

УДК 599: 575.856

## КОНФЛІКТ ЧЕРЕЗ ЗБІГ НІШ У ВИДІВ-ДВІЙНИКІВ: ОЦІНКА ЗА СТАЛОЮ ХАТЧІНСОНА

Ігор ЗАГОРОДНЮК

**Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталю Хатчінсона.** — І. Загороднюк. — Досліджено відмінності у 18 парах видів-двійників ссавців, поширених у Східній Європі, з використанням краниометричних ознак. Для аналізу було відібрано 5 провідних для кожної пари видів метричних ознак, що були виявлені при попередньому дослідженні автора (2004). В усіх випадках межі схожості видів, що порівнюються, виявилися вкрай низькими, звичайно змінюючись від 1,02 до 1,23 (середнє —  $1,103 \pm 0,049$ ). Це помітно менше критичного значення для симпатричних видів (1,28). Отримані дані дозволяють визнати високий рівень міжвидової конкуренції та відсутність суттєвих зміщень ознак у видів-двійників. Враховуючи реконструкції географічних ареалів видів у ретроспекції, ці результати можуть бути пояснені нещодавною алопатрією усіх цих видів та формуванням їхньої симпатрії лише в останній період співіснування видів у регіоні.

**Ключові слова:** види-двійники, індекс Хатчінсона, зміщення ознак, лімітуюча схожість, міжвидова конкуренція.

**Адреса:** Лабораторія екології тварин і біогеографії, Природничо-географічний факультет, Луганський національний педагогічний університет; А/с 48, Луганськ, 91011, Україна. E-mail: zoozag@ukr.net.

**Conflict through coincidence of niches in sibling species: estimation using Hutchinsonian ratio.** — I. Zagorodniuk. — Differentiation in 18 sibling pair of mammal species occur in Eastern Europe was investigated using craniometrical characters. For analysis, 5 leading for each species pair metric criteria, which were established in earlier work of author (2004), were selected. In all the cases, limits of similarity among compared species are extremely low, commonly ranged from 1.02 to 1.23 (mean is  $1.103 \pm 0.049$ ). It is clearly lowed comparing with critical value for sympatric species (1.28). Obtained data allow recognizing the high level of interspecies competition and absence of essential character displacements in sibling species. Keeping in mind the reconstructions of species' geographical distribution in retrospect, these results should be explained by recent allopatry of all the species and formation of their sympatry just in last period of species coexistence in the region.

**Keywords:** sibling species, Hutchinsonian ratio, character displacements, limiting similarity, interspecies competition.

**Address:** Laboratory for animal ecology and biogeography, Natural-geography faculty, Luhansk National Pedagogical University; P. O. Box 48, Luhansk, 91011, Ukraine. E-mail: zoozag@ukr.net.

### Вступ

«Необхідно боротися зі спокусою бачити конкуренцію в угрупованні лише тільки тому, що ми її там шукаємо»  
(М. Бігон, Дж. Харпер, К. Таунсенд [1]: с. 247)

Види-двійники представляють унікальний об'єкт для вивчення початкових стадій еволюційної диференціації сестринських груп. Найчастіше такі дослідження присвячені вивченню еволюції генетичних ознак і біогеографічних особливостей близьких видів, наразі задовільно досліджених у більшості груп, у тім числі стосовно ссавців фауни України та суміжних країн [13]. Проте особливий інтерес становить вивчення ранніх стадій екологічної та морфологічної диференціації таких груп як основи підтримання стійкості екосистем та високого рівня різноманіття [6, 16].

Як відомо, ці процеси є взаємопов'язаними, і розділення ніш часто проявляється у морфологічній диференціації [1, 40]. Цьому питанню присвя-

чена величезна література, проте майже вся вона стосується взаємин загалом добре диференційованих видів, а не-двійників.

Для вивчення взаємин близьких видів запропоновано чимало гіпотез, серед яких чільне місце посідають дві альтернативи: 1) гіпотеза М. Воронцова [3] про екоморфологічну диференціацію близьких видів у зонах їх симпатрії та 2) модель Л. Степаняна [21] про зворотний ізоморфізм (вторинне сходження ознак) в зонах сходження ареалів близьких видів. Хоча остання точка зору знайшла нещодавно підтримку у праці А. Гілярова [4], більшість досліджених ситуацій незаперечно свідчить про диференціацію близьких видів в зонах їхньої симпатрії [1, 3, 40, 43].

