правиду і напрямків прояву у нього географічної мінливості за низкою ключових ознак. У якості таких ознак часто виступають ті самі особливості, які характеризують як внутрішньовидову мінливість (зокрема й географічну мінливість у правиду), так і особливості дочірніх форм (як сегментів географічної мінливості у правиду). Фактично мова йде про переривання і стабілізацію на окремих географічних ареалах вихідної клинальної мінливості і в низці випадків — збереження або вторинне формування перехідних зон між ними¹).

Аналіз наявних даних дозволяє говорити, що за ознаками мінливості забарвлення ласок можна розглядати як ТТС, при тому рівні диференціації географічних форм не досягають, ймовірно, навіть підвидового рівня (і напевно не видового). Між ними існують всі можливі переходи, при тому різні варіанти ознак мають різні ареали (рис. 3).

Зокрема, ареал географічних форм, які цілорічно забарвлені у бурий колір, є найбільш південним. При цьому він виходить за межі Криму і Нижнього Придніпров'я, з якими цю форму пов'язували раніше (див. вище). Це типова форма "*vulgaris*" — окрім відсутності білої зимової фази забарвлення для неї характерний також коричневий колір лап та верхньої губи, а також хвиляста межа між білим черевом і бурим забарвленням спини (рис. 1, *a*). Ознаками транзитивності є й те, що існує низка популяцій, де поширені як постійно-бурі, так і білозабарвлені взимку особини або особини з неповною линькою (приморські області). Ще далі на північ простягається ареал морфотипу «коричневі лапки + коричнева верхня губа», який характерний для окремих південних популяцій форми "*nivalis*". Форма «*vulgaris*» (лапки і губи темні) з білою зимовою фазою закономірно займає проміжний ареал.

Проте, «ареали» окремих ознак не збігаються ще більше. Зокрема, білі лапки («рукавички») зустрічаються і у частини південних ласок (по півдню лісостепової природної зони), проте верхня губа у них може бути без слідів білого. Такою є ласка з Лисичанська, що на Луганщині (рис. 4). Автору відома й знахідка ласки з темними лапами й губами в Охтирському районі, що на Сумщині (фото отримано від О. Годлевської).

¹ При визнанні таких географічних популяцій за окремі види такі перехідні зони визнають зонами вторинної (що умовно) гібридизації між ними. Такі ТТС відомі для географічних форм ховрахів, хромосомних рас землерийок, географічних рас людини та низки інших надвидів (див. далі).

Наявні дані свідчать, що однозначної відповідності визначених раніше меж підвидів і ареалів кольорових форм немає. На карті (рис. 3) показано дві групи ліній: загалом меридіональна (зелена) лінія позначає межу підвидів, яку встановили колеги із ЗІНу (Abramov, Vagushnikov, 2000), а широтні (коричневі) лінії позначають межі поширення кольорових форм, з яких найвужчий ареал має типова (без зимової білої фази) південна форма.

