

УДК 591.471.3

ДОСЛІДЖЕННЯ ОСТЕОЛОГІЧНИХ ЗРАЗКІВ ССАВЦІВ: КЛЮЧОВІ КРАНІОМЕТРИЧНІ ОЗНАКИ

Ігор Загороднюк

Луганський національний університет ім. Тараса Шевченка
вул. Оборонна 2, 91011, Луганськ. E-mail: zoozag@ukr.net

Дослідження остеологічних зразків ссавців: ключові краніометричні ознаки. — Загороднюк І. — Представлено узагальнену схему опису краніометричних ознак ссавців з докладним аналізом кожної групи ознак (загальні, мозкова капсула, рострум, мандибула). Запропоновано та застосовано уніфіковану систему акронімів для позначення вимірів. Представлено часткові схеми, окремо для кожного з типових представників основних рядів, відомих у фауні України, — гризунів (*Sylvaemus*), кажанів (*Eptesicus*), комахоїдних (*Crocidura*), хижих (*Mustela*), ратичних (*Capreolus*). Всі часткові схеми ілюстровані фотографіями з позначенням ключових точок вимірів. Кожна часткова схема вимірів включає близько 15–20 метричних ознак. Обговорено проблеми «надлишкових», дрібних та групоспецифічних ознак і обсягів вибірок. Розглянуто галузі застосування описів краніометричної мінливості: діагностика близьких видів, диференціація віко-статевих груп, аналіз географічної мінливості, ростові зміни ознак, вивчення еволюційної та екоморфологічної диференціації видів тощо.

Ключові слова: краніологія, морфометрія, дослідження мінливості, близькі види, ссавці.

Study of osteological samples of mammals: key craniometric characters. — Zagorodniuk I. — Generalized scheme for description of craniometric characters of mammals is presented, with detailed analysis of each group of signs (overall, braincase, rostrum, mandible). Unified system of acronyms for designation of measurements is proposed and applied. Partial schemes are presented, separately for each typical representative of main orders known in the fauna of Ukraine: rodents (*Sylvaemus*), bats (*Eptesicus*), insectivores (*Crocidura*), carnivores (*Mustela*), ungulates (*Capreolus*). All partial schemes are illustrated by photos with designations of key points for measurements. Each partial scheme includes about 15–20 metric features. Problems of “excess”, small-sized and group-specific features as well as size of samples are discussed. The application of description of craniometric variation was considered: diagnostics of closed species, differentiation of age and sex groups, analysis of geographic variation, growth changes of features, study of evolutionary and ecomorphological differentiation of species etc.

Key words: craniology, morphometry, study of variability, closed species, mammals.

Вступ

При вивченні мінливості ссавців особливе місце посідають краніологічні ознаки, зокрема виміри черепа — краніометричні ознаки (КМО). Череп — одна з найстабільніших морфоструктур, ознаки якої дозволяють фіксувати відмінності та оцінювати мінливість родів, видів та підвидових форм, а часто також і статей та вікових груп (Егоров, 1983).

Такі відмінності звичайно є метричними (і часто лише такими). При цьому нерідко виявляється зв'язок між внесками ознак у відмінності таксонів та віко-статевих груп (Загороднюк, Кавун, 2000; Загороднюк, 2009). Причиною цього є те, що матеріалом для еволюційних змін часто є мінливість, яка пов'язана з ростом та розвитком (Thompson, 1917)¹, тобто, відмінності можуть мати онтогенетичну складову, модифіковану гетерохроніями.

Мета цієї праці — підготувати огляд поширених схем опису краніометричних ознак, важливих для пошуку та аналізу міжвидових відмінностей, порівнянь внутрішньовидових

¹ Ростові зміни черепа у ссавців нашої фауни описано багаторазово, від праць початку ХХ ст. (Виноградов, 1921; Варшавский, Крылова, 1948) до сучасних праць (Песков, 1990; Gol'din, 2007; Peskov et al., 2012).

форм, а в низці випадків — вікових груп і статей, а також упорядкувати схеми обмірів з максимально повним узгодженням змісту і назв КМО для різних систематичних груп.

Загальні методичні зауваження

Об'єкти порівняльного аналізу. Особливістю цієї роботи є апробація системи метричних ознак черепа, які при відносно незначній їх кількості (близько 10–15) найповніше характеризують архітектуру черепа та охоплюють різні його частини та площини і є достатніми для пошуку відмінностей між морфологічно близькими видами, широко представленими у теріофауні України (Загороднюк, Ємельянов, 2008). Мінливість КМО у групах близьких видів (у т. ч. видів-двійників) є ключем до вивчення закономірностей їхньої еволюційної диференціації. До еволюційних явищ, пов'язаних саме з близькими видами, відносяться екоморфологічна диференціація, конкуренція, гібридизація, симпатрія (Загороднюк, 2011 б). Особливістю диференціації близьких видів є формування ознак-лідерів, часто з виразним екоморфологічним змістом (Загороднюк, 2004, 2007 а; Zagorodniuk, Postawa, 2007).

Метричні ознаки. У цій праці мова йде про лінійні ознаки, без аналізу пропорцій, площ, кутів чи форми. Методологія їх застосування базується на використанні набору формально не пов'язаних (хоча й зкорельованих) вимірів, які характеризують розміри й пропорції об'єктів дослідження. Хоча останніми роками все більшого значення набувають лендмаркові описи морфологічної мінливості (Павлинов, 2000; Павлинов, Микешина, 2002; Adams et al., 2004; Mitteroecker, Gunz, 2009), роль метричних ознак при ідентифікації матеріалу та оцінках рівнів дивергенції близьких видів є вагомою. У цій царині краніометричні ознаки виявляються не тільки достатніми, але й зручними для відтворення та зрозумілими у значеннях.

Виміри та їхня точність. З огляду на можливості відтворення даних та коректність подальших порівнянь всі виміри бажано робити одним вимірювальним приладом. У якості такого приладу для більшості груп (крім представників макротеріофауни) цілком підходить каліпер (штангенциркуль), зі стандартною точністю вимірювання $\pm 0,1$ мм. З огляду на вимоги до точності вимірів (три значимі цифри), при аналізі великих ознак крупних видів (напр. довжина черепа у копитного — порядку 10^2 мм) така точність зайва, а для дрібних ознак малорозмірних видів (напр., «ширини різцевих отворів» у мишей з величиною порядку 10^{-1} мм) — недостатня. Великорозмірні об'єкти можна міряти лінійкою. Дрібні КМО можна міряти електронним каліпером з точністю $\pm 0,01$ мм під стаціонарною лупою або бінокуляром.

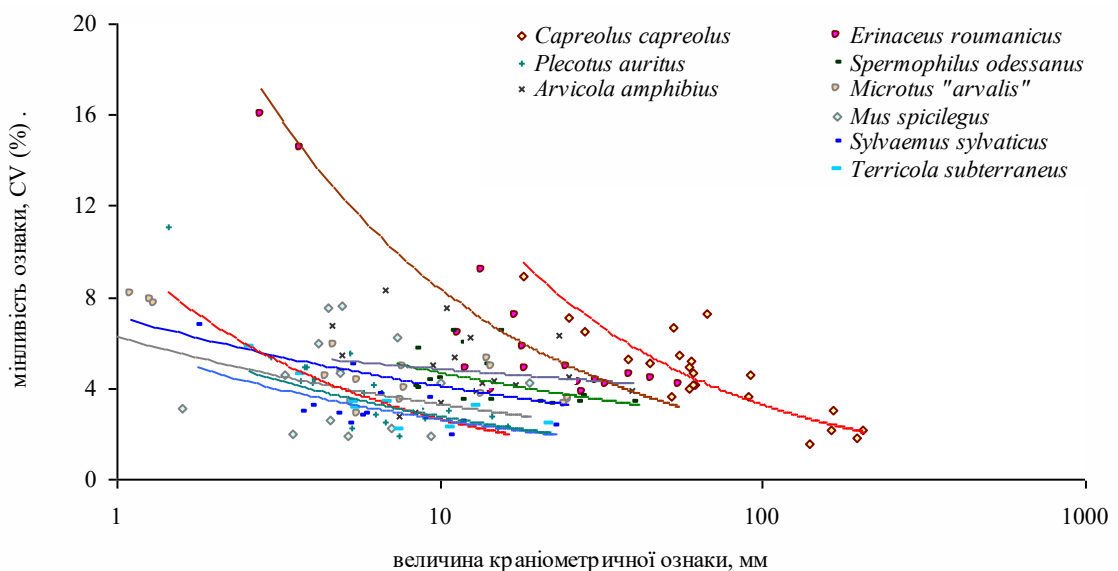


Рис. 1. Співвідношення між величиною ознаки та показником її мінливості в різних групах ссавців (дані щодо *Erinaceus «concolor»* запозичено з праці Hrbе, 1976); середнє CV = 4,75 %, n = 152.

Варіабельність. Важливим є те, що малорозмірні ознаки характеризуються більшими показниками варіації (Яблоков, 1966; Єгоров, 1983), тобто можуть бути мало інформативними. На це впливає низка факторів — від суто математичних (формула коефіцієнту варіації, *C.V.*) та методичних (наближення розмірності ознак до похибки вимірювання) до онтогенетичних. Проте, зростання мінливості дрібних ознак виявляється у різних за розмірами видів (рис. 1), тобто важливу роль відіграє саме біологічна складова (а не техніка вимірів чи помилка вимірювання різних за розмірами ознак чи властивості формул).

