

УДК 599: 575.856

РІВНІ МОРФОЛОГІЧНОЇ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ БЛИЗЬКИХ ВИДІВ ЗВІРІВ ТА ПОНЯТТЯ ГІАТУСУ

І. Загороднюк

*Інститут зоології ім. Івана Шмальгаузена НАН України,
вул. Богдана Хмельницького, 15, Київ–30, Україна
e-mail: zoozag@ukr.net*

Проаналізовано морфологічну мінливість видів-двійників і морфологічно близьких видів ссавців, представлених у фауні Східної Європи, з погляду пошуку відмінностей за провідними краніометричними ознаками. Загалом розглянуто 12 полівидових комплексів, у тому числі мишей, нориць, кажанів, мідичь, їжаків, ховрахів, тхорів, сарн. Для всіх пар видів розраховано показник відмінностей за п'ятьма провідними ознаками. З'ясовано, що група близьких видів формує широкий спектр рівнів подібності і може бути розділена на три підгрупи, схожість у яких порівняно з віком їхньої еволюційної диференціації. Обговорено поняття гіатусу як кількісної оцінки рівня відмінностей між близькими видами.

Ключові слова: види-двійники, ссавці, краніометрія, гіатус, еволюція.

“Давні єгиптяни вірили, що двійник, “ка”, це точна копія людини з такою жє ходюю, у таких жє одягах. Не тільки у людей, але також у богів і тварин, каміння і дерев є їхні “ка”, що невидимі; лише деякі жєрці могли побачити двійників богів і дістали від них знання минулого і майбутнього” (Х. Борхес. Двійники [7]: 154)

Види-двійники і морфологічно близькі види відомі в різних систематичних групах і часто виявляються серед ссавців [31, 53]. Ранні стадії їхньої еволюційної диференціації дають змогу аналізувати на таких прикладах моделі видоутворення і шляхи формування міжвидових відмінностей [71]. Загальновідомо, що існують певні закономірності розгортання мінливості видів у просторі, часі й онтогенезі. У разі переходу на міжвидовий рівень такі закономірності часто втрачаються, і еволюцію вважають не прогнозованою. Тобто перехід з рівня напіввидів до “хороших” видів – від мікроеволюційних змін до макроеволюційних – є переходом від закономірного до непередбачуваного, від визначеного до непередбачуваного.

Хіба це так або чи завжди так? Згадаємо ідеї Численка із закономірностями змін морфофізіологічних ознак, кореляційні плеяди П. Терентьєва [79], “Ріст та форма” А. Томпсона [102], “Ріст і диференціювання”, “Організм як цілісне” І. Шмальгаузена [87–89], “Номогенез” Л. Берга [4], і у цьому ключі розглянемо закономірності морфологічної диференціації у близнюкових парах ссавців.

Питання щодо формування (у процесі еволюції видів) та виявлення (у процесі розвитку науки) морфологічних відмінностей між близькими видами порушували в літературі неодноразово [9, 12, 21, 72 та ін.]. Ключовим у цьому разі визнають аналіз онтогенезу, зокрема, порівняння розмірів і пропорцій тіла у різних вікових групах близьких видів. Подібний аналіз, виконаний нами на прикладі нориць [26, 46] і мишей [40, 45, 48], кажанів [35], сарн [41] і землерийок [29], дає змогу стверджувати, що відмінності між видами формуються на підставі вікової мінливості, шляхом фіксації у дорослому (дефінітивному) стані морфологічних особливостей різних вікових стадій [32].

Така мінливість, розгортаючись у просторі й часі, є чи не головним матеріалом для еволюції морфологічних ознак [42, 43]. Ці ідеї відповідають поглядам на провідну роль гетерохроній в еволюції хребетних [102, 103] і на саму еволюцію як іманентну властивість живого, а не як особливий положовий стан біосистем надорганізмowego рівня.

Це дослідження проведено для продовження трьох тісно пов'язаних ідей, які ми поділяємо і розвиваємо: 1) уже не нової, хоча й не достатньо популярної моделі накопичення видових відмінностей на підставі закономірностей вікової мінливості [37, 48]; 2) автогенетичної моделі формоутворення у двійникових комплексах [43]; 3) відповідності рівнів морфологічної диференціації до віку таксонів, з огляду на що явище двійниковості розглядають не як унікальну особливість певної систематичної групи, а як ознаку еволюційної молодості двійникових пар [26]. Ці ідеї проаналізовано на численних політипних комплексах ссавців, і частина результатів наразі опублікована. Настав час узагальнити ці дані, оскільки вже стало очевидним існування загальних закономірностей, що повторюються в різних систематичних групах.

Метрики. Близькі види і види-двійники – це сестринські таксони, відмінності між якими незначні і виявляються переважно або винятково лише у розмірних та розмірно залежних ознаках, і лише в дуже рідкісних випадках вони є якісними. Особливо яскраво це виявляється у таких високо організованих тварин, як ссавці. Для оцінки кількісних відмінностей між вибірками розроблено чимало критеріїв, зокрема, одно- і багатовимірні, від традиційних порівнянь вибірок за критерієм Стьюдента до мультиплікативних індексів, дискримінантних функцій, манхетенських дистанцій тощо [6, 55, 58].

Найпоширенішим є порівняння вибірок на підставі критерію Стьюдента, який визначає рівень відмінностей середніх вибірових значень. Варто зазначити, що достовірність відмінностей за цим критерієм залежить від обсягу та однорідності вибірок, і “успіх” у пошуку відмінностей досягають або шляхом збільшення обсягу вибірок, або шляхом збільшення їхньої однорідності, і тоді ми успішно доводимо, що заздалегідь різні (за статтю, географією, віком) вибірки таки належать до різних генеральних сукупностей, що і так зрозуміло [3]. Такий шлях нічого не дає для розуміння природи і шляхів формування відмінностей.

До найпоширеніших і найефективніших оцінок, що не залежать від обсягу вибірок, варто зачислити критерії, що оцінюють не відмінності взагалі або факт належності вибірок до різних генеральних сукупностей, а величину гіатусу між вибірками, тобто рівень відмінностей, виражений у тих же одиницях, що й оцінки мінливості ознак у межах вибірок. Як зазначив В. Феллер ([82]: с. 234), у статистичних оцінках “зручно взяти за початок відліку середнє значення, а за одиницю – стандартне відхилення”. Власне на цьому ґрунтуються різноманітні метрики для порівняння, суть яких зводиться до оцінки різниці середніх вибірових значень ($d = x_1 - x_2$), нормованої через середньоквадратичне відхилення (σ). У загальному вигляді цією оцінкою є величина: $CD = d/\sigma$.

Таблиця 1

Оцінки відмінностей вибірок за метричними ознаками в модифікаціях різних авторів

Оцінка	Зміст оцінки	Джерело
Показник дискримінації	$CD = (x_1 - x_2)^2 / (\sigma_1^2 + \sigma_2^2)$	Любищев, 1959 [61]
Оцінка відмінностей	$CD = (x_1 - x_{st}) / \sigma_{st}$	Царапкін, 1960 [83]
Коефіцієнт дивергенції	$CD = (x_1 - x_2) / (\sigma_1 + \sigma_2)$	Майр и др., 1971 [65]
Коефіцієнт конкуренції	$CD = e^{-b}$, де $b = d^2 / 4\sigma^2$	Бігон та ін., 1989 [5]

Ця формула має кілька модифікацій (табл. 1). Наприклад, “показник дискримінації” Любищева [61] – це відношення квадрата різниці середніх до суми квадратів сигм: $CD = (x_1 - x_2)^2 / (\sigma_1^2 + \sigma_2^2)$. Царапкін [83] для оцінки відмінностей¹ оцінював різницю середнього значення певної вибірки від стандарту (еталонної вибірки) і співвідносив цю різницю до сигми еталонної вибірки: $CD = (x_1 - x_{st}) / \sigma_{st}$. Індекс Майра [64, 65] (“коефіцієнт дивергенції”) – це відношення різниці середніх до суми сигм: $CD = (x_1 - x_2) / (\sigma_1 + \sigma_2)$. Подібну метрику розглянув Бігон з колегами [5] для обґрунтування “коефіцієнта конкуренції”: $a = e^{-b}$, де $b = d^2 / 4\sigma^2$, d – проміжок між модальними значеннями $(x_1 - x_2)$, а σ – “стандартне відхилення кривих розподілу параметра” (наводять як w), тобто a тим більший, чим більша трансгресія ознак (ніш); критичним значенням автори вважають $d = w$, тобто $d/\sigma = 1$.

Принципових відмінностей між цими оцінками немає. У наших працях використано показник, наведений першим: $CD = (x_1 - x_2) / \sigma$ [26, 28]. Величину CD визначає рівень трансгресії вибірок, без трансгресії вона становить 6 сигм ($CD=6$), з огляду на те, що в разі нормального розподілу розмах $min-max$ становить “ $x \pm 3\sigma$ ” (рис. 2). Саму сигму (σ), що є нормувальним знаменником, розраховують по-різному²: як середнє геометричне з вибірових сигм [$\sigma = \sqrt{((\sigma_1^2 + \sigma_2^2) / 2)}$] або як їх середнє арифметичне [$\sigma = (\sigma_1 + \sigma_2) / 2$]. Значення CD залежить лише від характеру мінливості ознак, що вигідно відрізняє його від критерію Стюдента [58] та відомої його модифікації “ DIF ” [3].

Рис. 1. Розподіл значень метричної ознаки у двох близьких видів: аналіз мінливості довжини зубного ряду (верхні заїклові зуби, P^4M^3) у дорослих особин двох видів ховрахів з території України за зразками з колекції ННПМ: ховрах подільський (*Spermophilus odessanus*) і ховрах малий (*S. pygmaeus*). Коефіцієнт дивергенції у цьому випадку $CD=1,89$.

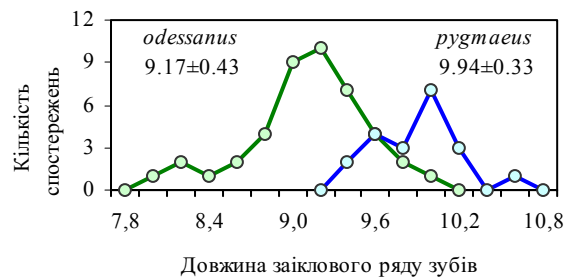
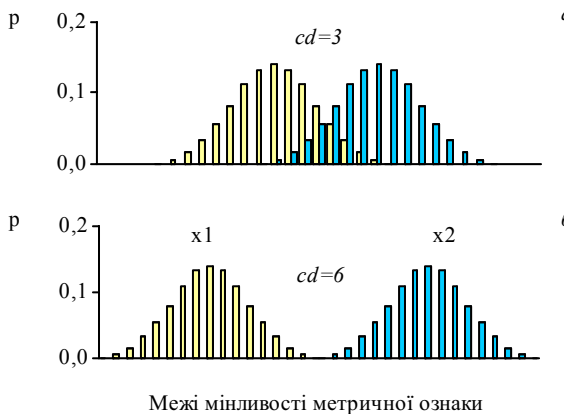


Рис. 2. Характер мінливості деякої метричної ознаки за двох рівнів відмінностей між вибірками: $CD=3$ (а) та $CD=6$ (б). При $CD=3$ третина діапазону мінливості недиагностична (а), при $CD=6$ гіатус повний (б). У першому випадку $x_1 = \min_2$, $\max_1 = x_2$; у другому – збігаються лише крайні значення ознак: $\max_1 = \min_2$.