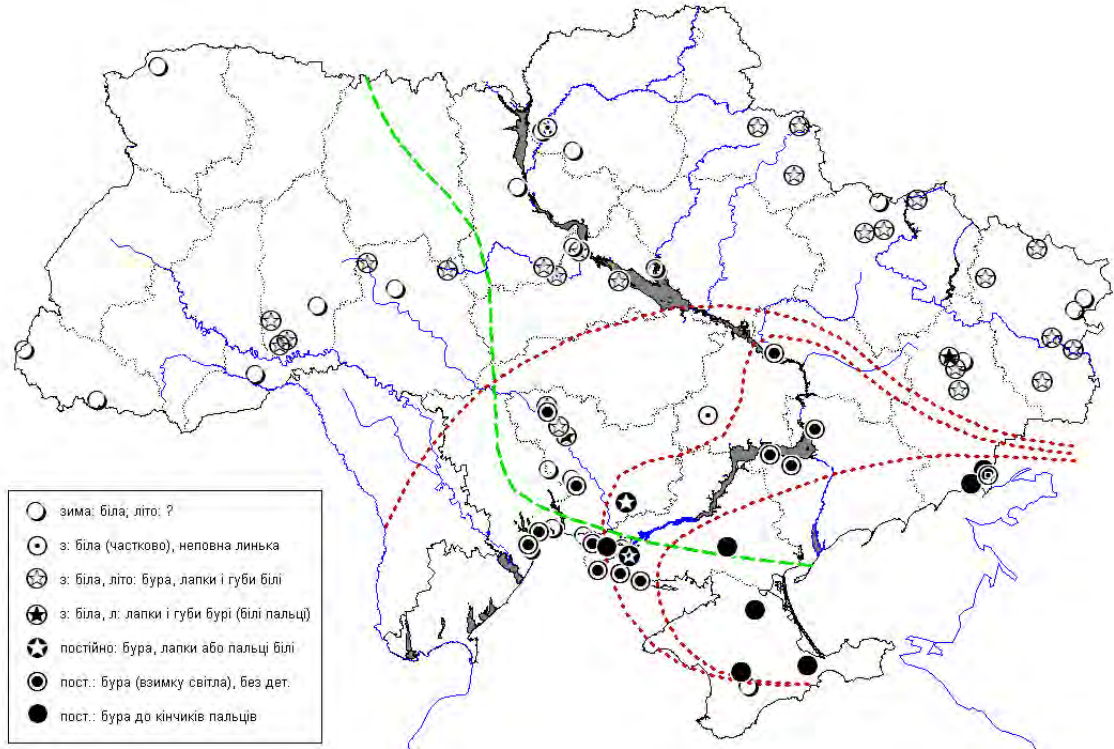


Рис. 3. Детальна карта поширення різних варіантів забарвлення ласки (*Mustela nivalis*), побудована за базою даних, що включає результати анкетування та інтерв'ювання колег і аналіз фотографій ласок, надісланих колегами. Пунктирні лінії — межі таксономічних та кольорових форм. Позначення:

група «*nivalis*»: білі круги з білою зіркою всередині — зимове хутро біле і губи та лапки в літньому вбранні білі, білі круги з чорною серцевиною — лапки і губи в літньому вбранні коричневі;
група «*vulgaris*»: темні круги — зимове хутро коричневе, губи і лапки коричневі.

Fig. 3. A detailed map of distribution of different color phases of the weasel (*Mustela nivalis*) based on a database, which includes the results of questionnaires and interviews with colleagues, as well as the analysis of photos of the weasel obtained from colleagues. Dotted lines are boundaries of taxonomic and colored forms. Legend:

group «*nivalis*»: white circles with white stars inside — white fur in winter and white legs and lips in summer, dark stars inside — brown legs and lips in summer;
form «*vulgaris*»: dark circles — brown fur in winter, the legs and lips are brown in the summer phase.



Рис. 4. Ласка в літньому вбранні зі сходу України, з околиць м. Лисичанськ: загалом такий тип забарвлення відповідає формі «*nivalis*» — лапки білі (зимове забарвлення у тому регіоні напевно біле), проте верхня губа без білого забарвлення (фото передане О. Міхеевим від його колеги).

Fig. 4. Weasel in summer coat coloration from the East of Ukraine, vicinity of Lysychansk city: this type of coloration in a whole corresponds to form «*nivalis*» — white paws (winter fur color is probably white in the region), but the upper lip without white color (photo from O. Mikheyev and his colleagues).

Гібридизація різних форм чи клінальність?

Мінливість ласки у географічному мірілі за всіма своїми проявами (сезонний диморфізм, його виразність і особливості линьки, варіанти і деталі літнього забарвлення) може бути описана у термінології ТТС, проте всі доступні аналізи виходять з очікуваної дискретності, відхилення від якої розглядаються як порушення природного порядку речей і характеризуються як наслідки гібридизації різних таксонів. Наприклад, популяції півдня України відносять до трьох різних підвидів (Полушина, 1964; див. рис. 2, а). При тому асканійську популяцію розглядають як «результат гібридизації двох різних філогенетичних груп (ліній) цього виду — "*nivalis*" і "*boccamela-vulgaris*"» (Думенко, Поліщук, 2005), проте підкреслюють наявність трансгресивності цієї мінливості між усіма можливими варіантами забарвлення.

