

УДК 599: 616.98 (47)

РІЗНОМАНІТТЯ ССАВЦІВ ТА ВИДОВЕ БАГАТСТВО ГІЛЬДІЙ

І. В. ЗАГОРОДНЮК

Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій. — І. В. Загороднюк. — Розглянуто структуру гільдій з огляду на концепцію лімітуючої схожості для відповіді на питання: чому так мало двійників серед великих тварин і багато серед дрібних? На прикладі теріофауни України показано, що гільдії консументів I–II порядку характеризуються чітким розходженням близьких видів за розмірами тіла на величину, близьку до сталої Хатчинсона. Коефіцієнти кореляції між фактичними і теоретичними значеннями розмірів тіла у гільдях становлять $r = 0,91–0,99$. За суто статистичними закономірностями кількість кроків у бік зменшення є більшою порівняно зі збільшенням розмірів, а абсолютні розмірні відмінності у суміжних видів є меншими при малих розмірах тіла. Відповідно, великі види є добре відмінними, натомість серед дрібних тварин виявляються групи близьких видів, що мало різняться за розмірами. Докладно розглянуто розмірні і позарозмірні шляхи уникнення конкуренції.

Ключові слова: різноманіття, структура угруповань, види-двійники, вразливі види, динаміка складу фауни.

Адреса: Лабораторія екології тварин і біогеографії, Луганський національний університет імені Тараса Шевченка; абон. скр. 48, Луганськ, 91011, Україна. E-mail: zoozag@ukr.net.

Mammal diversity and species richness of guilds. — I. V. Zagorodniuk. — Pattern of animal guilds is investigated with relation to concept of limiting similarity to answer the question: why so few closed species among large animals and why it is a lot of siblings among small animals? For mammals of Ukrainian fauna it is shown, that assemblages of middle-size and large herbivore rodents, ungulates and carnivores are characterized by clear divergence of closed species in body size with step closed to Hutchinson's constant. Coefficients of correlation between fact and theoretical values of body size in guilds make $r = 0,91–0,99$. Due to statistical regularities, number of steps for reduction of sizes is higher in comparison with increasing of sizes, and absolute size differences between neighbor species is smaller under small body size. Accordingly, large species are well-differenced, whilst among small animals there are groups of very closed species, that have a little differences in body size. Size and extra-size ways for avoidance of competition are analyzed in details.

Key words: diversity, pattern of community, sibling-species, endangered species, dynamics of fauna composition.

Address: Laboratory of Animal Ecology and Biogeography, Taras Shevchenko's Luhansk National University; P. O. Box 48, Luhansk, 91011, Ukraine. E-mail: zoozag@ukr.net.

Вступ

до 50-річчя виходу праці Дж. Хатчинсона «Поклоніння Святій Розалії» (1959)

Головне питання, що спонукало автора до цього дослідження, – чому так мало двійників серед великих тварин і багато серед дрібних тварин?

Різноманіття форм живого найчастіше проявляється у розмірній диференціації близьких видів, у тім числі видів одного роду або однієї родини, що мешкають на одній і тій самій території в один час. Розмірна диференціація близьких видів в умовах симпатрії знаходить своє пояснення в механізмах уникнення конкуренції [2]. Це особливо яскраво проявляється у всіх прикладах, коли розмірні особливості видів прямо або опосередковано пов'язані з трофікою [52]. У подальших викладах будемо виходити з тлумачення конкуренції як змагання за користування певним ресурсом (просторовим або трофічним), а «мети» конкуренції – як можливості прирощення частки контрольованого видом ресурсу та зменшення ризику загибелі особин чи всієї популяції.

Отже, в основі конкуренції лежить система взаємин особин одного (внутрішньовидова) або різних видів (міжвидова конкуренція), спрямована на збільшення життєздатності популяції.

Одним з прямих доказів конкуренції в диверсикології визнають факт уникнення близькими видами симпатрії (поширення в одному ареалі), внаслідок чого кількість близьких видів в одному угрупованні виявляється значно меншою за загальну кількість відомих видів відповідної систематичної групи. Так, два найбагатші за видовим складом роди ссавців – *Microtus* (нориці) та *Myotis* (нічниця) – представлені у світовій фауні кожний бл. 80–100 видами, у фауні Європи – бл. 20–25 видами, у фауні України – 10–15 видами, а в кожній локальній фауні (напр., у певному заповіднику) – лише 2–3 «місцевими» видами різних підродів, виконуючи при цьому відповідні екосистемні функції відповідної гільдії.

Виходячи з цього, було сформульовано кілька «правил», що відображають закономірності формування гільдій, і одним з них є те, що в одному угрупованні може жити обмежена кількість видів одного роду (тобто однієї гільдії). Проведене автором дослідження дозволяє говорити про те, що таке обмеження далеко не завжди є фіксованим (напр., 6 видів), що пов'язано з розмірами тварин, і не завжди стосується «роду», а часом лише групи видів або, навпаки, цілої родини.

Особливу актуальність цій темі додає те, що частота виявлення видів-двійників також виявляється пов'язаною з розмірними особливостями певних систематичних груп [14]. При цьому самі двійникові пари мають удвічі менші розмірні відмінності, ніж це допускається сталою Хатчінсона, хоча ці відмінності загалом пропорційні ступеню перекривання видових ареалів [25]. Висока частота виявлення двійників серед дрібних ссавців найпростіше може бути пов'язана з малою кількістю доступних для аналізу ознак і зменшенням роздільної здатності методик у міру зменшення розмірів об'єктів аналізу, проте існують і певні загальні закономірності, що не пов'язані з дослідницькою компонентою.

Отже, метою цього дослідження став аналіз відповідності розмірних особливостей ссавців фауни України та суміжних країн до теоретично очікуваних розподілів, що випливають з концепції Хатчінсона про мінімальні відмінності симпатричних видів одного трофічного рівня (тобто видів однієї гільдії), та пошук пояснень невідповідності різних рівнів видового багатства (у т. ч. явища двійниковості) у різнорозмірних групах тварин. Дослідження проведено на прикладі теріофауни України та суміжних країн.

Феномен Хатчінсона

У літературі існує велика кількість спеціальних тлумачень явищ, що пов'язані зі співіснуванням близьких видів і закономірностями входження їх у склад угруповань. Вони відомі під такими назвами, як «правило взаємоприспосованості», «правило вікаріату», «принцип конкурентного виключення Г. Гаузе», «принцип щільного пакування Р. Макартура», «принцип співіснування» (парадокс Дж. Хатчінсона) тощо [36]. Чи не найбільш значимою в екології угруповань є концепція Дж. Хатчінсона про мінімальний рівень схожості видів однієї гільдії та можливості екосистем у формуванні таксономічно щільних угруповань, вперше сформульована 1959 р. [52].

З розвитком цієї концепції пов'язано формування таких наразі широко відомих понять, як «зміщення ознак» («character displacement»), «стала Хатчінсона» («Hutchinson ratio»), «перерозподіл модальних значень» («pattern of overdispersed means»), або «community-wide character displacement»), на жаль, майже не вживаних у вітчизняній літературі (для огляду див. [25]).

Попри певні протиріччя у трактуванні цих понять та їхню слабку статистичну обґрунтованість [50], ці ідеї активно розвиваються і знаходять незмінну підтримку і визнання у працях різних дослідників (напр., [2, 56]). Ключовими положеннями цих ідей є наступні три:

1) близькі види при входженні в одне угруповання можуть співіснувати лише при наявності певного мінімального рівня схожості, або «лімітованої схожості» (поняття «limiting similarity»), первинна відсутність якого може компенсуватися наступним зміщенням (розходженням) ознак (поняття «character displacement»),

2) при наявності вільних суміжних ніш всі види однієї гільдії розходяться вздовж градієнту ключового ресурсу так, що екоморфологічні дистанції між ними стають рівними незалежно від величини відмінностей суміжних пар видів (поняття «community-wide character displacement»),

3) кількість видів однієї гільдії визначається шириною адаптивної зони гільдії і тому є обмеженою, як у зв'язку з обмеженням схожості співіснуючих видів («limiting similarity theory») [54], відомим також як «коефіцієнт Хатчінсона», так і шириною екоморфологічного типу групи (поняття «таксономічної ємності угруповань» і «принцип щільної упаковки угруповань»).

Очевидно, що ці положення визначаються наявним видовим багатством і допустимим рівнем звуження ніш, що, у свою чергу, визначається біологічними особливостями груп. Проте, за інших рівних умов взаємодія видів в угрупованні призводить до двох феноменів: диференціації співіснуючих видів (стала Хатчінсона) та обмеження кількості співіснуючих видів, у т. ч. «правила 6-ти видів» [35]. Суть цих явищ в наступному.

1) Два суміжні види в одному угрупованні відрізняються за середніми значеннями метричних ознак, пов'язаних з використанням провідних ресурсів (насамперед, трофіки), на величину 1,26, тобто види однієї гільдії формують розмірний ряд з кроком, що визначається прогресією $1,26^x$. Ця величина, стала Хатчінсона, є співвідношенням значень метричної ознаки більшого виду до меншого ($HR=L_{big}/L_{small}$) і може розглядатися як частковий прояв відмінностей видів за масою тіла у два рази ($1,26 = \sqrt[3]{2}$).

