

Закономірності прояву географічної мінливості у двійникових комплексах ссавців (на прикладі роду *Sylvaemus*)

(Представлено член-кореспондентом НАН України І. Г. Ємельяновим)

Regularities of development of geographical variation in sibling complexes of mammals (on example of genus Sylvaemus). — I. Zagorodniuk. — The relationship between the levels of morphological and geographical differentiations inside species and between closed species was investigated. The analysis of variation of 14 craniometrical features in 21 geographical samples of 4 closed species of the genus Sylvaemus is carried out. The distance between samples is varied from 150 to 2520 km, and the metrics for comparison are Euclid's distance and Mayr's coefficient of divergence. It is shown that the pattern of geographical variation in species corresponds to the pattern of species ranges, and morphological differences between samples in general are proportional to the geographical distance between them. There is a correlation between the degree of intraspecies differentiation and the species geographical location. The species with "young" geographical ranges have lower level of between-population differences in absolute value and in the expression of clines of variation. There is a weak relation between the contribution of metric features in intraspecies variation and interspecies differences.

Мінливість є однією з головних особливостей біосистем і проявляється на всіх рівнях їх інтеграції: від варіацій у послідовностях нуклеотидів до структури фауністичних комплексів. Одними з основних типів мінливості є мінливість внутрішньопопуляційна (відмінності особин) та мінливість географічна (відмінності підвидів). Мінливість є основою стабільності біосистем у змінному середовищі [1] і матеріалом для їх еволюційної диференціації. Остання є основою формування біорізноманіття, і цей перехід — від мінливості (континуальність) до власне різноманіття (дискретність) — є ключовим у розумінні механізмів еволюції таксономічного різноманіття.

Значна частина біорізноманіття є прихованою (криптичне різноманіття), і його проявами є види-двійники, аловиди та квазівиди, число яких серед різних груп тварин сягає 20–40 % їх обсягу [2 та ін.]. Такі найбільш низькі рівні таксономічної диференціації є головними об'єктами при вивченні початкових етапів еволюції видового різноманіття, для опису і аналізу якого запропоновано численні концепції виду і гіпотези видоутворення [3]. Погляди автора на ці проблеми пов'язані з уявленнями про вид як динамічну систему, змінну в просторі й часі, однією з ключових ознак якого є географічний ареал. На цих засадах сформовано уявлення про роль динаміки ареалів у процесах видоутворення, у тому числі концепцію транзитивних таксономічних систем, інвазійну модель видоутворення та ампліфікаційну концепцію виду [4 та ін.].

Одним з головних питань у цій царині є з'ясування зв'язку між рівнями морфологічної та географічної диференціації в групах близьких видів, і задачами цього дослідження стали: 1) оцінка структури географічної мінливості в межах видів та її відповідності структурі їхніх ареалів; 2) порівняння рівнів морфологічної схожості вибірок з їх просторовою віддаленістю; 3) оцінка зв'язку між ступенем внутрішньовидової диференціації та географічною локалізацією видів; 4) аналіз зв'язку між внеском морфометричних ознак у внутрішньовидову диференціацію та у міжвидові відмінності.

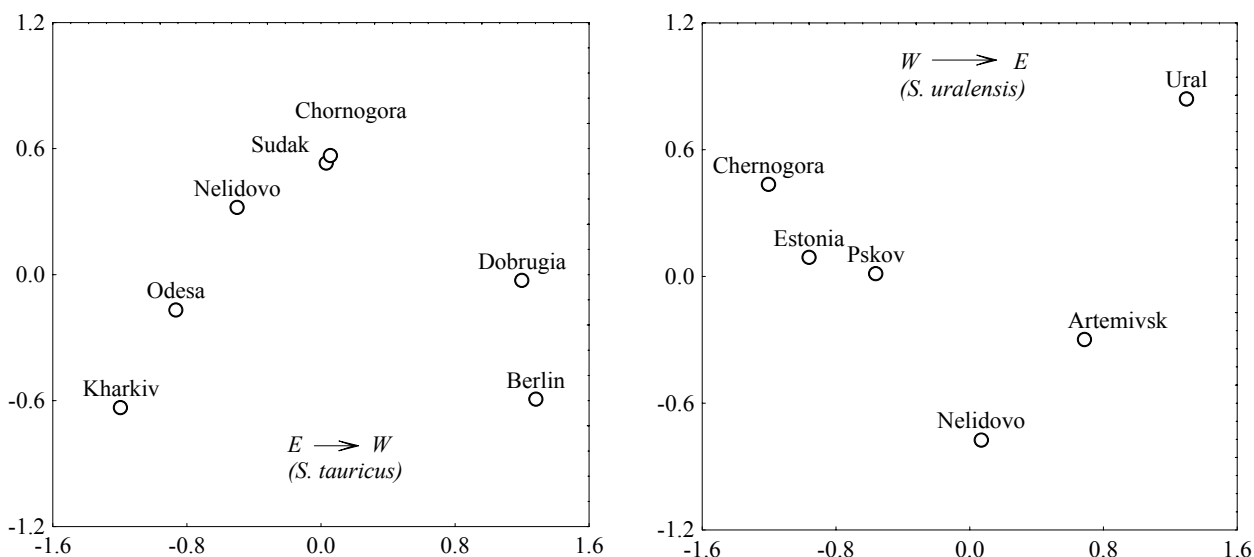


Рис. 1. Багатовимірне шкалювання вибірових середніх значень 14 краніометричних ознак у двох широко поширених видів — *Sylvaemus tauricus* (ліворуч) і *S. uralensis* (праворуч)

