

УДК 599.322.2:591.151

ПОЛІМОРФІЗМ ЗА ІНТЕНСИВНІСТЮ ЗАБАРВЛЕННЯ ХУТРА У ССАВЦІВ

Юлія Зізда

Зоологічний музей, Ужгородський національний університет (Ужгород)
Інститут екології Карпат НАН України (Львів)
УжНУ, вул. Волощина 54, м. Ужгород, 88000 Україна
e-mail: julcha@ua.fm

Polymorphism of Fur Coloration Intensity in Mammals. — Zizda, Yu. — The concept of coloration polymorphism and melanism in mammals was reviewed. It was shown that polymorphism has different types and mammals color differentiation is only one of its kinds. Three classic hypotheses on the function of coloration in mammals are known: concealment, communication, and regulation of physiological processes. The attention was focused on the mammals' coat coloration intensity and presence of black forms among mammals, including red squirrels (*Sciurus vulgaris*) for further exploration and analysis of causes of the fur coloration variability in the latter. The character of spots in mammals are reviewed only in a few examples. The dark phase of squirrels, which are common in the mountains, retains the heat better, and the black fur protects their skin from ultraviolet radiation, and provides better thermoregulation under damp mountain conditions. The gradual change in the red squirrel's coat coloration, and the presence and distribution of its dark phase in mountains are associated with the feature of distribution and apparently are obeyed to Gloger's rule.

Key words: coloration polymorphism, melanism, mammals, red squirrel, adaptation.

Поліморфізм за інтенсивністю забарвлення хутра у ссавців. — Зізда, Ю. — Проведено огляд поняття кольорового поліморфізму та меланізму у ссавців. Показано, що поліморфізм має різні види і кольорова диференціація є лише одним із його видів. Для пояснення функції забарвлення ссавців відомо три гіпотези: маскування, комунікація та регулювання фізіологічних процесів. У роботі зроблено акцент на інтенсивності забарвлення хутра, наявності меланістів серед ссавців, включаючи вивірку звичайну (*Sciurus vulgaris*), щоб у подальшому дослідити і проаналізувати причини мінливості забарвлення хутра в останньої. Характер малюнку у ссавців розглянуто лише на кількох прикладах. Темно-забарвлене хутро вивірок, поширених у горах, краще зберігає тепло і захищає шкіру від ультрафіолетового випромінювання, чорне хутро краще забезпечує терморегуляцію у вологих умовах гір. Поступова зміна кольору хутра у вивірки звичайної, наявність і поширення темних кольорових форм у горах пов'язані із особливістю її поширення і, очевидно, підпорядковуються правилу Глогера.

Ключові слова: кольоровий поліморфізм, меланізм, ссавці, вивірка звичайна, адаптація.

Вступ

Всі живі організми, які живуть і розвиваються у певних природних умовах піддаються впливу факторів природного середовища (температури, освітленості, вологості, кількості і якості доступних кормів). Вступаючи у взаємовідносини з іншими організмами, вони можуть змінювати свої морфологічні і фізіологічні особливості, тобто фенотип і передавати ці ознаки нащадкам. Таким чином, вони набувають здатності пристосовуватися до середовища їх існування. Ступінь пристосованості організму до того середовища, в якому він існує, виражається у відповідності між організмом і середовищем, яке в одних випадках діє так, що організми реагують безпосередньо на зміни середовища, а в інших — реагують на сигнальні до змін фактори (Бигон и др., 1989). Найкраща відповідність між організмами і середовищем — це деякий компроміс між пристосуванням до змін і здатністю до їх переживання. У вивірки звичайної це проявляється у міграціях за урожайністю кормових дерев (Шнаревич, 1950), зміні густоти хутра на зиму у чорних форм, а також кольору у світлих вивірок (Кирис, 1973).

Пристосованість (адаптація) — це відносний внесок особин у чисельність майбутніх поколінь. Найбільш пристосовані (адаптовані) в популяції ті особини, число нащадків яких більше, ніж у інших її представників.

Підтримка виживання і розвитку популяції відбувається шляхом природного добору у ряді випадків:

- коли гетерозиготи мають підвищену здатність до адаптації, а гомозиготи — слабку;
- коли інтенсивність добору змінюється в межах деякого діапазону, і на кожній межі відбір сприяє одній морфі, а на іншій — іншій. При проміжній інтенсивності добору виникають поліморфні популяції, наприклад, наявність географічних форм серед багатьох видів ссавців;
- коли добір є частотно-залежним і будь-яка із внутрішньовидових форм найбільш життєздатна тоді, коли вона зустрічається найрідше. У особин, ознаки яких найбільше відповідають середовищу існування, є більша імовірність вижити і передати свої корисні ознаки наступному поколінню (Мак-Фарленд, 1988). Наприклад, незвично забарвлені форми «жертв», яких не можуть виявити хижаки;
- коли у різних ділянках різної просторової структури добір діє по-різному. При цьому певна форма вибирає той просторовий відрізок, до якого пристосована найкраще. Наприклад, популяції ссавців-меланістів (Бигон и др., 1989).

Поліморфізм має різні види, і мінливість тварин за забарвленням зовнішніх покривів є лише одним із його проявів. Вивчення природи такої мінливості залишається актуальним.

Мета роботи — використовуючи літературні джерела описати поняття «кольоровий поліморфізм» та «меланізм», проаналізувати поширення цих явищ у ссавців з метою подальшого дослідження природи кольорової мінливості вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris* L.), зокрема в українських Карпатах.