Можна бачити, що мінливість найдрібніших КМО у сарни є такою ж високою (відносно інших вимірів), як і мінливість найдрібніших ознак у мишей при тому, що розмір найменшої метричної ознаки у сарни є більшим за розмір найбільшої КМО у мишей.

Загальний огляд схем та акроніми вимірів

На сьогодні існує величезний масив літератури стосовно КМО ссавців, як методичного (Яблоков, 1966; Єгоров, 1983; Дикий та ін., 2012), так описового плану (Мигулін, 1938; Татаринів, 1956; Niethammer, Krapp, 1982). Набори КМО дозволяють порівнювати відмінності в різних парах морфологічно близьких видів з різних родин (Загороднюк, 2004), аналізувати закономірності екоморфологічної диференціації (Загороднюк, 2007 а) та топографію таких відмінностей (Загороднюк, 2011). Важливою є й роль таких наборів ознак для різноманітних багатовимірних порівнянь (Ефимов, Ковалева, 2008), у т. ч. при вивченні внутрішньо-популяційних груп (напр., різних за статтю чи віком), віддалених географічних форм одного виду та порівняннях різних видів (напр.: Лашкова та ін., 2005). У цьому огляді наведено схеми вимірювання, апробовані автором при дослідженні різних груп ссавців — гризунів, копитних, кажанів, хижих (табл. 1). Звичайно схеми включають 15–20 КМО, проте у працях з аналізом попередньо відібраних ознак кількість вимірів зменшена до 5–10. У детальних дослідженнях, пов'язаних з пошуком відмінностей між вибірками (напр., видами), кількість ознак зростає до 25–35, переважно за рахунок обмірів мандибул та зубної системи².

Акроніми ознак. Для позначення ознак використовують скорочення назв морфологічних структур або точок вимірювання, з додаванням типу виміру (напр., довжина). Найчастіше такими є 3–4-літерні акроніми. У цьому огляді надано перевагу акронімам, що використані у працях автора. Приклад акроніма — «CBL», кондилобазальна довжина, одна з найвідоміших метричних ознак, що вимірюється як відстань (*longitudo*) від заднього краю потиличних виступів (*occipital condyles*) до дистального краю міжщелепних кісток (*premaxilla*).

Таблиця 1. Схеми вимірів краніометричних ознак різних систематичних груп, відпрацьовані автором на парах близьких видів зі складу фауни України

Група та рід	Кількість ознак	Публікація з описом схеми
Гризуни: <i>Sylvaemus</i>	14, без мандибулярних ¹	Загороднюк, Федорченко, 1993
Кажани: <i>Plecotus</i>	21, вкл. 4 мандибулярні	Zagorodniuk, Postawa, 2007
— « — <i>Myotis</i> s. str.	13, вкл. 5 мандибулярних ²	Гхазалі, 2004
Землерийки: <i>Sorex</i>	15, вкл. 4 мандибулярних	Moska, Paško, 2006
— « — <i>Crocidura</i>	11, вкл. 3 мандибулярні	Емельянов, Жежерин, 1990
Хижі: <i>Mustela</i>	12, вкл. 3 мандибулярні	Загороднюк, 2009
Ратичні: <i>Capreolus</i>	25, вкл. 6 мандибулярних ³	Загороднюк, 2002

Примітки. ¹ Ця схема апробована автором на різних родах: *Terricola* (Загороднюк та ін., 1992), *Arvicola* (Загороднюк, 2001), *Mus* (Загороднюк, 2002 б) тощо. ² У пізнішій праці кількість ознак збільшено до 17, вкл. 8 мандибулярних (Dzeverin, Ghazali, 2010); існують схеми, насичені мандибулярними та дентальними вимірами: напр. одна зі схем опису черепа нічниць вкл. 22 виміри, у т. ч. 9 мандибулярних, і 9 вимірів стосуються зубів (Bachanek, Postawa, 2010); подібна схема використана в інших працях (Benda, Karataş, 2005). ³ У цій схемі є також три виміри рогів; схема на основі праці А. Данилкіна з кол. (1992).

² При таких підходах імовірність виявлення тонких відмінностей між вибірками зростає, проте суттєво зростає також і частка зкорельованих ознак.

До основних краніометричних ознак відносять також вилічну ширину (Zyg), міжорбітальну ширину (IOg), висоту та ширину мозкової капсули, довжину зубного ряду (ІМЗ) та щічних зубів (РМЗ), довжину й ширину носових кісток³ (напр.: Мигулін, 1938: с. 6). У цих та інших ознак є особливості їх вимірювання на зразках з різних систематичних груп (звичайно на рівні родин), які розглянуто далі. Окремі варіації вимірів позначають акронімами з додатковими символами (напр., «СРН-» — «висота черепа без слухових барабанів»).

Модифікації основних вимірів

Окремі морфометричні ознаки для різних за систематичним положенням об'єктів можуть відрізнятися залежно від розвитку відповідних морфоструктур. В усіх випадках важливо уточнювати схеми вимірів або посилатися на відповідну публікацію. Розглянемо окремі виміри, найбільш показові та важливі при описах або визначенні зразків.

1) Довжина черепа — поширений вимір, зміст якого треба уточнювати через різноманіття точок вимірювання. Поширена версія — кондیلлобазальна довжина (СВЛ): від дистальної частини міжщелепної кістки (біля передньої поверхні різців) до потиличних маслаків (виростків). Перша точка виміру — неоднозначна: її легко визначити тільки у частини груп (зокрема, у ратичних та хижих); у землерийок, кажанів і гризунів вона прикрита різцями, і виступає у міжрізцевому просторі або під краями носових кісток. У зв'язку з цим дослідники нерідко вимірюють іншу довжину: від маслаків до передньої поверхні різців (зокрема, у гризунів⁴). Довжину черепа вимірюють також як найбільшу відстань від краю міжщелепної кістки до потиличного гребеня (загальна довжина черепа).

2) Вилічна ширина (Zyg) вимірюється по-різному: найчастіше міряють найбільшу ширину: чітко вилічні дуги розставлені у хижих, їжаків, кажанів. У інших груп є свої особливості: а) у мідисцевих вилічні дуги редуовані, і цю ширину міряють за вилічними відростками верхньощелепних кісток («передня» вилічна ширина); б) у мишевих (напр., *Sylvaemus*) вилічні дуги тонкі і часто зламані, тому вилічну ширину зручно вимірювати у передній третині дуг; в) у унгулят (напр., сарн) можна розрізнити «передню» вилічну ширину (під орбіталіями, власне вилічну) та «задню» (вужчу), на рівні вінцевого відростку мандибули.

3) Довжина зубного ряду. Звичайно розуміють повну довжину верхнього зубного ряду, виміряну за коронками (І¹М³). Часто є різниця між альвеолярною і коронарною довжиною⁵. Залежно від групи, часто міряють не весь ряд, а його частину (табл. 2): а) при розвиненій діастемі (гризуни, копитні) — довжину щічних зубів, від першого за діастемою зуба до останнього⁶; б) при потужних іклах (кажани, хижі) міряють «іклову» довжину, від ікла до останнього кутнього (напр., «СМЗ»). При обмірах нижніх зубних рядів виміри можна позначити рядковими літерами або літерою «т» (мандибула; напр. «ІМЗ-т»).

4) Довжина нижньої щелепи. Мандибула дає високо інформативні КМО, під її довжиною розуміють довжину зубної кістки — від суглобового виростка до дистального краю (без зубів). Проблемною буває остання точка: у гризунів зубна кістка продовжується між різцями і прихована між ними; ця точка досяжна при підведенні каліпера знизу або розмиканні гілок мандибули. Інколи цю довжину міряють разом з різцями (напр., у кажанів), інколи — від кутового відростка (напр., у копитних), частіше від суглобового (базальна довжина).

5) Висота мандибули (нижньої щелепи). Міряють як найбільший вимір в площині, перпендикулярній до лінії зубного ряду. Верхня точка виміру має два варіанти: а) вершина вінцевого відростка (найбільша висота, поширеніший вимір, МАН), б) вершина суглобового відростка (конділярна висота, МАН0). Нижня точка виміру — нижній край щелепи в місці прогину її контуру при основі кутового відростка.

³ Позначення КМО з огляду на їхню уніфікацію розглянуто далі (табл. 2 та 3).

⁴ Окрім однозначно проодонтних форм гризунів (напр., *Spalax* та *Ellobius*).

⁵ Альвеолярна довжина зубного ряду важлива при роботі зі старими зразками, у яких випали зуби, а також при роботі з пелетковим та викопним матеріалом.

⁶ Першим щічним зубом може бути Р³, Р⁴ або М¹; останнім — МЗ, М¹ або М₂.

