

Мінливість краніометричних ознак в роді *Mustela*: приклад з ласкою та степовим тхором з теренів Луганщини

Сергій Філіпенко, Юлія Фурсова

Луганський національний університет ім. Тараса Шевченка (Луганськ, Україна)
e-mail: serjfil88@gmail.com

FILIPENKO, S., FURSOVA, Y. Variation of craniometrical characters in the genus *Mustela*: an example of the weasel and steppe polecat from Luhansk Oblast. — Sex- and age-related variation of mammals of the genus *Mustela* was analysed based on craniometrical characters of the two species distributed in Luhansk Oblast. Linear measurements of the skull were studied and analysed by methods of standard statistics. In the studied species *Mustela nivalis* and *Mustela eversmanni*, sexual dimorphism is well expressed. According to the compared skull measurements, Mayr's coefficient of divergence (CD) is 1.91 for the weasel and 2.6 for the steppe polecat. Sex-related differences are the most expressed by the condylobasal skull length and mandible length. Females are 1.13 less variable than males by the average value of the coefficient of variation of craniological measurements.

Вступ

Стан природного середовища та зміни у ньому протягом певного часу неодмінно відображаються на екоморфологічних показниках різних груп тварин. Тому дедалі більший інтерес для зоологів представляє вивчення морфологічної мінливості певних груп особин або видів. Ссавці роду *Mustela* є одним із зручних об'єктів дослідження морфологічних змін, оскільки мають високі показники таксономічного багатства, високу екоморфологічну диференціацію видів за віко-статевими групами (Загороднюк 2009).

Серед робіт з морфологічної мінливості ссавців, зокрема роду *Mustela*, слід виділити монографію Ю. Єгорова «Механізми дивергенції» (Єгоров 1983). Єгоровим розглянуто питання екологічної, морфологічної та генетичної дивергенції на прикладі популяцій близьких видів мустел. Публікацій, що містять дані з морфології мустел з території України, не багато. Такі дані, зокрема, містяться в визначниках ссавців (Корнєєв 1965) та у фауністичних зведеннях (Мигулін 1938; Абеленцев 1968). На жаль, аналітичних робіт стосовно мінливості мустел з території України дуже мало, серед них — декілька праць І. Загороднюка (2009, 2012, 2015).

При дослідженні мінливості ссавців особливе місце посідають краніометричні ознаки (КМО). Череп — одна з найстабільніших морфоструктур, ознаки якої дозволяють фіксувати відмінності та оцінювати мінливість родів, видів та

підвидових форм, а також статей та вікових груп (Егоров 1983). Для дослідження мінливості нами обрано краніометричні ознаки через низку переваг, які вони мають над іншими морфологічними показниками: по-перше, вони піддаються точнішим вимірам незалежно від часу зберігання матеріалу; по-друге, більшість зоологічних музеїв мають у своїх колекціях достатню кількість краніологічного матеріалу для дослідження мінливості виду.

Мета роботи — з'ясувати статеву та вікову мінливість ссавців роду *Mustela* за матеріалами з Луганської області, представленими в остеологічних колекціях зоологічних музеїв України, обравши в якості прикладу два види, відносно добре представлені в колекціях і одночасно такі, що представляють різні підроди: *Mustela (Mustela) nivalis* та *Mustela (Putorius) evermanni*.

Загальні особливості видів

Мустела (*Mustela*) — рід хижих ссавців із родини Мустелових (Mustelidae). На території Луганської області зареєстровано 5 видів роду *Mustela* (Колесніков & Кондратенко 2004; Загороднюк 2006).

Тхір степовий *Mustela evermanni* Lesson, 1827. Вага самців становить 480–1530 г (990,3), самок — 330–760 г (529,1). Від черепа лісового тхора відрізняється більшою масивністю, конділобазальною довжиною, глибшим звуженням у заорбітальній ділянці, плескатішою черепною коробкою по боках лобових кісток, краї яких розходяться наперед до заорбітальних відростків, значним сплюсненням та меншою трикутністю слухових барабанів, а також дрібними розмірами верхніх і нижніх хижих зубів. Заорбітальна частина коробки вузька, відносно коротка і в своєму задньому відділі різко стиснута з боків. Увесь міжчолобний відділ черепа більш опуклий, ніж у лісового.