Матеріал і методика дослідження. Для аналізу обрано рід *Sylvaemus* (лісові миші), представлений у нашій фауні найбільшою за обсягом групою широкоареальних видів-двійників і морфологічно близьких видів [5–7]. Як морфологічні ознаки обрано виміри черепа, що є найбільш інформативними при вивченні мінливості ссавців [8]. Вибірки сформовано на основі колекцій Національного науково-природничого музею НАН України (Київ) і Зоологічного музею Київського національного університету ім. Тараса Шевченка, а також бази краніометричних даних щодо мінливості близьких видів, створеної автором при підготовці спеціальних публікацій [9, 10 та ін.].

Добір матеріалу проведено так, щоб виключити вплив вікової мінливості [11], і для аналізу взято лише черепа дорослих особин. Схема вимірів включає 14 ознак [10], досліджених на 21 вибірці чотирьох видів (табл. 1), загальний обсяг матеріалу склав 361 зразок і 5054 вимірів. Для всіх видів розраховано матриці евклідових дистанцій, які оброблено методом багатовимірного шкалювання. Рівні морфометричної диференціації вибірок оцінено за коефіцієнтом дивергенції Майра, CD , та індексом Царапкіна, що фактично є коефіцієнтом варіації часткових CD [12, 13]. На підставі цих даних розглянуто зв'язок між морфологічними і географічними дистанціями та внески ознак у внутрішньо- і міжвидові відмінності. Середні значення CD розраховано за модулем.

Структура географічної мінливості досліджена з використанням алгоритму багатовимірного шкалювання на прикладі двох найбільш поширених у Східній Європі видів *Sylvaemus*: *S. tauricus* та *S. uralensis*. Результати аналізу свідчать про високу відповідність між структурою схожості вибірок та їхніми просторовими взаємозв'язками (рис. 1): загалом полігон розподілу вибірок повторює мапу з позначенням місць походження зразків (при відповідній орієнтації схеми, показаній на рис. 1 стрілками). Очевидно, що географічна мінливість має виражену спрямованість. Можна припустити, що чим більшим є ареал виду, тим більш мінливим є і сам вид (але це не завжди так: див. далі). Характер географічної мінливості пов'язаний із спрямованими змінами розмірів тварин у певному напрямку і з відсутністю перешкод для формування континуальної мінливості, при якій кожна географічна популяція по суті є гібридною між двома суміжними з нею популяціями.

Таблиця 1. Виміри тіла і черепа географічних форм чотирьох видів роду *Sylvaemus*

Ознака	Опис ознаки	<i>Sylvaemus arianus</i>			
		Асканія	Крим	Кавказ	Копетдаг
CBL	Кондилобазальна довжина	21,72 ± 0,50	22,62 ± 0,43	23,35 ± 0,68	23,48 ± 0,58
IOR	Міжорбітальна ширина	3,98 ± 0,14	4,05 ± 0,11	4,24 ± 0,10	4,13 ± 0,08
BCB	Слухова ширина	10,38 ± 0,17	10,71 ± 0,20	10,91 ± 0,19	10,87 ± 0,20
ZYG	Вилична ширина	11,17 ± 0,42	11,94 ± 0,43	11,92 ± 0,63	11,78 ± 0,38
HCB	Слухова висота	8,51 ± 0,21	8,67 ± 0,19	8,78 ± 0,21	8,65 ± 0,25
BOC	Потилична ширина	5,64 ± 0,13	5,83 ± 0,11	6,00 ± 0,16	5,95 ± 0,15
LBU	Довжина барабана	4,63 ± 0,15	4,73 ± 0,14	4,91 ± 0,16	4,83 ± 0,08
HRO	Висота рострума	5,64 ± 0,15	5,98 ± 0,17	6,00 ± 0,20	5,78 ± 0,15
M13	Довжина молярів	3,60 ± 0,09	3,75 ± 0,09	3,91 ± 0,09	3,88 ± 0,09
M11	Ширина між молярами	4,84 ± 0,13	5,03 ± 0,10	5,18 ± 0,12	5,25 ± 0,13
DIA	Верхня діастема	5,95 ± 0,28	6,42 ± 0,19	6,53 ± 0,21	6,53 ± 0,24
LNA	Довжина носових кісток	8,48 ± 0,30	9,03 ± 0,27	9,23 ± 0,31	9,22 ± 0,29
LFI	Довжина різцевих отворів	4,45 ± 0,23	4,87 ± 0,18	4,97 ± 0,19	5,15 ± 0,13
BFI	Ширина різцевих отворів	1,63 ± 0,08	1,62 ± 0,07	1,70 ± 0,05	1,67 ± 0,07
n	Обсяг вибірки	7	23	21	6