Таблиця 2. Розгорнуті зубні формули у представників різних рядів ссавців

Ряд та його типовий рід	Зубів Σ	Зубна формула: верхня / нижня щелепа*				Типові виміри зубного ряду			
		I^{1-3} I_{1-3}	C C	P^{1-4} P_{1-4}	M^{1-3} M_{1-3}	повний	ікловий	щічні	діастема
ряд Псоподібні (рід <i>Canis</i>)	42	223 233	9 8	2347 1334	64– 942	I^1M^2 i_1m_3	CM^2 cm_3	P^4M^2 p_4m_2	– –
ряд Конеподібні (рід <i>Equus</i>)	40	567 234	(1) (1)	=899 =566	888 655	I^1M^3 i_1m_3	– –	P^2M^3 p_2m_3	DIA dia
ряд Оленеподібні (рід <i>Cervus</i>)	34	=== 333	(1) 3	=677 =478	998 899	– i_1m_3	– –	P^2M^3 p_2m_3	DIA dia
ряд Мідицеподібні (рід <i>Sorex</i>)	32	944 9—	3 4	31–9 5—	993 875	I^1M^3 i_1m_3	– –	P^4M^3 m_1m_3	– –
ряд Лилюкоподібні (рід <i>Vespertilio</i>)	32	–32 122	9 7	—7 –3–6	994 998	I^2M^3 i_1m_3	CM^3 cm_3	P^4M^3 p_4m_3	– –
ряд Зайцеподібні (рід <i>Lepus</i>)	28	91= 7==	= =	=588 =76	764 654	I^1M^3 i_1m_3	– –	P^2M^3 p_3m_3	DIA dia
ряд Мишоподібні (рід <i>Mus</i>)	16	9== 9==	= =	==== ====	542 432	I^1M^3 i_1m_3	– –	M^1M^3 m_1m_3	DIA dia
Загальний акронім						DIM	DCM	DBM	DIA

* Цифри — відносні розміри зубів за 9-бальною шкалою (за: Загороднюк, 1998); («=») — діастема на місці втрачених зубів, («–») — втрачені зуби без діастеми. Масним позначено найпоширеніші виміри.

6) Зубні формули. Більшість таксономічних груп добре відрізняються за числом та розмірами зубів і поділом їх на морфологічні типи (табл. 2). Зубні ряди диференційовані на морфологічні та розмірні групи у ссавців з кількох рядів (напр., гризуни), і, окрім основної довжини зубного ряду (див. п. 3), у них вимірюють довжину щічних зубів та довжину діастеми. Для різноманітних варіантів зубного ряду можна використовувати узагальнені акроніми, починаючи їх з літери «D» (*dens* = зуби)⁷:

- DIM — повна довжина зубного ряду (від першого різця до останнього моляра),
- DCM — «іклова» довжина зубного ряду (від ікла до останнього моляра)⁸,
- DMM — найбільша ширина (звичайно на рівні M^2 , за зовнішніми краями),
- DBM — довжина ряду щічних зубів (*buccalis* — щічний)⁹,
- DIA — довжина діастеми (на місці передкутніх зубів).

Узагальнена схема опису ознак

У таблицях 3–5 наведено узагальнений набір основних вимірів черепа на основі апробованих автором схем аналізу КМО, у т. ч. загальні виміри черепа (табл. 3), часткові виміри черепа, включно з рострумом¹⁰ (табл. 4), виміри зубних рядів і мандибули (табл. 5).

⁷ Оскільки виміри нижнього та верхнього зубних рядів різняться, і є різниця між коронарною та альвеолярною довжинами, зміст виміру варто уточнювати та позначати додатковими символами (напр.: «DCMс» — довжина верхнього зубного ряду коронарна).

⁸ Автор часто використовував позначення «CM3», проте для універсальності позначень краще уникати номеру зуба (напр., у *Mustela* останніми в зубних рядах є M^1 та M_2).

⁹ Автор дотепер користувався позначенням «PM3» (див. попередню прим.).

¹⁰ Ростральний відділ правильно тлумачити як відділ, розташований спереду орбіталій (або й вкл. орбіталій). Тлумачити його як лицьовий (вісцеральний) не правильно, оскільки вісцеральний не вкл. покривні кістки (напр. носові), проте вкл. кістки основи черепа.

У всіх можливих випадках використано уніфіковані акроніми, які можуть відрізнитися від вживаних раніше автором та його колегами. Для узгодження нових і старих акронімів у часткових схемах стосовно окремих систематичних груп (див. нижче) «старі» назви, зручні тільки (або насамперед) для цієї групи, збережено і подано в дужках.

У таблиці 4 представлено набір КМО, пов'язаних з окремими частинами черепа (окрім зубів і мандибули) — носових кісток, рострума, слухових барабанів та потилиці. До певної міри ці ознаки перекриваються із набором загальних вимірів (напр., міжорбітальна ширина і ширина мозкової капсули). При вивченні різних груп окремі з цих вимірів мають важливе значення: напр., виміри носових кісток у гризунів та копитних, слухового барабана у кажанів та гризунів, різцевих отворів у гризунів.

Таблиця 3. Набір загальних вимірів черепа, спільних для різних груп ссавців

Акронім	Опис виміру та його варіанти
CBL (CRL, CCL)	<i>Довжина черепа</i> , під якою часто розуміють CBL — конділобазальну довжину; CCL — «іклова» довжина (від ікла до потиличних виростків) — вимір, зручний для вивчення кажанів та хижих; CRL (або «LCra») — повна, або найбільша довжина черепа.
CRH (CRH ⁻)	<i>Висота краніуму</i> — від слухових барабанів до міжтім'яної кістки. На зразках із втраченими барабанами (часто у кажанів, інколи гризунів) вимірюють висоту черепа без барабанів (CRH ⁻).
CRB (CRB-m)	<i>Ширина мозкової капсули</i> в області слухових отворів; інколи зручно міряти саме по слухових отворах (що треба зазначати). У великих ссавців нерідко вимірюють мастоїдну ширину (CRB-m), яка за топографією дуже близька до ВОС (див. нижче).
ZYG	<i>Вилічна (зигоматична) ширина</i> як найбільша ширина за зовнішніми краями вилічних дуг. У випадках, коли дуги редуковані (напр., Soricidae) або потоншені і можуть ламатися (напр., Muridae), вимір варто обмежувати передньою третиною вилічних дуг (ZYG-a), позаяк у інших груп — «задньою» шириною (ZYG-p) ¹¹ .
IOR (POR)	<i>Міжорбітальний проміжок</i> — один з найпростіших вимірів, який мало залежить від віку і часто є стабільним на рівні родів. На черепах низки груп (напр., у Mustelidae, Gliridae) окрім міжорбітального звуження є ще заорбітальне (IOR-p); у мідичевих (Soricidae) важливим виміром є передорбітальне звуження (POR = IOR-a) ¹² .

Таблиця 4. Набір часткових вимірів черепа, спільних для різних груп ссавців

Акронім	Опис виміру та його варіанти
NAL та NAB	<i>Довжина і ширина носових кісток</i> ; ширину міряють для пари кісток, у найширшому місці (часто як «LNas» і «BNas»); інколи ширину міряють на звуженні (у їжаків або сарн: NAB-min).
ROL	<i>Довжина рострума</i> ; групоспецифічний вимір, який треба уточнювати з огляду на специфіку груп: напр., від заорбітального виростка лобних кісток до кінця «носа» (як правило, до краю міжщелепних кісток) (рис. 5).
ROH	<i>Ростральна висота</i> (раніше як «HRO»), або висота рострума від основи передкутніх зубів до основи носових кісток; у гризунів зручно міряти від альвеоли першого щічного зуба (при кінці діастеми) по перпендикуляру до основи носових кісток.
ROB	<i>Ширина рострума</i> ; як правило, міряють за передорбітальними отворами або між основами слізних кісток (за огляду зверху).
FIL та FIB	<i>Довжина та ширина різцевих отворів (foramen incisivum)</i> [раніше а автора були позначені як «LFI» та «BFI»]. Ці виміри міряють, розглядаючи обидва отвори в парі (рис. 2); у землерийок та мишовидих гризунів їх краще міряти під лупою ¹³ .
ВОС	<i>Потилична ширина</i> — за зовнішніми краями потиличних виростків. До певної міри ознакою-дублером є югулярна ширина (JUG).
BUL (BUB)	<i>Довжина слухового барабану (bullae)</i> ; звичайно від заднього краю слухового проходу до переднього краю барабану; нерідко інформативною є ширина барабану, BUB. У гризунів передній край витягнутий в трубку з нечітким краєм; у землерийок барабани не розвинені.

¹¹ Складові акроніми «a» та «p» — від лат. *anterior* (передній) та *posterior* (задній).

¹² Щодо «a» та «p» — те саме, що у попередній примітці.

¹³ Ознака нерідко є діагностично значимою для видів-двійників (напр., в межах *Sylvaemus* та *Microtus*) або родів (напр., *Mus* та *Sylvaemus*, *Terricola* та *Microtus*).

Таблиця 5. Схеми вимірів зубних рядів і мандибули, спільних для різних груп

Акронім	Опис виміру та його варіанти
DIM (IM3)	Повна довжина зубного ряду, яку в нормі вимірюють як найбільшу довжину зубів у верхній щелепі, від переднього краю різців (якщо є) до заднього краю останнього кутнього (напр., IM^3 у шура або IM^2 у куни або im_3 у сарни) ¹⁴ .
DCM (CM2, CM3)	«Іклова» довжина зубного ряду, показова і зручна для вимірювання у всіх групах з сильно розвиненими іклами (зокрема, кажани та хижі); варіанти позначення — «CM2» та «CM3», залежно від того, яким зубом закінчується зубний ряд.
DBM (PM3, M13)	«Щічні» (зайклові) зуби — поширений вимір для груп з розвинутою діастемою (гліреси, унгуляти); у інших (хижі, кажани, землерийки) більше значення має група «щічних» зубів — від великих передкутніх (якщо є) до останнього кутнього. У багатьох мідодонтних вимір відповідає довжині трьох кутніх зубів (M^{13}).
DMM (M11, M22, M33)	Ширина між зубними рядами, за зовнішніми краями кутніх, звичайно на рівні M^3 (M33) або M^2 (M22), обмежуючи вимір найширшим сегментом контурів зубних рядів (напр. у мишей на рівні M^1 , у сарн на рівні M^2 ; див. рис. 2 та 5).
DIA	Довжина діастеми між різцями та щічними зубами. Найпоширеніший варіант виміру стосується верхньої щелепи у гризунів, яку міряють за альвеолами або за коронками; у копитних діастема охоплює всю верхню щелепу спереду від премолярів.
MAL (MALa)	Довжина мандибули від суглобового відростка до переднього краю зубної кістки (інколи міряють разом із зубами, «MAL ⁺ »). У частини груп зручно вимірювати довжину мандибули від кутового відростка (напр., у оленеподібних: вимір MALa, рис. 5).
MAN (MANc)	Висота мандибули коронарна — відстань між вершиною коронарного відростка та основою мандибули (при основі кутового відростка). В окремих групах (кажани, землерийки) інформативно є суглобова висота мандибули (MAN0, або MANc).
MAV	Довжина основи мандибули — найменша відстань між заднім краєм мандибули (від вирізки позаду суглобового відростку) та переднім краєм вінцевого відростка.