¹ Цей показник С. Царапкін [83] та його послідовники (напр., [21]) використовують для багатовимірних порівнянь, розраховуючи “сигму” для вибірки часткових CD .

² У разі об’єднання кількох вибірок розрахунок середніх та сигм для об’єднаної вибірки виконано з урахуванням обсягів часткових вибірок згідно із П. Терентєвим [80].

Матеріал. У цій праці проаналізовано мінливість краніометричних ознак, які на 1-2 порядки інформативніші від інших ознак. Усі вони досліджені автором на колекційних серіях, переважно з Національного науково-природничого музею НАН України (ННПМ). Всі вимірювання виконано каліпером з точністю 0,1 мм; дані узагальнено і обчислено в електронних таблицях. Переважну більшість даних, використаних тут для аналізу, опубліковано у спеціальних статтях, цитованих далі.

Нижче наведено дані для п'яти найвагоміших ознак, що відрізняють вибірки, які порівнюють. В окремих випадках наведено дані щодо нетрадиційних та інших спеціальних ознак (вимірів), що відрізняють вибірки ліпше від стандартних вимірів (вимірювання швів, виростків та відростків, кути). Оцінку відмінностей за п'ятьма найвагомішими ознаками названо показником “ CD_5 ”, який розраховано як середнє арифметичне значення із п'яти найвищих часткових CD (за модулем).

Розглянуті таксони. Види-двійники та морфологічно близькі види поширені серед ссавців нерівномірно, проте їхня частка загалом пропорційна обсягу систематичних груп. У теріофауні України та суміжних країн відомо близько 20 видів-двійників, і більшість з них належить до дрібних ссавців, насамперед – мишоподібних гризунів [31]. Серед цих тварин трапляються як типові (симпатричні) види-двійники, так і морфологічно близькі види й аловиди, натомість серед великих ссавців поширені переважно аловидові комплекси [31]. Матеріал для цього дослідження підібрано з урахуванням представленості різних систематичних груп (комахоїдні, кажани, гризуни, хижі, копитні) та різних типів двійникових систем (аловиди, хромосомні види, морфологічно близькі види).

Обсяг і склад полівидових комплексів, охоплених цим дослідженням, наведено в табл. 2. Описи досліджених груп розміщено в тексті у систематичному порядку. Загалом розглянуто 12 двійникових пар, у тому числі дві групи – з надряду комахоїдних (малі мідичі, їжаки), дві – кажанів (вухані і великі нічниці), вісім – гризунів (ховрахи, хатні миші, лісові миші, водяні, чагарникові та звичайні нориці), по одній – хижих (норки) і ратичних (сарни).

Таблиця 2

Найвідоміші двійникові пари ссавців Східної Європи, їхній склад (за: [31], з уточн.) і перелік груп, проаналізованих у цій праці

Ряд (родина)	Проаналізована тут пара	Інші проблемні пари
Soriciformes	<i>Sorex minutus</i> + <i>dahli</i>	<i>Sorex araneus</i> + <i>isodon</i>
Erinaceiformes	<i>Erinaceus europaeus</i> + <i>concolor</i>	–
Vespertilioniformes	<i>Plecotus auritus</i> + <i>austriacus</i> <i>Myotis myotis</i> + <i>blythii</i>	<i>Myotis mystacinus</i> + <i>brandtii</i> <i>Pipistrellus pipistrellus</i> + <i>pygmaeus</i>
Muriformes	(Sciuridae) <i>Spermophilus suslicus</i> + <i>pygmaeus</i>	<i>Spermophilus suslicus</i> + <i>odessanus</i>
	(Muridae, Sminthidae) <i>Mus musculus</i> + <i>spicilegus</i> <i>Sylvaemus tauricus</i> + <i>sylvaticus</i> <i>Sylvaemus sylvaticus</i> + <i>uralensis</i>	<i>Sicista betulina</i> + <i>strandii</i> <i>Sicista subtilis</i> + <i>severtzovi</i> <i>Sylvaemus uralensis</i> + <i>arianus</i>
	(Arvicolidae) <i>Arvicola amphibius</i> + <i>scherman</i> <i>Terricola subterraneus</i> + <i>tatricus</i> <i>Microtus arvalis</i> + <i>levis</i> <i>Microtus arvalis</i> + <i>obscurus</i>	–
	Caniformes	<i>Mustela lutreola</i> + <i>vison</i>
Cerviformes	<i>Capreolus pygargus</i> + <i>capreolus</i>	–

Суперечні форми, ранг яких не є однозначним і, судячи з усього, є щонайбільше підвидовим, тут не розглядаються: *Myotis aurascens* (*M. mystacinus* s. l.), *M. nathalinae* (*M. daubentonii* s. l.), *Rhinolophus minimus* (*R. hipposideros* s. l.), *Terricola dacius* (*T. subterraneus* s. l.), *Mus hortulanus* (*M. musculus* s. l.), *Mus sergii* (*M. spicilegus* s. l.). До останньої групи можна зачислити також кілька аловидових пар, видовий статус яких не є загально визнаним, проте прийнятий у наших працях: *Spermophilus odessanus* (*S. suslicus* s. l.), *Sicista strandi* (*S. betulina* s. l.), *Sicista severtzovi* (*S. subtilis* s. l.), *Microtus obscurus* (*M. arvalis* s. l.) тощо.

Особливості систематичних груп

1. *Sorex "minutus"* (Soricidae). Малі мідичі представлені у регіоні двома аловидами – значно поширеним в регіоні власне *S. minutus* та кримським *S. dahli*, якого (як і кавказьку форму малих мідичь, *S. pusillus*) раніше розглядали у складі єдиного політипного виду *S. minutus* (s. l.) [2, 29]. Дослідження мінливості трьох екстер'єрних і 11 краніометричних ознак у вибірках з території України засвідчило суттєві відмінності за більшістю вимірів черепа, і кримська форма виявилася помітно більшою від материкової за всіма ознаками, у тому числі за загальними розмірами черепа і мандибули [29]. Відмінності за п'ятьма провідними ознаками (табл. 3) сягають рівня середньо диференційованих видів ($CD_5=2,5-3,8$).

2. *Erinaceus "europaeus"* (Erinaceidae). Їжаки представлені двома аловидами [54, 74, 101]. Найповніші дані щодо цих видів (18 вимірів) є у працях В. Грабе [94, 95], на підставі чого ми розраховували CD з метою пошуку діагностичних ознак та їхніх комбінацій [49]. На відміну від багатьох інших пар близьких видів, у їжаків відмінності за більшістю ознак різноспрямовані (табл. 4) і виявляються у окремих спеціальних вимірах ($CD=1,8-3,0$), натомість за традиційними краніометричними ознаками види мало відмінні ($CD=1,0-1,9$). У практичній діагностиці ефективними є спеціальні індекси (зокрема, співвідношення вимірів двох ростральних швів, відмінності за якими порівняно великі і різноспрямовані), що застосовано для визначення зразків з України [49].

3. *Plecotus "auritus"* (Vespertilionidae). У регіоні два близькі види вуханів – *P. auritus* (s. str.) та *P. austriacus*, що є широко симпатричними на півдні і заході регіону [34, 78, 105]. Дослідження мінливості восьми краніометричних ознак в еталонних вибірках вуханів з Польщі засвідчило великі відмінності за більшістю вимірів черепа: за всіма ознаками $CD>3$ [105]. Розширений аналіз східноєвропейських популяцій за 23 вимірами

Таблиця 3

П'ять найбільш відмінних ознак у вибірках *Sorex minutus* (s. str.) та *S. dahli* з території України (за даними з [29])

Ознака	Опис ознаки	<i>minutus</i>	<i>dahli</i>	CD
<i>BMax</i>	Ширина зубних рядів (за зовнішніми краями верхніх зубних рядів)	3,74±0,12	4,11±0,07	3,77
<i>LMan</i>	Довжина мандибули кондиларна (до різця)	9,00±0,15	9,54±0,14	3,72
<i>LMax</i>	Довжина верхнього зубного ряду	6,36±0,13	6,88±0,16	3,57
<i>CBL</i>	Довжина черепа кондیلлобазальна	15,30±0,29	16,02±0,22	2,80
<i>BMan</i>	Висота мандибули «коронаїдна»	3,46±0,11	3,78±0,14	2,54
Загалом (для всіх 11 вимірів $CD=2,31$)		n=23	n=13	3,28

черепа (у тім числі виміри мандибули) довів, що найбільші відмінності стосуються довжини (довжина черепа, мандибули, зубних рядів тощо), і п'ять найвагоміших ознак мають $CD_5=3,0-4,2$ (табл. 5). Загалом *P. austriacus* є більшим від *P. auritus* на 5,0 %.

4. *Myotis "myotis" (Vespertilionidae)*. Великі нічні представлені у фауні Європи двома близькими видами – *M. myotis* (s. str.) та *M. blythii*, що є широко симпатричними на півдні регіону, у тому числі на південному заході України [33, 77]. Ці два види надзвичайно подібні за морфологією і географічною мінливістю, і їхня діагностика в більшості регіонів проблематична [84, 90, 91]. Дослідження мінливості 22 краніометричних ознак у вибірках з території України, проведене на підставі даних з праці М. Іхазалі [15], засвідчило відмінності за більшістю вимірів черепа. Найліпше види розрізняються за загальними розмірами черепа і мандибули, і більші значення ознак властиві для *M. myotis* (в середньому на 2σ). Відмінності за п'ятьма провідними діагностичними ознаками є одними з найвищих серед досліджених тут груп: $CD_5=3,7-4,0$ (табл. 6).