На користь клінальності свідчить збіг ізоліній для частот прояву бурого (білого) забарвлення хутра взимку з ізотермами року, зокрема з ізотермою +9° (за оглядом: Тесля, 1938). Такий збіг морфологічних ознак з фізико-географічними показниками може говорити виключно про адаптивні особливості забарвлення і не збігається з біогеографічними координатами, як сучасними (напр., гідрографія), так і минулими (напр., гляціали), хоча такі збіги виявляються у практично всіх близьких видів, аловидів і напіввидів (Загороднюк, 2005).

У зв'язку з цим схема зонування виду на «підвиди», запропонована Н. Полушиною, виглядає значно більш правдоподібною порівняно з іншими схемами (див. рис. 2). Щоправда, уявити, що на вузькій смузі північного Приазов'я сходяться відразу три підвиди, тим паче без надійних критеріїв виділення таких підвидів взагалі, не можливо. перехідний статус західноукраїнських популяцій, які не можна однозначно віднести ні до групи підвидів "*vulgaris*", ні до групи "*nivalis*", на думку Н. Полушиної, очевидно має бути поширений також на інші регіони. Цей дослідник чи не вперше відмітила, що «зміна морфологічних ознак ласок в міру просування з півночі на південь має характер клінальної мінливості» (с. 48).

Транзитивність ознак на різних рівнях

Аналіз наявних даних дозволяє говорити про існування виразної транзитивності ознак, при тому і в географії, і в порядку линьки, і в таксонах, при тому на рівні надвиду, у тому числі в ряду форм *vulgaris* – *nivalis* – *erminea* (тобто в ряду «ласка південна – ласка північна – горностай»). Загальними особливостями *erminea* цього ряду є такі:

- 1) південні ласки (*vulgaris*) — найбільш темно забарвлені, як за характером розподілу пігменту (широкі зони коричневого хутра), і за протяжності літньої фази забарвлення;
- 2) північні форми (*nivalis* et *erminea*) характеризуються нівальними рисами (білі лапки і білі верхні губи) і закономірною (при тому тривалою) білою зимовою фазою;
- 3) найбільш нівальні форми ласки (широка біла губа і опущення чепрака лише до середини лап з цілком білими дистальними частинами лап) — поширені на півночі і за типом забарвлення наближені до горностаєвого типу забарвлення.

Важливо відмітити, що під час осінньої линьки багатьох форм (у т. ч. закарпатських, подільських і київських) довгий час зберігаються темнозабарвлені ділянки хутра на хвості, що відповідає горностаєвому типу забарвлення. Це доповнює картину транзитивності ознак. Окрім того, нагадаю, що назва «горностай» дослівно означає «підпечений хвіст», що позначає особливість його забарвлення, зокрема й зимового (Загороднюк, Дикий, 2012).

Отже, можна бачити, що варіанти забарвлення хутра ласки підвладні значній географічній і аналогічній їй сезонній мінливості. Збіг цих двох типів мінливості та її відповідність проявам ознак в ряду «*vulgaris* – *nivalis* – *erminea*» можуть бути яскравою ілюстрацією моделі транзитивних таксономічних систем, описаних вперше для ховрахів. За авторським визначенням, «Транзитивні системи демонструють неперервність еволюційних рядів, відбиваючи у просторі те, що мало місце у часі» (Загороднюк, 2001). Такі надвидові комплекси¹ описано для багатьох груп ссавців (табл. 1), і група *Mustela* s. str. є яскравим їх прикладом.

¹ У частині випадків їх складові визнано видами, в частині — підвидами (див.: Загороднюк, 2005).