Подальші дослідження показали відмінності різних груп. Для унгулят в умовах України таким критичним значенням у сучасний період існування фауни є величина «3» [3]. Для малорозмірних тварин число співіснуючих видів одного роду більше (особливо у різних груп комах). У видів-двійників, представлених переважно в групі малорозмірних ссавців (кажани, землерийки, норичі, миші), HR складає лише 1,14 [25].

2) Обмеження кількості співіснуючих видів (зокрема, «правило 6 видів» [35]) впливає з визначення лімітованої схожості: «Допустима схожість співіснуючих видів лімітована, і їхня кіль-

кість обмежена кількістю можливих секцій загальнодоступного для гільдії ресурсу» [55]. Цю тему розглядають з низкою застережень, оскільки ємність екосистем визначається не тільки біологічними особливостями груп, але й факторами середовища: широтою доступного спектру ресурсів, розмірами тварин, типом екосистем (у гідробіонтів показники вищі), гетерогенністю середовища, у тім числі різноманіттям рослинних асоціацій, сталістю температур та вологості, розмірами екосистем і острівними ефектами [2]. У критичних умовах існування і в нестабільних екосистемах спостерігається явище монотипізації вищих таксонів (родів, родин) [10, 27].

Одновимірна модель на прикладі макротеоріофауни України

Відповідно до анонсованої вище сталої Хатчісона приймемо крок міжвидової дистанції за $K=1,26^x$. Тоді для групи макрофітофагів (надряд Ungulata) при умовному стартовому розмірі тварин «1 м» матимемо такий очікуваний ряд у бік збільшення розмірів тіла:

1,00 → 1,26 → 1,58 → 2,00 → 2,52 → 3,17 м.

А що реально? Якщо ми проаналізуємо наявну макротеоріофауну України, то матимемо подібний розмірний ряд. За визначником О. Корнеєва [33] цей ряд у повному обсязі фауни дає такі значення: сарна – 100–130 см, лань – 130–140, кабан – 150–180, олень – 200–250, лось – 250–280, зубр – 300–370 см (табл. 1). Тобто, у аналогічному форматі (за модальними значеннями, в метрах) матимемо наступний розмірний ряд:

1,15 → 1,35 → 1,65 → 2,25 → 2,65 → 3,35 м.

Звісно, сам вибір величини «1 м» для розрахунку теоретичного ряду є довільним, як і збіг рядів за абсолютними значеннями, проте крок у ряду фактичних даних є точно таким, як це передбачається теоретичним рядом. Коефіцієнт кореляції цих двох рядів складає $r = 0,997$.

Подібну до сучасних унгулят закономірність демонструють інші раніше відомі (тепер вимерлі) для нашої фауни види – сайгак, віслук, кулан, тарпан, тур (див. табл. 1). Ряд даних для цієї групи буде подібним до наведеного вище:

1,16 → 1,34 → 1,80 → 2,30 → 2,50 → 3,00 м.

Порівняємо з попереднім рядом:

1,15 → 1,35 → 1,65 → 2,25 → 2,65 → 3,35 м.

Збіг рядів очевидний ($r = 0,989$).

Великі гризуни дають подібні закономірності, що видно з наведених у табл. 1 даних щодо двох їх груп, – суходільних і коловодних фітофагів. Важливо підкреслити, що наведені в таблиці дані стосуються повного складу зазначених груп. Виняток становлять лише тушкан і сліпак, виміри яких близькі до вимірів ховрахів (проте їхня екологічна своєрідність очевидна). Очевидна також і те, що представники останнього рангу («-5») складають не тільки окрему гільдію, але й мають свої суворі вікарні форми (аловиди), добре відомі як серед сліпаків [42], так і ховрахів [19].

Зокрема, в ряду великих степових гризунів маємо наступне (приймемо теоретичну позицію «1» за перше фактичне значення: див. табл. 1):

факт: 20,0 → 28,0 → 50,0 → 65,0 см,

теор.: 20,0 → 25,2 → 35,3 → 66,8 см ($r = 0,91$),

а у гідрофільних гризунів ряд такий:

факт: 18,0 → 34,0 → [43] → 70,0 → 90,0 см,

теор.: 18,0 → 22,7 → 42,8 → 54,2 → 88,2 см,

і коефіцієнт кореляції складає $r = 0,97$.

Важливо підкреслити, що аналогічні одновимірні ряди демонструють й інші проаналізовані групи ссавців нашої фауни. Прикладами є:

- землерийки (Soricidae): мідичі мала, середня і звичайна, рясоніжки мала і водяна,
- кажани (Vespertilionidae): нетопирі малий і лісовий, лилики двоколірний і пізній,
- хижі (Mustelidae): ласка, горностай, норка, тхір (а ще далі – куниця, видра і борсук).

Таблиця 1. Розподіл модальних значень довжини тіла фітофагів: ратичних (Cerviformes) та великорозмірних лісових і гідрофільних гризунів. Для порівняння (ряд 2) подано дані щодо степових гризунів та унгулят *

Теоретичний ряд		Ряд 1 (лісові й гідрофільні гризуни і ратичні)		Ряд 2 (степові гризуни та копитні)	
Ранг в гільдії	Очікуваний розмір, см	Довжина тіла (см)	Середнє (см)	Довжина тіла (см) ***	Середнє (см)
-5	31,5	арвікола (14–21)	18	ховрах (18–22) **	20
-4	39,7	Δ ондатра (32–36)	34	хом'як (24–32)	28
-3	50,0	[вільна ніша]	—	бабак (40–61)	50
-2	63,0	Δ нутрія (60–80)	70	заєць (60–69)	65
-1	79,4	бобер (80–100)	90	[вільна ніша]	—
0	100,0	сарна (100–130)	115	† сайгак ♀ (108–125)	116
+1	126,0	Δ лань (130–140)	135	† сайгак ♂ (123–146)	134
+2	158,8	кабан (150–180)	165	† віслук (160?–200)	180
+3	200,0	олень (200–250)	225	† кулан (200–260)	230
+4	252,0	лось (250–280)	265	† тарпан (220–280)	250
+5	317,6	зубр (300–370)	335	† тур (280–320)	300

* позначення перед назвами видів: Δ — адвентивний, «†» — зниклий на території України; ** в цю позицію потрапляє також тушкан (19–23 см); *** для сайгака, що характеризується розмірною диференціацією статей, наведено дані окремо для кожної статі, як це прийнято у більшості зведень (напр., [37]).

Подібні ряди маємо в інших групах: вечірниця (*Nyctalus leisleri-noctula-lasiopterus*), підковоноси (*Rhinolophus hipposideros-euryale-ferrumequinum*), хом'яків (*Cricetulus-Mesocricetus-Cricetus*), мишаків (*Sylvaemus uralensis-sylvaticus-flavicollis*) тощо. Тобто, у всіх групах ссавців закономірно присутні такі номінації, як «пігмей», «маленький», «середній», «великий», «велетенський», що часто відображено у назвах тварин.

Один з прикладів розподілу близьких видів за розмірами (рід *Nyctalus*) показано на рис. 1.

Усі згадані види «великих» і «середніх» ссавців з числа фітофагів (тобто парнопалі, непарнопалі, немишовидні гризуни), представлені у нашій фауні і наведені в табл. 1, формують закономірні розмірні ряди, послідовність видів в яких доволі чітко збігається з очікуваним розподілом тварин за їхніми розмірами.

Розподіл таких даних показано на рис. 2, який засвідчує не тільки високий збіг фактичних даних з очікуваним (теоретичним) рядом, але й очевидний збіг даних щодо різних систематичних груп (напр., лісових і степових унгулят).

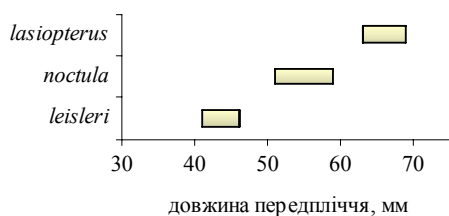


Рис. 1. Приклад зміщення ознак у симпатричних видів: вечірниця мала (*Nyctalus leisleri*), руда (*N. noctula*) і гігантська (*N. lasiopterus*). Відношення середніх розмірів суміжних видів у цьому ряду складає: $HR = 1,26$ та $1,20$. Обидва крайні види ряду є раритетами.

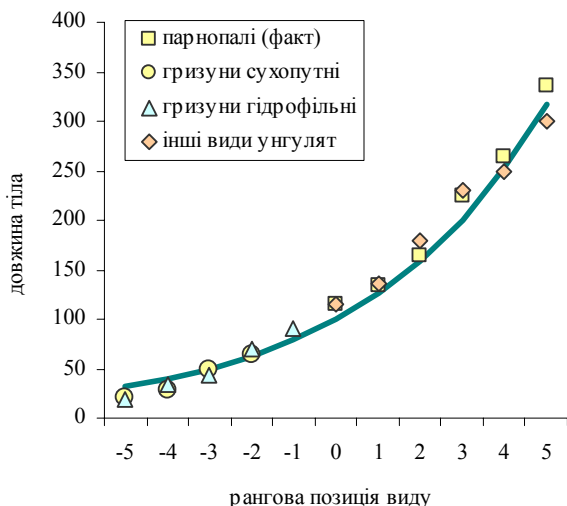


Рис. 2. Крива теоретичних змін розмірів тіла та відповідність їй даних про фактичний склад макротеріофауни України (за даними з табл. 1). Крива теоретичних значень розрахована за сталою Хатчінсона у кожних бік від рангової позиції «0», прийнятої за 1 м.