Таблиця 4

Найвагоміші краніометричні ознаки у аловидів їжаків, *Erinaceus europaeus* та *E. concolor*, з території Центральної Європи (за даними [94, 95])

Ознака	Опис ознаки	<i>europaeus</i>	<i>concolor</i>	CD
<i>NasB_{min}</i>	Найменша ширина носових кісток	1,93±0,48	2,81±0,45	1,89
<i>NasB_{max}</i>	Найбільша ширина носових кісток	3,05±0,43	3,71±0,54	1,35
<i>BCra</i>	Висота черепа (мозкова)	19,84±1,29	18,52±0,90	-1,19
<i>NasL</i>	Довжина носових кісток	18,56±1,37	17,04±1,22	-1,17
<i>BCr_{mast}</i>	Мастоїдна ширина черепа	28,22±1,72	26,82±1,14	-0,96
Загалом (для всіх 18 вимірів $CD=1,16$)		n=102	n=146	1,31
<i>Спеціальні виміри:</i>				
<i>M-N-F</i>	Шов maxillo-naso-frontale	9,59±1,35	13,51±1,24	3,02
<i>Min-Fro</i>	Найменша ширина тим'яного відростка лобної кістки	3,17±1,02	6,62±1,63	2,54
<i>M-Pre</i>	Шов maxillo-praemaxillare	13,22±1,15	11,44±0,73	-1,85
<i>Rost</i>	Ростральний кут	49,08±2,22	45,40±1,99	-1,75
5 найвагоміших ознак (вкл. спеціальні)				2,21

Таблиця 5

П'ять найвагоміших діагностичних ознак у об'єднаних вибірках *Plecotus auritus* та *P. austriacus* з області їх симпатрії у Східній Європі (за: [105], з доповн.)

Ознака	Опис ознаки	<i>auritus</i>	<i>austriacus</i>	CD
<i>CM3</i>	Основна довжина верхнього ряду зубів	5,32±0,12	5,99±0,20	4,06
<i>Bul</i>	Довжина слухових барабанів	4,10±0,18	4,78±0,17	3,88
<i>IM3-L</i>	Повна довжина нижньої зубного ряду	6,73±0,17	7,29±0,16	3,39
<i>CBL</i>	Довжина черепа кондیلлобазальна*	15,12±0,34	16,21±0,34	3,21
<i>CCL</i>	Основна довжина черепа (до іклів)	14,55±0,40	15,61±0,30	3,00
Загалом (для всіх 23 вимірів $CD=1,99$)		n=27	n=18	3,51

* Дублюючий вимір CBL^+ (включаючи різці), не наведений в цій таблиці, дає $CD=3,45$.

5. *Spermophilus "suslicus"* (Sciuridae). Ховрахи у фауні регіону утворюють складний комплекс із чотирьох аловидів різного рівня родинності. Серед них найвіддаленішим є *S. citellus* (тип роду), а найбільш родинною парою – 34/36-хромосомні раси *S. "suslicus"*; центральне положення в групі займають 36-хромосомні *S. odessanus* та *S. pygmaeus* [52]. Види є дуже подібними за морфологією і формують єдиний комплекс типу "ТТС" (транзитивна таксономічна система) [39]. Досліджено 16 краніальних ознак, у тому числі виміри мандибули. Відмінності між усіма парами порівнянь (зокрема, у парі *odessanus-pygmaeus*) незначні і полягають у порівняно менших величинах метричних ознак у форми *S. odessanus* (табл. 7).

6. *Mus "musculus"* (Muridae). Надвид представлений у фауні Східної Європи двома сестринськими видами (по суті, надвидами) – *M. musculus* та *M. spicilegus*, що є широко симпатричними на півдні регіону [30, 75]. Дослідження мінливості 19 метричних ознак, у тім числі 15 краніальних [40], засвідчило дуже слабкі відмінності у вимірах черепа ($CD < 1,5$), проте за однією зі спеціальних ознак – Zyg' [40, 68] – відмінності сягають $CD=6$. За п'ятьма найбільш значимими ознаками (табл. 8) відмінності становлять лише $CD_5=1,08$ (0,7–1,4), а з урахуванням спеціального виміру Zyg' (ширина виличної дуги) – $CD_5=2,13$ (0,9–6,0). Загалом *M. spicilegus* виглядає ювенільним щодо *M. musculus*, і за сукупністю 15 досліджених метричних ознак він є меншим на 6,2 %.

7. *Sylvaemus "sylvaticus"* (Muridae). Лісові миші є дуже однотипною групою, і тому види цього роду, доволі відокремленого від інших мурид [27, 37], часто об'єднують між собою в різних комбінаціях і навіть уводять у склад інших родів [57, 60, 67]. У фауні регіону мишаки представлені 4-ма близькими видами, два з яких широко симпатричні: *S. sylvaticus* та *S. uralensis* [28, 67, 104]. Вся ця група формує неперервний одновимірний ряд мінливості, від найдрібніших і за морфологією найбільш ювенільних *S. uralensis*

Таблиця 6

П'ять найбільш вагомих ознак у вибірках *Myotis myotis* (s. str.) та *M. blythii* з території України (розрахунки за даними з праці [15])

Ознака	Опис ознаки	<i>blythii</i>	<i>myotis</i>	CD
<i>CBL</i>	Довжина черепа конділобазальна	20,50±0,49	22,70±0,61	3,98
<i>GLS</i>	Найбільша довжина черепа	21,60±0,53	23,90±0,67	3,81
<i>LZYG</i>	Довжина виличної дуги	9,50±0,32	10,70±0,31	3,81
<i>HCP</i>	Висота вінцевого відростка	5,30±0,19	6,20±0,28	3,76
<i>LMDB</i>	Довжина нижньої щелепи	16,50±0,44	18,40±0,58	3,69
Загалом (для всіх 22 вимірів $CD=1,98$)		n=36	n=36	3,81

Таблиця 7

Значення і діагностична цінність п'яти найбільш відмінних вимірів черепа у близьких видів ховрахів, *Spermophilus odessanus* та *S. pygmaeus* з території України (ориг.)

Ознака	Опис ознаки	<i>odessanus</i>	<i>pygmaeus</i>	CD
<i>P4M3</i>	Довжина верхнього ряду щічних зубів	9,21±0,40	9,93±0,34	1,94
<i>MaT</i>	Довжина нижнього ряду щічних зубів	8,36±0,34	8,92±0,43	1,44
<i>BCB</i>	Потилична ширина черепа	20,42±0,69	21,30±0,59	1,37
<i>Zyg</i>	Вилична ширина черепа (найбільша)	26,90±0,91	28,13±0,96	1,32
<i>M33</i>	Ширина між зубними рядами на рівні M^3	11,79±0,41	12,32±0,52	1,13
Загалом (для всіх 16 вимірів $CD=0,64$)		n=81	n=21	1,45

до найбільших *S. tauricus* [45, 48]. Для них же характерна велика вікова і географічна мінливість, що часто перебиває міжвидові відмінності.

Для порівняння обрано вибірки *S. sylvaticus* та *S. uralensis*, описані у працях щодо причорноморських і східноукраїнських популяцій *Sylvaemus* [28, 51 та ін.] (табл. 9–10). Іншою парою порівнянь обрано *S. sylvaticus* та *S. tauricus*, проблема мінливості яких багаторазово дискутована в літературі, аж до визнання широкої гібридизації між ними (див. [45]). Рівень відмінностей у парі *S. sylvaticus* – *S. uralensis* за критерієм CD_5 далеко не досягає 3 сигм (див. табл. 10). Натомість, відмінності між *S. sylvaticus* та *S. tauricus*, пошуку яких присвячено чимало спеціальних публікацій [20, 21, 59], є одними з найбільших серед розглянутих тут груп ссавців: $CD_5=4,1$ (3,4–4,8) (див. табл. 9).

Таблиця 8

П'ять найбільш значимих діагностичних ознак у об'єднаних вибірках *Mus musculus* та *M. spicilegus* з області їх симпатрії (за даними з праці [40])

Ознака	Опис ознаки	<i>musculus</i>	<i>spicilegus</i>	CD
<i>Zyg'</i>	Ширина виличної дуги (спец. вимір)	1,10±0,09	0,60±0,08	5,99
<i>LFI</i>	Довжина різцевих отворів	5,07±0,32	4,61±0,32	1,40
<i>BOc</i>	Ширина потилична між виростками	5,30±0,12	5,09±0,18	1,39
<i>LNa</i>	Довжина носових кісток	7,73±0,34	7,36±0,40	1,00
<i>CBL</i>	Довжина черепа кондиллобазальна	19,67±0,85	18,96±0,78	0,86
<i>Dia</i>	Довжина діастеми (верхньої)	5,20±0,33	5,00±0,34	0,60
Загалом 5 провідних вимірів (без <i>Zyg'</i>)		n=27	n=34	1,08

Таблиця 9

П'ять найбільш значимих діагностичних ознак у об'єднаних вибірках *Sylvaemus tauricus* та *S. sylvaticus* з області їхньої симпатрії у Східній Європі (за [51], з доповн.)

Ознака	Опис ознаки	<i>tauricus</i>	<i>sylvaticus</i>	CD
<i>CBL</i>	Довжина черепа кондиллобазальна	26,08±0,81	22,80±0,54	4,76
<i>M13</i>	Довжина верхнього ряду кутніх зубів	4,27±0,11	3,75±0,11	4,73
<i>LBu</i>	Довжина слухового барабану	5,54±0,19	4,83±0,14	4,25
<i>LNA</i>	Довжина носових кісток	10,76±0,52	9,23±0,33	3,51
<i>BCB</i>	Ширина черепа найбільша (мозкова)	11,91±0,41	10,80±0,21	3,41
Загалом (для всіх 14 вимірів $CD=3,09$)		n=103	n=94	4,13

Таблиця 10

П'ять найбільш значимих діагностичних ознак у об'єднаних вибірках *Sylvaemus sylvaticus* та *S. uralensis* з території Східної Європи (ориг.)

Ознака	Опис ознаки	<i>sylvaticus</i>	<i>uralensis</i>	CD
<i>M13</i>	Довжина верхнього ряду кутніх зубів	3,75±0,11	3,38±0,10	3,52
<i>LFI</i>	Довжина різцевих отворів	5,34±0,27	4,57±0,26	2,91
<i>M11</i>	Ширина між верхніми рядами кутніх	5,28±0,13	4,93±0,14	2,59
<i>BCB</i>	Ширина черепа найбільша (мозкова)	10,80±0,21	10,22±0,27	2,40
<i>BFI</i>	Ширина різцевих отворів	1,77±0,12	1,51±0,11	2,26
Загалом (для всіх 14 вимірів $CD=1,91$)		n=94	n=92	2,73

8. *Arvicola "amphibius" (Arvicolidae).* Водяні нориці представлені парою близьких видів, поширених парapatрично: *A. amphibius* (s. str.) та *A. scherman*. Рівнинна *A. amphibius* є більшою за всіма вимірами тіла і черепа [50, 56, 106]. Виміри черепа взято із попередньої праці [36, 50], у якій наведено дані про мінливість гірських і рівнинних форм надвиду з території Східної Європи. Використано дані про мінливість 17 черепних ознак у об'єднаних вибірках зі Східної Європи, розрахунки *CD* зроблено спеціально для цього дослідження. Середній рівень відмінностей становить: для всіх проаналізованих краніометричних ознак – $CD=2,74$ (1,0...5,6), а для п'яти діагностично найбільш значимих з них – $CD_5=3,91$ (3,1...5,6) (табл. 11).