Таблиця 1. Приклади таксонів ссавців фауни України та суміжних країн з виразним проявом географічної мінливості за типом ТТС (Транзитивних Таксономічних Систем)

Table 1. Examples of mammal taxa from the fauna of Ukraine and neighboring countries with a clear expression of geographical variation in TTS-type (Transitive Taxonomic Systems)

Таксономічна група	Склад групи (види або підвиди)	Визначення як ТТС
ласки й горностаї, <i>Mutela</i> s. str.	<i>boccamela</i> – <i>vulgaris</i> – <i>nivalis</i> – <i>erminea</i>	ця праця
ховрахи «малі», <i>Spermophilus</i>	<i>citellus</i> – <i>pygmaeus</i> – <i>odessanus</i> – <i>suslicus</i>	Загороднюк, 2002
мишаки, <i>Sylvaemus</i> s. str.	<i>uralensis</i> – <i>arianus</i> – <i>sylvaticus</i> – <i>tauricus</i>	Загороднюк, Кавун, 2002
мідиці малі, <i>Sorex</i> ex gr. “ <i>minutus</i> ”	<i>minutus</i> – <i>dahli</i> – <i>pusillus</i>	Загороднюк, 1996*
мідиці великі, <i>Sorex araneus</i> s. l.	<i>coronatus</i> – <i>satunini</i> – <i>araneus</i>	Загороднюк, 2005
мишівки, <i>Sicista</i> ex gr. “ <i>subtilis</i> ”	<i>loriger</i> – <i>subtilis</i> – <i>severtzovi</i>	Загороднюк, 2005

* У тій праці до проявів ТТС віднесено також малих рясоножок (*Neomys anomalus* – *mokrzeckii* – *schelkownikovi*), підковиків (*Rhinolophus hipposideros* – *euryale* – *ferrumequinum*) та інші таксони. Те саме стосується гірсько-рівнинних аловидів, зокрема й водяних щурів (*Arvicola scherman* – *amphibius*).

Таксономічні інтерпретації

З точки зору сьогодення таксономії, головною рисою якого є підняття рангів географічних рас у багатьох політичних видів до окремих таксонів видової групи (щонайменше аловиди), надійних ознак таксономічного «розколу» поліморфізму у ласиці на сьогодні немає. Попри це, різні дослідники неодноразово відмічали відмінності кримських і материкових або західних і східних форм. Так, Н. Полушина (1964) зазначає, що західноукраїнські форми (крім карпатських) є помітно більшими і довгохвостими; вони більші за типових *vulgaris*, проте дрібніші за середземноморських *boccamela*, а на відміну від останніх (проте як і карпатські) на зиму майже завжди біліють. Проте, цей дослідник відмічає, що «зміна морфологічних ознак... ласок в міру просування з півночі на південь має характер клінальної мінливості. ... Якщо подібна картина спостерігається в інших частинах ареалу..., може виникнути питання про доцільність виділення підвидів взагалі...» (Полушина, 1964).

Попри це, О. Мигулін (1938), як відмічено вище, виокремлював ласок з Криму і Нижнього Придніпров'я у підвид *M. n. nikolskii* Semenov, 1899 (тип з Сімферополя), а всі інші популяції з України відносив до форми *vulgaris* Erxleben, 1777. Узгоджуючи це з сучасними класифікаціями (див. вступ), доцільно вважати форму *nikolskii* належною до групи підвидів «*vulgaris*» (тип з «Помірної Європи»), а північні форми відносити до «*nivalis*» s. str. (тип зі Швеції). Розглядати перехідні за забарвленням хутра форми як гібридні між «лініями» «*nivalis*» і «*boccamela-vulgaris*» (Думенко, Поліщук, 2005), на думку автора, поки немає підстав.

Проте, велика кількість переходів і фактично неперервна мінливість, а також те, що у часі ареал «вугларисної» форми збільшується, а «нівальної» — навпаки, можна припустити, що такі зміни відбуваються внаслідок змін середовища і самих ласок, аж ніяк не внаслідок розселення південної форми на північ. У нас немає жодного доказу такого розселення. Проте, ми маємо прилади зростання у часі частки нелінійних у біле вбрання ласок в одних і тих самих місцезнаходженнях (напр., у Чорноморському заповіднику, в околі Одеси і Донецька) і численні реєстрації особин з неповною заміною літнього забарвлення на зимове.