Методичні підходи

Для дослідження кольорової мінливості ссавців, акцентуючи увагу на поширення явища меланізму у вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris* L.), опрацьовано 70 літературних джерел, більша частина яких опублікована після 2000 року, значна частка — закордонні публікації. Основну частину проаналізованих наукових праць становлять джерела, які стосуються явища кольорового поліморфізму, меланізму, адаптації до середовища існування та впливу на це природного добору у ссавців. Акцент зроблено на інтенсивності забарвлення хутра ссавців, оскільки саме ця ознака є важливою для пояснення природи кольору у вивірок. Характер малянку (строкатість) у ссавців розглянуто лише на кількох прикладах.

Кольоровий поліморфізм і меланізм, поліморфні популяції у тварин

Основним визначенням, яке виражає суть поліморфізму, є те, що це властивість популяцій пристосовуватися (адаптуватися) до різноманітних умов зовнішнього середовища.

Поліморфізм (гр. *poli* — багато, гр. *morfe* — форма) — це наявність у складі одного виду кількох чітких морфологічно різних форм (Реймерс, 1988); це мінливість всередині локальних популяцій (Бигон и др., 1989); це існування двох або більше генетично відмінних форм у популяції у стані тривалої рівноваги в таких співвідношеннях, що частоту, навіть найрідкіснішої форми, не можна представити тільки повторними мутаціями (Яблоков, Юсуфов, 1989). Відповідно до свого прояву поліморфізм може бути біохімічним, фізіологічним, морфологічним, поведінковим (Яблоков, Ларина, 1985), генетичним (Бигон и др., 1989), постійним, збалансованим чи перехідним (Солбриг, Солбриг, 1982).

Кольоровий поліморфізм, як правило, визначається як явище, коли дві або більше різні, генетично обумовлені кольорові морфи, знайдені в межах однієї популяції, схрещуються; найрідкісніша морфа трапляється достатньо часто, щоб бути виключно результатом повторних мутацій. Кольоровий поліморфізм іноді генетично пов'язаний із фізіологічними та поведінковими (комунікативними) особливостями тварин (Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Гри-

ценко и др., 1983). Завдяки цьому він може маркувати перебіг генетичних процесів у популяціях (Яблоков, 1976).

Кольоровий поліморфізм у ссавців пояснюють трьома напрямками адаптації до середовища їх існування: маскуванням, комунікацією, фізіологічним аспектом. Кожен із цих напрямків виражається через строкатість і інтенсивність забарвлення зовнішніх покривів тіла (Саго, 2005). Обидва прояви можуть бути поєднані відповідно до потреби пристосовуватися до умов навколишнього середовища та взаємовідносин із родичами. Маскування проявляється для подібності («злиття») із середовищем, створення «протитіні» (Cott, 1940; Stevens, Merilaita, 2009 а), і може бути опосередкованим (маскування під палицю, травинку у безхребетних). Воно також може допомагати передачі інформації, наприклад сигналізувати, про наближення хижака, чи слугувати ознакою переваги над суперником (Stevens, Merilaita, 2009 б). Комунікація тварин за допомогою кольору служить для відлякування ворогів або приваблення протилежної статі, наприклад статеве забарвлення чи для уникнення конкурента (Cott, 1940). Фізіологічний аспект включає терморегуляцію чи статевий добір. Таке забарвлення виражене на шкірі під хутром або на окремих частинах тіла (вусах, вухах, хвості); у останніх випадках воно керується природним добром.

Меланізм. Більшість ссавців демонструють поступову зміну кольору серед різних груп, деякі мають меланістів. Меланізм — генетична мутація, що виражає адаптивність до антропогенних стресових умов; реакція організмів безпосередньо на зміни середовища.

Меланізм (грец. μέλας— чорний) — наявність темнозабарвлених особин виду, у зовнішніх покривах яких міститься значна кількість чорного та коричневого пігментів — еу- та феомеланінів. Це переважання чорного або темного забарвлення у частини особин виду, для якого, характерне світліше забарвлення. До меланізації можуть призводити специфічні умови існування, дія різних природних і антропогенних чинників, міграція (Реймерс, 1988). Меланін поглинає багато довжин хвиль світла, що захищає шкіру від ультрафіолетових променів. Він є також антиоксидантом, стимулює виведення шкідливих мікроелементів, зміцнює тканини, має антимікробні властивості і може допомагати в терморегуляції (Slominski et al., 2004). Таким чином, у ссавців-меланістів проявляється таке фізіологічне пристосування, як «терморегуляційний ефект», коли за допомогою темного відтінку хутра, за рахунок відбивання чи поглинання ним сонячного випромінювання і зменшення відблисків сонця, відбувається захист від дії ультрафіолетового випромінювання (Wurtt, 1981).

Сучасні уявлення про наявність поліморфних популяцій. Існує кілька загальних думок щодо наявності поліморфних популяцій та меланістів у тварин.

1. В міру збільшення чисельності меланістичних особин їх генний комплекс перебудовується таким чином, що утворюється нове генетичне середовище (гени-модифікатори), що змінює поведінку і життєздатність екологічно більш довершених темних особин. Перші із знайдених меланістичних особин були темнішими, ніж материнська популяція, але не такі темні, як сучасні. Це гетерозиготи по гену меланістичного забарвлення, які фенотипово зараз не відрізняються від гомозигот по цьому гену;

2. Меланізм часто спостерігається у високогірних популяціях, у великих містах, на периферії видових ареалів. Відповідно, механізми підтримання високої частоти меланістів у популяціях можуть бути різними (Грант, 1980);

3. Екстер'єрні морфологічні ознаки нового виду проявляються заздалегідь під дією неординарної зміни температурного фактора (Пантелеев, 2003);

4. Чим більшим є ареал виду, тим більш мінливим є і сам вид, проте це не завжди так. Характер географічної мінливості пов'язаний із спрямованими змінами розмірів тварин у певному напрямку та з відсутністю перешкод для формування континуальної мінливості, при якій кожна географічна популяція, по суті, є гібридною між двома суміжними з нею популяціями (Загороднюк, 2005).