9. *Terricola "subterraneus" (Arvicolidae).* Чагарникові нориці в регіоні – це пара морфологічно близьких видів [23, 97], яких у складі нашої фауни почали розрізняти лише 1998 р. [22]. Види формують нешироку зону симпатрії у Карпатах [46]. Характер відмінностей відповідає відмінностям вікових груп одного виду, і у всіх варіантах порівнянь *T. taticus* виглядає як старша вікова група щодо *T. subterraneus* [26]. Загалом проаналізовано 14 метричних ознак, у тім числі 9 краніальних (вихідно черепних вимірів було 19, і *CD* розраховано на основі модифікованого критерію Стьюдента, тобто *CD* були занижені на величину $\sqrt{2}$) [46]. Тут наведено порівняння об'єднаних вибірок із Карпат і Татрів (табл. 12), і CD_5 становить 4,51 (3,8–6,2).

10. *Microtus "arvalis" (Arvicolidae)* – це комплекс двійників, аловидів та морфологічно близьких видів [63], представлених у Європі 3 видами: 54-хромосомним *M. levis* та парою маргінально-симпатричних з ним 46-хромосомних аловидів – *M. obscurus* і *M. arvalis* [24, 26]. Видовий рівень диференціації останньої пари не є загальноновизнаним. Спроби знайти ознаки для діагностики пари *arvalis-levis* робили неодноразово [26, 62, 96, 98 та ін.], проте виявлені відмінності мають характер тенденцій і підвладні високій

Таблиця 11

П'ять найбільш значимих діагностичних ознак у вибірках *Arvicola amphibius* та *A. scherman* з території Східної Європи (за даними із [36], з уточн.)

Ознака	Опис ознаки	<i>scherman</i>	<i>amphibius</i>	<i>CD</i>
<i>BVi</i>	Ширина слухового барабану	6,45±0,15	7,47±0,21	5,62
<i>VOc</i>	Відстань між потиличними виростками	7,53±0,12	8,36±0,25	4,35
<i>CbL</i>	Довжина черепа кондیلлобазальна	33,89±1,72	39,49±1,54	3,43
<i>HCr</i>	Висота мозкової капсули (з булами)	11,65±0,33	12,97±0,51	3,09
<i>LVi</i>	Довжина слухового барабану (були)	8,96±0,36	10,03±0,34	3,08
Загалом (для всіх 17 вимірів $CD=2,74$)		n=8	n=21	3,91

Таблиця 12

Значення і діагностична вага п'яти найбільш відмінних вимірів черепа у видів-двійників чагарникових нориць з Карпат (за даними із [46])

Ознака	Опис ознаки	<i>subterraneus</i>	<i>taticus</i>	<i>CD</i>
<i>HCra</i>	Висота мозкової капсули	7,49±0,16	8,69±0,22	6,15
<i>CbL</i>	Довжина черепа (кондیلлобазальна)	21,93±0,53	24,57±0,64	4,48
<i>BCra</i>	Ширина черепа мозкова	10,77±0,24	11,83±0,28	4,06
<i>HRos</i>	Висота роструму	12,96±0,41	6,28±0,26	4,02
<i>MI-3</i>	Довжина верхнього ряду кутніх зубів	5,49±0,17	6,10±0,15	3,83
Загалом		n=31	n=33	4,51

популяційній та географічній мінливості. Загалом відмінності між видами дуже малі ($CD_{\max}=2,4$), і з 19 досліджених ознак $CD>1$ виявлено лише для чотирьох ознак¹ у парі *levis-arvalis*, трьох – у парі *arvalis-obscurus*, двох – у парі *levis-obscurus* (табл. 13). Важливо зазначити, що для кожної пари порівнянь перша п'ятірка провідних ознак (із 19!) майже та сама: спільний список таких вимірів складає шість найменувань, тобто всі ці види відрізняються фактично за одним і тим самим набором ознак.

11. *Mustela "lutreola" (Mustelidae).* Тхори-норки представлені у фауні регіону двома близькими видами – аборигенним *M. lutreola* та адвентивним (інтродукованим) *M. vison* [0, 69]. Досліди з їхньої гібридизації та аналіз цитогенетичних і краніометричних ознак засвідчили їхню повну відокремленість [18, 21, 81]. Тут розглянуто виміри черепа, наведені у праці Ю. Сторова [21: с. 94], в якій проаналізовано мінливість 30 краніометричних ознак. Попри дискусії про дуже низький рівень відмінностей між цими видами [21], ця пара видів є однією з найбільше диференційованих серед розглянутих тут двійникових пар. За п'ятьма найбільш значимими метричними ознаками рівень відмінностей сягає $CD_5=4,57$ (табл. 14).

12. *Capreolus "capreolus" (Cervidae).* Сарни представлені у фауні регіону двома аловидами, ранг яких дискутують: *C. pygargus* (s. str.) та *C. capreolus* [16, 17]. Відмінності видів полягають переважно у трохі більших розмірах сибірських сарн порівняно з європейськими [76]. Всього досліджено 22 краніальні ознаки, у тому числі виміри мандибули (виміри рогів тут не аналізуються).

Таблиця 13

Значення і діагностична вага найбільш відмінних вимірів черепа у видів-двійників звичайних нориць, *Microtus* ex gr. "*arvalis*" (за даними із [26])

Ознака	Опис ознаки	<i>levis</i>	<i>obscurus</i>	<i>arvalis</i>	<i>le-ob</i>	<i>ob-ar</i>	<i>le-ar</i>
<i>CBL</i>	Кондилобазальна довжина	25,03±0,86	24,95±0,88	24,53±0,80	0,09	0,50	0,60
<i>Zyg</i>	Вилична ширина черепа	14,18±0,75	14,40±0,71	13,49±0,50	-0,30	1,48	1,08
<i>Voc</i>	Ширина між виростками	5,59±0,16	5,58±0,24	5,30±0,18	(0,05)	1,32	1,70
<i>Dia</i>	Довжина верхньої діастеми	7,54±0,26	7,70±0,38	7,83±0,31	-0,49	(-0,37)	-1,01
<i>LFI</i>	Довжина різцевих отворів	4,43±0,20	4,73±0,28	4,94±0,23	-1,23	-0,82	-2,37
<i>BFI</i>	Ширина різцевих отворів	1,30±0,10	1,11±0,09	1,27±0,10	2,00	-1,68	(0,30)
CD_5	(з урахуванням знаку)	n=34	n=42	n=28	0,01	0,16	0,00
CD_5	(за модальними знач.)				0,82	1,16	1,35

Таблиця 14

Значення і діагностична вага п'яти найбільш відмінних вимірів черепа у видів норки *Mustela* ex gr. "*lutreola - vison*" з території Східної Європи (за даними з [21])

Ознака	Опис ознаки	<i>lutreola</i>	<i>vison</i>	<i>CD</i>
№ 29	Довжина коронки зуба РМ ¹	2,20±0,09	3,20±0,17	7,35
№ 9	Довжина верхнього зубного ряду	18,60±0,59	21,70±0,72	4,71
№ 11	Довжина нижнього зубного ряду	17,80±0,62	20,40±0,69	3,96
№ 25	Довжина коронки верхнього моляра	5,40±0,20	6,30±0,31	3,45
№ 6	Довжина твердого піднебіння	26,30±0,94	29,70±1,06	3,39
	Загалом	n=16	n=34	4,57

¹ У дослідженні 1991 р. [26] середню "сигму" визначено як $\sigma = \sqrt{(\sigma_1 + \sigma_2)}$.

Найбільш значимими є відмінності у загальних розмірах (насамперед, довжині черепа і мандибули [41]) (табл. 15). Відмінності між цими видами чіткіші, ніж між класичними "близькими" видами та видами-двійниками. Рівень їхніх відмінностей – один із найвищих у вибірці досліджених видів, і близько 30 % метричних ознак (7 із 22) мають $CD > 2,0$; $CD_5 = 3,60$.

Обговорення

Відповідно до викладених вище результатів розглянемо три тісно пов'язані теми: 1) різноманіття рівнів міжвидових відмінностей, 2) поняття гіатусу та критичні рівні дивергенції; 3) дослідницькі фактори.

1. Різноманіття рівнів відмінностей

Відмінності в різних систематичних групах. Давні суперечки про поняття гіатусу, не вирішені дотепер, зводяться до співвідношення понять "якісний" і "кількісний". Очевидно, що всі розглянуті видові пари мають недовершені відмінності, і лише за окремими метричними ознаками у окремих пар видів $CD > 6$, у більшості ж проаналізованих видових пар значення $CD = 1-3 \sigma$.

Традиційно схожими є всі мишоподібні гризуни, зокрема, нориці та миші. Серед них непогані відмінності мають лише дві групи: чагарникові нориці (*Terricola subterraneus – taticus*) та одна з пар мишаків, а саме – жовтогруді та лісові миші (*Sylvaemus sylvaticus – tauricus*). Варто зазначити, що ці дві пари, попри їхню складну таксономічну історію (аж до сумнівів щодо їхнього існування як окремих біологічних видів), наразі визнано як складені видами різних надвидових груп. Наприклад, татринська нориця є представником окремої альпійсько-карпатської групи видів "multiplex" [22, 46]. Те саме стосується і рівнів диференціації в роді *Sylvaemus*, східноєвропейські представники якого представляють різні надвидові групи (у тім числі "tauricus") [45]. І, навпаки, незначні відмінності демонструють їжаки, звичайні нориці і ховрахи, що, очевидно, пов'язано з їхньою парapatрією та виразними хромосомними відмінностями, а, отже, з так званим "хромосомним" видоутворенням, за якого морфологічна диференціація помітно відстає від фактично миттєвого формування репродуктивної ізоляції [11, 13].

Відмінності у різних за розмірами групах. Загальною тенденцією є те, що двійників порівняно частіше виявляють серед дрібних форм. Частково це визначене тим, що мікромамалії – ще недостатньо досліджена група порівняно з макромамаліями, проте чи не головним є те, що у світі великих звірів, що сумірні з дослідниками, відмінності виявляють за ознаками, які можна просто не побачити у мікромамалії.