Різноманіття мікротеріофауни

Подібні до викладених закономірності є і серед менших тварин. Сам феномен «надлишкового» видового багатства серед дрібних тварин відмічений Хатчінсоном, «більшість родів великих наземних тварин включають лише один або два симпатричні види..., проте в тих самих регіонах є роди комах, що включають сотні видів» [52]. Проте, чому в мікрофауні видів більше?

Дослідження двійникових пар й інших проявів криптичного різноманіття ссавців нашої фауни показало, що двійникові комплекси поширені саме в групі мікромамалій (рис. 3), позаяк великорозмірні ссавці представлені аловидами або морфологічно відмінними симпатричними видами. У межах групи двійників «рівень відмінностей мало залежить від розмірів, хоча така тенденція має місце» [25]. Дійсно, у загальному випадку рівень відмінностей між суміжними членами гільдії за коефіцієнтом Хатчінсона не повинен залежати від розмірів. Проте це не зовсім так¹.

Аналіз «поведінки» сталої Хатчінсона в різних розмірних групах дозволяє говорити про те, що на рівень абсолютних відмінностей впливає характер розподілу видів у розмірних рядах: існує феномен непропорційного зменшення рівня метричних відмінностей близьких видів при зменшенні абсолютних розмірів тварин. Справа полягає у прогресії: 5 кроків у бік збільшення розмірів від 1 м дає приріст 2,17 м. Ті самі 5 кроків у бік зменшення розмірів від 1 м дають лише $-0,69$ м, тобто втричі менший рівень «обов'язкових» змін розмірів тварин, що означає наявність *log*-шкали.

Іншими словами, зменшуватися можна значно у більшу кількість разів, ніж збільшуватися. Щоб бачити темп таких змін в ряду від великих до дрібних форм, розглянемо зміни наведеного вище «кратичного» ряду (рис. 2) у бік зменшення розмірів, зробивши 20 кроків від позиції «0».

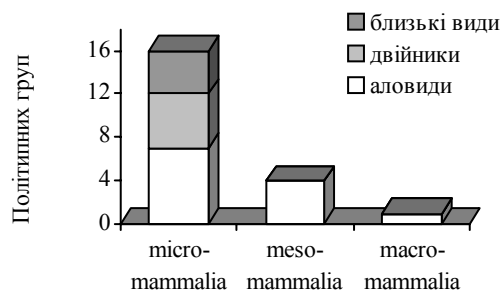


Рис. 3. Число відомих полівидових комплексів серед східноєвропейських ссавців трьох різних розмірних груп: micromammalia (Arvicolidae, Muridae, Vespertilionidae), mesomammalia (Sciuridae, Erinaceidae, Spalacidae), macromammalia (Cervidae) (за [14], з уточн.).

¹ У великорозмірних тварин більша вікова мінливість (довший ріст), і уникнення трансресії екоморфологічних ознак досягається при більших відмінностях середніх значень.

Оцінка відмінностей суміжних видів такого ряду показує закономірне падіння рівня відмінностей суміжних видів у міру зменшення абсолютних їх розмірів (рис. 4). Розраховано це таким самим способом, як і «ратичний» ряд: кожна попередня рейтингова позиція відноситься до наступної як $L_{n-1}=L_n/1,26$. Абсолютна величина змін розмірів кожного наступного виду в розмірному ряду має складати $\Delta = L_n - L_{n-1}$.

Відповідно, величина убування розмірів тіла кожного наступного виду відносно попереднього (Δ) зменшується з кожним кроком у 1,26 рази менше, ніж при попередньому кроці (!).

Очевидно, що отримані розмірний ряд (L_i) і ряд проростів суміжних видів (Δ_i) описуються геометричним розподілом (експоненційна лінія тренду), в якому відбувається прогресивне зменшення абсолютних значень відмінностей суміжних видів (рис. 4). Отже, вже із суто статистичних причин дрібні тварини мають більше можливостей для формування багатовидових асамблей порівняно з великими. Вони ж мають і більше систем уникнення конкуренції, що аналізується далі. Цей висновок збігається з фактичними даними, за якими феномен двійниковості поширений саме серед дрібних ссавців (див. рис. 3).

Кількість можливих видів і категорії їх раритетності

Очевидно, що розмірний ряд в межах гільдії не може бути безкінечним, оскільки гільдія має свої власні розмірні межі (напр., комахоїд не може бути меншим за комаху, з одного боку, а з іншого – «орли мух не клюють»). Оскільки широта адаптивної зони гільдії визначається умовами середовища, говорити про певний обсяг видів у складі гільдії неможливо: кількість видів залежить принаймні від таких двох груп факторів:

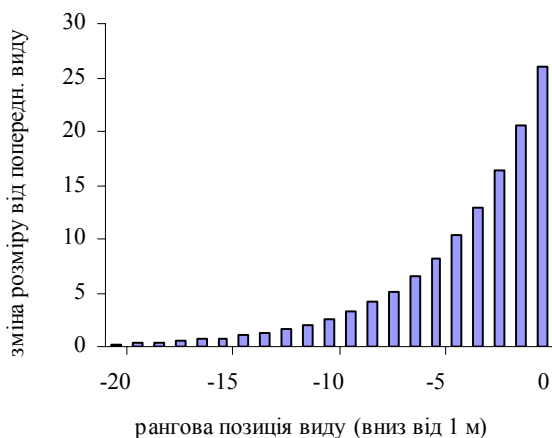


Рис. 4. Зміни величини абсолютних відмінностей суміжних видів при покроковому зменшенні розмірів тварин. У моделі використано ряд розрахункових величин, кожна з яких убуває порівняно з попередньою на величину сталої Хатчінсона:

$$(\Delta = L_n - L_{n-1}, \text{ де } L_{n-1} = L_n / 1,26).$$

- середовищні фактори – різноманіття біотопів, сталість умов існування, продуктивність екосистем, фізичний розмір екосистеми тощо (аналіз таких факторів і їх вплив на різноманіття гільдій проаналізовано Бігоном [2]);

- внутрішні фактори – абсолютні розміри тварин, рівень спеціалізації, рухова і міграційна активність, складність життєвих циклів (вкл. тривалість ростових процесів), можливість звуження екоморфологічної ніші.

Усе це суттєво впливає на видове багатство гільдій і «щільність упаковки» угруповань (у розумінні Макарута [53]). Проте, феномен обмеженого різноманіття локальних фаун і обсягу гільдій існує. На рівні регіональних угруповань ратичних маємо величину, близьку до трьох видів однієї родини (напр., лось–олень–сарна), позаяк для землерийок на рівні родини маємо щонайменше 3–4 види однієї родини: по 1–2 (малий і великий) види милиць, білозубок і рясоніжок (*Sorex*, *Crocidura*, *Neomys*, відповідно). Вже на рівні кажанів, які використовують тривимірний простір, маємо до 10 видів однієї родини (*Vespertilionidae*), а от на рівні землерийних ссавців, що заселяють вузький горизонтальний простір, гільдії значно спрощені, і в кожному місцезнаходженні маємо лише по одному виду кротів, сліпаків і ховрахів (*Talpa*, *Spalax*, *Spermophilus*) (табл. 2).

Відповідно, явище двійниковості найбільш поширене у групах, що загалом характеризуються високим різноманіттям гільдій на рівні регіональних і локальних фаун (землерийки, мишоподібні, кажани), позаяк в інших групах криптичне різноманіття формується виключно на трансекосистемному рівні, у вікарних рядах (унгуляти, хижі, землерий). З наведених у табл. 2 даних видно, що кількість видів у складі угруповання залежить від багатьох чинників, проте є найбільшою серед дрібних ссавців незалежно від їхньої спеціалізації (у комахоїдів значення вищі).

З наведених в табл. 2 даних видно, що високе таксономічне різноманіття груп часто супроводжується таким же високим рівнем представленості раритетів. При цьому раритети найчастіше не є випадковими з огляду на їхнє місце в розмірних рядах в межах гільдії. Вищі бали раритетності найчастіше мають ті види, які:

- 1) займають крайні позиції в розмірному ряду своєї гільдії,
- 2) мають вищі позиції в ряду (нагадаю, що з екоморфологічної точки зору зменшуватися очевидно простіше, ніж збільшуватися),
- 3) мають меншу екоморфологічну дистанцію від одного з суміжних видів, ніж всі інші види один відносно іншого.

Отже, ці закономірності знаходяться у відповідності з описаними вище особливостями розмірних рядів, і крайні (особливо верхні) ланки розмірного ряду в межах кожної гільдії нерідко представлені видами-раритетами.