У таблиці 5 узагальнено дані про КМО, що пов'язані з обома (верхнім і нижнім) зубними рядами та нижніми щелепами (мандибулами). Це, зокрема, виміри довжини зубних рядів (у кількох версіях), ширина між верхніми рядами зубних рядів, а також мандибулярний набір ознак (зокрема, довжина та висота мандибули і довжина її основи).

Часткові КМО, важливі при описах окремих груп

Існує чимало краніометричних ознак, які є високо інформативними при вивченні окремих систематичних груп ссавців або пар морфологічно близьких видів. Такі ознаки або групи ознак по суті є такими, за якими йде морфологічна диференціація в межах окремих груп, часто це ознаки спеціалізації. Серед них важливо відмітити такі групи:

1) часткові виміри виличних дуг (*os zygomaticum*) — в окремих випадках є показовими, проте не варто замінювати ознаки, зручні для опису як якісні, вимірюваннями (як це було у випадку з зигоматичним індексом для розрізнення мишей *Mus musculus* vs *M. spicilegus*).

2) потилична область — одна з найменш мінливих за розмірами і пропорціями в межах кожної систематичної групи. Попри це, в низці випадків КМО цього відділу черепа є важливими для опису мінливості і відмінностей вибірок. Зокрема, таким є вимір «JUG» — югулярна ширина; відстань між яремними отворами, які розміщені позаду слухових барабанів; JUG — важлива характеристика в описах Mustelidae.

3) роги та рогові основи — звичайно вимірюють найбільшу довжину рогів (CLmax) та найбільшу (CBmax) і найменшу (CBmin) відстані між пеньками. При вивченні самих рогів застосовують складні системи їхньої морфометрії, які, як правило, узгоджені з мисливсько-знавчими оцінками рогів за показниками їхньої трофейної цінності.

¹⁴ У оленеподібних (напр., у сарни) через редукцію передніх зубів у верхній щелепі DIM = DBM. Виміри нижнього ряду аналогічні вимірам на верхній щелепі (табл. 2).

Особливості схем вимірів для різних груп

Нижче наведено схеми вимірів черепів ссавців на прикладі низки надвидових груп (звичайно родів), належних до різних родин і рядів. Зокрема, такими є *Sylvaemus* (гризуни), *Eptesicus* (кажани), *Crocidura* (мідицеві), *Mustela* (хижі), *Capreolus* (ратичні). У квадратних дужках наведено акроніми назв, вживані у попередніх працях автора. Важливо пам'ятати, що ознаки рострального комплексу (рострум, носові кістки, діастема тощо) та пов'язані з ними виміри (напр., довжина черепа) мають виразні вікові особливості.

Мишовиді (на прикладі *Sylvaemus*)

Схема наводиться за публікаціями автора щодо мінливості видів-двійників *Sylvaemus* (Загороднюк, Федорченко, 1993; Загороднюк, 2005). Схема розроблена автором спільно з В. Песковим для аналізу полівок (Загороднюк, 1989, 1991, Песков, 1990). У вихідній версії ця схема включала 21 вимір черепа (без вимірів мандибули), у т. ч. низку дрібних ознак¹⁵.

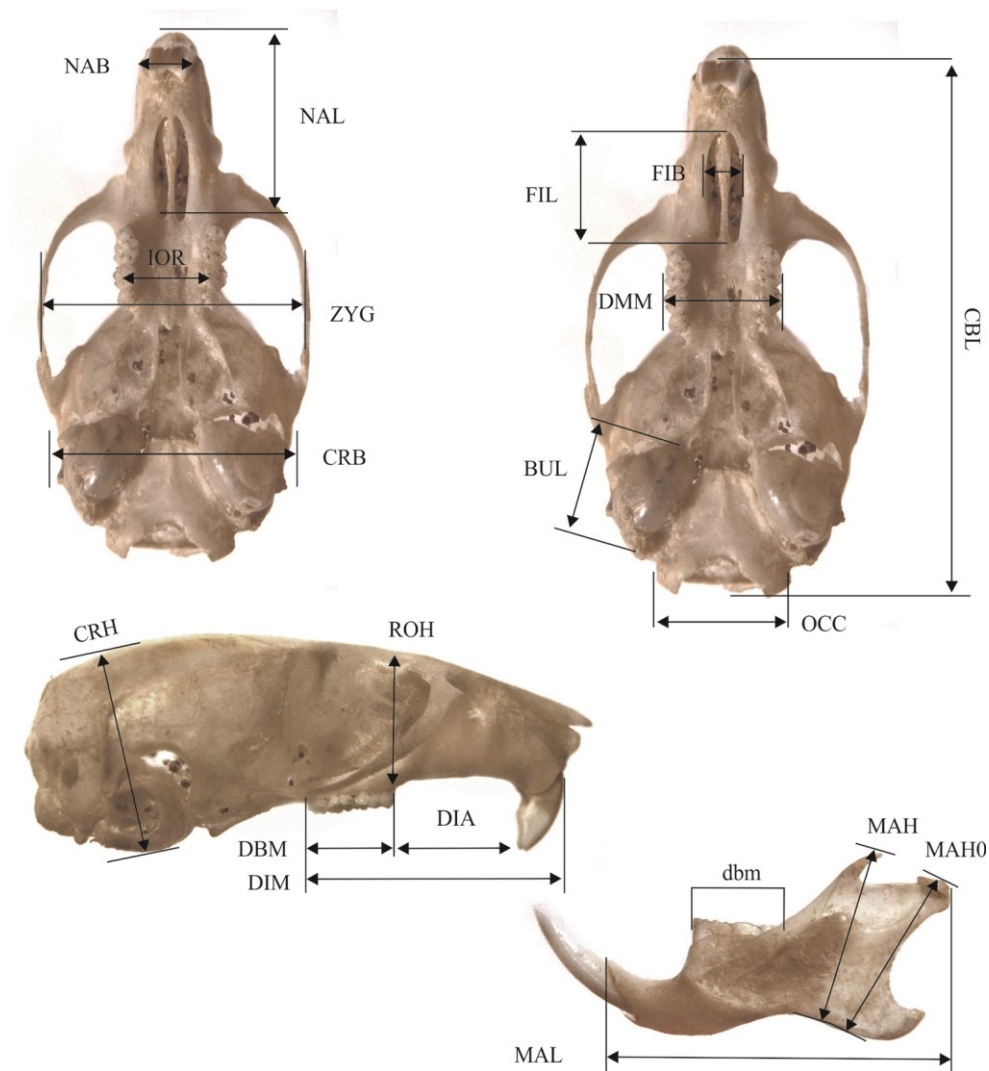


Рис. 2. Схема вимірів черепа гризунів на прикладі *Sylvaemus whiterbyi* (зразок № Z-969 з окол. м. Красногвардійське, leg. М. Товпинець, кол. автора). Пояснення в тексті.

¹⁵ Напр., ширина носових кісток (NAB) та ширина слухового барабана (BUB); зубні ряди міряли за альвеолами, а вилічну ширину (ZYG) — як найбільшу ширину вилічних дуг.

Надалі цю схему скорочено до 14 КМО і використано для аналізу мінливості інших груп мишовидих (пари близьких видів з родів *Mus*, *Microtus*, *Terricola*, *Arvicola*, *Sicista*) та вивірковидих (*Spermophilus*) (див. табл. 1).

Загальні виміри черепа: CBL — конділобазальна довжина, CRB [BCB] — ширина мозкової капсули, CRH [HCB] — висота мозкової капсули (зі слуховими барабанами), ZYG — вилична ширина (звичайно найбільша), IOR — міжорбітальна ширина. **Потиличний відділ:** BOC [BOc] — відстань між потиличними виростками, BUL [LBU] довжина слухового барабана, BUB — його ширина. **Рострум:** ROH [HRo] — висота рострума, NAL [LNa] + NAB [BNa] — довжина і ширина (спільна) носових кісток, FIL [LFI] + FIB [BFI] — довжина і ширина (спільна) різцевих отворів. **Верхні зубні ряди:** DIM [IM3] — повна довжина верхнього зубного ряду, DBM [M13] — довжина щічних зубів, DMM [M11] — ширина між зубними рядами (часто на рівні M^1), DIA — довжина верхньої діастеми. **Мандибула:** MAL — довжина мандибули (основна, тобто конділярна), MAH — висота мандибули коронарна, MAH0 — висота мандибули конділярна, dbm [im3] — довжина нижніх щічних зубів¹⁶.

Кажани (на прикладі *Eptesicus*)

Схема запропонована автором при вивченні екоморфологічної диференціації видів *Plecotus* (Zagorodniuk, Postawa, 2007) і надалі відпрацьована на прикладі кажанів роду *Eptesicus*. У поточній версії схема включає 21 вимір¹⁷.