Таблиця 15

Значення і діагностична вага п'яти найбільш відмінних вимірів черепа у аловидів сарни, *Capreolus* з території України та Сибіру (за даними зі статті [41])

Ознака	Опис ознаки	<i>capreolus</i>	<i>pygargus</i>	CD
<i>NasL</i>	Довжина носових кісток	60,40±3,16	74,46±2,06	5,27
<i>MLcon</i>	Довжина мандибули кондиллярна*	162,55±3,46	177,94±5,32	3,43
<i>MHcon</i>	Висота мандибули кондиллярна	60,53±2,52	69,21±2,85	3,23
<i>LRost</i>	Довжина лицевої частини	139,39±2,17	155,66±7,53	2,94
<i>CBL</i>	Кондилобазальна довжина	194,30±3,59	217,17±10,94	2,81
Загалом (аналіз 22 вимірів)		n=25	n=12	3,60

* Дублюючий вимір *MLbas* (базальна довжина мандибули, від кутового згину) дає $CD=3,11$.

Як зазначив І. Шмальгаузен [87, 88], диференціація збільшується у міру росту. Це визначає відмінності видів: сумірні є подібними, різномірні – відмінні значно ліпше, і не тільки за загальними розмірами. Це, зокрема, стосується і аловидів, відмінності між якими формуються переважно за рахунок вікової мінливості [35, 48]. Відповідно, у видів сарн відмінності виявляються більшими, ніж у гризунів (30% ознак мають $CD > 2$), у видів водяних нориць (найбільші з аборигенних нориць) відмінності більші, ніж у нориць звичайних ($CD = 3,9$ проти 1,2–1,5) і т. д. Є, щоправда, і винятки: у таких порівняно невеликих ссавців, як їжаки та ховрахи, відмінності малі. Отже, є тенденція, проте чіткої залежності нема.

Рейтинг груп за рівнем відмінностей. Дані зведено у табл. 16. Очевидно, що жодна розглянута таксономічна пара не досягає рівня відмінностей “хороших” видів. За середніми значеннями для п’яти провідних ознак коефіцієнт дивергенції у дослідженій вибірці видів змінюється в межах $CD_5 = 1,1–4,6$. Критичного рівня $CD = 6\sigma$ досягають лише окремі видові пари за окремими ознаками: у чагарникових нориць $CD_{max} = 7,5$ виявлено для виміру $HCra$, у звичайних мишей $CD_{max} = 6,0$ для Zyg' , у сарн $CD_{max} = 5,3$ – для $LNas$, у водяних нориць $CD_{max} = 5,6$ – для $BBul$. У всіх випадках $CD_5 = 1–5 \sigma$.

Очевидно, що види розподілені на три чіткі групи: пари з $CD_5 = 0–2$, $CD_5 = 2–4$, $CD_5 = 4–6 \sigma$ (рис. 3). Це може свідчити про різноманіття рівнів і темпів еволюційної диференціації, що є наслідком як різного часу дивергенції, так і різних темпів еволюції груп. Наприклад, вважаючи однорідним перший рівень диференціації видів ($CD_5 = 1 \dots 2$) і пов’язуючи його з еволюційними подіями одного часу (пізній плейстоцен), можна говорити про різні темпи диференціації в різних парах. І навпаки.

Таблиця 16

Рівні відмінностей у близьких видів ссавців на підставі п’яти найбільш значимих вимірів черепа, CD_5 . Таксономічні пари розміщено за зменшенням відмінностей

Рід	Пара для порівняння	Ознак	CD_5	Ареальна диференціація
Група 3				
<i>Mustela</i>	<i>lutreola – vison</i>	30	4,57 (3,4–7,4)	Широка симпатрія
<i>Terricola</i>	<i>taticus – subterraneus</i>	09	4,51 (3,8–6,2)	Широка симпатрія
<i>Sylvaemus</i>	<i>tauricus – sylvaticus</i>	14	4,13 (3,4–4,8)	Широка симпатрія
Група 2				
<i>Arvicola</i>	<i>amphibius – scherman</i>	17	3,91 (3,1–5,6)	Маргінальна симпатрія
<i>Myotis</i>	<i>myotis – blythii</i>	22	3,81 (3,7–4,0)	Маргінальна симпатрія
<i>Capreolus</i>	<i>pygargus – capreolus</i>	22	3,60 (2,8–5,3)	Парапатрія
<i>Plecotus</i>	<i>austriacus – auritus</i>	23	3,51 (3,0–4,1)	Маргінальна симпатрія
<i>Sorex</i>	<i>minutus – dahli</i>	11	3,28 (2,5–3,8)	Алопатрія
<i>Sylvaemus</i>	<i>uralensis – sylvaticus</i>	14	2,73 (2,3–3,5)	Маргінальна симпатрія
Група 1				
<i>Spermophilus</i>	<i>odessanus – pygmaeus</i>	16	1,45 (1,1–2,0)	Алопатрія
<i>Microtus</i>	<i>arvalis – levis</i>	19	1,35 (0,6–2,4)	Маргінальна симпатрія
<i>Erinaceus</i>	<i>europaeus – concolor*</i>	18	1,31 (1,0–1,9)	Парапатрія
<i>Microtus</i>	<i>arvalis – obscurus</i>	19	1,16 (0,5–1,7)	Алопатрія
<i>Mus</i>	<i>musculus – spicilegus**</i>	15	1,08 (0,6–1,4)	Вторинна симпатрія

* У їжаків з урахуванням спеціальних вимірів п’ятірка провідних ознак дає $CD_5 = 2,21$ (1,8–3,0).

** У мишей CD_5 може досягти порівняно великого значення завдяки спеціальному виміру Zyg' ($CD = 6,0$), з урахуванням якого $CD_5 = 2,13$ (0,9–6,0).

Одну з цих груп – власне вершину списку – формують види, в межах яких є свої напіввиди й аловиди, і, отже, вони мають уже давню історію. Зокрема, в межах *Capreolus pygargus* є напіввидова форма *bedfordi*; *Terricola tatricus*, яку порівнюють тут з *T. subterraneus*, представляє надвид "multiplex"; *T. subterraneus* включає форму *dacius*; згадана тут *Arvicola amphibius* має проблемні стосунки з *A. sapidus*, а *Sylvaemus sylvaticus* – з *S. alpicola*, і цей список довгий. "Низи" списку (табл. 16) формують аловидові пари, зони контакту яких знаходяться в межах регіону досліджень. Усі вони – нещодавні "новітети", ранг яких дотепер дискутують. Очевидно, що в когорту слабо диференційованих форм увійдуть і мишівки, тут не розглянуті через брак матеріалу.

Відмінності у групах, різних за рівнем філогенетичної диференціації. Часто рівень відмінностей видів (популяцій) та їхні ранг і рівень еволюційної дивергенції отожнюють [85]. Наведені в табл. 16 дані загалом підтверджують такий погляд. Зокрема, лісова і жовтогруда миші, американська та європейська норки, татринська і підземна нориці, що очолюють список найдавніших проблемних пар, справді є значно більш відмінними (не лише за морфологією) парами, ніж, скажімо, хатні миші, звичайні нориці, малі ховрахи та їжаки, які замикають цей список. Про це свідчать численні дані щодо малих рівнів їхньої еволюційної диференціації (генної, хромосомної, ареалогічної [70, 99, 100, 101]).

Загалом можна говорити про три рівні морфологічної диференціації двійникових пар: низький ($CD_5=0-2$), середній ($CD_5=2-4$) і порівняно високий ($CD_5=4-6$). У першому наближенні ці три рівні відповідають трьом головним циклам фрагментації прашурових популяцій східноєвропейських ссавців [8]: у першому випадку це дніпровський гляціал ("Вюрм"), у другому – давніший окський гляціал ("Рисс").

Третій пік, не так виразний в групі двійників, загалом доволі численний (власне від нього вже починаються "хороші" види). Цей пік відповідає рівню морфологічно добре відмінних видів, які представляють давно диференційовані еволюційні гілки і звичайно є широко симпатричними¹. Загалом рівень морфологічних відмінностей у всіх досліджених парах близьких видів збігається із загальним рівнем їхньої еволюційної диференціації (у тому числі за ареалами, генетикою, тонкою морфологією).

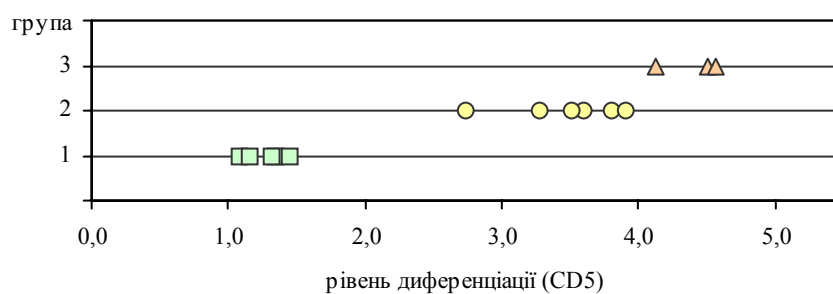


Рис. 3. Розподіл значень CD_5 у 14 проаналізованих двійникових парах ссавців: група 1 – види з низькими відмінностями ($CD \sim 1-2$); група 2 – види з середніми відмінностями ($CD \sim 3-4$), група 3 – види з порівняно високими відмінностями ($CD \sim 4-5$).

¹ Для детального аналізу подібних видових пар (без кількісної оцінки відмінностей) див. [43].

2. Гіатус та критичні рівні відмінностей

Поняття і величина гіатусу. У вузькому розумінні цим терміном позначають розрив між вибірками за певною ознакою [73], тобто якісну відмінність. Проте, відмінність можна виразити у кількісній формі (наприклад, коли розподіли вибірок за певною ознакою не перекриваються або перекриваються частково).

Оскільки всі відмінності (або їхня більшість) між близькими видами пов'язані з розмірами і пропорціями, то у загальному під «гіатусом» можна розуміти величину відмінностей, і між твердженнями «гіатус є» – «гіатусу нема» існує великий спектр перехідних станів, що яскраво демонструють двійники.

З огляду на фактичні відмінності між близькими видами можна запропонувати певну градацію рівнів відмінностей видів за морфологічними ознаками. Вищим критичним значенням пропонуємо вважати відмінність на рівні $CD > 6\sigma$ за однією з кожних десяти ознак, тобто навіть у разі появи теоретично можливих мінімальних і максимальних значень цієї ознаки вибірки не будуть трансгресувати. (Звісно, йдеться про однорідні за віковим складом вибірки, у яких розподіл ознак можна прийняти за нормальний). Усі інші рівні є нижчими від $CD=6$ і відповідають рівню видів-двійників та морфологічно близьких видів (табл. 17). Фактичні дані засвідчують, що в разі рівня загальних відмінностей $CD_5 < 4$ жодна з часткових ознак не дає $CD \geq 6$.