Ласиця, або ласка *Mustela nivalis* (Linnaeus, 1766). Розміри тіла дуже мінливі, але дрібніші, ніж у горностая. Вага самців становить 64,7–147,9 г (114,03), самок — 40–132 г (79,03). Череп ласки подібний до черепа горностая, але значно менший від нього. Лицева частина вкорочена порівняно з мозковою. Значна цефалізація — яскраве свідчення високого рівня хижацтва та рухливості цього звірка. Статевий диморфізм добре виявлений. Череп у самця більший і вищий; вилиці товщі, перехват лобних кісток сильніший; гребні краще виявлені. Внаслідок більшої ширини і міцності іклів ширина підчонного отвору в 1,5 рази перевищує альвеолу верхнього ікла. Для ласок властива висока амплітуда індивідуальної мінливості (Мигулін 1938; Абеленцев 1968).

Матеріал та методи дослідження

Нами опрацьовано частину колекції черепів мустел, які зберігаються в Національному науково-природничому музеї НАН України (м. Київ) та Зоологічному музеї Луганського національного університету імені Тараса Шевченка. Для з'ясування закономірностей статевої та вікової мінливості мустел обрано два модельних види: степовий тхір та ласка.

Модельні види обрано за наступними критеріями:

- 1) наявність достатніх вибірок у колекціях;
- 2) найбільший (за метричними ознаками) та найменший види роду.

Порівняльний краніологічний аналіз черепів мустел проводили за 4 краніометричними показниками (рис. 1), які функціонально і таксономічно є важливими для даного роду і відносяться до ознак, за якими йде екоморфологічна диференціація (Загороднюк 2009):

- 1) CBL — конділобазальна довжина черепа (відстань від найбільш виступаючої вперед частини міжщелепних кісток до задньої поверхні потиличних зчленівних виростів);
- 2) DIM — повна довжина верхнього зубного ряду (відстань від переднього краю альвеоли першого різця до заднього краю альвеоли останнього корінного зуба верхньої щелепи);
- 3) DCM — «іклова» довжина зубного ряду;
- 4) MAL — довжина мандибули (від суглобового відростка до переднього краю зубної кістки).

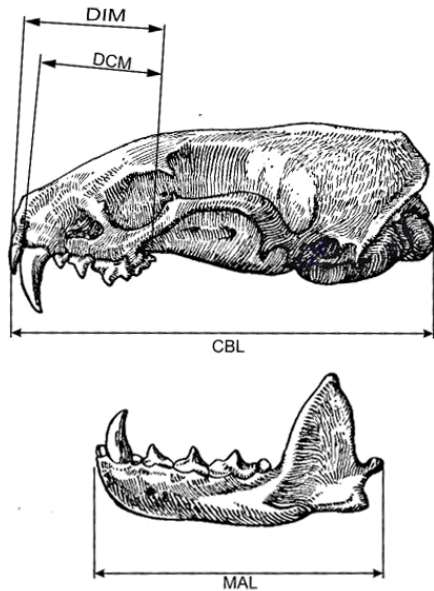


Рис. 1. Схема вимірів черепа мустел.

Усі краніометричні виміри проводили за допомогою каліпера (штангенциркуля) з точністю $\pm 0,1$ мм. Зібрані дані опрацьовано з використанням електронних таблиць в програмі Excel 2010.

При обробці краніометричних даних визначали мінімальні та максимальні показники (lim), середнє значення (\bar{x}) та середнє квадратичне відхилення (SD). Поряд з цим вираховували коефіцієнт варіації (CV). Для оцінки рівня відмінностей між вибірками, що досліджуються, використано коефіцієнт дивергенції (за: Майр 1956), відомий також як «індекс Майра»:

$$CD = (\bar{x}_1 - \bar{x}_2) / (SD_1 + SD_2),$$

де CD — індекс Майра, що є відношенням різниці середніх значень порівнюваних показників (\bar{x}_1 , \bar{x}_2) до суми середніх квадратичних відхилень (SD_1 , SD_2). Результати вимірів вносили до зведених таблиць.