Таблиця 2. Розподіл кількості визнаних видів і частки криптичного різноманіття в різних групах ссавців (дані ранжовано за загальними оцінками видового багатства систематичних груп)*

Систематична група	Стисла характеристика гільдії	Видів в Україні	Кількість криптивидів	Видів в одному угрупованні	Видів в ЧКУ
Кроти (<i>Talpa</i>)	середньорозмірні підземні комахоїдні	1	0	1	0
Ховрахи (<i>Spermophilus</i>)	середньорозмірні наземні зеленоїдні	4	1	1	1
Сліпаки і сліпушки (<i>Spalax, Ellobius</i>)	середньорозмірні підземні коренеїдні	6	1	1–2	2
Ратичні (Cervidae)	великі наземні рослиноїдні	6	1	2–3	0
Мишаки (<i>Sylvaemus</i>)	дрібні наземні насіннеїдні	4	2	2–3	0
Землерийки (Soricidae)	дрібні наземні комахоїдні	9	2	3–4	2
Сірі норичі (Arvicolini)	дрібні наземні зеленоїдні	11	4	3–5	2
Лилики (Vespertilionidae)	дрібні літаючі комахоїдні	26	7	6–8	10

* для аналізу взято лише частину груп; в усіх випадках оцінки кількості видів і кількості двійників проведено на основі сучасних поглядів на склад теріофауни порівняно з традиційними поглядами, викладеними в огляді О. Корнеєва [33]. Кількість криптивидів оцінена як різниця між сучасними і давніми оцінками багатства фауни.

Отже, хоча категорії раритетності визначаються багатьма факторами, у т. ч. місцем у трофічній піраміді, шириною ареалу, загальними розмірами, систематичним положенням [15], існують також фактори вразливості, пов'язані з місцем виду в розмірному ряду гільдії. Відповідно, у список раритетів потрапляють такі види, як зубр (найбільша унгулята), мала і велика вечірниця (крайні ланки *Nyctalus*), рясоніжки (найбільші Soricidae), а заслуговують на внесення до «Червоної книги» такі види, як хом'як (найбільший з аборигенних Muroidea), мициця середня (вид «затиснутий» між *S. minutus* і *S. araneus*), норича татринська (більший вид *Terricola*). Нагадаю ключову ідею концепції «лімітуючої схожості» у сучасному викладі: «Лімітована схожість інтерпретується як убуван-

ня імовірності співіснування при збільшенні схожості» [55]. Наразі актуальним є уточнення цього постулату у зв'язку зі спрощенням структури сучасних угруповань через втрату ресурсів.

Очевидно, що у подальшому списки червонокнижних видів лише зростатимуть. І пов'язано це не з раритетністю як такою, що стає нам відомою (тобто з черговим уточненням їх списків), або з перепромишлом та іншими антропогенними впливами. Ключовою причиною збільшення частки раритетів стає звуження доступних для гільдій ніш через відторгнення (нами) частини просторового і трофічного ресурсу, і це закономірно веде до спрощення угруповань за рахунок випадіння крайніх (особливо «верхніх») і частини «проміжних» у розмірному ряду видів (рис. 5).

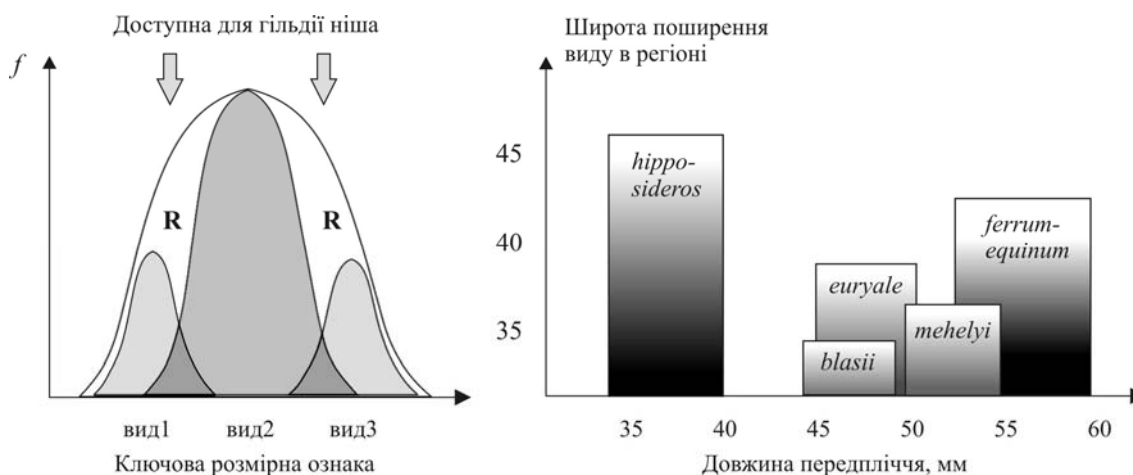


Рис. 5. Два варіанти поділу доступного ресурсу між близькими видами. Приклад з випадінням крайніх видів (ліворуч) добре ілюструється групою *Nyctalus* (див. рис. 2) («R» — статус раритетності за [43]). Приклад з випадінням «середніх» видів (праворуч) стосується європейських *Rhinolophus* (за [57]), видове багатство яких на різних широтах очевидно визначається змінами доступного для гільдії ресурсу.

Пояснити це можна двома прикладами поділу видових ніш в межах родів (рис. 5). У межах доступного для гільдії ресурсу крайні класи, як і частина проміжних, отримують менші можливості доступу до загального ресурсу. Саме вони і отримують статус раритетних членів угруповань (рис. 5, ліворуч) або взагалі випадають з їхнього складу в тих регіонах, де доступний для гільдії ресурс обмежений (рис. 5, праворуч).

Розмірнозалежні механізми уникнення конкуренції

Відмінності близьких видів за розмірами не дають пояснення величини цих відмінностей. Хоча феномен лімітуючої схожості є очевидним, «нові дослідження актуально результувалися у поступовому зникненні надії знайти незалежну модель нижньої межі схожості» [55].

У загальному випадку такі моделі припускають, що симпатричні групи близьких видів відрізняються загалом більше за алопатричні. Саме такі дані отримано для ссавців фауни України [25]. Найпростішим вирішенням проблеми лімітуючої схожості у природі є розходження видів у просторі або часі, що добре ілюструється прикладами з теріофауни Східної Європи [21, 23].

Поняття двійників сформовано для симпатричних пар, і його зв'язок з групою малорозмірних видів є свідомством того, що вони простіше уникають конфліктних взаємин порівняно з великими. Хатчінсон [52] зазначає, що «незалежно від місця у ланцюгу живлення, невеликий розмір тіла, дозволяючи тваринам стати спеціалізованими до умов, що створюються маленькими різноманітними елементами середовищної мозаїки, робить ясно можливим рівень різноманіття, який зовсім невідомий для груп великих організмів».

Розмірна диференціація і коефіцієнти дивергенції. Виходячи зі змісту коефіцієнту дивергенції Майра ($CD = \Delta X / \sigma$), можна розрізнати два шляхи зменшення схожості близьких видів [22]:

- через зниження мінливості («стабілізуючий добір», = зменшення знаменника),
- через зміщення мінливості («дизруптивний добір», = збільшення чисельника).

Проте, великі відмінності за загальної схожості (тобто малі сигми при малій різниці середніх) можуть означати вузькість ніш ($\Delta X \gg \sigma$). Це означатиме ризик виникнення конкуренції, оскільки звуження ніш, ведучи до послаблення міжвидових взаємин, загрожує загостренням взаємин внутрішньовидових (рис. 6). Саме тому близькі види уникають конкуренції, насамперед, шляхом розходження за розмірами [4, 21].

Заслужовує уваги ще один аспект розмірної диференціації видів, який пов'язаний з їхніми розмірами. Як зазначають М. Бігон з кол. [2] та О. Протасов [38], гетерогенність середовища для дрібних і великорозмірних тварин є різною, і для дрібних тварин воно є більш гетерогенним. Щоправда, існує зворотній парадокс: елементи неоднорідності середовища макрофауни є однорідним ландшафтом у мірілі мікрофауни.

Варіація ознак. У загальному випадку найбільш точна оцінка мінливості ознаки (вибірки, виду) – коефіцієнт варіації, що за суттю є позарозмірною оцінкою (відношення середньоквадратичного відхилення до середнього значення):

$$CV = s.d. / X (x 100 \%) [34].$$

Попри формальну безрозмірність CV, існує кілька особливостей поведінки (та інтерпретації) цього показника. По-перше, CV однієї і тієї ж ознаки у різнорозмірних видів буде більшим у меншого виду [8, 49]. За Ю. Єгоровим, «збільшення діапазону мінливості в міру зменшення абсолютної величини ознаки ... пов'язано зі збільшенням відносної помилки формоутворення» [9: с. 26]. По-друге, ці закономірності не є статистичними і пов'язані зі стабільністю ростових процесів та функціональним навантаженням ознаки (структури). У кожному разі можна говорити про те, що існує додатковий фактор зменшення конкуренції при змінах розмірів.

Важливо зазначити, що в силу різних причин, у т. ч. фактору невивіркованої елімінації (див. далі), фактичний гіатус між близькими видами часто досягається при менших від очікуваних ($CD \geq 6$) рівнях відмінностей, і розмах *min...max* у локальній вибірці виявляється значно меншим, ніж очікуваний на основі правила « $\pm 3\sigma$ ») [22].