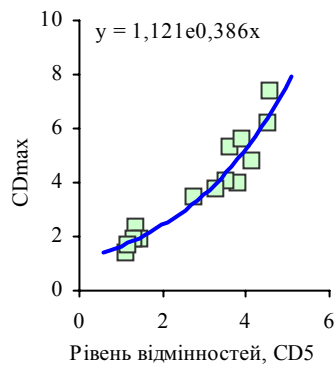


Рис. 4. Співвідношення двох оцінок диференціації близьких видів за морфометричними ознаками: середнім коефіцієнтом дивергенції за 5 найвагомішими ознаками (CD_5) та максимальним значенням CD серед усіх ознак (CD_{max}). Розрахунки за даними з табл. 16.

Іншими словами, рівень $CD_{max}=6$ (і вище) можливий лише при $CD_5 > 4$ (рис. 4), і відмінності за провідними ознаками узгоджені з рівнем відмінностей узагалі. Це підтверджує тезу автора про те, що відмінності у близьких видів формуються завдяки їхній віковій і географічній мінливості [22, 25, 35–37, 48].

Очевидно, що накопичення відмінностей спочатку відбувається за всією сумою ознак, але на певному рівні йде за рахунок лише окремих ознак, аналіз яких становить тему окремого дослідження.

Фактори, що впливають на величину гіатусу. Головним фактором, що веде до зменшення фактичних відмінностей видів, є внутрішньовидова мінливість, оскільки вікова, статеві і географічна неоднорідність вибірок веде до зростання дисперсії ознак.

Таблиця 17

Співвідношення рівнів відмінностей близьких видів за чотирма системами оцінок: через категорійну оцінку, величину CD , рівень диференціації та гіатус

Морфологічні відмінності	CD	Рівень диференціації	Гіатус
Морфологічно відмінні види	> 6	Якісні відмінності	Гіатус повний
Відносно добре відмінні види	4–6	Високий рівень	Гіатус значний
Морфологічно близькі види	2–4	Середній рівень	Гіатус малий
Види-двійники та аловиди	0–2	Малий рівень	Гіатус відсутній

Досвід засвідчує, що для оцінки діагностичної ваги ознак ліпше брати меншу за обсягом і одноріднішу вибірку, ніж іти шляхом вимірювання всього наявного матеріалу з подальшим висновком про відсутність відмінностей. Окрім того, велика неоднорідність вибірок робить розподіл ознак ненормальним (вирівняним, бімодальним, асиметричним) відповідно до їхньої віко-статевої структури і знижує саму можливість виявлення діагностичних ознак. Через географічну мінливість видів величина гіатусу залежить від вибору вибірок [42] і ступеня симпатрії видів [43].

Критичні рівні дивергенції. Чи можуть бути критичні значення CD ? Очевидно, що вони обмежені як зверху, так і знизу, і залежать від багатьох чинників, у тому числі реального розподілу ознак, який звичайно (тобто в однорідних вибірках) вужчий ніж $\pm 3\sigma$. Ці фактори дають підставу стверджувати, що, з одного боку, фактичні відмінності можуть бути більшими від очікуваних, а, з іншого, вони не можуть і не повинні бути дуже великими. Розглянемо це.

Щодо “великих відмінностей”. Гіатус тим більший, чим більше CD , проте величина CD залежить не тільки від різниці середніх значень (чисельник у формулі), а й від мінливості ознак (знаменник). Збільшення рівня відмінностей можна досягти обома шляхами, у цьому разі є дві особливості, які збільшують фактичні відмінності (зменшують перекривання ніш), хоча часто їх не враховують:

- у кожній місцевості (секторі ареалу) і в кожний час (сезон або фазу циклу) популяція має меншу мінливість, ніж ми це оцінюємо на географічних і різновікових вибірках;
- у разі формування симпатричних двійникових пар мінливість кожного з нових видів в зоні симпатрії знижена не стільки через послаблення конкуренції (“дизруптивний добір”), скільки через те, що симпатрія формується внаслідок інвазії одного виду в ареал іншого [42], що завжди супроводжується зниженням мінливості (у разі інвазії швидкість розселення виду значно вища за темп формування його географічної мінливості [44]).

Щодо “малих відмінностей”. Бігон з колегами [5] зазначають: близькі види не можуть бути не тільки дуже схожими, але й сильно відмінними. Перше – очевидне і багаторазово ілюстроване [10]. Щодо другого: близькі види повинні бути доволі подібними, оскільки реалізують сегменти єдиної родової мінливості. Проте великі відмінності за загальної схожості (тобто дуже малі сигми за малої різниці середніх) можуть означати лише надзвичайну вузькість ніш ($d \gg \sigma$). Це означатиме ризик виникнення конкуренції, оскільки звуження ніш, ведучи до послаблення міжвидових взаємин, загрожує загостренням взаємин внутрішньовидових [47]. Утримання високого рівня відмінностей за великої схожості означає критичне звуження еконіші (рис. 5). Проте, такого звуження не відбувається через згадану вище фактичну вікову, статеву, сезонну і географічну форми мінливості як основу внутрішньо-популяційної диференціації.

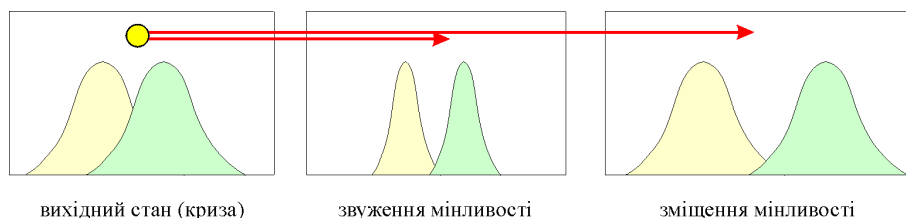


Рис. 5. Два шляхи зменшення схожості близьких видів ($CD = \Delta X / \sigma$): через зниження мінливості (“стабілізуючий добір”), через зміщення мінливості (“дизруптивний добір”).

3. Дослідницька компонента

Нормальний розподіл чи ентропія? Чималий досвід у вимірюванні метричних ознак дає нам підставу стверджувати, що фактичні розподіли таких ознак у вибірках більше відповідають не стільки нормальному розподілу, скільки ентропії (див. «закон великих чисел» [86]: с. 63). Варто зауважити, що «нормальність» для кожного розподілу дають вікова мінливість та мінливість географічна, а певною мірою – і перерозподіл статевих відмінностей. Тобто фактичний гіатус часто досягається у разі дещо менших рівнів відмінностей, часто при $CD=3-5$ (оскільки фактичні значення *min-max* в однорідній вибірці виявляються значно ближчими до середніх значень, ніж загальновідомі теоретично очікувані “ $\pm 3\sigma$ ”).

До цього варто додати, що стабілізуючий ефект у кожній локальній популяції дає випадкова елімінація, оскільки добре відомо, що імовірність зникнення крайніх (тобто нечисельних) класів значно вища від модальних класів [19]. Отже, стабільний стан, за якого можуть співіснувати близькі види, часто досягається при помірних відмінностях, які за провідними ознаками сягають рівня 3–5 сигм. Види-двійники у вузькому значенні – тобто симпатричні морфологічно не відмінні пари сестринських видів – найчастіше виглядають як винятки з правила.

Чому вони можливі? Такі пари, як відомо, існують. Проте в усіх добре досліджених групах такі двійникові пари формуються переважно у зонах вторинної (часто антропогенної) симпатрії або в зонах нещодавнього прохорезу обох близьких видів у єдиний ареал [42]. Наприклад, у нашій фауні найоднорідніший двійниковий комплекс формують надвиди *Microtus “arvalis”* та *Mus “musculus”*. Їхня зона симпатрії є вторинною [24, 37], і вони поширилися в ареали один одного¹ внаслідок освоєння інтразональних та антропогенно порушених біотопів. Симпатрія веде до диференціації еконіш і морфотипів, оскільки міжвидова конкуренція впливає на процеси спеціалізації через звуження і подрібнення видових ніш [14, 66]. Вузька спеціалізація двійників у зонах симпатрії не є бажаною через зменшення стійкості їхніх популяційних систем [44, 47].

Історичні фактори. Зазначимо, що рівень відмінностей, які аналізують і яким надають значення, постійно – впродовж усієї історії таксономічних і морфологічних досліджень – зменшується. Наприклад, колись дослідники “боролися” з проблемою діагностики згаданих вище лісової і жовтогрудої мишей [21]. Наразі ці відмінності є загальновідомими, і “боротьба” наразі йде вже за діагностику “малих видів”, наприклад, з групи вусатих нічниць (група “*Myotis mystacinus*”) [92]. Так само часи переживань про відмінності видів вуханів і чагарникових нориць змінилися “проблемами” визначення малих видів з групи “хатніх мишей”, звичайних нориць, степових мишаків тощо. Колись широко відомі проблеми з визначенням європейської та американської норки [21] помалу зійшли на обґрунтування видів сарни [41].

Загалом можна говорити про те, що поступово, фактично протягом одного покоління науковців, дослідницькі інтереси знизилися з рівня надійних діагностичних ознак і, відповідно, добре диференційованих видів (тобто рівня $CD=5-7$), до рівня $CD=1-3 \sigma$ і навіть нижче. Численні “нові” види “нових систематиків” майже не відрізняються за морфологією, і їхні діагностичні відмінності стають інформативними лише в разі обов’язкового і суворого врахування місця знахідки (походження) зразка, його онтогенетичного віку і статі.

¹ Види більшості розглянутих двійникових пар формують зони контакту ареалів у постгляціалній зоні.

Отже, рейтинг видових пар за рівнем двійниковості (див. табл. 16) позитивно корелює з часом актуалізації проблемної пари видів і їхнього визнання. Це відображає два процеси: процес збільшення роздільної здатності систематичних методів дослідження біорізноманіття, процес зниження планки виду. Обидва процеси ведуть до зміни концепції виду та подрібнення самої категорії «вид» [38].

Аналіз рівнів відмінностей видів, що їх визнавали проблемними 20 років тому (наприклад, жовтогруда і лісова миші) і тих, що їх визнають нині (наприклад, “малі” види вусатих нічниць), дає змогу говорити про принаймні дворазове подрібнення критеріїв виду і відповідне зниження критичного рівня відмінностей, який визнають за видовий рівень. “Низи” рейтингового ряду двійникових пар (див. табл. 16) формують винятково “хромосомні” і “протеїнові” види, список яких уже тепер починають доповнювати “нуклеїнові” види, морфологічні відмінності між якими годі шукати.

Концепція “двійників” входить у нову фазу розвитку: те що раніше вважали двійниками, і те, що описують як двійники тепер, – зовсім різні речі. Процес пізнання природи і зміни наших уявлень про види і гіатус між ними триває. Наскільки дивними нам здаються нині митарства перших дослідників двійникової теми, настільки ж будуть дивуватися наші послідовники сучасним уявленням про близькі види і рівні їхньої морфологічної диференціації.