Богдан Волянський, описуючи ласок з околі Одеси, відмічав, що «всі ласиці, яких я бачив в Одесі зимою, були теж в літній одежі; білих бачити не довелося, між тим, як згідно з літературою, наші ласиці мусять біліти на зиму...» (Волянський, 1924). Це спостереження помітно контрастує із сучасними згадками (див. вище знахідки, повідомлені П. Панченком), оскільки підтверджують циклічність у прояві ознак «нівальності»: до досліджень Б. Волянського ласки в околицях Одеси були білі, під час його досліджень — коричневі, без білої зимової фази, тепер — з помітною часткою білих особин і новою тенденцією до втрати білої зимової фази. Подібна цикліка у зміні типу зимового забарвлення відмічена для ласок з Чорноморського заповідника. Складається враження, що зростання чи зменшення виразності «нівальних» ознак — нескладний процес, який регулюється кліматичними факторами.

Загалом, на думку автора, правильно говорити про сучасне зменшення виразності «нівальних» ознак у південних форм ласки: білих губ і білих «рукавичок» у літньому забарвленні, білого зимового хутра. При цьому, жодних причин пояснювати це розселенням особин з відповідними спадковими факторами у нас немає, оскільки такі зміни відбуваються в доволі розрізненних локальних популяціях (напр. на Одещині, в Чорноморському заповіднику, у Приазов'ї). Тому причини цього варто вбачати у кліматичних змінах і високій лабільності ознак, що визначають особливості линяння. На користь цього свідчить збіг ізоліній у поширенні кольорових форм з ізолініями кліматичних факторів, що описано вище.

Повертаючись до початку цієї історії, зауважу, що П. Паллас (1794/1999), О. Нордманн та ін. писали про поширення «коричневої» форми тільки в Криму. Така ж приблизно картина існувала і в часи досліджень О. Мигуліна (1938), проте вже Н. Полушина (1964) описала де-що іншу ситуацію. На сьогодні очевидним є помітне зміщення меж поширення кольорових форм на північ, в середньому на 100–150 км. Це — суттєве зміщення, яке може бути індикатором сучасних змін меж природних зон. Ймовірно, циклічних. Час покаже.

Висновки

1. Дослідження закономірностей просторового розподілу кольорових форм ласки показало, що межі їх поширення не відповідають підвидовим формам і більше збігаються з біогеографічними координатами, простягаючись переважно у широтному напрямку.

2. Показано, що окремі елементи цієї мінливості (біле зимове хутро, білі лапи і біла губа) мають різні ареали, які формують «мотрійку»: найвужчий ареал у типових “vulgaris” (без білої фази), північніше з’являються білолапі, ще далі — білогубі форми. Ці дані відповідають клінальному типу мінливості, яка задовільно пояснюється кліматичною гіпотезою.

3. Особливості поширення ласок і біогеографічні координати на півдні України (зокрема й гідрографія) дозволяють припустити, що ласки не могли мігрувати, тобто не йде розселення південної форми, а мають місце зміни у інтенсивності білого забарвлення ласок.

4. Зміни у бік переважання «вультгарисного» типу замість «нівалісного» очевидно є циклічними, що пов’язано з кліматичними факторами, і окремі факти дозволяють припустити, що ця цикліка мала місце раніше, зокрема посилення «вультгарисних» типів на початку ХХ ст.

5. Варіант забарвлення ласок за типом “nivalis” є найбільш близьким до типу забарвлення горностая, а молоді ласки навіть цієї форми нерідко (частоти не досліджені) відповідають південному типу “vulgaris”, тобто маємо закономірність у відповідності типів забарвлення до розмірних і географічних особливостей мустел — найбільш нівалісні форми є більшими і поширені північніше (горностая немає в ареалі ласок типу “vulgaris”).