Ознака	<i>Sylvaemus tauricus</i>					
	Берлін	Крим	Дунай	Валдай	Карпати	Харків
CBL	26,04 ± 1,16	26,05 ± 0,54	25,27 ± 0,77	26,39 ± 0,77	25,90 ± 0,72	26,80 ± 0,90
IOR	4,40 ± 0,17	4,25 ± 0,11	4,30 ± 0,32	4,28 ± 0,10	4,38 ± 0,19	4,50 ± 0,20
BCB	11,88 ± 0,54	11,80 ± 0,25	11,74 ± 0,54	12,06 ± 0,34	11,88 ± 0,32	12,10 ± 0,50
ZYG	13,28 ± 0,79	13,17 ± 0,49	12,96 ± 1,09	13,78 ± 0,69	12,97 ± 0,69	14,00 ± 0,90
HCB	9,82 ± 0,37	9,75 ± 0,26	9,60 ± 0,25	9,92 ± 0,24	9,91 ± 0,18	9,90 ± 0,40
BOC	6,50 ± 0,34	6,38 ± 0,13	6,33 ± 0,56	6,43 ± 0,17	6,47 ± 0,18	6,60 ± 0,30
LBU	5,64 ± 0,37	5,51 ± 0,12	5,50 ± 0,24	5,44 ± 0,13	5,47 ± 0,10	5,70 ± 0,20
HRO	6,66 ± 0,50	6,69 ± 0,21	6,43 ± 0,32	6,72 ± 0,26	6,70 ± 0,24	6,80 ± 0,40
M13	4,30 ± 0,10	4,23 ± 0,10	4,24 ± 0,13	4,21 ± 0,12	4,34 ± 0,09	4,30 ± 0,10
M11	5,64 ± 0,44	5,55 ± 0,15	5,53 ± 0,19	5,56 ± 0,10	5,67 ± 0,14	5,80 ± 0,50
DIA	7,70 ± 0,59	7,49 ± 0,25	7,42 ± 0,52	7,68 ± 0,44	7,61 ± 0,27	8,00 ± 0,50
LNA	10,80 ± 0,64	10,71 ± 0,40	10,51 ± 0,61	10,94 ± 0,45	10,48 ± 0,41	11,10 ± 0,60
LFI	5,90 ± 0,58	5,49 ± 0,20	5,58 ± 0,36	5,82 ± 0,31	5,92 ± 0,23	6,00 ± 0,70
BFI	2,04 ± 0,17	2,03 ± 0,09	1,87 ± 0,18	2,06 ± 0,12	2,09 ± 0,08	2,20 ± 0,10
n	28	15	11	21	9	19

Ознака	<i>Sylvaemus sylvaticus</i>					
	Швеція	Берлін	Закарпаття	Добруджа	Бессарабія	Поділля
CBL	22,86 ± 0,52	22,14 ± 0,46	22,31 ± 0,53	23,86 ± 0,64	22,94 ± 0,63	22,70 ± 0,45
IOR	4,02 ± 0,15	3,91 ± 0,13	4,09 ± 0,12	4,09 ± 0,14	4,07 ± 0,15	4,02 ± 0,09
BCB	10,93 ± 0,26	10,68 ± 0,27	10,53 ± 0,17	11,11 ± 0,20	10,90 ± 0,21	10,65 ± 0,14
ZYG	11,76 ± 0,28	11,41 ± 0,23	11,33 ± 0,36	12,42 ± 0,37	11,80 ± 0,29	11,46 ± 0,18
HCB	8,81 ± 0,21	8,80 ± 0,24	9,10 ± 0,18	9,11 ± 0,26	9,16 ± 0,29	8,99 ± 0,24
BOC	5,82 ± 0,17	5,57 ± 0,15	5,81 ± 0,11	5,82 ± 0,25	5,75 ± 0,15	5,72 ± 0,13
LBU	4,97 ± 0,15	4,82 ± 0,15	4,77 ± 0,12	4,88 ± 0,14	4,81 ± 0,13	4,71 ± 0,12
HRO	6,11 ± 0,15	5,69 ± 0,17	5,81 ± 0,17	6,12 ± 0,18	5,88 ± 0,18	5,88 ± 0,17
M13	3,66 ± 0,09	3,75 ± 0,17	3,72 ± 0,10	3,83 ± 0,13	3,78 ± 0,10	3,74 ± 0,08
M11	5,24 ± 0,13	5,25 ± 0,15	5,18 ± 0,13	5,48 ± 0,14	5,30 ± 0,11	5,24 ± 0,09
DIA	6,46 ± 0,38	6,31 ± 0,13	6,34 ± 0,20	6,95 ± 0,32	6,53 ± 0,22	6,54 ± 0,20
LNA	8,91 ± 0,38	9,04 ± 0,23	9,22 ± 0,32	9,69 ± 0,39	9,28 ± 0,27	9,22 ± 0,39
LFI	5,33 ± 0,33	5,14 ± 0,24	5,43 ± 0,22	5,49 ± 0,25	5,18 ± 0,25	5,47 ± 0,34
BFI	1,90 ± 0,12	1,70 ± 0,10	1,72 ± 0,11	1,86 ± 0,17	1,72 ± 0,12	1,74 ± 0,09
n	13	18	12	22	18	11