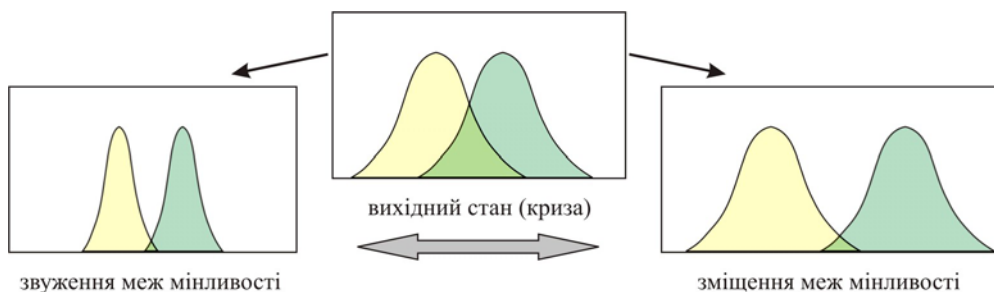


Рис. 6. Два шляхи зменшення схожості симпатричних видів (тобто збільшення $CD = \Delta X / \sigma$): через зниження мінливості (стабілізуючий добір), через зміщення меж мінливості (дизруптивний добір) (за [22], зі змінами). У першому випадку (ліворуч) HR залишається незмінним, у другому (праворуч) — зростає.

Таблиця 3. Мінливість довжини черепа (CBL) в гільдії дендрофільних гризунів (за даними із [30])

Вид	min-max	мода	CV	HR
<i>Muscardinus avellanarius</i>	21,7–23,0	22,4	0,97	
<i>Dryomys nitedula</i>	24,2–26,4	25,3	1,45	1,13
<i>Eliomys quercinus</i>	28,0–32,0	30,0	2,22	1,19
<i>Glis glis</i>	32,0–39,7	35,9	3,58	1,20
<i>Sciurus vulgaris</i>	40,8–52,8	46,8	4,27	1,31

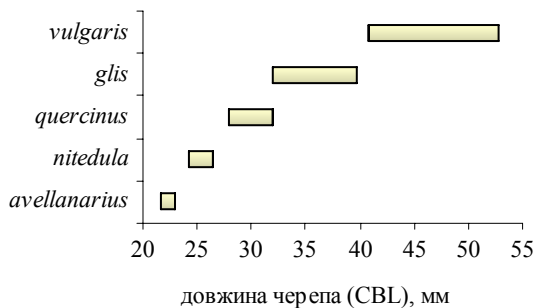


Рис. 7. Розподіл видів з гільдії дендрофільних ссавців за довжиною черепа (за даними з табл. 3).

У зв'язку з цим розглянемо доволі показовий приклад з гільдією дендрофільних гризунів, представленою на заході України 5 видами (рис. 7, за даними з [30]). Аналіз цих даних дозволяє виявити такі закономірності (табл. 3): 1) види формують неперервний розмірний ряд без трансгресії з середнім рівнем відмінностей $HR=1,20\pm 0,07$; 2) відношення Хатчинсона зростає від нижньої до верхньої меж розмірного ряду ($r=0,98$); 3) зростання HR в розмірному ряду збігається зі зростанням коефіцієнту варіації ($r=0,90$).

З цього випливає, що диференціація гільдії при зростанні розмірів тіла йде за рахунок не тільки збільшення HR , але й зростання рівня дивергенції (CD), позаяк щільніший нижній сегмент розмірного ряду формується шляхом звуження мінливості членів гільдії. Це відповідає моделі, представленій на рис. 6, при цьому реалізуються обидва механізми зменшення конкуренції: як шляхом звуження мінливості (нижній сегмент ряду), так і шляхом збільшення HR (верхня частина розмірного ряду) (порівн. рис. 6 та 7).

Диференціація вікостатевих груп. Вікові групи особливо добре виразні у тварин з довгим ростом. Головною перевагою такої диференціації є те, що вона дозволяє збільшити мінливість без збільшення генетичної мінливості і, що більш важливо, звужити часткові ніші (напр., вікостатевих груп) без звуження генетичної мінливості. Грант [7] наводить близьку ідею як один з 4-х сформульованих ним шляхів зменшення конкуренції при співіснуванні близьких видів.

Зокрема, у Карпатах в роки врожаю букових горішків відбувається пікове розмноження мишаків, проте там у більшості місцезнаходжень існує лише один їх вид (при тому найбільший з можливих) – *Sylvaemus tauricus*, диференційований на ві-

кові (=розмірні) групи, які по суті ведуть себе як окремі види, аналогічно до відомих трьох видів *Sylvaemus* на рівнинах і в передгір'ях. Поясненням цього феномену може бути те, що в роки неврожаю і відповідної депресії чисельності структура угруповань має бути вкрай спрощеною, що і має місце, і в такі роки суттєво скорочується розмноження, а, отже, і поява вікових груп.

До певної міри такий механізм диференціації має авторегуляторний характер. Зокрема, пік розмноження більшості тварин випадає на періоди надлишку трофічного ресурсу (напр., розмноження нориць у період пікової вегетації кормових рослин), і в цей час спостерігається найвища різноманітність розмірно-вікових груп, а у подальшому – через тиск хижаків й інші фактори (див. далі) – відбувається вибіркова і невибіркова елімінація значної частини популяції, що веде до стабілізації екоморфологічного типу. Тобто має місце *цикліка прояву механізмів зменшення внутрішньовидової і міжвидової конкуренції*.

Те саме, але в більшому мірілі, можна сказати про механізм диференціації гільдій великорозмірних тварин, які мають закономірно довший період росту. Довгий ріст є фактором формування відмінностей субпопуляційних груп, і види з довгим ростом частіше виявляються диференційованими на дискретні вікові і статеві групи, у тім числі (і насамперед) – за розмірними ознаками. Як приклади можна навести вікостатеву диференціацію у копитних, ластиногих, хижих.

Цікаву ситуацію демонструють кажани, для яких характерний швидкий ріст, що унеможливує формування диференційованих вікових груп. Хоча вікова мінливість у них практично не має значення у диференціації субпопуляційних груп, статеві відмінності є доволі значними [6]. Так, у нічниці *Myotis myotis* міжстатеві відмінності за довжиною передпліччя сягають рівня $HR=1,54$, при цьому загальний розподіл цієї ознаки ($\sigma+\sigma$) залишається нормальним ($P<0,01$) (рис. 8).

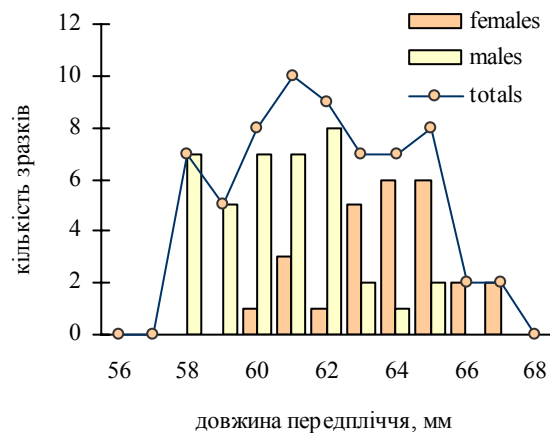


Рис. 8. Розподіл статевих груп *Myotis myotis* з Поділля за довжиною передпліччя. Диференціація статей є доволі високою ($HR=1,54$, $CD=1,66$), проте в усіх трьох випадках (σ , σ , $\sigma+\sigma$) розподіли є нормальними.

Високий рівень диференціації статей є механізмом поділу видових ніш на субніші, і почасти статі відрізняються не менше, ніж види, при цьому рівень відмінностей статей зростає зі збільшенням розмірів видів, що, зокрема, з'ясовано автором для мустелідної гільдії хижих [26].

Зокрема, при порівнянні шести наявних у складі фауни України видів роду *Mustela* (одна з найбільших гільдій) з'ясовано, що *HR* зменшується до мінімуму при збільшенні розмірів тварин (ряди для самців і самиць проаналізовано окремо). У той самий час коефіцієнт дивергенції статей, навпаки, зростає від $CD=0,8$ у дрібних видів до $CD=2$ у великих (табл. 4), що можна порівняти з відмінностями близьких видів [22].

Понад те, у більшості проаналізованих груп відмінності близьких видів проявляються саме за ростовими ознаками, що докладно описано автором для різних груп ссавців, у т. ч. нориць [13, 16], мишей [28], кажанів [17, 58], сарн [20].

Позарозмірні механізми уникнення конкуренції

У кожному угрупованні і у будь-якій систематичній групі організмів уникнення конкуренції досягається спеціалізацією або просторово-біотопною диференціацією, що в низці випадків суть одне і те саме. При цьому у близьких видів великорозмірних тварин має місце переважно просторова, а у дрібних – біотопна диференціація.

1) Біотопна диференціація. Поясненням біотопної ідеї є викладена вище думка про те, що дрібні тварини мають інші вимоги до середовища [2 та ін.]. Саме це дозволяє дрібним ссавцям формувати складні угруповання, докладно досліджені автором на прикладі теріофауни Провалля [29]. У той же час високі рівні різноманіття (вкл. виявлення видів-двійників) часто виявляються в антропогенно порушених екосистемах.

Прикладів вторинної симпатрії близьких видів є багато [23], і значна їх кількість пов'язана з розселенням первинно алопатричних форм у створенні природою або людиною зони прохорезу. До прикладів формування природних зон інвазії варто віднести історичні зміни екосистем, у тім числі на місці зон розвитку гляціалів. До антропогенних відносять створені людиною мережі лісосмуг, ланів, водоканалів, транспортних коридорів, а також мережа урболандшафтів [24].