Результати дослідження та їх обговорення

Ріст і диференціація є базовими ознаками живого: для всіх організмів властива зміна їх розмірів в онтогенезі; невід'ємною їх особливістю є індивідуальна мінливість, яка формується на основі змін ростових процесів; закономірно є диференціація видів за розмірною компонентою.

Ростові зміни організму в онтогенезі лежать в основі як статевої так і вікової мінливості. Звідси витікає, що індивідуальна мінливість є рушійною силою вікової та статевої диференціації організмів. Всі види роду *Mustela* формують однорідний розмірний ряд, при цьому самці є продовженням росту самок (рис. 2 та 3). Тобто найбільша самка певного віку не перевищує за розмірами найменшого самця такого ж віку.

Статевий диморфізм та статева мінливість

Всі представники роду мають добре виражений статевий диморфізм (самці більші за розмірами від самок), який простежується на краніологічному матеріалі. Статеві відмінності у мустел добре помітні при відношенні однієї метричної ознаки черепа до іншої. При аналізі співвідношення довжини мандибули (MAL) до кондиллобазальної довжини черепа (CBL) у степового тхора чітко виражені відмінності між самцями та самками (рис. 2). Така ж тенденція простежується між самцями і самками ласки (рис. 3).

Для оцінки рівня статевої мінливості нами обрано два види роду *Mustela*: ласку (найменший представник роду за морфологічними параметрами) та степового тхора (найбільший представник роду). Ще один критерій для вибору цих видів — наявність достатніх серій (вибірок) у колекціях. Оцінку статевої мінливості (міжстатевих відмінностей) проведено за наступними краніометричними ознаками: кондиллобазальна довжина черепа (CBL), повна довжина верхнього зубного ряду (DIM), «іклова» довжина верхнього ряду зубів (DCM), та довжина мандибули (MAL).

Відмінності статей за CD. Морфологічна дистанція між самцями і самцями у мустел є високою (табл. 1–2). За коефіцієнтом дивергенції Майра (CD) рівні міжстатевих відмінностей зростають зі збільшенням розмірів тварин. У ласки CD (за CBL) цей показник дорівнює 2,1, а у степового тхора CD за аналогічним проміром — 3,18. Вони є досить високими показниками, адже Майр вважає істотними відмінності між близькими формами вже на рівні $CD = 1,28$ (Майр 1956). Зростання значень міжстатевих $CD_{(\sigma/\varphi)}$ у великорозмірних видів *Mustela* може розглядатися як компенсація потенційно високої конкуренції у межах мустелідної гільдії (Загороднюк 2009).

Відмінності статей за CV. Як видно з таблиці 1, в середньому за всіма ознаками самки степового тхора менш мінливі за самців: $CV_{(\sigma)} = 3,8$, а $CV_{(\varphi)} = 3,6$. Найбільше виявляються відмінності між статями за кондиллобазальною довжиною ($CD = 3,18$), а найменше — за «ікловою» довжиною верхнього зубного ряду ($CD = 1,73$). У ласок за середнім значенням коефіцієнта варіації

(табл. 3) для чотирьох ознак самки менш мінливі від самців: CV = 4,09 у самок проти 4,87 у самців, відповідно. Статеві відмінності у ласки добре виражені за двома вимірами: «іклова» довжина верхнього зубного ряду (CD = 2,82) та конділобазальна довжина (CD = 2,10).

Перекриття варіаційних рядів. Із таблиці 1 видно, що мінімальне значення конділобазальної довжини (CBL) самців черепа степового тхора *Mustela eversmanni* дорівнює 58 мм, а самок — 52,5 мм. У самців ласки мінімальне значення CBL становить 29,5 мм, а у самок — 29,1 мм. За середніми значеннями різниця між вимірами ще більш виражена.