Закінчення табл. 1 на с. 174

Ознака	<i>Sylvaemus uralensis</i>				
	Донецьк	Урал	Валдай	Естонія	Карпати
CBL	21,31 ± 0,60	22,59 ± 0,85	21,75 ± 0,64	21,08 ± 1,03	21,12 ± 0,65
IOR	3,86 ± 0,14	3,97 ± 0,13	3,80 ± 0,14	3,93 ± 0,14	3,76 ± 0,12
BCB	10,21 ± 0,22	10,41 ± 0,30	10,31 ± 0,23	10,16 ± 0,36	10,01 ± 0,24
ZYG	10,92 ± 0,47	10,58 ± 0,78	11,28 ± 0,47	10,77 ± 0,90	10,51 ± 0,42
HCB	8,46 ± 0,23	8,59 ± 0,78	8,54 ± 0,24	8,60 ± 0,24	8,46 ± 0,21
BOC	5,48 ± 0,14	5,57 ± 0,08	5,51 ± 0,16	5,49 ± 0,17	5,43 ± 0,14
LBU	4,58 ± 0,22	4,74 ± 0,15	4,62 ± 0,14	4,53 ± 0,17	4,53 ± 0,10
HRO	5,50 ± 0,17	5,95 ± 0,28	5,61 ± 0,15	5,57 ± 0,20	5,40 ± 0,15
M13	3,45 ± 0,08	3,50 ± 0,07	3,29 ± 0,14	3,35 ± 0,08	3,31 ± 0,11
M11	4,89 ± 0,13	5,14 ± 0,15	4,96 ± 0,14	4,90 ± 0,20	4,76 ± 0,10
DIA	6,15 ± 0,27	6,81 ± 0,43	6,90 ± 0,35	6,16 ± 0,39	6,32 ± 0,21
LNA	8,54 ± 0,29	9,60 ± 0,40	8,96 ± 0,36	8,31 ± 0,42	8,22 ± 0,49
LFI	4,37 ± 0,20	4,93 ± 0,24	4,58 ± 0,28	4,50 ± 0,29	4,49 ± 0,29
BFI	1,51 ± 0,10	1,56 ± 0,11	1,55 ± 0,13	1,54 ± 0,11	1,38 ± 0,09
n	32	17	20	15	13

Тому вибірки з близько розташованих частин ареалу є більш подібними порівняно з віддаленими. Проте цей зв'язок не завжди прямолінійний. Певне “розтягування” або “стискання” морфологічних дистанцій між географічними формами (ефект кривого люстерка: див. рис. 1) свідчить про порушення такої неперервності. У більшості випадків південні вибірки різняться більше порівняно з північними при одних і тих самих географічних відстанях між ними¹. Можна припустити, що формування і диференціація більш північних популяцій в межах кожного виду, як і формування структури географічної мінливості у більш північних видів, проходили повільнішими темпами або відбувалися недавно. Відповідний аналіз при міжвидових порівняннях проведено далі.

Морфологічну та географічну дистанції проаналізовано на відповідність їхню одна одній для всіх пар внутрішньовидових порівнянь на основі розрахунку *CD* та географічної відстані між місцями походження вибірок (табл. 2). Аналіз свідчить про наявність чіткої залежності між досліджуваними показниками у одних видів і відсутність такої залежності у інших (рис. 2). За цими залежностями види формують закономірний ряд: *uralensis* > *arianus* > *sylvaticus* > *tauricus*, який загалом збігається з одновимірною моделлю формування міжвидових відмінностей і виразності у видів родових ознак [9]. Цей ряд збігається з рівнем просунутості на північ видових ареалів: більш однорідними є види, що населяють Східноєвропейську рівнину (тобто постгляціальну зону, що є зоною недавньої інвазії), а найбільш диференційованими є більш південні види. Крім того, дані свідчать про узгодженість напрямків мінливості між різними видами.

Внески ознак у міжвидові відмінності. У наведеному ряду видів закономірно змінюється не тільки рівень їх географічної мінливості (рівень диференціації географічних рас), але й розмах мінливості окремих ознак (табл. 3). Найменш мінливим у географічному плані виявився вид *S. tauricus*, а найбільш диференційованим — *S. uralensis*. При цьому спостерігається явище, відмічене для всіх двійникових комплексів загалом [13]: зростання міжвидових відмінностей (середніх *CD* для всього набору ознак) веде до диференціації ознак за їхнім внеском у ці відмінності.

¹ Раніше подібне з'ясовано автором при вивченні мінливості родів *Terricola* та *Arvicola*.