Ця штучно створена екомережа є шляхом проникнення нових видів у склад нових для них зональних комплексів, що до того не дозволялося природою. Імовірно, саме таким шляхом, сформувалася широка симпатрія хатніх і курганцевих мишей, бурого і австрійського вуханів, малого і білосмугого нетопирів, лучної і звичайної нориць, лісового і степового тхорів [23], що створило ефект надлишкового різноманіття. Частина прикладів стала класикою опису майже повного витіснення одного виду іншим (чорний і мандрівний пацюки, водяна нориця і ондатра, європейська і американська норки тощо).

2) «Щільність упаковок» і мінливість. Вид не може бути немінливим, проте мінливість обмежена (а) тиском суміжних видів і (б) власними потребами виду мати певну широту ніші для стабільного існування у змінному середовищі.

У загальному випадку варто говорити про те, що межі екоморфологічної ніші визначаються не тільки особливостями виду (розмірами, мінливістю, спеціалізацією), але й «тиском» суміжних видів. В умовах нестабільного (а тим паче антропогенно порушеного) середовища щільність упаковки стає низькою через потребу видів мати широку спеціалізацію. Ті з них, які вже досягли високого рівня спеціалізації, у т. ч. за розмірами, поступово переходять в розряд «раритетів».

3) Територіальність і міграції. Зниження конкуренції можна досягти через (а) поділ території (напр., мітки) або (б) зміни статусу присутності виду в екосистемі. До певної міри такий механізм уникнення конкуренції є розмірною залежним, оскільки для великорозмірних видів просторова диференціація зміщена з біотопної на диференціацію за біомами. Окрім того, великорозмірні види (наземні) обмежені у міграційній активності (щонайбільше це номадизм), а так само у спеціальних адаптаціях до міграцій, оскільки самі по собі великі розміри тіла є спеціалізацією (правило Копа), яка обмежує інші спеціалізації.

До цього ж варто додати те, що великорозмірні види, порівняно з дрібними, більше обмежені у виборі сховищ і розвитку таких спеціальних форм зміни присутності в екосистемі, як зимівля або сплячка. До того ж сплячка (зокр., гібернація) у великих ссавців неможлива, і щонайбільше замість гібернації або естивації вони здатні лише до довготривалого сну [32].

Таблиця 4. Модальні значення конділобазальної довжини черепа (*CBL*) у шести видів хижих ссавців роду *Mustela* та їх порівняння між видами і між статями (за даними із [26])*

Показник	<i>nivalis</i>	<i>HR</i>	<i>erminea</i>	<i>HR</i>	<i>putorius</i>	<i>HR</i>	<i>lutreola</i>	<i>HR</i>	<i>eversmanni</i>	<i>HR</i>	<i>vison</i>
<i>CBL</i> (♀)	33 мм	1,30	43 мм	1,33	57 мм	1,02	58 мм	1,02	59 мм	1,03	61 мм
<i>CBL</i> (♂)	38 мм	1,26	48 мм	1,35	65 мм	1,02	64 мм	1,06	68 мм	1,00	68 мм
<i>HR</i> (♂/♀)	1,15		1,12		1,14		1,10		1,15		1,11
<i>CD</i> (♂/♀)	0,79		0,88		1,20		1,29		1,42		1,91

* *HR* — співвідношення Хатчінсона, *CD* — коефіцієнт дивергенції Майра.

Одну з найбільш повночленних гільдій у нашій фауні формують кажани. Серед механізмів підтримання високого рівня їх різноманіття є надзвичайна динамічність їхніх угруповань, яку складають дві компоненти – міграція за межі або перехід у стан гібернації в межах літніх ареалів [18]. Понад те, для мігруючих видів характерна диференціація ареалів статей [41], що є додатковим механізмом спрощення структури гільдій – шляхом «виходу з гри» частини субпопуляцій (рис. 9). Зміщення ареалів самиць на північ – доволі ефективна стратегія поділу кормових ресурсів виду в період репродукції. Значною мірою це є аналогом просторової диференціації (територіальності) і без того добре відмінних за розмірами тіла видів хижих ссавців, у тім числі зі складу описаної вище мустелідної гільдії.

В обох випадках просторова диференціація статей є додатковим до морфологічної диференціації механізмом зниження як внутрішньовидової, так і міжвидової конкуренції (див. рис. 9).

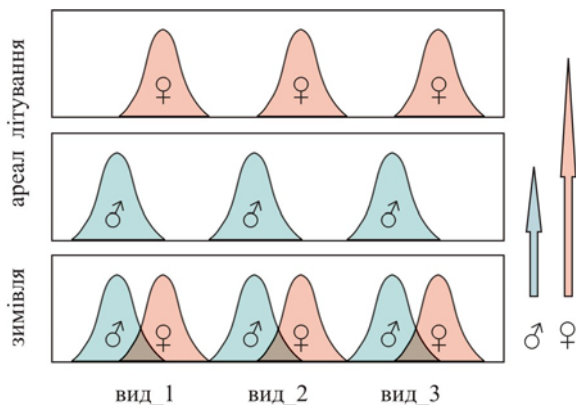


Рис. 9. Схема формування багаточленних гільдій за рахунок просторової диференціації статей, що мають відмінності за екоморфологічними ознаками. Подібна ситуація має місце у частини кажанів (див. текст).

4) Тиск хижаків. У загальному випадку цей механізм можна пояснити так: хижак зменшує чисельність виду-жертви настільки, що стан конкуренції між видами жертв не досягається [2, 7]. Тобто, зменшення конкуренції можливе не за рахунок зміщення ознак чи зменшення мінливості, а внаслідок тиску хижаків і дії інших факторів «притискання» чисельності видів (паразити, паразитоїди, хвороби, екстремальні фактори).

У низці випадків може спостерігатися зворотне, але ідентичне за результатами, явище «тиску жертв», коли чисельність хижаків стає наднизькою через її залежність від періодів мінімуму чисельності жертв. Подібне описано автором для згаданої вище мустелідної гільдії [26].

У кожному разі знижена до мінімуму чисельність виду (через тиск хижаків або песимуми ресурсів) зменшує ризик виникнення конкурентних взаємин у гільдії. За таких умов щільність упако-

ки може значно зростати, і таку поширену ситуацію можна описати цитатою з Р. Кіплінга: «Там, де є їжа для Шерхана, там завжди знайдеться шматочок для маленького Табакі».

Врешті, згадаємо відоме в експериментальній генетиці явище прояву селекційної переваги окремих генотипів в умовах перенаселення штучних популяцій і відсутності таких проявів у малочисельних групах [7]. Отже, при значному тиску хижаків на угруповання видів-жертв фактичне перекриття їхніх ніш буде зменшуватися. Окрім того, враховуючи відповідність розмірів хижаків і жертв у трофічних ланцюгах консументів (комахоїд звичайно більший за комаху, а мишоїд – за мишу), мусимо припустити, що величина тиску хижаків на популяції видів-жертв зростає при зменшенні розмірів жертв. Останнє може компенсуватися R-стратегією жертв і зростанням їх спеціалізації, у т. ч. мікробіотопної, а, отже, бути ще одним фактором ущільнення упаковки в угрупованнях малорозмірних тварин.

5) Невибіркова елімінація. Ю. Єгоров [9] показав, що імовірність зникнення крайніх класів у розподілі будь-якої ознаки при невибірковій елімінації помітно вища за модальні класи, що веде до ефекту стабілізуючого добору. (Як відомо, «при збільшенні кількості випробувань відхилення частоти очікуваного результату від його ймовірності зменшується» [34: с. 70]). Зворотнє справедливе: при зменшенні обсягу класу ймовірність його зникнення зростає [9]). Ця тенденція яскраво проявляється на моделях з чисельними видами, проте і у випадку з рідкісними видами ця закономірність є очевидною: скорочення крайніх класів веде до їх зникнення, оскільки не може бути класу з обсягом, скажімо, 0,7 екз.

Невибіркова елімінація може проявлятися у різних формах: при катаклізмах і надмірних проявах абіотичних факторів (напр., повені, заморозки, інші нециклічні зміни середовища), поширенні хвороб (епізоотії, гельмінтози) і дії антропогенних факторів (отруєння, радіація, антропогенні пастки). Тиск хижаків при спалахах чисельності жертв також часто проявляється як невибіркова елімінація, що добре ілюструється прикладами переходу хижаків на масові корми [1], у т. ч. у формі функціональної відповіді типу III (за [2]).

Отже, існує цілий спектр механізмів уникнення конкуренції, частина яких реалізується незалежно від біологічних особливостей видів, а почасти і взагалі поза стратегіями виживання видів.

При цьому варто припустити одночасну дію кількох механізмів, що дозволяє видам співіснувати при відмінностях, менших за дозволені теорією. Частина з цих механізмів є тісно пов'язаною за певних умов (напр., тиск хижаків і невибіркова елімінація), інші – взаємовиключні (напр., невибіркова елімінація, «властива» дрібнорозмірним тваринам, і турбота про нащадків (K-стратегія), характерна для великорозмірних тварин).

Обговорення

Розміри тварин є важливими з огляду на можливість досягати тих чи інших адаптацій, пов'язаних з рухом, метаболізмом тощо. У той же час, у праці К. Шмітд-Ніельсона «Розміри тварин» [48] тема розмірної диференціації угруповань близьких видів так і не розкрита¹, хоча феномен розмірної диференціації видів в умовах симпатрії за ознаками, пов'язаними з використанням ресурсів, є незаперечним фактом [4, 52].