Відмінності отриманих нами даних від даних з літератури невеликі, що засвідчує їхню подібність. Варто зазначити, що обсяг матеріалу у монографії В. Абельнцева (1968) є найбільшим: цим дослідником було опрацьовано великі вибірки за 28 вимірами. Натомість, О. Мигуліним (1938) описано невеликі вибірки (до 10 екз.) за 5 краніометричними ознаками.

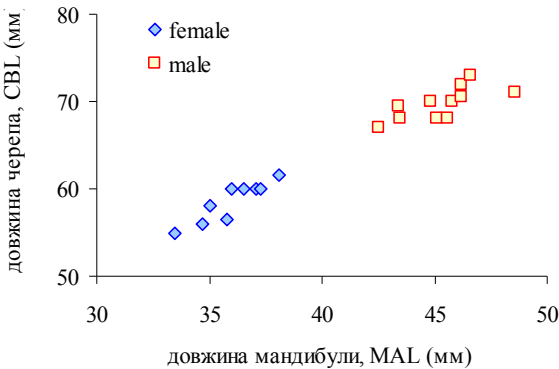


Рис. 2. Порівняння самців та самок степового тхора за довжиною мандибули (MAL) та конділобазальною довжиною черепа (CBL):

M (male) — самці;
F (female) — самки.

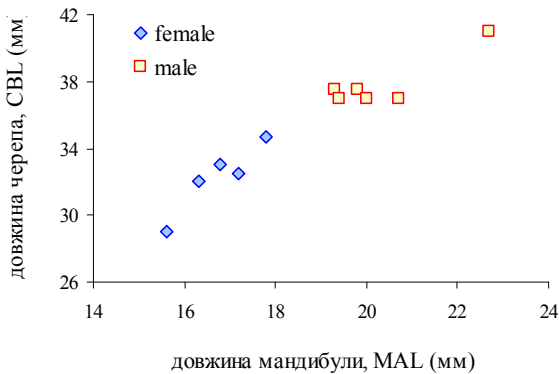


Рис. 3. Порівняння самців та самок ласки за довжиною мандибули (MAL) та конділобазальною довжиною черепа (CBL):

M (male) — самці;
F (female) — самки.

Таблиця 1. Середні вибіркові значення деяких краніометричних вимірів черепа *Mustela eversmanni* та їх порівняння між статями

Виміри черепа	Самці			Самки			CD
	Lim (n)	$\bar{x} \pm SD$	CV %	Lim (n)	$\bar{x} \pm SD$	CV %	
CBL	66,5–72,3 (14)	69,69 ± 1,75	2,51	54,3–60,1 (12)	58,39 ± 1,8	3,09	3,18
DIM	23,6–26,3 (14)	25,12 ± 0,82	3,27	20,3–22,3 (12)	21,37 ± 0,6	2,80	2,64
DCM	20,2–24,1 (14)	21,94 ± 1,17	5,34	17,5–19,6 (12)	18,51 ± 0,81	4,36	1,73
MAL	42,7–48,8 (13)	45,31 ± 1,8	3,98	33,5–38,2 (8)	35,93 ± 1,49	4,14	2,85
Середнє			3,80			3,60	2,60

Примітки: n — вибірка даних; Lim — мінімально і максимально граничні значення показників; \bar{x} — середнє арифметичне значення показника

Таблиця 2. Середні вибіркові значення деяких краніометричних вимірів черепа *Mustela nivalis* та їх порівняння між статями

Виміри	Самці			Самки			CD
	Lim (n)	$\bar{x} \pm SD$	CV %	Lim	$\bar{x} \pm SD$	CV %	
CBL	37,0–41,2 (14)	38,62 ± 1,47	3,81	29,1–34,3 (12)	32,65 ± 1,37	4,18	2,10
DIM	10,8–12,6 (7)	10,87 ± 0,56	4,75	9,4–10,9 (8)	10,08 ± 0,42	4,17	0,81
DCM	10,3–12,2 (8)	10,79 ± 0,63	5,81	8,4–9,3 (8)	8,93 ± 0,3	3,32	2,82
MAL	19,2–22,3 (7)	20,19 ± 1,03	5,12	15,5–17,8 (7)	16,7 ± 0,78	4,68	1,93
Середнє			4,87			4,09	1,91