Подяка. Щиро дякуємо професорам М. Воронцову, І. Ємельянову, В. Топачевському, Л. Рековцю, а також І. Павлинову, Г. Боескорову та В. Пескову за важливі дискусії при постановці теми дослідження, Т. Поставі, О. Корнюшину, О. Михалевичу, К. Кавун, І. Дзеверіну та Д. Вишневському за участь у обговоренні результатів і зауваження щодо змісту окремих частин статті. Подяка В. Пескову, О. Зикову, А. Мишті, С. Тесленку та О. Годлевській за спільні дослідження та М. Гхазалі за люб'язно надані для аналізу дані. Велика подяка професору Й. Царику за редагування статті, Ю. Зізда та О. Головачову за велику допомогу у підготовці кінцевої версії рукопису.

1. *Абеленцев В. І.* Куницеві. Київ: Наукова думка, 1968. 280 с. (Фауна України. Т. 1, вип. 2).
2. *Абеленцев В. І., Підоплічко І. Г.* Ряд Комахоїдні – Insectivora // Фауна України. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. – Том 1 (Ссавці). Вип. 1. С. 70–228.
3. *Андреев В. Л., Решетников Ю. С.* Исследование внутривидовой морфологической изменчивости сига *Caregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа // Вопросы ихтиологии. 1977. Том 17. Вып. 5 (106). С. 862–878.
4. *Берг Л. С.* Номогенез, или эволюция на основе закономерностей // Берг Л. С. Труды по теории эволюции (1922–1930). Л.: Наука, 1977. С. 95–311.
5. *Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К.* Сосуществование вследствие разделения ниш: гипотеза лимитирующего сходства // Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология: особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Том 1. С. 361–365.
6. *Боровиков В. П.* Популярное введение в программу «Статистика». Интернет-версия. 1.12.2002. “Statistica.pdf” (17'105 Mb).
7. *Борхес Х. Л.* Двойник // Борхес Х. Л. История ночи (произведения 1970–1979). СПб: Амфора, 2001. С. 154–155.
8. *Величко А. А.* Вопросы палеогеографии и хронологии раннего и среднего плейстоцена // Возраст и распространение максимального оледенения Восточной Европы. М.: Наука, 1980. С. 189–208.
9. *Виноградов Б. С.* К вопросу о морфологической дивергенции близких форм млекопитающих // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Л., 1946. Том 8. С. 89–104.

10. Вишневський Д. О. Аналіз угруповань унгулят України з позиції сталої Хатчінсона // Вісн. Луган. пед. ун-ту. Біол. науки. 2002. № 1 (45). С. 195–197.
11. Воронцов Н. Н. Виды хомяков Палеарктики in statu nascendi // Докл. АН СССР. 1960. Том 132. № 6. С. 1448–1451.
12. Воронцов Н. Н. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука, 1968. Т. 1. С. 202–207.
13. Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журнал Всесоюз. хим. об-ва. 1980. Том 25. № 3. С. 293–312.
14. Галл Я. М. Популяционная экология и эволюционная теория: историко-методологические проблемы // Экология и эволюционная теория / Под ред. Я. М. Галла. Л.: Наука, 1984. С. 109–152.
15. Гхазали М. А. Функціональна інтерпретація відмінностей в будові жувального апарата нічниць великої, *Myotis myotis*, та нічниць гостровухої, *Myotis blythii* // Вестн. зоології. 2004. Т. 38. № 2. С. 39–44.
16. Данилкин А. А. Европейская и сибирская косули: подвиды или виды // Охота и охот. хоз-во. 1986. № 7. С. 16–18.
17. 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. М.: Наука, 1992. С. 22–63.
18. Егоров Ю. Е. Опыт количественной оценки систематико-филогенетических отношений американской норки (*Mustela vison* Schreber) с некоторыми близкими видами // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань: Изд-во Казанского ун-та, 1971. Вып. 3. С. 3–19.
19. Егоров Ю. Е. Стабилизирующий эффект случайной элиминации // Журнал общ. биол. 1975. Т. 36. Вып. 2. С. 220–226.
20. Егоров Ю. Е. Сравнительная характеристика и изменчивость черепа лесной и желтогорлой мышей (*Apodemus sylvaticus* L., *A. flavicollis* Melch.) Волжско-Камского края // Природные ресурсы Волжско-Камского края. Казань, 1978. Вып. 5. С. 18–33.
21. Егоров Ю. Е. Механизмы дивергенции. М.: Наука, 1983. 172 с.
22. Загороднюк И. В. Кариотип, систематическое положение и таксономический статус *Pitymys ukrainicus* // Вестн. зоології. 1988. Т. 22. № 4. С. 50–55.
23. Загороднюк И. В. Таксономия, распространение и морфологическая изменчивость полевок рода *Terricola* Восточной Европы // Вестн. зоології. 1989. Т. 23. № 5. С. 3–14.
24. Загороднюк И. В. Кариотипическая изменчивость 46-хромосомных форм полевок группы *Microtus arvalis* (Rodentia): таксономическая оценка // Вестн. зоології. 1991. Т. 25. № 1. С. 36–45.
25. Загороднюк И. В. Систематическое положение *Microtus brevirostris* (Rodentiformes): материалы по таксономии и диагностике группы "arvalis" // Вестн. зоології. 1991. Т. 25. № 3. С. 26–35.
26. Загороднюк И. В. Политипические Arvicolidae Восточной Европы: таксономия, распространение, диагностика. Киев, 1991. 64 с. (Препр. № 10.91 Ин-та зоол. АН Укр.).
27. Загороднюк И. В. Обзор рецентных таксонов Muroidea (Mammalia), описанных с территории Украины (1777–1990) // Вестн. зоології. 1992. Т. 26. № 2. С. 39–48.
28. Загороднюк И. В. Идентификация восточно-европейских форм *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) и их географическое распространение // Вестник зоології. 1993. Т. 27. № 6. С. 37–47.
29. Загороднюк И. Редкие виды бурозубок на территории Украины: легенды, факты, диагностика // Вестн. зоології. 1996. Т. 30. № 6. С. 53–69.
30. Загороднюк И. В. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщение 1 // Вестн. зоології. 1996. Т. 30. № 1–2. С. 28–45.
31. Загороднюк И. В. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доп. НАН України. 1998. № 7. С. 171–178.

32. Загороднюк І. Полівиди кажанів Східної Європи та їх діагностика // Європейська ніч кажанів '98 в Україні / За ред. І. В. Загороднюка. Київ, 1998. С. 56–65.
33. Загороднюк І. Нічниця гостровуха – *Myotis blythi*. Нічниця велика – *Myotis myotis* // Ссавці України під охороною Бернської конвенції / За ред. І. В. Загороднюка. Київ, 1999. С. 33–46.
34. Загороднюк І. Вухань звичайний – *Plecotus auritus*. Вухань австрійський – *Plecotus austriacus* // Ссавці України під охороною Бернської конвенції / За ред. І. В. Загороднюка. Київ, 1999. С. 61–71.
35. Загороднюк І. В. Природа відмінностей у близьких видів: аналіз двійникових комплексів кажанів // Зоологічні дослідження в Україні на межі тисячоліть. Кривий Ріг: І.В.І., 2001. С. 143–145.
36. Загороднюк І. В. Номенклатура и система рода *Arvicola* // Водяная полевка. Образ вида / Под ред. П. А. Пантелеева. Москва: Наука, 2001. С. 174–192.
37. Загороднюк І. В. Уровни таксономической и морфологической дифференциации европейских групп грызунов семейства Muridae (Mammalia) // Доп. НАН України. 2001. № 5. С. 151–157.
38. Загороднюк І. В. Вид в біології як неперервна система // Феномен співіснування двох парадигм: креаціонізму та еволюційного вчення / За ред. І. Г. Ємельянова. К.: НВП “Вирій”, 2001. С. 153–181.
39. Загороднюк І. В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доп. НАН України. 2002. № 9. С. 185–191.
40. Загороднюк І. В. Таксономическая ревизия и диагностика грызунов рода *Mus* из Восточной Европы. Сообщение 2 // Вісті Біосферного заповідника “Асканія-Нова”. Асканія-Нова, 2002. Т. 4. С. 130–140.
41. Загороднюк І. В. Аловиди сарни (*Capreolus*): природа відмінностей між ними і статус популяцій з України // Вісн. Луган. пед. ун-ту. Біол. науки. 2002. № 1 (45). С. 206–222.
42. Загороднюк І. В. Інвазія як шлях видоутворення // Доп. НАН України. 2003. № 10. С. 187–194.
43. Загороднюк І. В. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців // Доп. НАН України. 2003. № 11. С. 179–187.
44. Загороднюк І. В. Біологічний вид як ампліфікована сутність: ознаки буферизації та механізми її зрушення // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. 2004. Вип. 14. С. 5–15.
45. Загороднюк І. В., Боескоров Г. Г., Зыков А. Е. Изменчивость и таксономический статус степных форм мышей рода *Sylvaemus* (*falzfeini* – *fulvipectus* – *hermonensis* – *arianus*) // Вест. зоологии. 1997. Т. 31. № 5–6. С. 37–56.
46. Загороднюк І. В., Воронцов Н. Н., Песков В. Н. Татранская полевка (*Terricola tatricus*) в Восточных Карпатах // Зоол. журн. 1992. Т. 71. Вып. 6. С. 96–105.
47. Загороднюк І. В., Ємельянов І. Г. Вид в екології як популяційна система та як компонент біотичного угруповання // Вісн. Дніпропетр. ун-ту. Сер. Біологія, Екологія. 2003. Вип. 11 (Том 1). С. 3–13.
48. Загороднюк І. В., Кавун К. Ю. Вікова мінливість як основа формування міжвидових відмінностей у гризунів (Muriformes) // Доп. НАН України. 2000. № 3. С. 174–180.
49. Загороднюк І. В., Мишта А. В. О видовой принадлежности ежей рода *Erinaceus* Украины и прилежащих стран // Вестн. зоологии. 1995. Т. 29. № 2-3. С. 50–57.
50. Загороднюк І. В., Песков В. Н. Политипические группы грызунов Восточных Карпат // Фауна Східних Карпат: Сучасний стан і охорона. Ужгород, 1993. С. 63–67.
51. Загороднюк І. В., Федорченко А. А. Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. Сообщение 1. Таксономия и диагностика // Вестн. зоологии. 1993. Т. 27. № 3. С. 41–49.
52. Загороднюк І. В., Федорченко А. А. Аллопатрические виды грызунов группы *Spermophilus suslicus* (Mammalia) // Вестн. зоологии. 1995. Т. 29. № 5–6. С. 49–58.
53. Загороднюк І., Фесенко Г. Двійникові таксономічні комплекси серед птахів фауни Східної Європи // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. 2004. Вип. 15. – С. 5–19.