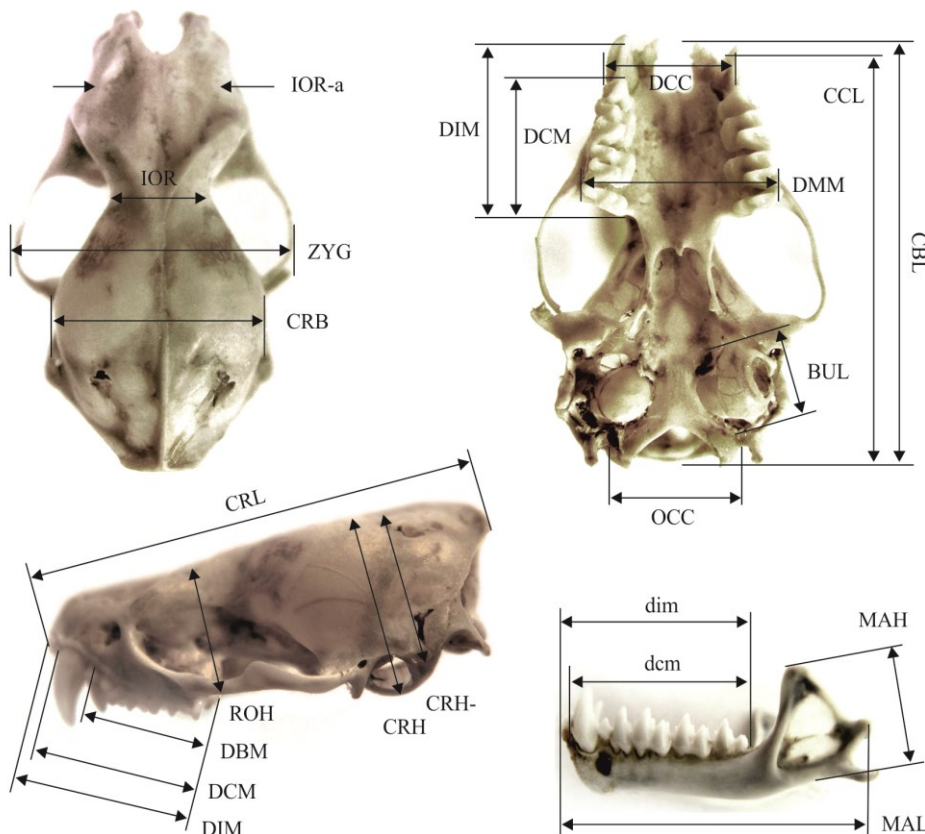


Рис. 3. Схема вимірів черепа кажана на прикладі *Eptesicus lobatus* (зразок № Z-946 з м. Луганська, leg. В. Форощук, кол. автора). Пояснення в тексті.

¹⁶ У більшості мишовидих (Murgoidea) «довжина щічних зубів» і «довжина кутніх зубів» ідентичні.

¹⁷ На зразках *Plecotus* також вимірювали довжину кісткового піднебіння (PAL) та довжину кутового відростка мандибули (Proc); останній вимір важливий при діагностиці пари *P. auritus* vs *P. austriacus*.

Загальні виміри черепа: CRL [LCr] — довжина черепа загальна, CBL — конділобазальна довжина, CCL — «іклова» довжина черепа, IOR — міжорбітальний проміжок, ZYG — вилична ширина, CRB [BCr] — ширина нейрокраніума. **Рострум:** DIM [IM3] — загальна довжина верхнього зубного ряду (ВЗР), DCM [CM3] — базальна (іклова) довжина ВЗР, DBM [PM3] — довжина верхніх щічних зубів, DMM [M33] — ширина між верхніми зубними рядами (на рівні М³), DCC [CC] — ширина між зубними рядами на рівні іклів, ROH [HRo] — висота рострума, IOR-a — передорбітальна ширина. **Потиличний відділ:** CRH [HCB] — висота черепа найбільша (з барабанами), CRH- [HCr-] — висота черепа основна (без барабанів), BOC [BOc] — потилична ширина, BUL — довжина барабана. **Мандибула:** MAL — довжина мандибули (з різцями), MAH — висота мандибули коронарна, dim [im3] — довжина нижнього зубного ряду, dcm [cm3] — «іклова» довжина нижнього зубного ряду.

Мідицеві (на прикладі *Crocidura*)

Схему вимірів мідицевих розглянуто на прикладі роду білозубка, *Crocidura* (рис. 4). Ця схема включає 14 КМО, частина з яких є високоінформативною при порівнянні двох наявних в Україні видів (Емельянов, Жежерин, 1990). Схему адаптовано до запропонованої тут схеми вимірів шляхом додавання ознак та уточнення акронімів. У схемі є три групоспецифічні ознаки — IOR-a, TEM, LP4; ознаки IOR, DIM, DPM та dim у вихідній схемі відсутні, проте додані до схеми тут (рис. 4). Також до схеми додано висоту черепа (CRH) та ширину зубних рядів (DMM); загалом наведена нижче схема включає 16 КМО. Вимір IOR-a (як і ZYG) у землерийок є аналогом ширини рострума (ROB).

Загальні виміри черепа: CBL — конділобазальна довжина, ZYG — вилична ширина (фактично = ширині рострума), CRB — ширина мозкової капсули (основна), CRH — висота мозкової капсули (на рис. не показана), TEM — ширина мозкової капсули темпоральна (темпоральна ширина), IOR — міжорбітальна ширина (в ориг. праці як «заорбітальна ширина»). **Рострум:** IOR-a — передорбітальна ширина, ROH — висота рострума, DIM — повна довжина верхнього зубного ряду, DPM — довжина групи верхніх щічних зубів; LP4 — довжина рМ⁴, DMM — ширина між зовнішніми краями зубних рядів (найбільша, на рис. непоказана). **Мандибула:** MAL — довжина мандибули, dim — повна довжина нижнього зубного ряду, dcm — довжина нижнього зубного ряду (без I₁), MAH — висота мандибули (коронарна).

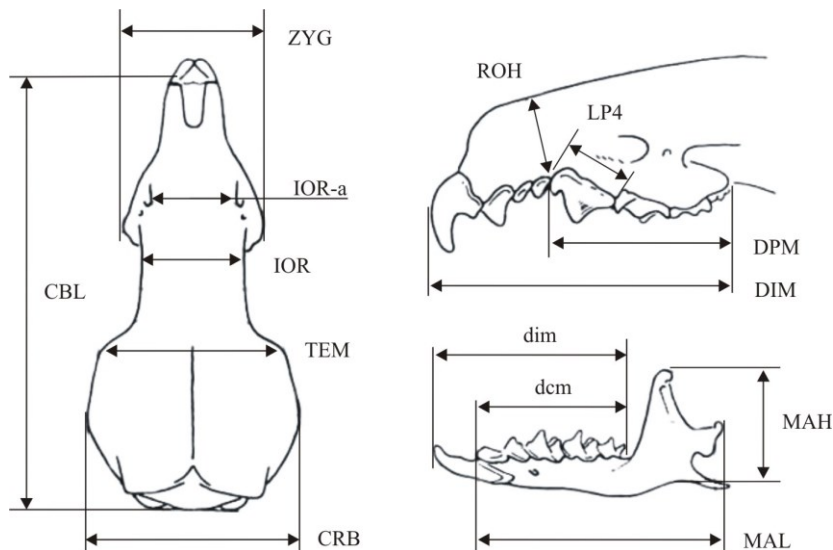


Рис. 4. Схема вимірів черепа мідицевих на прикладі *Crocidura* (за: Емельянов, Жежерин, 1990, зі змінами й доповненнями). Пояснення у тексті.

Ратичні (на прикладі *Capreolus*)

Схема запозичена з праці А. Данилкина з кол. (Данилкин та ін., 1992) і дещо видозмінена (рис. 5). В авторській версії схема вимірів включає 25 КМО та три виміри рогів (Загороднюк, 2002). В усіх випадках КМО міряли як найкоротшу відстань. У квадратних дужках наведено акроніми ознак за попередньою працею автора (loc. cit.).

Загальні виміри черепа¹⁸: CRL [Lmax] — максимальна довжина черепа, CBL [LCB] — конділобазальна довжина, ZYG [Zyg] — вилична ширина (спереду), IOR — міжорбітальний проміжок. **Потилична область**: CRB [BCra] — максимальна ширина черепа, CRB-m [BMast] — мастоїдна ширина, BOC [BOcc] — потилична ширина, CRH- [HCra] — мінімальна висота черепа (від основи черепа). **Рострум**: ROL* [LRost] — довжина рострума (лицевої частини), NAL та NAB [Nas-L та Nas-B] — довжина та ширина носових кісок, DBM [PM3] — довжина верхніх кутніх, DMM [M22] — ширина на рівні M², FIL [FI-L] — довжина різцевих отворів, FIB [FI-B] — ширина різцевих отворів, DIA — довжина верхньої діастеми. **Нижня щелепа**: MAL [MLcon] — довжина мандибули конділярна, MALa [MLbas] — довжина мандибули базальна (від кутового відростка), MAH [MHcon] — висота мандибули конділярна, MAH0 [MHmax] — висота мандибули найбільша (коронарна, або вінцева), dbm [M-pm3] — довжина нижнього ряду кутніх зубів, dia [M-dia] — довжина діастеми мандибули.