Подяки

Дякую колегам, які представили для аналізу матеріали щодо мінливості забарвлення дослідженого виду, зокрема Н. Антонєць, В. Артамонову, О. Бронскову, В. Буселу, О. Годлевській, М. Дребету, В. Думенку, С. Жилі, Р. Журавчаку, А. Крону, С. Литвиненку, О. Міхеєву, П. Панченку, В. Пархоменку, Д. Пилипенку, А. Пирхалу, К. Редінову, А. Сагайдаку, М. Селіверстову, З. Селюніній, І. Скільському, В. Тищенко, Г. Ткачу, В. Тимошенкову, М. Товпинцю, О. Форманюку, В. Чумаку, П. Шешураку, В. Яроцькому. Дякую також О. Годлевській, В. Думенку та І. Шидловському за допомогу в пошуку важкодоступних видань. Моя подяка З. Баркасі та В. Пархоменку за допомогу при підготовці тексту.

Література

- Абеленцев, В. І. Куницеві. — Київ : Наукова думка, 1968. — 280 с. — (Фауна України; Том 1, вип. 3).
 [Abelentsev, V. I. Mustelids. — Kyiv : Naukova Dumka Press, 1968. — 280 p. (Fauna of Ukraine; Vol. 1, Is. 3). (in Ukr.).]
 Аристов, А. А., Барышников, Г. Ф. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Хищные и ластроногие. — Санкт-Петербург, 2001. — 560 с.
 [Aristov, A. A. Baryshnikov, G. F. Mammals of Russia and Adjacent Territories. Predatory and Pinnipeds. — St. Petersburg, 2001. — 560 p. (in Rus.).]