Таблиця 3. Кондилобазальна довжина черепів самців і самок ласки (*Mustela nivalis*) та хтора степового (*Mustela eversmanni*) за даними різних дослідників, мм

Вид	Автор, рік публікації	Самці			Самки		
		n	Lim	\bar{x}	n	Lim	\bar{x}
<i>Mustela nivalis</i>	Мигулін 1938	9	32,8–41,2	—	3	33,1–34,0	—
	Абеленцев 1968	99	29,5–43,8	39,5	21	30,7–35,3	33,5
	наші дані	14	37,0–41,2	38,62	12	29,1–34,3	32,65
<i>Mustela eversmanni</i>	Мигулін 1938	7	62,1–67,5	—	2	56,5–60,3	—
	Абеленцев 1968	108	58,0–74,0	67,2	38	52,5–63,6	58,6
	наші дані	14	66,5–72,3	69,69	12	54,3–60,1	58,39

Вікова мінливість

Загальною спрямованістю змін, що відбуваються в процесі росту, є поступове збільшення всіх метричних ознак. Зокрема, протягом усього онтогенезу збільшується довжина черепа (рис. 4), проте її приріст сповільнюється з віком. Ця закономірність загалом поширюється і на інші ознаки.

Задля аналізу вікової мінливості нами розділено вибірки на три вікові групи. Через складність методик із визначення точного віку за остеологічним матеріалом (зокрема, краніологічним) нами обраний найбільш простий.

Групи визначені за інтервалами конділобазальної довжини черепа. Вибірki розділені за статтю для їхньої однорідності. Для кожної пари суміжних вікових вибірок (табл. 4) ми розрахували коефіцієнти дивергенції (CD).

Ці коефіцієнти за середніми значеннями (останній стовпчик в табл. 4) помітно відрізнялися для різних ознак, а, отже, їхній внесок у кінцеву оцінку міжвибіркових відмінностей є різним. Найменше в процесі росту змінюється повна довжина зубного ряду: CD (середнє) для самців і самок становить 0,64 та 0,34 відповідно. Збільшуються з віком конділобазальна довжина черепа (CD (середнє) ♂ і ♀ дорівнює 1,26 і 1,13 відповідно) та «іклова» довжина верхнього ряду зубів (тільки у самців) — CD (середнє) = 1,42.

Як бачимо зі зміною віку сповільнюється і ріст черепа. Наприклад різниця між I та II віковими групами самців тхора степового за індексом Майра для конділобазальної довжини становить CD = 1,33, а між II та III CD = 1,2, що свідчить про уповільнення росту з віком. Крім того самки раніше досягають максимальних розмірів ніж самці (див. табл. 4).

Отже отримані нами дані дозволяють стверджувати наступне:

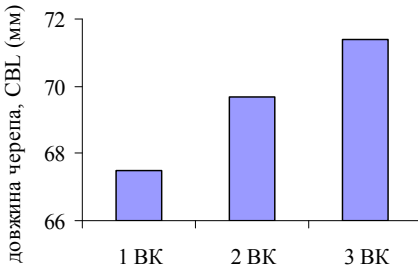


Рис. 4. Вікові зміни метричних ознак у тхора степового (*Mustela eversmanni*): абсолютний приріст конділобазальної довжини черепа, CBL (у мм, дані для самців).