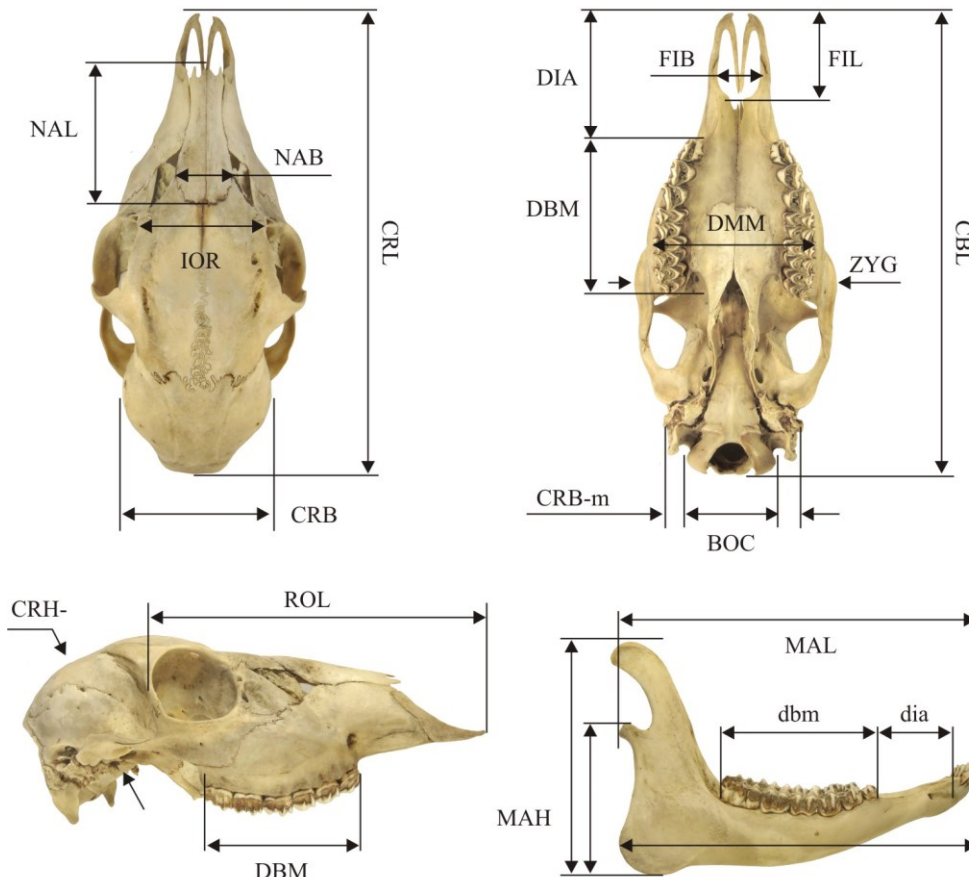


Рис. 5. Схема вимірів черепа копитного на прикладі *Capreolus capreolus* (за: Загороднюк, 2002, на основі схеми з праці: Данилкин та ін., 1992, зі змінами).

¹⁸ До загальних ознак можуть бути віднесені також виміри рогів у самців, які включають: CLmax* — максимальна довжина рогів, СВmin* — проміжок між пеньками, СВmax* — зовнішня ширина пеньків.

Хижі (на прикладі *Mustela*)

За основу взято схему вимірів, використану при вивченні розмірної диференціації мустел (Загороднюк, 2009, з доповненнями) та діагностики видів Mustelidae фауни України (Загороднюк, Дикий, у друці). Виміри показано на рис. 6. Через щільне зростання швів між кістками у хижих частина вимірів, що входять у поширені схеми опису, є недоступними (напр., звичайно не видні межі покривних кісток, у т. ч. носових, лобних тощо).

При вивченні хижих часто звертають увагу на спеціальні виміри, пов'язані з ознаками спеціалізації: розміри ікла (висота, діаметр при основі), розвиток верхнього хижого зуба (P^4), довжина кісткового піднебіння, відстань між слуховими барабанами тощо.

Загальні виміри черепа: CBL — конділобазальна довжина, ZYG — вилична ширина черепа, CRB — ширина мозкової капсули, CRH — висота мозкової капсули (з барабанами), IOR — міжорбітальний проміжок, POR — посторбітальне звуження. **Потилична область:** BUL та BUB — довжина і ширина слухового барабана; JUG [Jug-B] — югулярна ширина (за яремними отворами); BOS — потилична ширина (між зовнішніми краями потиличних виростків). **Рострум та верхні зубні ряди:** ROH — ростральна висота (позаду останнього моляра), DIM [IM1] — повна довжина верхнього зубного ряду, DCM [CM1] — «іклова» довжина зубного ряду; DMM — ширина між зубними рядами (на рівні хижого зуба); FIL — різцеві отвори (довжина). **Мандибула:** MAL [Mand] — довжина мандибули, MAH [ManH] — висота мандибули коронарна, dcm [CM2mand] — основна довжина зубного ряду (від ікла).

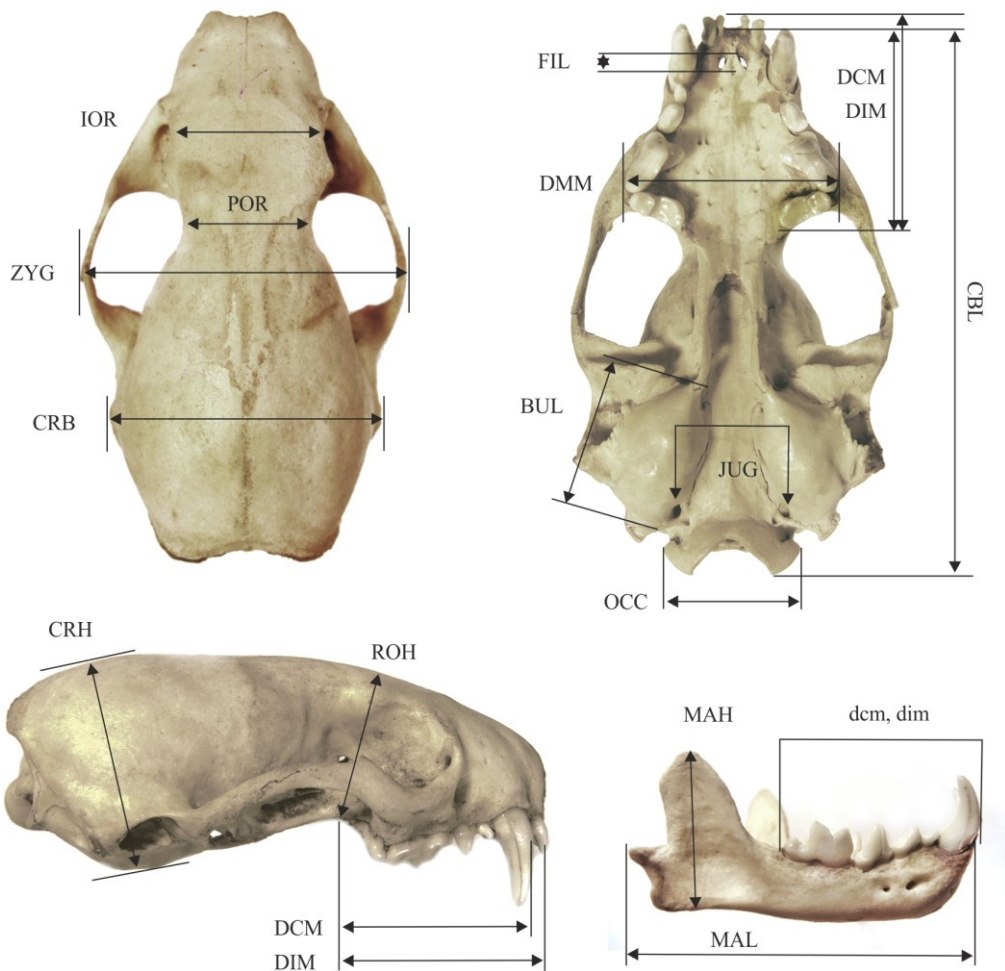


Рис. 6. Схема вимірів черепа хижого на прикладі *Vormela peregusna* (за: Загороднюк, 2009, з доповн.).

Складності первинного аналізу та їх уникнення

Мова йде лише про нормальні стани ознак. Існує чимало ознак, для яких характерна також «травматична» мінливість — втрати зубів, неправильний розвиток кісток тощо, які можуть впливати на розміри або пропорції черепа та величини окремих КМО. Розуміючи під первинним аналізом добір КМО, процедуру їх вимірювання та узагальнення даних, а також застосування їх на практиці, необхідно зробити кілька застережень:

1) надлишкові ознаки — це ознаки-дублери інших вимірів, сильно зкорельовані з ними або й аналогічні до них. Прикладами є численні варіанти довжини черепа, які несуттєво відрізняються за однією з точок виміру. Уникнення ознак-дублерів дозволяє обійтися списком із 10–15 вимірів за загальною схемою опису зразків та 2–3 спеціальними КМО (п. 2);

2) «спеціальні» ознаки — це групоспецифічні ознаки, якими доповнюють схему краніометрії певної групи видів. Універсальна схема вимірів є зручною для загальних описів, проте загальні ознаки — це ознаки давні, їхня мінливість обмежена та подібна у різних видів. Часткові ознаки, які вирізняють групу поміж інших, є ознаками недавньої спеціалізації і можуть розрізняти близькі види, маркуючи своїми станами різні рівні спеціалізації. Такі КМО мають статус ознак-лідерів, важливих для розрізнення близьких форм (Загороднюк, 2004);