У свою чергу, остання позиція звичайно трактується як шлях уникнення конкуренції і пояснюється природним добром [26, 35], проте вона так само може бути пояснена автогенетичними закономірностями формування двійникових пар і відмінностей між ними на основі географічної мінливості правилів [10, 11]. За суттю обидві моделі пояснюють дві сторони одного явища, що продемонстровано автором на прикладі видів-двійників ссавців фауни Східної Європи [10].

Метою цієї праці став аналіз екоморфологічної диференціації близьких видів ссавців України і суміжних країн з позицій сталого Хатчінсона [35], яка відображає мінімальний рівень відмінностей близьких видів за провідними ознаками при формуванні зон симпатрії.

### Гіпотези і розглянутий матеріал

Теріофауна Східної Європи має невідповідно велику частку криптичного різноманіття, що помітно відрізняє її від суміжних регіонів і знаходить пояснення у гіпотезі постгляційної колонізації регіону еволюційно молодими видами [11, 13]. Все це мало місце на лоні доволі високого рівня біотопної диференціації ссавців [17, 22] і могло відбуватися за умови екоморфологічної диференціації двійників. Ця диференціація можлива лише за рахунок поділу еконіш, що можна досягнути одним з двох шляхів: через зміщення ніш і модальних значень провідних ознак [5, 23] або через звуження еконіш і зниження мінливості [1, 11]. У першому випадку мова має йти про дизруптивний добір, у другому – про стабілізуючий [12].

Аналіз цього може бути проведений двома способами – через порівняння рівня трансгресії ознак та порівняння модальних значень цих самих ознак. Перший аналіз проведено автором з використанням коефіцієнту дивергенції Майра,  $CD$  [12], що показало вкрай незначний рівень дифе-

ренціації видів-двійників навіть за найбільш значимими ознаками (табл. 1). Для другого аналізу підходить оцінка відповідності відмінностей видів до сталого Хатчінсона [1, 35], що на прикладі ссавців нашої фауни досліджено автором для окремих груп гризунів і сарн [10, 11], а також Д. Вишневським [2] для копитних, О. Лашковою з І. Дзеверіним [19] для мишей.

Загалом розглянуто 18 двійникових пар. Вихідні для аналізу дані взято з раніше опублікованої праці автора [12], в якій описано мінливість п'яти найбільш вагомих для діагностики краніометричних ознак на підставі розрахунку коефіцієнта дивергенції Майра (табл. 1). Ця п'ятірка ознак, відмінності за якою позначено як « $CD_5$ », у кожній парі порівнянь включала різні виміри і відрізнялася за абсолютною величиною відмінностей. Проте є очевидним, що саме ці ознаки заслуговують на подальшу увагу як при вивченні відмінностей видів, так і порівнянні рівнів диференціації різних систематичних груп. Власне для цього набору ознак і проведено оцінку відмінностей близьких видів за відношенням Хатчінсона.

### Зміст сталого Хатчінсона

За Хатчінсоном [35], критичним рівнем відмінностей близьких видів, що можуть співіснувати, є співвідношення їхніх розмірів або ознак, пов'язаних із трофікою, як 100 : 128 %. Дослідник подає цю величину на підставі емпіричних даних (табл. 2), тобто ця стала не є математично обґрунтованою величиною, хоча добре «працює» на більшості прикладів [2, 11, 40].

Для оцінки відповідності оригінальних даних до цієї сталої розраховують відношення середніх значень метричної ознаки, а саме більшого виду до меншого ( $HR$  – Hutchinsonian ratio):

$$HR = X_1/X_2.$$

Таблиця 1. Рівні відмінностей близьких видів ссавців, визначені на підставі коефіцієнту Майра для п'яти найбільш значимих вимірів черепа ( $CD_5$ ) за [12]. Таксони наведено у порядку зменшення  $CD_5$

Table 1. Composition and levels of differences in mammal closed species estimated using Mayr's coefficient for 5 most significant skull measurements ( $CD_5$ ) after [12]. Taxa are listed in order of  $CD_5$  value decreasing