Таблиця 2. Географічна відстань (км) та морфологічні дистанції (*CD*) між вибірками одного виду

Пари порівнянь	км	<i>CD</i>	Пари порівнянь	км	<i>CD</i>
<i>S. tauricus</i>			Швеція – Закарпаття		
Берлін – Крим	1700	0,38	Швеція – Добруджа	1800	1,03
Берлін – Дунай	1400	0,52	Швеція – Бессарабія	1740	0,70
Берлін – Валдай	1350	0,39	Швеція – Поділля	1400	1,53
Берлін – Карпати	940	0,25	Берлін – Закарпаття	860	1,23
Берлін – Харків	1620	0,44	Берлін – Добруджа	1460	1,73
Крим – Дунай	420	0,41	Берлін – Бессарабія	1400	0,84
Крим – Валдай	1260	0,52	Берлін – Поділля	1200	0,71
Крим – Карпати	900	0,65	Закарпаття – Добруджа	600	1,39
Крим – Харків	570	0,97	Закарпаття – Бессарабія	570	0,70
Дунай – Валдай	1170	0,69	Закарпаття – Поділля	510	0,50
Дунай – Карпати	570	0,67	Добруджа – Бессарабія	150	0,98
Дунай – Харків	750	1,01	Добруджа – Поділля	540	1,35
Валдай – Карпати	1080	0,55	Бессарабія – Поділля	450	0,55
Валдай – Харків	810	0,63	<i>S. uralensis</i>		
Карпати – Харків	960	0,72	Донецьк – Урал	1710	1,29
<i>S. arianus</i>			Донецьк – Валдай	990	0,76
Асканія – Крим	190	1,48	Донецьк – Естонія	1350	0,37
Асканія – Кавказ	1100	2,27	Донецьк – Карпати	1050	0,72
Асканія – Копетдаг	2100	2,11	Урал – Валдай	1710	0,94
Крим – Кавказ	1000	0,99	Урал – Естонія	2070	1,16
Крим – Копетдаг	2050	0,99	Урал – Карпати	2520	1,70
Кавказ – Копетдаг	1000	0,53	Валдай – Естонія	360	0,64
<i>S. sylvaticus</i>			Валдай – Карпати	1080	1,05
Швеція – Берлін	800	0,99	Естонія – Карпати	1080	0,56

Таблиця 3. Середні значення коефіцієнтів дивергенції (*CD*) при між- і внутрішньовидових порівняннях та мінливість *CD* для всього комплексу ознак *

Метрична ознака	Міжвидові порівняння	Порівняння географічних форм у межах виду			
		<i>sylvaticus</i>	<i>tauricus</i>	<i>arianus</i>	<i>uralensis</i>
CBL	3,17	1,29	0,75	2,18	0,95
IOR	1,77	0,66	0,64	1,36	0,83
BCB	2,80	1,53	0,41	1,82	0,71
ZYG	2,10	1,85	0,66	1,03	0,67
HCB	2,58	0,73	0,53	0,66	0,27
BOC	2,52	0,70	0,41	1,74	0,48
LBU	2,91	0,69	0,62	1,26	0,67
HRO	2,27	1,30	0,42	1,31	1,17
M13	4,47	0,59	0,58	2,36	1,19
M11	2,22	1,10	0,44	2,19	1,19
DIA	1,88	1,33	0,55	1,52	1,28
LNA	2,51	1,00	0,58	1,66	1,72
LFI	2,37	0,73	0,67	2,09	0,96
BFI	2,66	0,73	0,96	0,79	0,77
Середнє	2,59	1,02	0,59	1,57	0,92
Варіація, %	25,7	38,4	25,8	33,9	40,5
Порівнянь	6	15	15	6	10

Примітка. Напівжирним шрифтом виділено п'ять найвагоміших ознак для кожної серії порівнянь.