Консументи 1–2 порядку. Чи існують відмінності у розмірній диференціації різних за положенням у трофічних ланцюгах груп видів? Наведені вище приклади з консументами I і II порядків дозволяють говорити про подібність структури диференціації їхніх угруповань, як у гільдіях фітофагів (зокрема, гризуни, копитні), так і власне хижаків (зокрема, кажани, тхори). При цьому жорсткість структури гільдій є помітно більшою у хижаків. Останнє визначається як більш широкою їхньою спеціалізацією і характерним для більшості переключенням на більш доступні види кормів, так і більшою лімітованістю такого (тваринного) ресурсу порівняно з ресурсами фітофагів. У зв'язку з цим структура гільдій хижих є доволі напруженою, і наведений вище приклад з дрібними хижаками (*Mustela*) показує, що спеціалізація може торкатися не тільки видів, але й статей.

Ці особливості гільдій хижих визначають їхню загалом низьку чисельність і більші прояви інтерференційної конкуренції порівняно з конкуренцією експлуатаційною. Ю. Шенброт [47] вважає, що щільність населення в багатих на види угрупованнях (напр., у материкових порівняно з острівними) визначається переважанням інтерференційної конкуренції, яка, у свою чергу, більш ефективна у великорозмірних тварин. Для розглянутих тут гільдій хижих ссавців дуже характерною є їхня територіальність, яку я схильний розглядати як наступний крок (а не альтернативу) у зменшенні експлуатаційної конкуренції.

Існування у великому просторі, властиве для типових хижаків (від землерийок і кажанив до тхорів і вовків) стає ефективним не лише внаслідок територіальності як такої (охорона території), а ще й внаслідок реалізації мятникового механізму експлуатації ресурсу на цій території, коли переміщення хижаків у просторі відбуваються у загалом синхронному режимі. Завдяки цьому експлуатаційні конфлікти, інтенсивні у більшості хижих [40], обмежуються зустрічами з мітками, а не самими конкурентами. Подібні механізми зменшення конкуренції на рівні внутрішньовидових взаємодій характерні для вовків [12].

¹ Аналізуючи розміри тварин, цей автор зазначив лише у самому кінці монографії те, що розміри тварин є обернено пропорційними до щільності популяції і що миші, на відміну від коней, можуть сформувати чисельну групу на малій ділянці, що і є їхньою перевагою, хоча їхні витрати на рух в перерахунок на одиницю ваги є більшими за потрібні коням.

Парадокси. У зв'язку з цим становить інтерес «землерийковий» парадокс. За даними Є. Шварца з кол. [45–46], структура гільдій землерийок організована з огляду на поділ доступного для них ресурсу і проявляється у диференціації симпатричних видів за розмірами кормодобувного апарату (виміри щелеп). У той же час подібне дослідження, проведене на тій самій гільдії Е. Івантером і А. Макаровим [31], показало, що списки кормових об'єктів різних видів *Soricidae* суттєво перекриваються, і їхня вибірковість у харчуванні різними групами кормів визначається переважно або виключно горизонтами мешкання землерийок. Тобто очевидним є домінування інтерференційних механізмів, властиве саме консументам II порядку, проте при надлишку ресурсів види можуть займати одну трофічну нішу.

Цікаві дані щодо просторово-часової диференціації симпатричних видів нориць (фітофаги) нещодавно навів О. Жигальський [11]: конкуренція між ними уникається завдяки поділу території на мікроділянки з найбільш придатними для кожного виду умовами та динаміки вибору таких ділянок на різних фазах сезонного циклу (періоди репродукції, жирування тощо). Цей приклад є доволі показовим з огляду на можливість дрібних тварин використовувати гетерогенність середовища, не доступну для великих тварин. Практично відсутні за таких умов експлуатаційна та інтерференційна конкуренція – тимчасовий стан, залежний від поточної фази динаміки чисельності, рівня тиску хижаків та доступності ресурсів. Як тільки в умови такого експерименту додадуться три останні фактори, стан Едему зникає.

Планктонний парадокс – подібність видів дрібних організмів за еконішами, виходячи з чого було не тільки зведено принцип Гаузе до часткових випадків, але й постульовано, що види, які мешкають в одному середовищі, повинні не лише бути подібними за екоморфологічними ознаками, але й займати одну і ту саму нішу. Особливо яскраво це проявилось у поглядах А. Гілярова [5], який наполягає на тому, що види одного угруповання мають займати одну нішу.

Попри цікаві факти і думки з цього приводу, ця система поглядів є суперечною, і я мушу процитувати китайську приказку «всі росіяни – на одне обличчя». Ясно, що багато груп водних хребетних «змушені» набувати «рибоподібної» форми тіла, а для польоту, як правило, потрібні крила. Окрім того, близькі види можуть розрізнятися за особливостями метаболізму, репродукції, статусом присутності, що особливо складно виявити у дрібних організмів. Але в кожному разі феномен більш частоті подібності дрібних тварин (поза нашими можливостями бачити відмінності) є свідченням можливостей малорозмірних видів краще утримувати мінімальні екоморфологічні дистанції між собою. У світі макрофауни масмо очевидно зворотні механізми співіснування [51].

Це явище, відоме як ефект Росса, базується на очевидному переважанні серед великих тварин алопатричних серій близьких видів: «Кількість видів, які займають одну і ту саму нішу, обернено пропорційна харчовим вимогам, а отже, абсолютним розмірам організмів» (цит. за: [7: с. 200]). Цей феномен, характерний і для теріофауни України (див. рис. 3), є спорідненим з ідеєю Хатчінсона: макрофауна і мікрофауна займають протилежні позиції у ряду тварин, які використовують різні градієнти ресурсів і різні за масштабом прояви гетерогенності середовища.

У зв'язку з цим надзвичайно цікаву розв'язку протиріччя, яке сформувалося у поглядах Д. Сімберлоф та ін. (напр., [50]) на противагу принципу конкурентного виключення Гаузе запропонував Є. Шварц [44]. Оцінюючи особливості формування гільдій на двох рівнях просторової диференціації мікромагалій (крупніший лісотипологічний і дрібніший власне біотопний рівні), цей дослідник дійшов наступного висновку:

1) при малій дробності класифікації місцезнаходжень основні біотики мишовидних гризунів виявляються так само вільно співіснуючими, як і при нуль-гіпотезі (тобто при випадковому поєднанні видів незалежно від біотипу (=гільдії)),

2) при детальнішому класифікуванні біотопів всі види чітко розходяться за місцезнаходженнями (в межах розробленої автором «комбінативної системи еконіш»), що свідчить на користь концепції конкурентного виключення Гаузе.

Подібні погляди на користь більш чіткої просторової диференціації дрібно розмірних тварин і по суті проти нуль-гіпотези висловлюють інші дослідники (напр., 2, 11, 39)). Окрім усього іншого, це також свідчить на користь описаної вище ідеї щодо різних масштабів участі велико- і дрібно розмірних видів ссавців у просторовій структурі зональних і локальних угруповань.

Подяки і визнання. Щиро дякую проф. І. Ємельянову, проф. О. Протасову, проф. Л. Рековцеві, Д. Вишневецькому, Н. Атамась, О. Михалевичу і В. Чумаку за дискусії з приводу піднятих у цій праці тем. Дослідження проведено в рамках дослідної теми Інституту зоології НАН України «Закономірності просторової та морфологічної диференціації близьких видів ссавців у зонах їхнього контакту» (2002–2005) і продовжене в рамках проекту Лабораторії екології тварин Луганського національного університету «Раритетна фауна сходу України» (2006–2008).

Висновки

Високе видове різноманіття закономірно властиве малорозмірним тваринам. Зменшуватися видам значно простіше, ніж збільшуватися, і частка двійників є закономірно більшою серед дрібно розмірних груп тварин, позаяк близькі види велико розмірних тварин є алопатричними.

Усі розглянуті групи великих фітофагів формують розмірні ряди, які добре описуються теоретичними розподілами за індексом Хатчінсона, що визначає мінімально допустимий рівень схожості симпатричних видів. Інтродукція нових видів у склад багатовидових угруповань є успішною лише при наявності вільних розмірних ніш.

Статус раритетів закономірно отримують види, що представляють крайні розмірні класи гільдії або знаходяться у згущеннях розподілу видів за розмірами. При погіршенні умов існування (у т. ч. антропогенному пресі) має місце не випадкове випадіння видів за розмірною ознакою.

Одним з ефективних механізмів екоморфологічної диференціації є диференціація віко-статевих груп, що дозволяє ефективніше використовувати доступний для виду ресурс (зменшення внутрішньовидової конкуренції) і досягати більш м'якого перерозподілу ознак у групах суміжних видів (для зниження міжвидової конкуренції).

Конкуренція в розвинених і стабільних угрупованнях відсутня або уникається. Механізми уникнення конкуренції полягають у диференціації симпатричних видів за трофікою, просторовою і часовою компонентами.

Кожний вид балансує між звуженням власної ніші для зменшення міжвидової конкуренції і її розширенням для забезпечення власної стійкості. Збереження широти ніші можливе при позарозмірних механізмах зниження конкуренції, у т. ч. при зниженні чисельності гільдії через тиск хижаків і випадкову елімінацію.