5. Із забарвленням зовнішніх покривів тіла пов'язано таке поняття, як гомологічна мінливість — коли в процесі одомашнення тварин змінюються одні й ті ж ознаки у різних видів

тварин (наприклад, американська норка і лисиця із чорно-бурим відтінком хутра), родин, рядів. Наприклад, поява строкатості у ході селекції на одомашнену поведінку спостерігалось у норок кролів і коней, а частковий альбінізм (забарвлення гімалайського типу) відомий для домашніх котів і кролів та норок (Беляєв, Трут, 1983; Трапезов, 2007).

Кольоровий поліморфізм з точки зору адаптивності ссавців

Строкатість та інтенсивність забарвлення. Строкатість забарвлення у ссавців для маскування проявляється у якості різного рівня і характеру плямистості та смугастості. Серед хижаків плямистість — ознака життя у закритих місцях, як наприклад, рись (Шевченко, Песков, 2007), 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 (Саго, 2005).

Інтенсивність забарвлення для маскування проявляється у: видів з білим забарвленням зовнішніх покривів, що зустрічаються 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 (Cott, 1940). Темніше забарвлення спини у ссавців може бути також засобом для зменшення дії на шкіру ультрафіолету. Так, землерій часто мають темні животи, але руді спинки і дуже короткі ноги (Braude et al., 2001).

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 (Плюснин, 1985). 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 (Плюснин, 1985).

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 (Jacobs, 1993). 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 (Bearder, 2006), у цих тварин як правило обмежена кількість пігментів (Саго, 2013).

Разом з цим у нічних ссавців присутні інші адаптивні ознаки, такі як чутливість до ультрафіолету. Так, свіжа сеча, що відбивається в ультрафіолетовій частині спектру, є сигналом для соціального статусу (Desjardins et al., 1973; Jacobs et al., 1991; Chávez et al., 2003).

Географічний поліморфізм. Кольоровий поліморфізм, виражений в інтенсивності забарвлення хутра, вважають географічним у сліпачка (*Ellobius talpinus* Pall.). Відомі чорні, бурі, проміжні та перехідні форми за кольором хутра (Евдокимов, 2005). 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 (Евдокимов, 2005).

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. Індокси хвоста і ступні в бік зниження температури зменшуються (Водяная полевка..., 2001).

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 (Каштанов та ін., 2014).

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) (Шевченко, Песков, 2007).

Географічний поліморфізм відомий також для парнокопитних, хижаків і зайцеподібних, зміна забарвлення хутра яких підкоряється правилу Глогера (Саго, 2005). Очевидно, що така мінливість пов'язана з особливостями угруповань, у яких ці тварини поширені.

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, густина, м'якість волосяного покриву, розмір шкірки), які притаманні для хутрових звірів одного виду, що водяться у певному географічному регіоні (Рудишин та ін., 1992; Млекопитающие..., 1999).

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 (Каштанов та ін., 2014). Виділяють кілька кряжів (наприклад, «північний», «південний») у рисі, зокрема Карпатський підвид належить до «південного» кряжу (Шевченко, Песков, 2007). Характеристика забарвлення за допомогою кряжів застосовується і для вовка. Зокрема, вовків, поширених в Сибіру, поділяють на три кряжі: «полярний», «лісовий», «степовий» (Суворов, 2009). Відомі кряжі і у вивірці 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 (*горболісість*) (Огнев, 1940).

Меланізм. Меланізм може мати важливе значення для регулювання температури у вологих середовищах, таких як тропічні ліси. Унікальним серед котятих 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 (Саго, 2005). Темнозабарвлені самці більш агресивні, сильніші й успішніші у боях за самок, мають кращу репродуктивну здатність, а їхнє потомство має більш високу здатність до виживання (West, Parker, 2002; West, 2005).

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 (Саго, 2005); в лісостеповій зоні України — у хом'яків (Самош, 1978), у степу — у бабаків (Дудкин, 1998). Адаптацію ссавців до антропогенних умов середовища, наприклад у хом'яка та пацюка сірого, пояснюють ряд авторів (Самош, 1978; Кучерук, Лапшов, 1995). 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 (Загороднюк, 1996). Меланізм, що є результатом забрудненості середовища радіонуклідами, проявляється у червоної полівки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) (Мальшев, 2010).

Серед бабаків чорні особини народжуються у другому поколінні від рудих батьків, предком який був чорний самець (Токарский, Бибииков, 1993). 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 (Водяная полевка, 2001). Меланізм як рецесивну ознаку описують також у пискух. Наявність чорних особин пояснюють також їх поширенням у природних, проте стресових умовах. У пискухи північної (*Ochotona hyperborea* 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 (Мальшев, 2015).

Поліморфізм у вивірці

Належність кольорових рас вивірки звичайної до окремих підвидів визначають виключно за кольором її хутра (Огнев, 1940; Tonkin, 1983, Lurz et al., 2005). Ще з початку ХХ ст. науковці відзначали наявність чорної форми вивірки у різних регіонах. Дослідженням підвидів вивірки звичайної (*Sciurus vulgaris* L.) дав початок С. Пієтрускі (S. Pietruski) 1853 року, коли описав новий його підвид — *Sciurus vulgaris carpathicus* Pietr., із карпатських гірських систем (Pietruski, 1853, цит. за: Мигулін, 1938). У першій половині ХХ століття вже відомі публікації, що стосуються кольорової мінливості та поширення підвидів вивірки звичайної. Прикладом може слугувати праця Р. Люгріга (Lugring, 1928, цит. за: Zawidzka, 1958), де автор детально

описує поширення та зовнішній вигляд існуючих підвидів вивірок у межах ареалу виду. У різних країнах спеціальні роботи (статті, матеріали доповідей) по вивірці детально описують поширення кольорових форм вивірки звичайної (Voipio, Hissa, 1970; Дулицкая та ін., 1990; Wiegand, 1995; Lurz et al., 2005; László, Mária, 2012 та ін.). Відомо, що в Польщі трапляються *S. v. fuscoater* та *S. v. varius* — коричневий та рудий підвиди за забарвленням (Künze, цит. за: Sidorowich, 1958). 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 (Kitchener et al., 2003; Bowers et al., 2004).