Рід	Пара видів для порівняння	$CD_5$	Ареальна диференціація
<i>Mustela</i>	<i>lutreola</i> — <i>vison</i>	4,57 (3,4–7,4)	широка симпатрія
<i>Terricola</i>	<i>taticus</i> — <i>subterraneus</i>	4,51 (3,8–6,2)	широка симпатрія
<i>Sylvaemus</i>	<i>tauricus</i> — <i>sylvaticus</i>	4,13 (3,4–4,8)	широка симпатрія
<i>Arvicola</i>	<i>amphibius</i> — <i>scherman</i>	3,91 (3,1–5,6)	маргінальна симпатрія
<i>Myotis</i>	<i>myotis</i> — <i>blythii</i>	3,81 (3,7–4,0)	маргінальна симпатрія
<i>Capreolus</i>	<i>pygargus</i> — <i>capreolus</i>	3,60 (2,8–5,3)	парапатрія
<i>Plecotus</i>	<i>austriacus</i> — <i>auritus</i>	3,51 (3,0–4,1)	маргінальна симпатрія
<i>Sorex</i>	<i>minutus</i> — <i>dahli</i>	3,28 (2,5–3,8)	алопатрія
<i>Sylvaemus</i>	<i>uralensis</i> — <i>sylvaticus</i>	2,73 (2,3–3,5)	маргінальна симпатрія
<i>Spermophilus</i>	<i>odessanus</i> — <i>pygmaeus</i>	1,45 (1,1–2,0)	алопатрія
<i>Microtus</i>	<i>arvalis</i> — <i>levis</i>	1,35 (0,6–2,4)	маргінальна симпатрія
<i>Erinaceus</i>	<i>europaeus</i> — <i>concolor</i>	1,31 (1,0–1,9)	парапатрія
<i>Microtus</i>	<i>arvalis</i> — <i>obscurus</i>	1,16 (0,5–1,7)	алопатрія
<i>Mus</i>	<i>musculus</i> — <i>spicilegus</i>	1,08 (0,6–1,4)	вторинна симпатрія

Таблиця 2. Види і дані, на підставі яких Хатчінсон [35: с. 153] розрахував свою константу відмінностей симпатричних пар близьких видів (переважно британські види ссавців та Дарвінові в'юрки)

Table 2. Species and data, for which G. Hutchinson [35: p. 153] has calculate your constant of differences for sympatric pair of closed species (mainly for Britain mammals and Galapagos finches)

Симпатрична пара близьких видів	Ознака	Місцевість	Співвідношення
Тхори: ласка і горностай <i>Mustela nivalis</i> — <i>erminea</i> (самці)	череп	Британія <i>etc.</i>	1,28
<i>Mustela nivalis</i> — <i>erminea</i> (самки)	череп	Британія <i>etc.</i>	1,34
Мишаки: лісовий і жовтогрудий <i>Apodemus sylvaticus</i> — <i>flavicollis</i>	череп	Британія	1,09
Скельний повзик: великий і малий <i>Sitta tephronota</i> — <i>neumayer</i>	дзьоб	Іран	1,24
Земляний в'юрок: середній і малий <i>Geospiza fortis</i> — <i>fuliginosa</i>	дзьоб	o. Indefatigable	1,43
Деревний в'юрок: малий — великий — дятловий <i>Camarhynchus parvulus</i> — <i>psittacula</i> — <i>pallidus</i>	дзьоб	o. James	1,29
<i>Camarhynchus parvulus</i> — <i>psittacula</i> — <i>pallidus</i>	дзьоб	o. Indefatigable	1,27
<i>Camarhynchus parvulus</i> — <i>psittacula</i> — <i>pallidus</i>	дзьоб	o. S. Albemarle	1,32
Середнє (7 видових пар)			1,28

Для цього при вивченні хребетних найчастіше використовують довжину щелеп (дзьоба) або черепа; тут використано комплекс вимірів черепа (табл. 3). М. Бігон з колегами [1], розвиваючи цю ідею, дає таке тлумачення:

«Гільдії тварин організовані так, що окремі види чітко розходяться уздовж осі, що відповідає одному ресурсу, і ... сусідні за цим градієнтом види закономірно розрізняються за розмірами тіла або структурами, пов'язаними з живленням..., за масою приблизно у 2,0 рази, а за довжиною – в 1,3 рази» (с. 238).