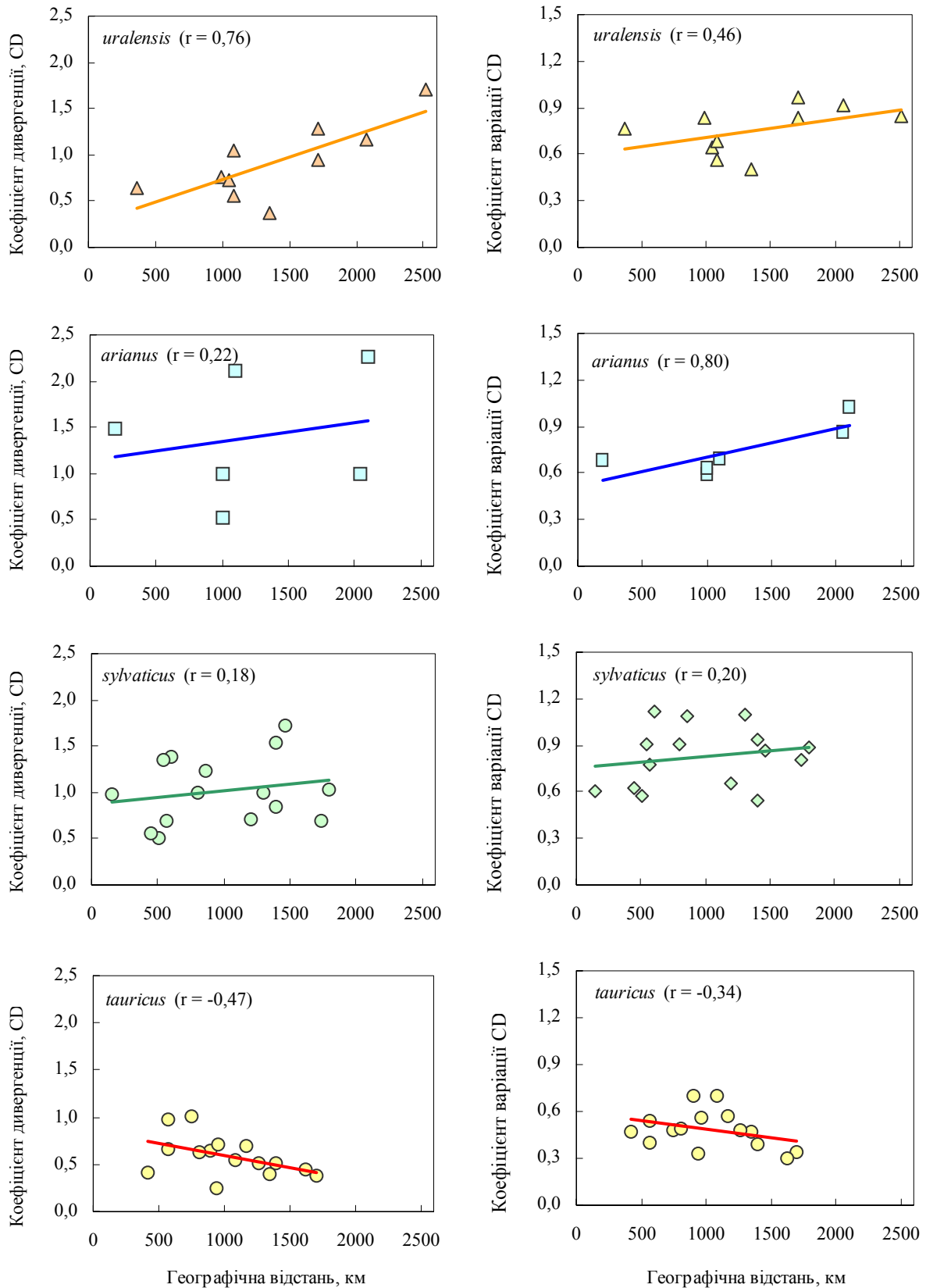


Рис. 2. Залежність рівня відмінностей географічних популяцій чотирьох видів роду *Sylvaemus* від географічної відстані між ними (за даними табл. 2). Ліворуч — порівняння за середніми модальними значеннями *CD* (зміни розмірів черепа), праворуч — за коефіцієнтом варіації абсолютних значень *CD* (зміни форми черепа)

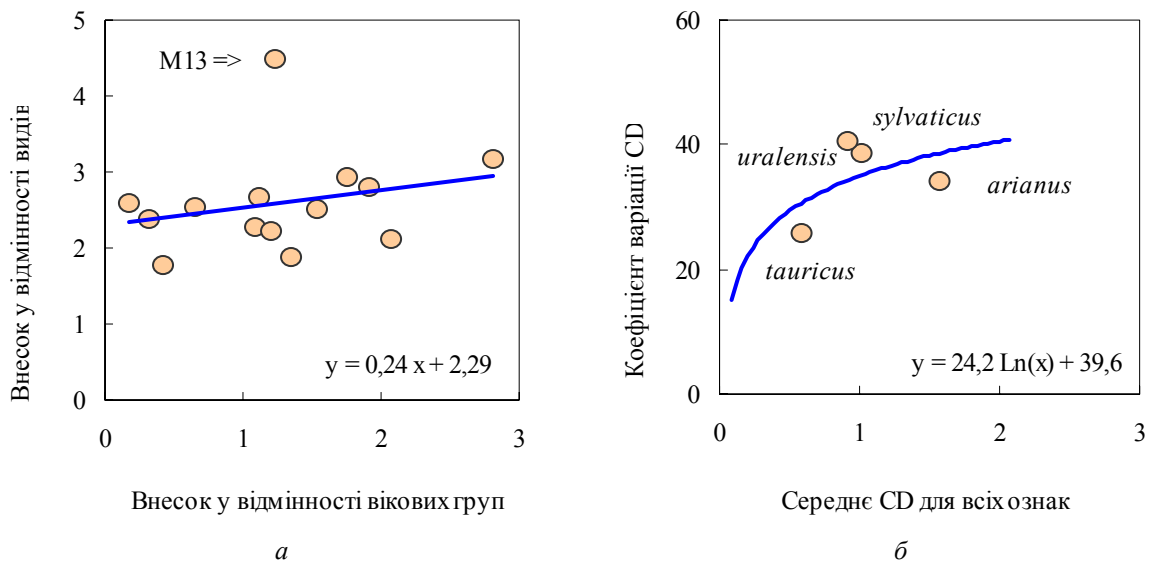


Рис. 3. Еволюційна “поведінка” краніометричних ознак при внутрішньовидовій (а) та міжвидовій (б) диференціації: а — зв’язок між внеском ознак у відмінності вікових груп (subadultus/adultus з асканійської вибірки *S. arianus*) та середнім значенням *CD* при міжвидових порівняннях; б — зв’язок між середнім значенням *CD* для всього комплексу ознак та коефіцієнтом варіації *CD* при внутрішньовидових порівняннях (за даними табл. 3)

Іншими словами, схожість географічних рас проявляється за всім комплексом ознак і йде переважно за рахунок вікової мінливості (рис. 3, а), а відмінності видів накопичуються за рахунок лише окремих ознак (див. табл. 3). Відповідно, коефіцієнт варіації значень *CD* є найменшим у найбільш однорідних видів (див. рис. 3, б), і прямого зв’язку між внеском одних і тих самих ознак у внутрішньо- і міжвидові відмінності не виявлено. Загалом, міжвидові порівняння виявилися у 2,5 рази більшими ($CD = 2,59$) порівняно з внутрішньовидовими ($0,59-1,57$) (див. табл. 3).