54. Зайцев М. В. Географическая изменчивость краниологических признаков и некоторые вопросы систематики ежей подрода *Erinaceus* (Mammalia, Erinaceinae) // Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Л., 1982. Том 115. С. 92–117.
55. Ким Дж.-О., Мьюллер Ч. У., Клекка У. Р., Олдендерфер М. С., Блэшифильд Р. К. Факторный, дискриминантный и кластерный анализ: пер. с англ. под ред. И. С. Енюкова. М.: Финансы и статистика, 1989. 215 с.
56. Киселюк О. І. Еколого-морфологічні особливості двох видів норичь роду *Arvicola* (Rodentia, Arvicolidae) фауни Східних Карпат // Вестн. зоології. 1997. Т. 31. № 5. С. 86–89.
57. Лавренченко Л. А., Лихнова О. П. Аллозимная и морфологическая изменчивость трех видов лесных мышей подрода *Sylvaemus* (Rodentia: Muridae, *Apodemus*) Дагестана в условиях симбиотопии // Зоол. журнал. 1995. Т. 74. Вып. 5. С. 107–119.
58. Лакин Г. Ф. Биометрия. М.: Высшая шк., 1973. 344 с.
59. Ларина Н. И. К вопросу о диагностике близких видов – лесной и желтогорлой мышей // Зоол. журнал. 1958. Т. 26. Вып. 4. С. 34–42.
60. Лашкова Е. Н. Морфометрическая изменчивость лесных мышей, *Sylvaemus* (Muridae), фауны Украины // Вестн. зоології. 2003. Т. 37. № 3. С. 31–41.
61. Любищев А. А. О применении биометрии в систематике // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. биол. 1959. № 9. С. 128–136.
62. Малыгин В. М. Сравнительно-морфологический анализ видов полевок из группы *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журнал. 1978. Т. 57. Вып. 7. С. 1062–1073.
63. Малыгин В. М. Систематика обыкновенных полевок. М.: Наука, 1983. 208 с.
64. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 598 с.
65. Майр Э., Линсли Э., Юзингер Р. Методы и принципы зоологической систематики. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1956. 352 с.
66. Марков А. В. Надвидовой таксон как система: модель эволюционного взаимодействия филумов // Современная систематика. Методологические аспекты / Под ред. И. Я. Павлинова. М.: Изд-во Москов. ун-та, 1996. С. 213–238.
67. Межжерин С. В. Ревизия мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Северной Евразии // Вестн. зоології. 1997. Т. 31. № 4. С. 29–41.
68. Мигулін О. О. Курганчикова миша (*Mus sergii* Valch) як вид // Зб. праць Зоол. музею. 1937. Вип. 20. С. 115–120.
69. Новиков Г. А. Хищные млекопитающие фауны СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 295 с.
70. Павлинов И. Я., Яхонтов Е. Л., Агаджанян А. К. Млекопитающие Евразии: систематико-географический справочник (в трех частях). М.: Изд-во Москов. ун-та, 1995. Ч. 1. Rodentia. 240 с.
71. Панов Е. Н. Граница вида и гибридизация у птиц // Гибридизация и проблема вида у позвоночных. М.: Изд-во Москов. ун-та, 1993. С. 53–95.
72. Песков В. Н. Сравнительное изучение морфофункциональной конституции черепа в систематике млекопитающих // Вестн. зоології. 1990. № 4. С. 58–64.
73. Писанец Е. М. Таксономические взаимоотношения серых жаб (*Bufo bufo* complex) и некоторые теоретические и практические проблемы систематики. Сообщение 1 // Вестн. зоології. 2001. Т. 35. № 5. С. 37–44.
74. Соколов В. Е., Анискин В. М., Лукьянова И. В. Кариологическая дифференциация двух видов ежей рода *Erinaceus* на территории СССР (Insectivora, Erinaceidae) // Зоол. журнал. 1991. Т. 70. Вып. 7. С. 111–120.
75. Соколов В. Е., Котенкова Е. В., Лялюхина С. И. Биология домового и курганчиковой мышей. М.: Наука, 1990. 208 с.
76. Соколов В. Е., Марков Г. Г., Данилкин А. А., Николов Х. М., Герасимов С. О видовом статусе европейской (*Capreolus capreolus* L.) и сибирской (*Capreolus pygargus* Pall.) косуль (краниометрическое исследование) // Докл. АН СССР. 1985. Т. 280. № 6. С. 1505–1509.
77. Стрелков П. П. Остроухие ночницы: распространение, географическая изменчивость, отличия от больших ночниц // Acta Theriologica. 1972. Vol. 17 (28). P. 355–380.

78. Стрелков П. П. Бурый (*Plecotus auritus*) и серый (*Plecotus austriacus*) ушаны (Chiroptera, Vespertilionidae) в СССР. Сообщение 1 // Зоол. журнал. 1988. Т. 67. Вып. 1. С. 90–101. Сообщение 2 // Зоол. журнал. 1988. Т. 67. Вып. 2. С. 287–292.
79. Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. Ленинград. ун-та. 1959. Том 9. Вып. 2. С. 137–144.
80. Терентьев П. В., Ростова Н. С. Практикум по биометрии. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1977. 152 с.
81. Терновский Д. В. Биология кунцеобразных. Новосибирск: Наука, 1977. 280 с.
82. Феллер В. Случайные величины: математическое ожидание // Феллер В. Введение в теорию вероятностей и ее приложения: В 2 т. М.: Мир, 1964. Том 1. С. 217–247.
83. Царанкин С. Р. Анализ дивергенции признаков между двумя географическими расами и двумя видами // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во Ленинград. ун-та, 1960. Вып. 1. С. 65–74.
84. Цыба А. Диагностика видов-двойников больших ночниц // Європейська ніч кажанів '98 в Україні / За ред. І. В. Загороднюка. Київ, 1998. С. 66–74.
85. Шаталкин А. И. Биологическая систематика. М.: Изд-во Москов. ун-та, 1988. 184 с.
86. Ширяев А. Н. Закон больших чисел // Вероятность. Параграф 5. С. 63 (інтернет-версія).
87. Шмальгаузен И. И. Рост и дифференцировка // Рост животных. М.: Биомедгиз, 1935. С. 74–84.
88. Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М., Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1938. 144 с.
89. Шмальгаузен И. И. Борьба за существование и расхождение признаков // Журн. общей биологии. 1940. Т. 1. Вып. 1. С. 9–24.
90. Arlettaz R., Ruedi M., Hausser J. Field morphological identifications of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* (Chiroptera, Vespertilionidae): a multivariate approach // Myotis. 1991. Vol. 29. P. 7–16.
91. Benda P., Horacek I. Biometrics of *Myotis myotis* and *Myotis blythii* // Myotis. 1995. Vol. 32–33. P. 45–55.
92. Benda P., Tsytsulina K. Taxonomic revision of *Myotis mystacinus* group (Mammalia, Chiroptera) in the western Palearctic // Acta Societatis Zoologicae Bohemicae. 2000. Vol. 64, N 4. P. 331–398.
93. Holz H., Niethammer J. Gattung *Erinaceus* Linnaeus, 1758 // Handbuch der Säugetiere Europas. Band 3/1 (Insectivora, Primates). Wiesbaden: AULA, 1990. P. 22–74.
94. Hrabe V. Variation in cranial measurements of *Erinaceus europaeus* (Insectivora, Mammalia) // Zool. listy. 1976. Vol. 25. N 4. P. 303–314.
95. Hrabe V. Variation in cranial measurements of *Erinaceus concolor* (Insectivora, Mammalia) // Zool. listy. 1976. Vol. 25. N 4. P. 315–326.
96. Kral B., Zima J., Hrabe V. et al. On the morphology of *Microtus epiroticus* // Folia Zoologica (Brno). 1981. Vol. 30. N 4. P. 317–330.
97. Kratochvil J. *Pitymys*-Arten aus der Hohen Tatra (Mam., Rodentia) // Acta Sci. Nat. Brno. 1970. Vol. 4. N 12. 64 S.
98. Kratochvil J. Ein morphologisches Unterscheidungskriterium der arten *Microtus epiroticus* und *M. arvalis* (Arvicolidae, Rodentia) // Folia zoologica (Brno). 1982. Vol. 31. N 2. S. 97–111.
99. Niethammer J., Krapp F. (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 2/1. Nagetiere. 1. Wiesbaden: Acad. Verlag, 1978. 476 S.
100. Niethammer J., Krapp F. (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 2/1. Nagetiere. 2. Wiesbaden: Acad. Verlag, 1982. 649 S.
101. Niethammer J., Krapp F. (eds.). Handbuch der Säugetiere Europas. Bd. 3/1. Insektenfresser – Insectivora, Herrentiere – Primates. Wiesbaden: AULA-Verlag, 1990. 524 S.
102. Thompson d'Arcy W. On growth and form. Cambridge, 1917. XVI+793 p.
103. 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.

104. Zagorodnyuk I. V. Sibling species of mice from Eastern Europe: taxonomy, diagnostics and distribution // Доп. НАН України. 1996. № 12. С. 166–173.
105. Zagorodniuk I. Species of the genus *Plecotus* in the Crimea and neighbouring areas in the Northern Black Sea Region // Woloszyn B. W. (ed.). Proceedings of the VIIIth ERBS. Krakow: PLATAN Publ. House, 2001. Vol. 2. P. 159–173.
106. Zagorodniuk I., Peskov V. Morphological variability, taxonomy and biogeography of East European water voles, Genus *Arvicola* // Z. Säugetierk. 1994. Bb. 59. S. 51–52.

LEVELS OF MORPHOLOGICAL DIFFERENTIATION IN CLOSED SPECIES OF MAMMALS AND THE CONCEPT OF HIATUS

I. Zagorodniuk

*Schmalhausen Institute for Zoology, National Academy of Sciences of Ukraine
Bohdan Khmelnytsky str., 15, 01601, Kyiv, Ukraine
e-mail: zoozag@ukr.net.*

Morphological variability in sibling and morphologically closed species of mammals, presented in fauna of the East Europe is analysed, from the point of view of search of differences in leading craniometrical features. In total 12 polyspecies complexes, including mice, voles, bats, shrews, hedgehogs, susliks, trochee, roes, are considered. For all pairs of species, the index of differences to 5 leading features is estimated. It is shown, that the group of close species forms a wide spectrum of levels of similarity and can be divided into three subgroups, similarity in which can compare with the age of their evolutionary differentiation. The concept of hiatus as quantitative estimation of a level of differences between close species is discussed.

Key words: sibling species, mammals, craniometry, hiatus, evolution.

Стаття надійшла до редколегії 23.08.2004

Прийнята до друку 03.09.2004