Величина «1,3» наводиться як кубічний корінь з двох, який точно становить 1,26. Хоча Дж. Хатчінсон і послідовники не пояснюють зміст сталої, варто пам'ятати, що довжина, площа і об'єм приростають, відповідно, у першому ступені, квадраті й кубі. Проте, відмінність близьких видів за масою тіла саме у два рази не зрозуміла.

І, хоча це співвідношення виглядає універсальним, дослідники справедливо відмічають, що воно базується загалом на малій статистиці і, на жаль, не має теоретичних основ [29, 46].

### Сучасні гіпотези щодо зміщення ознак

Уперше ідея «зміщення ознак» (character displacement) сформована В. Брауном та Е. Уільсоном [28] і згодом кількісно оцінена Дж. Хатчінсоном [35], що знайшло продовження у численних спеціальних дослідженнях<sup>1</sup>. Період накопичення нових даних і відтворення цього відношення (що отримало назву «відношення Хатчінсона») виявився плідним на нові ідеї.

<sup>1</sup> Взагалі ця ідея, давно і надійно «закріплена» в іноземній літературі за цитованими авторами, розвивалася ще у працях Івана Шмальгаузена, зокрема у його статті «Борьба за существование и расхождение признаков» [23].

Первинна ідея, що полягала в оцінці рівня відмінностей в парі близьких видів та збільшенні цих відмінностей при формуванні симпатрії, виявилася плідною при вивченні різних систематичних груп, у тім числі при порівняннях членистоногих [31, 42], птахів [43], ссавців неотропіків [24], гризунів пустель [27], близьких видів кажанів [33] та інших груп, зокрема і викопних [51].

Протягом цього циклу досліджень було сформульовано низку нових ключових понять, у тім числі «лімітованої схожості» і «конкурентного виключення», що добре «працюють» у застосуванні до угруповань і гільдій як тварин, так і рослин [37, 39, 49]. Набули нового розвитку започатковані Хатчінсоном дослідження таксономічної смості угруповань [50], в яких, зокрема, звернуто увагу на необхідність доповнення розмірних відношень у гільдіях іншими даними, зокрема, даними щодо трофічних категорій видів [47]. Показано також, що перекриття ніш зменшується зі збільшенням мінливості середовища і збільшенням кількості видів, а широке перекриття ніш для невеликого числа конкурентів еквівалентне малому (в середньому для гільдії) перекриттю при великій кількості конкурентів [41].

Все це спонукало до формування інших підходів, і критичний аналіз проблеми представлено в оглядах Т. Даян і Д. Сімберлофа [29, 30], в яких Хатчінсонівську «сталу» віднесено до необгрунтованих, хоча й популярних серед дослідників понять, проте показано актуальність його дослідження в ключі ідеї «перерозподілу ознак» (за оригіналом – «pattern of overdispersed means»).

Остання ідея, відома також як «community-wide character displacement», полягає у пошуку закономірностей диференціації видів у межах не симпатричної пари, а всієї гільдії, коли всі пари видів, суміжних за розмірними рангами, мають

тенденцію до рівного для усіх пар відношення розмірів [30, 34]. Її докладно проаналізовано на прикладах різних груп, у тім числі на структурі гільдій мишоподібних гризунів Японського архіпелагу [38], угрупованнях гербілід Старого Світу та їх конвергентній схожості з гільдіями гетероміідних гризунів Америки [25] тощо.

В останній праці показано, що за вимірами різців досліджені гільдії задовільно описуються сталою Хатчінсона ( $HR=1,05-1,43$ ), проте існує зворотна кореляція між середніми  $HR$  та кількістю видів в угрупованні: коли різноманіття зростає, середнє розмірне відношення ( $HR$ ) достовірно зменшується [25]. Показано також, що, хоча у бідних на види угрупованнях симпатричне видоутворення та інвазія у відкриті ніші є можливими, насичені на види угруповання можуть характеризуватися конвергентною еволюцією та інвазією подібних форм [44].