Таблиця 4. Порівняння метричних ознак у вікових групах *Mustela eversmanni*

Стать	Проміри	I в.г.	CD (I–II)	II в.г.	CD (II–III)	III в.г.	CD (середня)
♂ n = 14	CBL	67,53±0,87	1,33	69,7±0,76	1,20	71,4±0,66	1,26
	DIM	24,23±0,46	0,83	25,22±0,73	0,44	25,74±0,46	0,64
	DCM	20,5±0,38	1,75	21,94±0,44	1,08	23,1±0,63	1,42
	MAL	43±0,52	1,36	45,08±1,01	0,86	46,92±1,13	1,11
♀ n = 12	CBL	56,28±1,47	1,35	59,08±0,61	0,90	59,83±0,22	1,13
	DIM	21,25±0,79	0,07	21,15±0,62	0,62	21,70±0,27	0,34
	DCM	18,43±0,78	0,08	18,30±0,63	0,28	18,80±0,96	0,18

- 1) представники роду *Mustela* мають виражений статевий диморфізм;
- 2) ростові зміни в онтогенезі (індивідуальна мінливість) лежать в основі статевої та вікової диференціації видів роду;
- 3) зі збільшенням віку ріст морфологічних структур сповільнюється.

Висновки

1. У обох досліджених видів роду (*Mustela nivalis* та *M. eversmanni*) добре виражений статевий диморфізм, що добре простежується на краніологічному матеріалі. За коефіцієнтом дивергенції Майра (CD) рівні міжстатевих відмінностей зростають зі збільшенням розмірів тварин. Середнє значення CD за порівнюваними вимірами черепа для ласки (найменший вид роду) становить 1,91, а для степового тхора (найбільший вид) — 2,6.

2. Найкраще статеві відмінності простежуються за наступними краніометричними ознаками: конділобазальна довжина черепа та довжина мандибули. Загалом самки менш мінливі за самців за середнім значенням коефіцієнту варіації для краніологічних вимірів у 1,13 рази. Зі збільшенням віку тварин сповільнюється ріст морфологічних структур. Самки швидше за самців досягають дефінітивних розмірів, тобто ріст у них сповільнюється раніше. Найменших ростових змін із віком зазнає зубна система.

Література

- Абеленцев, В. І. 1968. *Куницеві*. Наукова думка, Київ, 1–280. (Серія: Фауна України; Том 1, вип. 3). [Abelentsev, V. I. 1968. The Mustelids. In: *Fauna of Ukraine. Volume 1: Mammals, Issue 2*. Naukova Dumka Press, Kyiv, 1–280. (In Ukrainian)]
- Дикий, І. В., А. Т. Затушевський, В. В. Леснік, К. М. Назарук, І. В. Шидловський. 2012. *Вимірювання хребетних тварин (методичні вказівки ...)*. Львів, Львівський національний університет ім. І. Франка, 1–40. [Dyuk I. V., A. T. Zatushevsky, V. V. Lesnik, K. M. Nazaruk, I. V. Shidlovsky. 2012. *Measurement of vertebrate animals (guidelines ...)*. Lviv, Lviv I. Franko National University, 1–40. (In Ukrainian)]
- Егоров, Ю. Е. 1983. *Механізми дивергенції*. Наука, Москва, 1–176. [Egorov, Yu. E. 1983. *Mechanisms of Divergence*. Nauka Press, Moskva, 1–176. (In Russian)]
- Загороднюк, І. 2006. Савці східних областей України: склад та історичні зміни фауни. *Теріофауна сходу України*. Луганськ, 216–259. (Серія: Праці Теріологічної Школи; вип. 7). [Zagorodniuk, I. 2006. Mammals of eastern provinces of Ukraine: composition and historical changes of the fauna. *Proceedings of the Theriological School*, 7 (Mammal fauna of Eastern Ukraine): 216–259. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В. 2009. Закономірності розмірної диференціації видів і статей у багатовидовій гільдії (на прикладі роду *Mustela*). *Наукові записки Державного природознавчого музею (Львів)*, 25: 251–266. [Zagorodniuk, I. 2009. Regularities in size differentiation of species and sexes from multispecies guild (example with genus *Mustela*). *Proceedings of the State Natural History Museum (Lviv)*, 25: 251–266. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В., К. Ю. Кавун. 2000. Вікова мінливість як основа формування міжвидових відмінностей у гризунів (Muriformes). *Доповіді НАН України*, № 3: 174–180. [Zagorodniuk, I. V., K. Y. Kavun. 2000. Age variation as basis of formation of interspecies differences in rodents (Muriformes). *Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine*, No. 3. 174–180. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В. 2012. Дослідження остеологічних зразків савців: ключові краніометричні ознаки. *Праці Теріологічної школи*, 11: 16–32. [Zagorodniuk, I. 2012. Study of osteological samples of