Отже, кольоровий поліморфізм описаний для вивірок, різні кольорові морфи 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.

Адаптація вивірок до середовища існування

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 хутра вивірки (табл. 1).

Більшою мірою дані таблиці і обговорення гіпотез опубліковано автором раніше (Зізда, 2008 а, б). З огляду на описані вище три напрямки адаптацій тварин до навколишнього середовища, опис поданих у таблиці гіпотез проведено аналогічно.

Таблиця 1. Існуючі гіпотези потемніння хутра вивірки звичайної

Table 1. Existing hypotheses on the squirrel's fur darkening

Гіпотеза	Автор, рік
Міграція з північно-східного кордону Польщі у напрямку заходу і північно-го заходу.	Udziela, 1924 (цит. за: Zawidzka, 1958)
Поява меланістичної форми через вплив висоти над рівнем моря, температури повітря.	Lührig, 1928 (цит. за: Zawidzka, 1958)
Поступове висвітлення хутра вивірок іде у двох протилежних напрямках — із заходу і сходу до геометричного центру.	Kipic (1973)
Вплив типу лісу за висотами: хвойні (темна), листяні (світла форма).	Шнаревич (1950)
Різний характер забарвлення хутра відбувається внаслідок різного складу їжі підвидів.	Spärck, 1936 (цит. за: Zawidzka, 1958), Wauters et al., 2004
Темний колір дозволяє краще акумулювати сонячну (теплову) енергію.	(Thorington, Ferrell, 2006)
Наявність темнозабарвлених популяцій пов'язана з підвищеною вологістю повітря в горах відносно рівнин.	(Зізда, 2005, 2006; Thorington, Ferrell, 2006)
Одночасно діють принаймні кілька факторів (вологість повітря, висота над рівнем моря).	(Zawidzka, 1958)
Альбінізм є рецесивною ознакою. Кольорова мінливість вивірок пояснюється ізолюваністю популяції.	Терновский (1967)
Меланізм — це прояв філогенетичного феномену, пов'язаного із впливом температури.	Künze (Sidorowich, 1958)
Меланісти, як правило, трапляються в урболандшафтах і виживають там краще, ніж у природних умовах, імовірно, через відсутність хижаків.	(Мигулін, 1938)
У теплокровних тварин особини із популяцій, 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)

Маскування під середовище існування у вивірок виражається у поширенні кольорових форм у різних угрупованнях (Андреев, 1953). Наприклад, руді вивірки підвиду *S. v. fuscoater* поширені у широколистяних лісах Прикарпаття; чорні, що зазначаються як *S. v. carpathicus* зустрічається на високогір'ї Карпат. Існує гіпотеза, що *Sciurus vulgaris fuscoater* є аборигенним видом Карпат і 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 розвитком у Карпатах хвойної рослинності (Шнаревич, 1950). 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 (Зізда, 2005, 2006).

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 (Hale et al., 2004).

Створення проти тіні. 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 (Зізда, 2008 а). Темна спина і білий живіт служать 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 (Зізда, 2008 а).

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 (Шило, 1967). Фізіологічні пристосування вивірки звичайної до цього проявляються у міграціях за урожайністю кормових дерев (Шнаревич, 1950), зміні густоти хутра на зиму у чорних форм, а також кольору у світлих вивірок (Кирис, 1973). До того ж відомо, що чорні і руді вивірки мають різницю у періоді гону, що дозволяє надавати перевагу собі подібному партнеру для виведення потомства (Андреев, 1953). У праці 1928 р. Р. Люріх (Lührig, 1928, цит. за: Zawidzka, 1958) 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: Zawidzka, 1958) 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 ізоляваністю, а також відсутністю ворогів в горах та заборону на промисел виду (Кирис, 1973).

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: Zawidzka, 1958). 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) 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 (трьох білченят). Відповідно до проведених досліджень зробив наступні висновки: кольорову мінливість вивірок пояснює ізолюваністю і відносно невеликим розміром популяції у співвідношенні із заборонаю на промисел виду і відсутності вогорів у антропогенному середовищі, де поширені вивірки.

Й. Сидорович та Є. Завідзька визнають 5 підвидів, у яких зустрічається меланістична форма: *S. v. italicus*, *S. v. lilaeus*, *S. v. alpinus*, *S. v. numantius*, *S. v. infuscatus* (Sidorowicz, 1958; Zawidzka, 1958). 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 (Татарінов, 1956). Досліджуючи приплід *Sciurus carolinensis* в Англії, М. Шортен-Візосо припустив, що меланізм є рецесивною ознакою (Shorten-Vizoso, 1945, цит. за: Sidorowicz, 1958). 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: Zawidzka, 1958; Wauters et al., 2004). За їх дослідженнями, руда форма надає перевагу насінню горіха, а чорна — шишки. Не виключено, що саме через нестачу необхідного різноманітного корму вивірки у природних біотопах різні кольорові морфи на початку ХХ ст. одночасно почали заселяти антропогенне середовище, зокрема населені пункти та їх парки.