- Волянський, Б. Є. Замітки про фауну ссавців Одещини (головним чином околиць міста Одеси) // Южная охота. — 1924. — № 2. — С. 14–16.
[Voliansky, B. E. Notes on mammal fauna of Odessa region (mainly from vicinity of Odessa city) // Yuzhnaia Okhota (Southern Hunting). — 1924. — N 2. — P. 14–16. (in Ukr.).]
- Думенко, В. П., Полищук, І. К. О сезонном диморфизме и индивидуальной изменчивости окраски волосяного покрова у ласки *Mustela nivalis* L. из Биосферного заповедника «Аскания-Нова» // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». — 2005. — Том 7. — С. 112–122.
[Dumenko, V. P., Polishchuk, I. K. On seasonal dimorphism and individual changeability of the hair cover colouring in the weasel *Mustela nivalis* L. from the Biosphere Reserve “Askania Nova” // News Biosphere Reserve “Askania Nova”. — 2005. — Vol. 7. — P. 112–122. (in Rus.).]
- Загороднюк, І. В. Вид в біології як неперервна система // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення / За ред. І. Г. Ємельянова. — Київ : НВП «Вирій», 2001. — С. 153–181.
[Zagorodniuk, I. V. Species in biology as continuous system // Phenomenon of coexistence of two paradigms creationism and evolutionary concept. — Kyiv : NVP “Vyrii” Press, 2001. — P. 153–181. (In Ukr.).]
- Загороднюк, І. В. Транзитивні таксономічні системи та їх структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доповіді НАН України. — 2002. — № 9. — С. 185–191.
[Zagorodniuk, I. V. Transitive taxonomic systems and their pattern in susliks (*Spermophilus*) // Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine. — 2002. — N 9. — P. 185–191. (In Rus.).]
- Загороднюк, І. Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. — 2005. — Вип. 17. — С. 5–27.
[Zagorodniuk, I. Biogeography of mammals’ cryptic species in the Eastern Europe // Scientific Bulletin of the Uzhgorod University. Series Biology. — 2005. — Is. 17. — P. 5–27. (In Ukr.).]
- Загороднюк, І. Закономірності розмірної диференціації видів і статей у багатовидовій гільдії (на прикладі роду *Mustela*) // Наукові записки Держ. природознавчого музею. — 2009. — Вип. 25. — С. 251–266.
[Zagorodniuk, I. Regularities in size differentiation of species and sexes from multispecies guild (example with genus *Mustela*) // Proceedings of the State Natural History Museum. — Lviv, 2009. — Vol. 25. — P. 251–266. (In Ukr.).]
- Загороднюк, І., Дикий, І. Мисливська теріофауна України: видовий склад і вернакулярні назви // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. — 2012. — Вип. 58. — С. 21–44.
[Zagorodniuk, I., Dykyu, I. Hunting mammal fauna of Ukraine: species list and vernacular names // Visnyk of the Lviv Univ. Series Biology. — 2012. — Vol. 58. — P. 21–44. — (In Ukr.).]
- Загороднюк, І. В., Кавун, К. Ю. Вікова мінливість як основа формування міжвидових відмінностей у гризунів (Muriformes) // Доповіді НАН України. — 2000. — № 3. — С. 174–180.
[Zagorodniuk, I. V., Kavun, K. Yu. Age variation as basis of formation of interspecies differences in rodents (Muriformes) // Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine. — 2000. — N 3. — P. 174–180. (In Ukr.).]
- Мигулін О. О. Ласка — *Mustela nivalis* L. // Мигулін, О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). — Київ : Вид-во АН УРСР, 1938. — С. 192–196.
[Myhulin, O. O. Weasel — *Mustela nivalis* L. // Myhulin, O. O. Mammals of Ukrainian (Materials on the Fauna). — Kyiv : Acad. Sci. Ukr. RSR Press, 1938. — P. 192–196. (in Ukr.).]
- Паллас, П. С. Наблюдения, сделанные во время путешествия по южным наместничествам Русского государства в 1793–1794 / Пер. С. Л. Белявской и А. Л. Бертье-Делагарда. — Ялта, 1999. — (Електронна версія).
[Pallas, P. S. Observations made during a trip to southern vicariates of the Russian state in the 1793–1794 / Transl. into Rus. by S. L. Belyavskaya and A. L. Bertier de la Garde. — Yalta, 1999. (E-version; in Rus.).]
- Полушина, Н. А. До систематичного положення і екології ласки на заході України // Вісник Львівського університету ім. Івана Франка. Серія Біологічна. — 1964. — Вип. 2. — С. 46–52.
[Polushyna, H. A. To the systematic position and ecology of weasel in the west of Ukraine // Visnyk of the Lviv University. Biological Series. — 1964. — Is. 2. — P. 46–52. (in Ukr.).]
- Тесля, І. Підсоння // Географія українських і сумежних земель / За ред. В. Кубійовича. — Львів, 1938. — С. 132–159. — (Факсимільне перевидання — Київ : Обереги, 2005).
[Teslia, I. Climate // Geography of Ukrainian and Adjacent Lands / Ed. by V. Kubiyovych. — Lviv, 1938. — P. 132–159. — (Facsimile reprint — Kyiv : Talismans, 2005). (in Ukr.).]
- Abramov, A. V., Baryshnikov, G. F. Geographic variation and intraspecific taxonomy of weasel *Mustela nivalis* (Carnivora, Mustelidae) // Zoosystematica Rossica. — 2000 (1999). — Vol. 8, N 2. — P. 365–402.
- Frank, F. Zur Evolution und Systematik der kleinen Wiesel (*Mustela nivalis* Linnaeus, 1766) // Z. Säugetierk. — 1985. — Bd. 50, № 4. — S. 208–225.
- King, C. M. Moults and colour change in English weasels (*Mustela nivalis*) // Journal of Zoology (London). — 1979. — Vol. 189. — P. 127–134.
- Reichstein, H. *Mustela nivalis* — Mauswiesel // Stubbe, M., Krapp, F. (eds). Handbuch der Säugetiere Europas. — Wiesbaden : AULA Verlag, 1993. — Band 5/II. — S. 571–626.
- Sheffield, S. R., King, C. M. *Mustela nivalis* // Mammalian Species. — 1994. — N 454. — P. 1–10.
- Zima, J., Cenevová, E. Coat colour and chromosome variation in central European populations of the weasel (*Mustela nivalis*) // Folia Zoologica. — 2002. — Vol. 51, № 4. — P. 265–274.