Топографія відмінностей. Очевидно, що відмінності між дослідженими видами загалом невеликі і формуються за рахунок змін окремих ознак (див. табл. 3). Серед останніх провідне місце займають такі п’ять: довжина верхнього ряду кутніх зубів ($CD = 4,47$), кондиллобазальна довжина черепа (3,17), довжина слухового барабану (2,91), ширина мозкової капсули (2,80), ширина різцевих отворів (2,66). Інші ознаки дають $CD = 1,77...2,58$. Найбільш значущі ознаки пов’язані із вимірами зубної системи і загальними розмірами черепа (рис. 4), що відповідає моделі Хатчінсона про диференціацію близьких видів за ознаками, пов’язаними з трофікою (див. [4, 14, 15]).

При внутрішньовидових порівняннях географічна мінливість видів йде за іншим комплексом ознак, і у різних видів такі набори ознак відрізняються, що свідчить про видоспецифічність мінливості (див. табл. 3). Зокрема, у *S. sylvaticus* і *S. tauricus* у першу п’ятірку входять ознаки, що визначають загальні розміри черепа. У *S. uralensis* та *S. arianus* мінливість формується насамперед за рахунок розмірів і пропорцій зубної системи (довжини і ширини зубних рядів, довжина діастеми), у них же внутрішньовидова морфологічна диференціація найбільш скорельована ($r = 0,5...0,8$) з географічною диференціацією популяцій (див. рис. 2). Такі відмінності видових “стратегій”, як і відмінності у наборах провідних ознак при внутрішньо- та міжвидових порівняннях, визначають відсутність високої і достовірної кореляції між внесками ознак у міжвидові відмінності у та внутрішньовидову диференціацію.

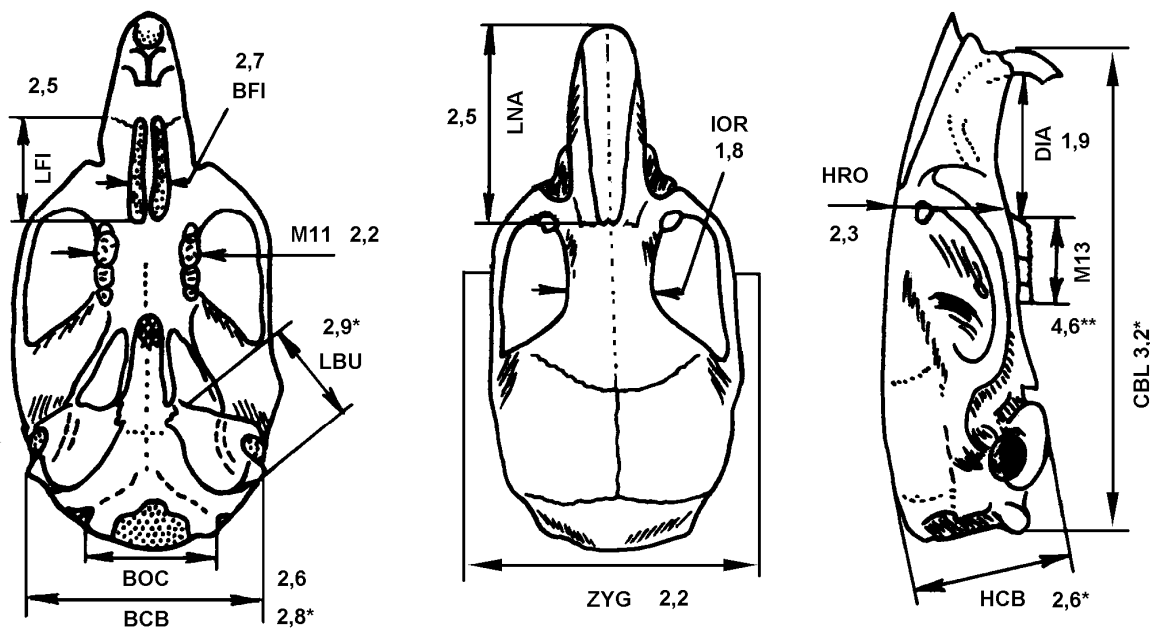


Рис. 4. Схема вимірів черепа *Sylvaemus* (за [10]) з позначенням середніх значень *CD* за всім комплексом міжвидових порівнянь (за даними табл. 3)

Отже, види, що мають великі, стабільні і диференційовані ареали, формують більшу кількість рас і є більш мінливими. Їх прикладом, зокрема, є *S. arianus* та *S. uralensis*, які, як не дивно, були визнані лише в останні десятиліття і при тому включають кожний по кілька аловидів. Натомість, види, ареали яких охоплюють великі нещодавно заселені ними території, зокрема постгляціальну зону Східної Європи, виявляються значно більш однорідними за морфологічними ознаками (*S. tauricus*, *S. sylvaticus*). Це черговий раз засвідчує той факт, що ареал як такий є однією з ключових ознак виду, яка визначає характер мінливості багатьох інших видових ознак.