Висновки

Кольоровий поліморфізм у ссавців пояснюють трьома напрямками адаптації до середовища їх існування: маскуванням, 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 пристосовань (темнозабарвлене хутро краще акумулює тепло, захищає від ультрафіолету, і тому краще забезпечує терморегуляцію у вологих умовах).

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 є підпорядкованою правилу Глогера.

Подяки

Щиро дякую шановним рецензентам за досконалий аналіз статті, слухні зауваження і правки, що допомогло значно покращити статтю. Також вдячна редактору журналу за постійну підтримку та редакційні зауваження на всіх етапах роботи.

Література

- Андреев, И. Ф. Материалы к изучению фауны птиц и млекопитающих Прикарпатья // Ученые записки Кишиневского университета. — Кишинев, 1953. — Том 8. — С. 271–309.
[Andreev, I. F. Materials for study of the fauna of birds and mammals of Precarpathians // Uchenye Zapiski Kishynev. Univ. — Kishynev, 1953. — Vol. 8. — P. 271–309. (in Rus.)]
- Беляев, Д. К., Трут, Л. Н. Реорганизация сезонного ритма размножения серебристо-черных лисиц (*Vulpes fulvus* Desm.) в процессе их отбора на способность к доместикации // Журнал общей биологии. — 1983. — Том 44, № 6. — С. 739–752.
[Beliaev, D. K., Trut, L. N. Reorganization of the silver foxes breeding seasonal rhythm (*Vulpes fulvus* Desm.) in process of their selection for the ability to domestication // Journal of General Biology (Moscow). — 1983. — Vol. 44, No. 6. — P. 739–752. (in Rus.)]
- Бигон, М., Харпер, Дж., Таунсент, К. Экология. Особи, популяції і союспества: в двух томах. Перевод с англ. — Москва : Мир, 1989. — Том 1. — 667 с.
[Begon, M., Harper, J. L., Townsend, C. R. Ecology: individuals, populations and communities. — Sunderland, Mass Inc., 1986. — 876 p. (Engl. edition)]
- Водяная полевка. Образ вида / Под ред. П. А. Пантелеева. — Москва : Наука, 2001. — 527 с. — (Серия «Виды фауны России и сопредельных стран»)
[Panteleyev, P. A. (ed.). The Water Vole: Mode of the Species. — Moscow : Nauka, 2001. — 527 p. — (Series “Species of the Fauna of Russia and Adjacent Countries”). (in Rus.)]
- Годлевская, Е., Вишневикий, Д., Атамась, Н. Синантропизация фауны: вопросы терминологии / Фауна в антропогенному середовищі. — Луганськ, 2006. — С. 6–12. — (Праці Теріологічної школи; Вип. 8).
[Godlevskaya, E., Vishnevskiy, D., Atamas, N. Synanthropization of fauna: terminological questions // Fauna in Anthropogenic Environments. — Luhansk, 2006. — P. 6–12. — (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 8). (in Rus.)]
- Грант, В. Эволюция организмов. Пер. с англ. Ф. Н. Фоминой / Под ред. Б. М. Медникова. — Москва : Мир, 1980. — 407 с.
[Grant, V. Organismic evolution / University of Texas at Austin ; Foreword by George Gaylord Simpson. — San Francisco : W. H. Freeman and Co., 1977. — 407 p. (in Rus.)]
- Гриценко, В. В., Креславский, А. Г., Михеев, А. В. Концепции вида и симпатрическое видообразование / Под ред. А. С. Северцова. — Москва : Изд-во Московского ун-та, 1983. — 192 с.
[Grytsenko, V. V., Kreslavskiy, A. G., Mikheev, A. B. The Concepts of Species and Sympatric Speciation / Ed. by A. S. Severtsov. — Moscow : Moscow Univ. Press, 1983. — 192 p. (in Rus.)]
- Дудкин, О. В. Цветовая изменчивость у степного сурка (*Marmota bobac*) в Украине // Вестник зоологии. — 1998. — Том 32, № 5–6. — С. 123–126.
[Dudkin, O. V. Steppe marmot (*Marmota bobac*) color variation in Ukraine // Vestnik Zoologii. — 1998. — Vol. 32, No. 5–6. — P. 123–126. (in Rus.)]
- Дулицкая, Е. А., Попов, В. Н., Дулицкий, А. И. Фенетико-краниометрическое доказательство подвидовой самостоятельности белки крымской популяции // Фенетика природных популяций : Мат. 4-го Всес. совещ. (Борок). — Москва : АН СССР, 1990. — С. 78–79.
[Dulitskaya, E. A., Popov, V. N., Dulitsky, A. I. Phenetics-cranimetric Proof of Squirrel Subspecies Independence in Crimean Population // Phenetics Natural Populations: Mat. 4th All-Union Conference (Borok). — Moscow : USSR Academy of Sciences, 1990. — P. 78–79. (in Rus.)]
- Евдокимов, Н. Г. Сравнительный анализ цветных морф полиморфной популяции обыкновенной слепушонки // Экология. — 2005. — № 5. — С. 1–8.
[Evdokimov, N. G. Comparative analysis of the color morphs polymorphic population of *Ellobius* // Ecology. — 2005. — No. 5. — P. 1–8. (in Rus.)]
- 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. — С. 228–231.
[Zagorodniuk, I. Natural history of the black rat (*Rattus rattus*) in Ukraine // Urbanized Environment: Nature Protection and Public Health. Kyiv, 1996. — P. 228–231. (in Ukr.)]
- Загороднюк, І. В. Закономірності прояву географічної мінливості у двійникових комплексах ссавців (на прикладі роду *Sylvaemus*) // Доповіді Національної академії наук України. — 2005. — № 9. — С. 171–179.
[Zagorodniuk, I. Regularities of development of geographical variation in sibling complexes of mammals (on example of genus *Sylvaemus*) // Reports of the National Academy of Sciences of Ukraine. — 2005. — No. 9. — P. 171–179. (in Ukr.)]
- Зізда, Ю. Поширення кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у Закарпатті та в суміжних областях України // Наук. вісник Ужгород. унів. Серія Біологія. — 2005. — Вип. 17. — С. 147–154.
[Zizda, Yu. Distribution of the colored forms of squirrel (*Sciurus vulgaris*) in the Transcarpathians and adjacent regions of Ukraine // Sci. Bull. Uzhgorod Univ. Ser. Biol. — 2005. — Vol. 17. — P. 147–154. (in Ukr.)]