3) дрібні ознаки характеризуються високою мінливістю (див. рис. 1), яка знижує їхній внесок у загальні відмінності вибірок за КМО. У низці випадків вимірювання дрібних ознак можна робити під збільшенням (напр., під бінокляром) або переводити опис у площину неметричних відмінностей¹⁹. Дрібні КМО є інформативними при діагностиці близьких видів²⁰, і їх можна включати у перелік додаткових спеціальних ознак (п. 3);

4) адаптація до схеми вимірів — є важливим етапом знайомства дослідника з новим матеріалом та налаштування на схему вимірів (у тому числі на знайому схему після певної перерви). Звичайно для включення дослідника в роботу вистачає 2–3-разової прогонки обраної схеми вимірювань черепів на 1–2 зразках, відібраних для апробації схеми. Зручно є розробка певної послідовності вимірювань та порядку внесення їх в паперові та електронні таблиці для накопичення первинних даних;

5) дотримання схем краніометрії — через різноманіття версій вимірювання більшості ознак і ще більше різноманіття їх позначень важливо дотримуватися якоїсь одної конкретної схеми вимірів, яку треба або навести, або прочитувати. Тобто, важливою умовою є зазначення чітких точок відліку вимірів або посилення на інші схеми²¹;

6) проблема «надлишкових зразків»: «заради» формування повновагомих вибірок дослідники часто збільшують розміри вибірок за рахунок включення різнорідних за віком, статтю, географією (і навіть травматикою) зразків. Тим самим знищується сама ідея виявлення тонких відмінностей, які часто є незначними і подібними до відмінностей вікових, статевих чи географічних груп. Досвід показує, що для виявлення суттєвих відмінностей краще формувати більш однорідні, хоча й нечисельні вибірки, порядку 8–12 екз.²², ніж «наганяти» обсяг вибірок додатковими зразками з неоднозначним чи сумнівним статусом;

7) контроль аутлаєрів («викидів» варіант, «outlying case»). Природа аутлаєрів різна — від фактичних аномалій (порушення розвитку або травматична мінливість) до помилок при зчитуванні показів каліпера або їх записуванні. Аутлаєри можна контролювати прямо в електронних таблицях, створюючи комірки з автоматичним розрахунком коефіцієнту варіації, високі значення якого дозволяють швидко виявляти помилки.

¹⁹ Приклади ознак, що можуть бути неметричними: різцеві отвори заходять за лінію початку щічних зубів (в описах *Sylviaetus*), товщина виличної дуги перевищує товщину виличного відростка (в описах *Mus* цю ознаку інколи подають як метричну, у формі «зигоматичного індексу», див.: Загороднюк, 2002 б).

²⁰ Прикладами є: різна довжина кутового відростка мандибули у поширених в Україні видів *Plecotus*, різна ширина різцевих отворів у видів-двійників *Microtus ex gr. «arvalis»*.

²¹ Як засвідчує практика роботи з різними ознаками і дослідниками, нерідко буває так, що якась КМО не зрозуміла самому досліднику через деякий проміжок часу.

²² Цю проблему розглянуто автором в огляді ознак диференціації видів-двійників (Загороднюк, 2004).

Галузі застосування КМО

Краніометричні ознаки ссавців важливі при описах біорізноманіття та його динаміки, проте існує кілька галузей, в яких вони є не лише значимими, але й провідними. Насамперед, це важливо при вивченні ранніх стадій еволюційної диференціації таксонів, що представляють криптичне різноманіття фауни (Загороднюк, Ємельянов, 2008): особливістю цієї частини видового різноманіття є відсутність якісних відмінностей між таксонами і суттєве перекривання КМО, зокрема через те, що внутрішньовидова мінливість (за географією, віком, статтю) перевищує очікувані відмінності між таксонами.

1) діагностика близьких видів часто пов'язана з аналізом саме метричних ознак, оскільки особливості еволюційно близьких видів є кількісними (не якісними) та формуються переважно на основі ростових процесів (див. п. 5). При докладному аналізі КМО близьких видів і статистичному «зважуванні» внесків таких ознак вдається виявити ті з них, що можуть бути провідними у діагностиці (Загороднюк, 2004), якщо не в абсолютному вираженні, то у співвідношеннях (індексах);

2) діагностика матеріалу за фрагментами — стандартна практика теріологічних досліджень. Особливо часто практикується при аналізі кісткового матеріалу із викопних серій та харчових залишків хижаків, зокрема при вивченні вмісту сов'язаних пелеток (Erfurt, 2003). Мова часто йде про зразки, подібні за рівнем фрагментації (напр., ростральні відділи). Неповні зразки виявляють ті самі складності діагностики, що й визначення цілих зразків морфологічно близьких видів;

3) аналіз географічної мінливості — при доборі однорідних вибірок (зокрема, за віком чи статтю) та наявності серій з різними географічними даними є можливість аналізувати рівні географічної диференціації політипних видів. На цій основі можна вивчати клинальну мінливість та її переривання, давати таксономічну оцінку відмінностям географічних популяцій²³. Структура географічної мінливості може віддзеркалювати історію розселення видів, у тому числі й морфологічно близьких (Загороднюк, 2005). Хоча географічні відмінності в межах одного виду можуть перевищувати міжвидові, в умовах симпатрії звичайно має місце диференціація близьких видів (Загороднюк, 2007 а).

4) диференціація віково-статевих груп — один з найтонших напрямків аналізу, який дозволяє виявляти особливості онтогенетичного розвитку і аналізувати неоднорідність вибірок, пов'язану з їх демографією (Егоров, 1983). За умовчанням мінливість досліджують без поділу вибірок за статтю і не строго визначають вік зразків, проте такі відмінності можуть бути значимішими за міжвидові відмінності (Загороднюк, 2009). Диференціація матеріалу за віком і статтю необхідна для пошуку однозначних видових ознак у близьких видів, а так само їх географічних змін; в інших випадках важливим є встановлення рівнів диференціації вікових і статевих груп в межах однієї географічної вибірки;

5) *evodevo* — дослідження еволюції окремих ознак та відмінностей між видами на основі ростових процесів, гетерохроній, фіксації різних стадій індивідуального розвитку в дефінітивному стані (педо- та герантоморфоз); закономірності формування морфологічних відмінностей між близькими таксонами на основі відмінностей у рості й розвитку в онтогенезі окремих ознак та їхніх комплексів, еволюція на основі переважно ростових процесів, без генетичних змін (Wayne, 1986; Загороднюк, Кавун, 2000) — все це і є *evodevo* і формує перспективні напрями досліджень краніометричної мінливості;

6) аналіз популяційної динаміки — один із напрямків, пов'язаний як з виявленням і контролем окремих ознак цієї динаміки (напр., вікової структури, оціненої за краніометричними ознаками або індексами: Turikova et al., 1968), так і змін конституції черепа в цілому залежно від фази популяційного циклу (Peskov et al., 2012). Це, у свою чергу, дозволяє не тільки виявляти особливості популяційних циклів та індикатори таких змін, але й реєструвати початкові стадії нових мікроеволюційних процесів;

²³ Як у випадку з сарнами (Соколов и др., 1985) та їжаками (Зайцев, 1982).

7) **екоморфологічна диференціація видів** — напрямок, пов'язаний з рівнями диференціації симпатричних видів, складністю угруповань та структурою гільдій, ефективно досліджується саме на краніальних структурах (Загороднюк, 2007 а, 2009), у т. ч. розмірах та пропорціях зубної системи, рострума, мандибул. У частині випадків цей напрямок аналізу узгоджений з діагностикою складних видових пар, оскільки поняття диференціації стосується переважно симпатричних споріднених видів (Загороднюк, 2011 б).

Загальні висновки

Краніометричні ознаки є надійними для виявлення тонких відмінностей близьких видів і можуть бути рекомендовані для всього спектру досліджень ранніх стадій еволюційної диференціації таксонів (аловидів, видів-двійників, географічних рас) та внутрішньовидових груп (статей, вікових груп, екологічних рас). Для отримання однозначних даних, які можуть бути відтворені, важливо користуватися чітко визначеною схемою вимірів з посиланням на відповідні описи метричних ознак. Для загальних описів видів задовільно підходить стандартний набір із 8–12 загальних метричних ознак, проте для пошуку відмінностей важливо включати до аналізу окремі часткові ознаки, за якими відбувалася диференціація групи в цілому, часто це «молоді» ознаки та похідні стани таких ознак.