- mammals: key craniometric characters. *Proceedings of the Theriological School*, **11**: 16–32. (In Ukrainian)]
- Загороднюк, І. В. 2015. Географічна мінливість забарвлення хутра ласиці (*Mustela nivalis*) в Україні: таксономія чи клімат? *Праці теріологічної школи*, **13**: 77–86. [Zagorodniuk, I. 2015. Geographical Variability of the Coat Coloration in the Weasel (*Mustela nivalis*) in Ukraine: taxonomy or climate? *Proceedings of the Theriological School*, **13**: 77–86. (In Ukrainian)]
- Колесников, М. А., А. В. Кондратенко. 2004. Современное состояние популяций редких хищных млекопитающих семейства Mustelidae на юго-востоке Украины. *Ученые записки Таврического национального университета. Серия Биология, Химия*, **17** [56] (2): 121–129. [Kolesnikov, M. A., A. V. Kondratenko. 2004. The current state of rare carnivorous species of Mustelidae family in south-eastern Ukraine. *Scientific Notes of Taurida National V. I. Vernadsky University. Ser. Biology, Chemistry*, **17** (56), No. 2: 121–130. (In Russian)]
- Корнеев, О. П. 1965. *Визначник звірів УРСР. Видання друге*. Радянська школа, Київ, 1–236. [Korneev, O. P. 1965. *Key to Mammals of USSR*. 2nd edition. Soviet School Press, Kyiv, 1–236. (In Ukrainian)]
- Майр, Э., Э. Линсли, Р. Юзингер. 1956. *Методы и принципы зоологической систематики*. Издательство иностранной литературы, Москва, 1–352. [Mayr, E., E. Linsley, R. Usinger. 1956. *Methods and Principles of Zoological Systematics*. Publishing House of Foreign Literature, Moscow, 1–352. (In Russian)]
- Мигулін, О. О. 1938. *Звірі УРСР (матеріали до фауни)*. Вид-во АН УРСР, Київ, 1–426. [Mygulín, O. O. 1938. *Mammals of the Ukrainian SSR (Materials to the Fauna)*. Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Kyiv, 1–426. (In Ukrainian)]
- Симпсон, Дж. Г. 1948. *Темпы и формы эволюции*. Госиздат, Москва, 1–358. [Simpson, G. G. 1948. *Tempo and Mode in Evolution*. State Publishing House, Moscow, 1–358. (In Russian)]
- Яблоков, А. В. 1966. *Изменчивость млекопитающих*. Наука, Москва, 1–364. [Yablokov, A. V. 1966. *Mammalian Variability*. Science, Moscow, 1–364. (In Russian)]

Резюме

ФЛІПЕНКО, С., ФУРСОВА, Ю. Мінливість краниометричних ознак в роді *Mustela*: приклад з ласкою та степовим хором з теренів Луганщини. — Досліджено статеві-вікову мінливість ссавців Роду *Mustela* на підставі вивчення краниометричних ознак двох видів з поширених на території Луганської області. Досліджено і проаналізовано лінійні проміри черепа та опрацьовано такі дані методами стандартної статистики. У досліджених видів *Mustela nivalis* та *M. eversmanni* добре виражений статевий диморфізм. За порівнюваними вимірами черепа коефіцієнт дивергенції Майра (CD) становить для ласиці 1,91, а для степового хтора — 2,6. Найкраще статеві відмінності простежуються за кондилобазальною довжиною черепа та довжиною мандибули. Загалом самки менш мінливі за самців за середнім значенням коефіцієнту варіації для краниологічних вимірів у 1,13 рази.