- Зізда, Ю. Е. Оцінки різноманіття кольорових форм вивірки (*Sciurus vulgaris*) у синантропних і природних місцезнаходженнях Закарпаття / Фауна в антропогенному середовищі. — Луганськ, 2006. — С. 126–132. — (Праці Теріологічної школи; Вип. 8).
[Zizda, Yu. Estimation of color forms diversity of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) in Synanthropic and natural habitats in the Transcarpathian region / Fauna in Anthropogenic Environments. — Luhansk, 2006. — P. 6–12. — (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 8). (in Ukr.)]
- Зізда, Ю. Е. Мінливість забарвлення хутра та аналіз поширення різних підвидів *Sciurus vulgaris* // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія біологія. — 2008 а. — Вип. 22. — С. 179–185.
[Zizda, Yu. Changeability of fur colouring and analysis of different subspecies of *Sciurus vulgaris* distribution // Sci. Bull. Uzhgorod Univ. Ser. Biol. — 2008 a. — Vol. 22. — P. 179–185. (in Ukr.)]
- Зізда, Ю. Щодо кольорової мінливості вивірки звичайної та обґрунтування 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 б. — С. 369–370.
[Zizda, Yu. About color variability and justification of hypotheses about the causes of fur darkening in red squirrel populations // "Biology: from Molecules to the Biosphere." — Proceedings of the Third International Conference of Young Scientists (18–21 November 2008, Kharkiv, Ukraine). — Kharkiv : SPD FL, 2008 b. — P. 369–370. (in Ukr.)]
- Каштанов, С. Н., Лазебный, О. Е., Ньюхонов, А. О., и др. Интенсивность пигментации мехового покрова соболей (*Martes zibellina* L.) и репродуктивная способность // Вавиловский журнал генетики и селекции. — 2014. — Том 18, № 2. — С. 205–257.
[Kashtanov, S. N., Lazebny, O. E., Njukhalov, A. P. et al. Heaviness of hair pigmentation and reproductivity in sables (*Martes zibellina* L.) // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. — 2014. — Vol. 18, No. 2. — P. 205–257. (in Rus.)]
- Кирис И. Д. Белка. — Киров, 1973. — 423 с.
[Kiris I. D. Squirrel. — Kirov, 1973. — 423 p. (in Rus.)]
- Мак-Фарленд, Д. Поведение животных: психология, этология, эволюция. Перевод с английского. — Москва : Мир, 1988. — С. 61–70.
[McFarland, D. Animal Behavior: Psychology, Ethology and Evolution. Translate from English. — Moscow : Mir Press, 1988. — P. 61–70. (in Rus.)]
- Мальшев, Ю. С. Меланизм в популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas, 1779) Верхнеангарской котловины // Байкальский зоологический журнал. — Иркутск, 2010. — № 2 (5). — С. 81–85.
[Malyshev, Yu. S. Melanism in the population of ruddy vole (*Clethrionomys rutilus* Pallas) within the upper Angara basin // Baikalskij Zoologičeskij Žurnal. — Irkutsk, 2010. — No. 2 (5). — P. 81–85. (in Rus.)]
- Мальшев, Ю. С. Обнаружение меланизма в популяции северной пищухи (*Ochotona hyperborean* Pallas) Верхнеангарской котловины // Байкальский зоол. журнал. — Иркутск, 2015. — № 2 (17). — С. 91–96.
[Malyshev, Yu. S. Melanism in the population of northern pika (*Ochotona hyperborea* Pallas 1881) within the upper Angara depression // Baikalskij Zoologičeskij Žurnal. — Irkutsk, 2015. — No. 2 (17). — P. 91–96. (in Rus.)]
- Мигулін, О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). — Київ : Вид-во АН УРСР, 1938. — 426 с.
[Myhulin, A. A. Animals of Ukrainian SSR (Materials to Fauna). — Kyiv : Academy of Sciences SSR, 1938. — 426 p. (in Ukr.)]
- Млекопитающие. Большой энциклопедический словарь / Под ред. И. Я. Павлинова. — Москва : АСТ, 1999. — 416 с.
[The Mammals. The Great Encyclopedic Dictionary / Ed. by I. Y. Pavlinov. — Moscow : AST, 1999. — 416 p. (in Rus.)]
- 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.
[Ognev, S. I. Animals of the USSR and adjacent countries (beasts of Eastern Europe and Northern Asia). — Moscow, Leningrad : Publishing House of the Academy of Sciences, 1940. — Vol. 4. — P. 329–421. (in Rus.)]
- Пантелеев, П. А. О роли гипотез в зоологических исследованиях // Вестник зоологии. — 2003. — Том 37, № 2. — С. 3–8.
[Panteleyev, P. A. On the role of the hypotheses in zoological investigations // Vestnik Zoologii. — 2003. — Vol. 37, No. 2. — P. 3–8. (in Rus.)]
- Плюснин, Ю. М. Этологическая структура популяции водяной полевки на разных фазах динамики численности : Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Новосибирск, 1985. — 10 с.
[Plusnin, Yu. M. Ethological structure of the water vole populations in the different phases of population dynamics. // Abstract of Thesis... Cand. Biol. Sciences. — Novosibirsk, 1985. — 10 p. (in Rus.)]
- Реймерс, Н. Ф. Основные биологические понятия и термины: Книга для учителя. — Москва : Просвещение, 1988. — 319 с.
[Reimers, N. F. Basic Biological Concepts and Terms: a Book for Teachers. — Moscow : Prosveschenie Press, 1988. — 319 p. (in Rus.)]
- Рудийшин, М. П., Колісник, Б. І., Авдєєнко, С. П. Словник-довідник мисливця. — Київ : Урожай, 1992. — 176 с.
[Rudyshyn, M. P., Kolesnik, B. I., Avdeenko, E. P. Glossary-Directory of Hunter. — Kyiv : Urozhai Press, 1992. — 176 p. (in Ukr.)]
- Скорород, О., Русіна, Л. Поліморфізм забарвлення тварин у місті: огляд теми // Фауна в антропогенному середовищі. — Луганськ, 2006. — С. 52–55. — (Серія: Праці Теріологічної Школи; Вип. 8).
[Skorohod, O., Rusina, L. Colour polymorphism of animals in a city: a review of the theme // Fauna in Anthropogenic Environments. — Luhansk, 2006. — P. 52–55. — (Series: Proceedings of the Theriological School; Vol. 8.) (in Ukr.)]