Розбіжності у наборах провідних ознак у різних видів та відмінності видів за дисперсією внесків ознак у внутрішньовидову мінливість (див. табл. 3) підтверджують висловлену автором гіпотезу про шляхи формування відмінностей у близьких видів [11, 13]: ранні етапи диференціації супроводжуються формуванням невеликих відмінностей за ознаками, пов'язаними з ростом, і такі зміни є загалом пропорційними (невисокі і подібні значення *CD*); натомість подальше нарощення відмінностей йде за рахунок лише окремих ознак (високі і різні значення *CD*), що супроводжується загальним зростанням коефіцієнтів дивергенції і збільшенням варіації цих коефіцієнтів.

Автор висловлює щирі вдячність К. Кавун (Міжнародний Соломонів університет) за допомогу при проведенні дослідження, С. Золотухіній (Національний науково-природничий музей НАН України), Ж. Розорі та О. Зикову (Київський національний університет ім. Тараса Шевченка) за наданий для аналізу матеріал, проф. І. Ємельянову, О. Корнюшину, В. Пескову та І. Дзевєрину (Інститут зоології НАН України) за цінні зауваження при обговоренні результатів і підготовці рукопису до друку.

1. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – Киев, 1999. – 168 с.
2. Майр Э. Зоологический вид и эволюция. – Москва: Мир, 1968. – С. 1–597.
3. Воронцов Н. Н. Развитие эволюционных идей в биологии. – Москва: Прогресс–Традиция, 1999. – 640 с.
4. Загороднюк І. В. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців // Доп. НАН України. – 2003. – № 11. – С. 179–187.

5. Воронцов Н. Н., Боескоров Г. Г., Межжерин С. В. и др. Систематика лесных мышей подрода *Sylvaemus* Кавказа (Rodentia, Muridae, *Apodemus*) // Зоол. журн. – 1992. – 71, вып. 3. – С. 119–131.
6. Ларина Н. И. К вопросу о диагностике близких видов – лесной и желтогорлой мышей // Зоол. журн. – 1958. – 26, вып. 4. – С. 34–42.
7. Межжерин С. В. Ревизия мышей рода *Apodemus* (Rodentia, Muridae) Северной Евразии // Вестн. зоологии. – 1997. – 31, № 4. – С. 29–41.
8. Simionescu V. Variations géographiques et clinales sur des espèces du sous-genre *Sylvaemus* Ognev et Worobiev, 1923 (Rodentia) en Europe // Symposium Theriologicum 2 (Brno). – Praha: Academia, 1974. – P. 155–171.
9. Загороднюк И. В., Боескоров Г. Г., Зыков А. Е. Изменчивость и таксономический статус степных форм мышей рода *Sylvaemus* (*falzfeini* – *fulvipectus* – *hermonensis* – *arianus*) // Вестн. зоологии. – 1997. – 31, № 5–6. – С. 37–56.
10. Загороднюк И. В., Федорченко А. А. Мыши рода *Sylvaemus* Нижнего Дуная. Сообщение 1. Таксономия и диагностика // Вестн. зоологии. – 1993. – 27, № 3. – С. 41–49.
11. Загороднюк И. В., Кавун К. Ю. Вікова мінливість як основа формування міжвидових відмінностей у гризунів (Muriformes) // Доп. НАН України. – 2000. – № 3. – С. 174–180.
12. Егоров Ю. Е. Механизмы дивергенции. – Москва: Наука, 1983. – 172 с.
13. Загороднюк И. В. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу // Вісник Львів. ун-ту. Сер. Біол. – 2004. – Вип. 38. – С. 21–42.
14. Лашкова Е. И., Дзевежин И. И. Возможная роль межвидовой конкуренции в формировании ареалов лесных мышей *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) // Вестн. зоологии. – 2004. – 34, № 6. – С. 41–46.
15. Hutchinson G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? // The American Naturalist. – 1959. – 93, No 870. – P. 145–159.

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України, Київ

Надійшло до редакції 09.02.2005

Резюме

Загороднюк І. В. Закономірності прояву географічної мінливості у двійникових комплексах ссавців (на прикладі роду *Sylvaemus*) // Доповіді Національної академії наук України, 2005, № 9, С. 171–179. — Досліджено зв'язок між рівнями морфологічної та географічної диференціації всередині виду і між близькими видами. З цією метою проаналізовано мінливість 14 краніометричних ознак у 21 географічній вибірці 4-х близьких видів роду *Sylvaemus*. Віддаленість вибірок змінювалась від 150 до 2520 км, метрикою порівнянь служила Евклідова дистанція та коефіцієнт дивергенції Майра. Показано, що структура географічної мінливості видів відповідає структурі видових ареалів, і морфологічні відмінності між вибірками загалом пропорційна географічній відстані між ними. Існує зв'язок між ступенем внутрішньовидової диференціації та географічною локалізацією видів. Види з «молодими» ареалами мають значно нижчий рівень міжпопуляційних відмінностей як за абсолютною величиною, так і за виразністю клин мінливості. Виявлено слабкий зв'язок між внеском метричних ознак у внутрішньовидову диференціацію та міжвидові відмінності.