1. Атамась Н. С., Лопарев С. А. Кормодобувні стратегії та біотичні взаємодії жовтоногого мартина (*Larus cachinnans* Pall.) // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. біол. – 2008. – Вип. 23 – С. 5–11.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Влияние конкуренции на структуру сообществ // Экология. Особи, популяції и общества. – М.: Мир, 1989. – Том 2. – С. 211–248.
3. Вишневецький Д. О. Аналіз угруповань угулят України з позиції сталої Хатчінсона // Вісн. Луганськ. пед. ун-ту. Біол. науки. – 2002. – № 1 (45). – С. 195–197.
4. Воронцов Н. Н. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов // Проблемы эволюции. – Новосибирск: Наука, 1968. – Том 1. – С. 202–207.
5. Гиляров А. М. Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. – 2002. – № 11. – С. 71–74.
6. Годлевська Л., Петрушенко Я., Тищенко В., Загороднюк І. Зимові скупчення кажанів (Chiroptera) у гіпсових печерах Центрального Поділля (Україна) // Вестн. зоол. – 2005. – Том 39, № 2. – С. 37–45.
7. Грант В. Экологическая дифференциация // Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980. – С. 192–201.
8. Егоров Ю. Е. Диапазон изменчивости и его связь с величиной признака и формообразовательными процессами // Журн. общ. биол. – 1969. – Том 30, № 6. – С. 658–663.
9. Егоров Ю. Е. Механизмы дивергенции. – М.: Наука, 1983. – 172 с.
10. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – К., 1999. – 168 с.
11. Жигальский О. А. Пространственно-временные взаимоотношения трех симпатрических видов полёвок (Mammalia:

- Rodentia) на Южном Урале // Журн. общ. биол. – 2007. – Том 68, № 6. – С. 468–478.
12. Жила С. М. Особливості просторової структури популяції вовка (*Canis lupus*) в Україні // Вісник Луганського пед. ун-ту. Біол. науки. – 2002. – № 1 (45). – С. 175–177.
 13. Загороднюк И. В. Таксономия, распространение и морфологическая изменчивость полевков рода *Terricola* Восточной Европы // Вестн. зоол. – 1989. – Том 23, № 5. – С. 3–14.
 14. Загороднюк И. В. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доповіді НАН України. – 1998. – № 7. – С. 171–178.
 15. Загороднюк И. В. Систематичне положення таксона як критерій його вразливості // Доп. НАН України. – 2000. – № 5. – С. 180–186.
 16. Загороднюк И. В. Номенклатура и система рода *Arvicola* // Водяная полевка. Образ вида / Под ред. П. А. Пантелеева. – М.: Наука, 2001. – С. 174–192.
 17. Загороднюк И. 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.
 18. Загороднюк И. В. Міграції кажанів: суть явища, базові поняття, методи дослідження // Міграційний статус кажанів в Україні. – Київ, 2001. – С. 8–20. – (Novit. Theriol., pars 6).
 19. Загороднюк И. В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доп. НАН України. – 2002. – № 9. – С. 185–191.
 20. Загороднюк И. В. Аловиди сарни (*Capreolus*): природа відмінностей між ними і статус популяцій з України // Вісн. Луганськ. пед. ун-ту. Біол. науки. – 2002. – № 1 (45). – С. 206–222.
 21. Загороднюк И. В. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців // Доп. НАН України. – 2003. – № 11. – С. 179–187.
 22. Загороднюк И. В. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу // Вісн. Львів. ун-ту. Сер. Біол. – 2004. – Вип. 38. – С. 21–42.
 23. Загороднюк И. В. Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. – 2005. – Вип. 17. – С. 5–27.
 24. Загороднюк И. В. Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань // Фауна в антропогенному середовищі. – Луганськ, 2006. – С. 18–47. – (Праці Теріологічної школи. Вип. 8).
 25. Загороднюк И. В. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. – 2007. – Вип. 20. – С. 5–13.
 26. Загороднюк И. В. Диференціація симпатричних видів роду *Mustela* з огляду на концепцію лімітуючої схожості // Наук. зап. Держ. природознавч. музею. – 2008. – Вип. 25. – (у друці).
 27. Загороднюк И. В., Емельянов И. Г., Хоменко В. Н. Оценка таксономического разнообразия фаунистических комплексов // Доп. НАН України. – 1995. – № 7. – С. 145–148.
 28. Загороднюк И. В., Кавун К. Ю. Вікова мінливість як основа формування міжвидових відмінностей у гризунів (Muriformes) // Доп. НАН України. – 2000. – № 3. – С. 174–180.
 29. Загороднюк И. В., Кондратенко О. Біотопна диференціація видів як основа підтримання високого рівня видового різноманіття фауни // Вісн. Львів. ун-ту. Серія біол. – 2002. – № 30. – С. 106–118.
 30. Зізда Ю. Конкурентні взаємини дендрофільних гризунів з позиції їх екоморфологічної мінливості // Молодь і поступ біології: Мат-ли IV Міжнар. наук. конф. студ. та аспір. – Львів, 2008. – С. 204–205.
 31. Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок. – Петрозаводск, 2001. – 270 с.
 32. Калабухов Н. И. Спячка животных (Издание третье). – Харьков: Изд-во Харьковск. ун-та, 1956. – 268 с.
 33. Корнесс О. П. Визначник звірів УРСР. Видання друге. – К.: Рад. шк., 1965. – 236 с.
 34. Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
 35. Межжерин В. А. Энергетическая структура зоологических систем // Экология. – 1970. – № 6. – С. 52–61.
 36. Мусієнко М. М., Серебряков В. В., Браїон О. В. Екологія. Охорона природи: Словник-довідник. – К.: Знання, 2002. – 550 с.
 37. Павлинов И. Я. (ред.). Млекопитающие. – М.: Изд-во АСТ, 1999. – 416 с. – (Большой энциклопедический словарь).
 38. Протасов А. А. Биоразнообразие и его оценка. Концептуальная диверсикоэкология. – К., 2002. – 105 с.
 39. Роговин К. А. Экология сообществ родственных видов животных // Журн. общ. биол. – 1999. – Том 60, № 4. – С. 394–414.
 40. Рожченко М. В. Конкурентні взаємовідносини снотового собаки і лисиці у пониззі Дністра // Вісник Луганського пед. ун-ту. Біол. науки. – 2002. – № 1 (45). – С. 184–186.
 41. Стрелков П. П. Соотношение полов в сезон вывода потомства у взрослых особей перелетных видов летучих мышей Восточной Европы и смежных территорий // Зоол. журн. – 1999. – Том 78, № 12. – С. 1441–1454.
 42. Топачевский В. А. Слепышовые (Spalacidae). – Ленинград: Наука, 1969. – 248 с. – (Фауна СССР. Том 3. Вып. 3).
 43. Червона книга України. Тваринний світ / Під ред. М. М. Щербака. – Київ: Укр. енцикл., 1994. – 464 с.
 44. Шварц Е. А. Сохранение биоразнообразия: сообщества и экосистемы / Под ред. А. В. Кожаринова. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2004. – 112 с.
 45. Шварц Е. А., Демин Д. В., Замолодчиков Д. Г. Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса. – М.: Наука, 1992. – 127 с.
 46. Шварц Е. А., Демин Д. В., Глазов М. В., Замолодчиков Д. Г. Организация населения землероек лесов умеренного пояса Евразии и влияние на нее структуры населения почвенной мезофауны // Докл. РАН. – 1992. – Том 322, № 2. – С. 427–431.
 47. Шенброт Г. И. Экологические ниши, межвидовая конкуренция и структура сообществ наземных позвоночных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных. – Москва: ВИНТИ, 1986. – Том 14. – С. 5–70.
 48. Шмидт-Нильсен К. Размеры животных: почему они важны? – М.: Мир, 1987. – 260 с.
 49. Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. – М.: Наука, 1966. – 363 с.
 50. Dayan T., Simberloff D. Ecological and community-wide character displacement: the next generation // Ecology Letters. – 2005. – Vol. 8. – P. 875–894.
 51. Gardezi T., Da Silva J. Diversity in relation to body size in mammals: a comparative study // Amer. Naturalist. – 1999. – Vol. 53. – P. 110–123.
 52. Hutchinson G. E. Homage to Santa Rosalia or why are there so many kinds of animals? // The American Naturalist. – 1959. – Vol. 93, N 870. – P. 145–159.
 53. MacArthur R. Fluctuations of animal populations, and measure of community stability // Ecology. – 1955. – Vol. 36, N 3. – P. 533–536.
 54. MacArthur R. H., Lewins R. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species // American Naturalist. – 1967. – Vol. 101. – P. 377–385.
 55. Meszén G., Gyllenberg M., Pásztor L., Metz J. A. J. Competitive exclusion and limiting similarity: a unified theory // Theoretical Population Biology. – 2006. – Vol. 69. – P. 68–87.
 56. Petren K. Habitat and niche, concept of // Encyclopedia of Biodiversity. – Academic Press, 2001. – Vol. 3. – 303–315.
 57. Zagorodniuk I. V. Taxonomy, biogeography and abundance of the horseshoe bats in Eastern Europe // Acta zoologica cracoviensia. – 1999. – Vol. 42, N 3. – P. 407–421.
 58. Zagorodniuk I., Postawa T. Spatial and ecomorphological divergence of *Plecotus* sibling species (Mammalia) in sympatry zone in Eastern Europe // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – L'viv, 2007. – Vol. 23. – P. 215–224.

Отримано: 11 березня 2008 р.

Прийнято до друку: 12 травня 2008 р.