- Самош, В. М. Распространение меланистической формы хомяка обыкновенного (*Cricetus cricetus* L.) (Mammalia, Muridae) на Украине // Вестник зоологии. — 1978. — № 6. — С. 75–76.
[Samosh, V. M. Distribution of the Common Hamster (*Cricetus cricetus* L.) (Mammalia, Muridae) melanistic form in Ukraine // Vestnik zoologii. — 1978. — No. 6. — P. 75–76. (in Rus.)]
- Солбриг, О., Солбриг, Д. Популяционная биология и эволюция. — Москва : Мир, 1982. — 448 с.
[Solbrig, O., Solbrig, D. Population biology and evolution. — Moscow : Mir Press, 1982. — 448 p. (in Rus.)]
- Суворов, А. П. Внутривидовой полиморфизм волка (*Canis lupus*) Приенисейской Сибири : Автореф. дис. ... докт. биол. наук. — Красноярск, 2009. — 29 с.
[Suvorov, A. P. Intraspecific Polymorphism of the Wolf (*Canis lupus*) of the Yenisei Siberia : Abstract of Thesis... Doc. Biol. Sciences. — Krasnoyarsk, 2009. — 29 p. (in Rus.)]
- Татаринов, К. А. Звірі західних областей України. — Київ : Вид-во АН УРСР, 1956. — 188 с.
[Tatarinov, K. A. Animals of western regions of Ukraine. — Kyiv : USSR, 1956. — 188 p. (in Ukr.)]
- Терновский, Д. В. Изменчивость и некоторые черты поведения белки телеутки // Материалы Всесоюз. научно-произв. совещ. по белке (Тезисы докладов) / Под ред. И. Д. Кириса. — Киров, 1967. — С. 141.
[Ternovskiy, D. V. Some variability and behavior traits of *Sciurus vulgaris exalbidus* Pallas // Materials of All-Union Scientific Conference on Squirrel / Ed. by I. D. Kiris. — Kirov, 1967. — P. 141. (In Rus.)]
- Тимофеев-Ресовский, Н. В., Яблоков, А. В., Глотов, Н. В. Очерк учения о популяции. — Москва : Наука, 1973. — 277 с.
[Timofeev-Resovskiy, N. V., Yablokov, A. V., Glotov, N. V. Essay on Population Theory. — Moscow : Nauka, 1973. — 277 p. (in Rus.)]
- Токарский, В. А., Бибииков, Д. И. Появление новых цветовых морф у сурков // Международное (V) совещание по суркам стран СНГ, 21–23 сентября 1993 г. (Тезисы докладов). — Москва, 1993. — С. 37–38.
[Tokarski, V. A., Bibikov, D. I. Emergence of new color morphs in the marmots // (V) International Conference on Marmots of CIS, 21–23 September 1993 (Abstracts). — Moscow, 1993. — P. 37–38. (in Rus.)]
- Шило, А. А. Качественная оценка лесных охотничьих угодий и проблема местообитания // Материалы всесоюзного научно-производственного совещания по белке (Тезисы докладов) / Под ред. И. Д. Кириса. — Киров, 1967. — С. 215–217.
[Shiloh, A. A. Qualitative assessment of forest hunting grounds and the habitation problem // Materials of Industrial-Union Scientific Conference on Squirrel (Abstracts) / Ed. by I. D. Kiris. — Kirov, 1967. — P. 141. (in Rus.)]
- Шевченко, Л. С., Песков, В. Н. Морфологическая изменчивость и внутривидовая систематика обыкновенной рыси *Lynx lynx* // Збірник праць зоологічного музею. — 2007. — № 39. — С. 81–89.
[Shevchenko, L. S., Peskov, V. N. Morphological variability and intraspecies systematics of European lynx, *Lynx lynx* // Zbirnyk Prac' Zool. Muz. — 2007. — No. 39. — P. 81–89 (in Ukr.)]
- Шнаревич, И. Д. Об ареалах карпатских белок // Наукові записки Чернівецького університету. Серія Біологія. — 1950. — Том 7, вип. 2. — С. 155–162.
[Shnarevych, I. D. About territorial distribution of the Carpathian Squirrel // Naukovi Zapysky Cherniv. Univ. Series Biology. — 1950. — Vol. 7, No. 2. — P. 155–162. (in Ukr.)]
- Шнаревич, И. Д. Горизонтальні і вертикальні міграції карпатської білки // Наукові записки Чернівецького університету. — Серія Біологія. — 1954. — Том 15, вип. 4. — С. 149–158.
[Shnarevych, I. D. Horizontal and vertical migration of the Carpathian Squirrel // Naukovi Zapysky Cherniv. Univ. Series Biology. — 1954. — Vol. 15, No. 4. — P. 149–158. (in Ukr.)]
- Яблоков, А. В. Популяционная морфология как новое направление эволюционно-морфологических и популяционных исследований // Журнал общей биологии. — 1976. — Том 37, № 5. — С. 649–659.
[Yablokov, A. V. Population morphology as the new direction of evolutionary-morphological and population-research // Journal of General Biology. — 1976. — Vol. 37, No. 5. — P. 649–659. (in Rus.)]
- Яблоков, А. В., Ларина, Н. И. Введение в фенетику популяций. Новый поход к изучению природных популяций: учебное пособие для студентов вузов. — Москва : Высшая школа, 1985. — 159 с.
[Yablokov, A. V., Larin, N. Introduction to Phenetics of Populations. New Campaign to the Study of Natural Populations: a Textbook for University Students. — Moscow : Vysshaya Shkola, 1985. — 159 p. (in Rus.)]
- Яблоков, А. В., Юсуфов, А. Г. Эволюционное учение (Дарвинизм). — Москва : Высшая школа, 1989. — 335 с.
[Yablokov, A. V., Yusufov, A. G. Evolutionary Theory (Darwinism). — Moscow : Higher School, 1989. — 335 p. (in Rus.)]
- Bowers, N., Bowers, R., Kaufman, K. The best guides for getting started mammals of North America. — Houghton Mifflin Company, 2004. — 352 p. — (Library of Congress Cataloging-in-Publication).
- 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. — P. 50–71.
- 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. — P. 351–357.
- Burt, E. H. The adaptiveness of animal colors // BioScience. — 1981. — Vol. 31, No. 10. — P. 723–729.
- Caro, T. The adaptive significance of coloration in mammals // BioScience. — 2005. — Vol. 25, No. 2. — P. 125–136.
- Caro, T. The colours of extant mammals // Seminars in Cell and Developmental Biology. — 2013. — Vol. 24, No. 6–7. — P. 542–552.