Література • References

- Варшавский С. Н., Крылова К. Т. Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов. 1. Мыши (Murinae) // Фауна и экология грызунов. — Москва : Изд-во АН СССР, 1948. — Вып. 3. — С. 179–190.
- Виноградов Б. С. Процесс роста и возрастная изменчивость черепа Arvicolidae // Известия Петроградской обл. станции защиты растений от вредителей. — Петроград, 1921. — Том 3. — С. 71–81.
- Виноградов Б. С. К вопросу о морфологической дивергенции близких форм млекопитающих // Труды Зоологического института АН СССР. — 1946. — Том 8. — С. 89–104.
- Гхазалі М. А. Функціональна інтерпретація відмінностей в будові жувального апарата нічниці великої, *Myotis myotis*, та нічниці гостровухої, *Myotis blythii* // Вестник зоології. — 2004. — Том 38, № 2. — С. 39–44.
- Данилкин А. А., Марков Г. Г., Штуббе К. и др. Изменчивость и таксономия // Соколов В. Е. (ред.). Европейская и сибирская косули: систематика, экология, поведение, рациональное использование и охрана. — Москва : Наука, 1992. — С. 22–63.
- Дикий І. В., Затушевський А. Т., Леснік В. В. та ін. Вимірювання хребетних тварин: Методичні вказівки до лабораторних занять ... для студентів напряму підготовки ... біологія та екологія... — Львів : ЛНУ ім. І. Франка, 2012. — 40 с.
- Егоров Ю. Е. Механизмы дивергенции. — Москва : Наука, 1983. — 172 с.
- Емельянов И. Г., Жежерин И. В. Диагностика малой и белобрюхой белозубок (Soricidae) // Вестник зоологии. — 1990. — Том 24, № 4. — С. 39–46.
- Ефимов В. М., Ковалева В. Ю. Многомерный анализ биологических данных. Учебное пособие (2-е испр. и дополн. изд-е). — СПб, 2008. — 87 с.
- Загороднюк И. В. Таксономия, распространение и морфологическая изменчивость полевков рода *Terricola* Восточной Европы // Вестник зоологии. — 1989. — Том 23, № 5. — С. 3–14.
- Загороднюк И. В. Политипические Arvicolidae Восточной Европы: таксономия, распространение, диагностика. — Киев : Ин-т зоол. АН Укр., 1991. — Препр. № 10.91. — 64 с.
- Загороднюк І. Тлумачник краніальних діагностичних ознак кажанів // Європейська ніч кажанів '98 в Україні. — Київ, 1998. — С. 173–179. — (Праці Теріологічної школи. Вип. 1).
- Загороднюк И. В. Номенклатура и система рода *Arvicola* // Водяная полевка. Образ вида / Под ред. П. А. Пантелеева. — М.: Наука, 2001. — С. 174–192.
- Загороднюк І. В. Аловиди сарни (*Capreolus*): природа відмінностей між ними і статус популяцій з України // Вісник Луганського пед. університету. Серія Біол. науки. — 2002 а. — № 1 (45). — С. 206–222.
- Загороднюк И. В. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщение 2 // Вісті Біосферного заповідника «Асканія-Нова». — 2002 б. — Том 4. — С. 130–140.
- Загороднюк І. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. — 2004. — Вип. 38. — С. 21–42.
- Загороднюк І. В. Закономірності прояву географічної мінливості у двійникових комплексах ссавців (на прикладі роду *Sylvaemus*) // Доповіді НАН України. — 2005. — № 9. — С. 171–179.
- Загороднюк І. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. — 2007 а. — Вип. 20. — С. 5–13.

- Загороднюк І. Узгоджена генетична, біогеографічна та морфологічна диференціація у еволюційно молодих видів: аналіз групи *Microtus "arvalis"* (Mammalia) // Доповіді НАН України. — 2007 б. — № 3. — С. 175–181.
- Загороднюк І. Види-двійники і морфологічно близькі види ссавців у колекціях зоологічних музеїв: головні підсумки та перспективи досліджень // Сучасний музей. Наукова й експозиційна діяльність / За ред. І. В. Скільського. — Чернівці : ДрукАрт, 2008. — С. 25–34.
- Загороднюк І. Закономірності розмірної диференціації видів і статей у багатовидовій гільдії (на прикладі роду *Mustela*) // Наукові записки Державного природознавчого музею. — 2009. — Вип. 25. — С. 251–266.
- Загороднюк І. Відмінності близьких видів ссавців: топографія екоморфологічних ознак черепа // Zoocenosis 2011: Біорізноманіття та роль тварин в екосистемах: Матеріали VI Міжнародної наукової конференції. — Дніпропетровськ: Вид-во ДНУ, 2011 а. — С. 256–259.
- Загороднюк І. Міжвидова гібридизація і фактори її формування на прикладі теріофауни Східної Європи // Біологічні Студії. — 2011 б. — Том 5, № 2. — С. 173–210.
- Загороднюк І. В., Атамась Н. С. Морфологическая дифференциация хомяков (Cricetidae) Восточной Европы: диагностический вес признаков и структура таксономический отношений // Доп. НАН України. — 2005. — № 4. — С. 153–160.
- Загороднюк І., Ємельянов І. Криптичне різноманіття ссавців у Східній Європі як віддзеркалення багатоманітності проявів виду // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. — 2008. — Вип. 22. — С. 166–178.
- Загороднюк І. В., Кавун К. Ю. Вікова мінливість як основа формування міжвидових відмінностей у гризунів (Muriformes) // Доповіді НАН України. — 2000. — № 3. — С. 174–180.
- Загороднюк І. В., Федорченко А. А. Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. Сообщение 1. Таксономия и диагностика // Вестник зоологии. — 1993. — Том 27, № 3. — С. 41–49.
- Загороднюк І. В., Воронцов Н. Н., Песков В. Н. Татранская полевка (*Terricola tatricus*) в Восточных Карпатах // Зоологический журнал. — 1992. — Том 71, вып. 6. — С. 96–105.
- Зайцев М. В. Географическая изменчивость краниологических признаков и некоторые вопросы систематики ежей подрода *Erinaceus* (Mammalia, Erinaceinae) // Труды Зоологического института АН СССР. — 1982. — Том 115. — С. 92–117.
- Лашкова Е. И., Межжерин С. В., Дзевеин И. И. Идентификация видов лесных мышей фауны Украины по экстерьерным и черепным признакам методами многомерного анализа // Вестник зоологии. — 2005. — Том 39 (3). — Р. 23–28.
- Мигулін О. О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). — Київ : Вид-во АН УРСР, 1938. — 426 с.
- Павлинов І. Я. Геометрическая морфометрия формы черепа мышевидных грызунов (Mammalia: Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журнал общей биологии. — 2000. — Том 61, № 6. — С. 583–600.
- Павлинов І. Я., Микешина Н. Г. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журнал общей биологии. — 2002. — Том 63, № 6. — С. 473–493.
- Песков В. Н. Сравнительное изучение морфофункциональной конституции черепа в систематике млекопитающих // Вестник зоологии. — 1990. — № 4. — С. 58–64.
- Соколов В. Е., Марков Г. Г., Данилкин А. А. и др. О видовом статусе европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*Capreolus pygargus* Pall.) косуль (краниометрическое исследование) // Доклады АН СССР. — 1985. — Том 280, № 6. — С. 1505–1509.
- Татаринов К. А. Звірі західних областей України. Екологія, значення, охорона. — Київ : Вид-во АН УРСР, 1956. — 188 с.
- Туликова Н. В., Каледа Л. В. Определение возраста грызунов // Фауна и экология грызунов. — Москва : Изд-во МГУ, 1957. — Вып. 5. — С. 119–154.
- Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. — Москва : Наука, 1966. — 363 с.
- Adams D. C., Rohlf F. J., Slice D. E. Geometric morphometrics: Ten years of progress following the "revolution" // Italian Journal of Zoology. — 2004. — Vol. 71, Is. 1. — P. 5–16.
- Bachanek J., Postawa T. Morphological evidence for hybridization in the sister species *Myotis myotis* and *Myotis oxygnathus* (Chiroptera: Vespertilionidae) in the Carpathian Basin // Acta Chiropterologica. — 2010. — Vol. 12, No. 2. — P. 439–448.
- Benda P., Karataş A. On some Mediterranean populations of bats of the *Myotis mystacinus* morpho-group (Chiroptera: Vespertilionidae) // Lynx (Prah), n. s. — 2005. — Vol. 36. — P. 9–38.
- Dzeverin I., Ghazali M. Evolutionary mechanisms affecting the multivariate divergence in some *Myotis* species (Chiroptera, Vespertilionidae) // Evol. Biol. — 2010. — Vol. 37. — P. 100–112.
- Erfurt J. Bestimmung von Säugetierschädeln in Fraßresten und Gewöllen // Methoden feldökol. Säugetierforsch. — 2003. — Bd. 2. — S. 471–535.
- Gol'din P. E. Growth, proportions and variation of the skull of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) from the Sea of Azov // J. Mar. Biol. Ass. U.K. — 2007. — Vol. 87. — P. 271–292.

- Hrabe V.* Variation in cranial measurements of *Erinaceus concolor* (Insectivora, Mammalia) // Zool. listy. — 1976. — Vol. 25, No. 4. — P. 315–326.
- Mitteroecker P., Gunz P.* Advances in geometric morphometrics // Evol. Biol. — 2009. — Vol. 36. — P. 235–247.
- Moska M., Paško L.* Morphometric variation between karyological categories of the common shrew (*Sorex araneus*) in the Legucki Mlyn / Popielno hybrid zone // EJPAU (Electronic Journal of the Polish Agricultural Universities). — 2006. — Vol. 9, N 1. — Art. N 09.
- Niethammer J., Krapp F. (eds.)*. Handbuch der Säugetiere Europas. — Wiesbaden: Acad. Verlag, 1982. — Bd. 2/1. Nagetiere. 2. — P. 1–649.
- Peskov V. N., Sinyavskaya I. A., Emelyanov I. G.* Interrelations between different forms of group variability of quantitative traits in *Microtus socialis* (Cricetidae, Mammalia) in the peak phase of population abundance // Vestnik Zool. — 2012. — Vol. 46, N 5. — P. 445–451.
- Thompson d'Arcy W.* On growth and form. — London: Cambridge, 1917. — 793 p.
- Wayne R. K.* Cranial morphology of domestic and wild canids: the influence of development on morphological change // Evolution. — 1986. — Vol. 40, N 2. — P. 243–261.
- Zagorodniuk I., Postawa T.* Spatial and ecomorphological divergence of *Plecotus* sibling species (Mammalia) in sympatry zone in Eastern Europe // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. — L'viv, 2007. — Vol. 23. — P. 215–224.