- 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. — P. 2290–2296.
- Cott, H. B. Adaptive Coloration in Animals. — London : Methuen & co LTD, 1940. — 285 p.
- 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). — P. 939–941.
- Jacobs, G. H., Neitz, J., Deegan, J. F. Retinal receptors in rodents maximally sensitive to ultraviolet light // Letters to nature. — 1991. — Vol. 353. — P. 655–656.
- Jacobs, G. H. The distribution and nature of colour vision among the mammals // Biol. Rev. — 1993. — Vol. 68. — P. 413–471.
- 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. — P. 167–179.
- Kitchener, A. C., 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. — P. 10.
- László, P. A., Mária R. T. Városi parkok mint vörös mókus (*Sciurus vulgaris* Linnaeus, 1758) menedékek // Állattani közlemények. — 2012. — Vol. 97 (2). — P. 213–225.
- Lurz, P. W. W., Gurnell, J., Magris, L. *Sciurus vulgaris* // Mammalian Species. — 2005. — No. 769. — P. 1–10.
- Sidorowicz, J. Geographical variation of the squirrel *Sciurus vulgaris* L. in Poland // Acta Theriologica. — 1958. — Vol. 2, No. 7. — P. 142–157.
- Slominski, A., Tobin, D. J., Shibahara, S., Wortsman, J. Melanin pigmentation in mammalian skin and its hormonal regulation // Physiol. Rev. — 2004. — Vol. 84. — P. 1155–1228.
- Stevens, M., Merilaita, S. Animal camouflage: current issues and new perspectives // Phil. Trans. R. Soc. B. — Vol. 364. — 2009 a. — P. 423–427.
- Stevens, M., Merilaita, S. Defining disruptive coloration and distinguishing its functions (Review) // Phil. Trans. R. Soc. B. — 2009 b. — Vol. 364. — P. 481–488.
- Thorington, R. W., Ferrell, J. K. Squirrels. The Animal Answer Guide. — Baltimore : The Johns Hopkins University Press, 2006. — 204 p.
- Tonkin, J. M. Activity patterns of the red squirrel (*Sciurus vulgaris*) // Mammal Review. — 1983. — Vol. 13. — P. 99–111.
- Voipio, P., Hissa, R. Correlation with fur density of color polymorphism in *Sciurus vulgaris* // Journal of Mammalogy. — 1970. — Vol. 51, No. 1. — P. 185–187.
- Wauters, L. A., Zaninetti, M., Tosi, G., Bertolino, S. Is coat-color polymorphism in Eurasian red squirrels (*Sciurus vulgaris* L.) adaptive? // Mammalia. — 2004. — Vol. 68, No. 1. — P. 37–48.
- West, P. M. The Lion's Mane // American Scientist. — 2005. — Vol. 93, No. 3. — P. 226–235.
- West, P. M., Parker, C. Sexual selection temperature and the Lion's Mane // Science. — 2002. — Vol. 297 (1339). — P. 1339–1343.
- Wiegand, P. Habitatnutzung in Subpopulationen des Eichhörnchens (*Sciurus vulgaris* L., 1758) // Zeitschrift für Säugetierkunde. — Jena: Fisher Jena Allemagne, 1995. — Vol. 60, No. 5. — P. 265–276.
- Zawadzka, E. Geographical distribution of the dark phase of the squirrel (*Sciurus vulgaris fuscoater* Altum) in Poland // Acta Theriologica. — 1958. — Vol. 2, No. 8. — P. 160–174.