Особливого розвитку набули дослідження структури схожості видових пар при формуванні їхньої симпатрії. Зокрема, у праці Д. Шлютера [45] проаналізовано ситуацію з темою «зміщення екологічних ознак» з огляду на симетрію (асиметрію) використання видами ресурсів. Автором показано, що рівень «надмірної дивергенції» при умовах симпатрії (тобто дивергенції внаслідок симпатрії, «exaggerated divergence in sympatry») може залежати від того, один чи обидва види змішують свої ніші, у тім числі морфологічні.

З відібраних цим дослідником усіх доступних в літературі описаних прикладів (їх 72) умовам досліду задовольняло лише 15. Аналіз цих даних дозволив з'ясувати, що «відношення ознак є більшим, коли зміщення симетричне (в середньому 1,54), і воно є меншим при асиметричних зміщеннях (середнє 1,29)» [45]. Цей дослідник з'ясував також, що відношення ознак в симпатрії складає в середньому  $HR=1,36$  (медіана – 1,30, межі варіювання 1,03–1,98), що трохи вище відмічених вище значень (1,28 за Хатчінсоном).

Шлютер звернув увагу на те, що ці межі є схожими до тих, що спостерігаються у випадкових асамблеях [32], що збігається з критикою сталої Хатчінсона у працях Т. Даян та Д. Сімберлофа [29, 30]. З цього випливає, що величина відношення ознак (тобто  $HR$ ) дає мало інформації про те, чи показують розмірні відмінності у симпатрії структуру, узгоджену зі зміщенням ознак.

Важливо підкреслити, що в різних прикладах дійсно виявляється доволі різна розмірна структура гільдій і угруповань [25, 27, 38]. Іншими словами, стала Хатчінсона виявляється, кажучи по правді, не дуже й «сталою»: вона змінюється залежно від складності угруповань, від симетричності зміщень видів, врешті, від площі угруповань і, схоже, від групи, яку досліджують.

Будучи ключовим поняттям для усіх подальших логічних конструкцій (зміщення ознак, мінімальна схожість, конкурентне виключення, пере-

розподіл ознак), Хатчінсонівське відношення залишається предметом постійного інтересу дослідників [19, 30]. Особливо цінною є його вихідна ідея: оцінка можливості співіснування видів з огляду на рівень їхніх відмінностей.

Види-двійники дають унікальний матеріал, оскільки формують значно щільніший за поняття «гільдії» комплекс: вони є морфологічно не відмінними для більшості дослідників як за морфологією, так і екологічними перевагами. Проте наразі достеменно відомо, що при застосуванні тонких методів дослідження (у т. ч. аналізі краніометричних і деяких інших ознак) ці види мають відповідні їм рівні морфологічної диференціації [12]. Так само вони мають і тонкі відмінності у екології (напр., [18, 20] та ін.). Врешті, особливості їхніх ареалів, докладно проаналізовані автором [13] також засвідчують наявність екологічних відмінностей, оскільки межі ареалів визначаються розподілом притаманних видам умов.

Виходячи з цього, для аналізу обрано весь комплекс видів-двійників ссавців нашої фауни, описаний за провідними для кожної пари ознаками морфологічної диференціації [12]. Результати відповідних розрахунків Хатчінсонівського відношення представлено в табл. 3.

### Рейтинг найкращих результатів

Найбільші значення коефіцієнту Хатчінсона, які перевищують значення  $HR = 1,26$ , характерні лише для двох із 90 (14x5) досліджених тут ознак диференціації (табл. 3). Це встановлено, зокрема, для розміру малого передкутного зуба (ознака № 29) у норки (1,45) та мінімальної ширини носових кісток ( $NasB_{min}$ ) у їжаків (1,46).

До переліку найкращих результатів увійшли також такі ознаки, як довжина носових кісток у сарни ( $NasL - 1,23$ ), найбільша ширина носових кісток у їжаків ( $NasB_{max} - 1,22$ ), довжина слухового барабану у вуханів ( $Bul - 1,17$ ) та ще 12-ти ознак з  $HR=1,17$ . Іншими словами, навіть за провідними ознаками відмінності видів у край малі і звичайно не перевищують  $HR = 1,20$ .

Виняток з нормками та їжаками має своє пояснення: норки демонструють приклад штучно створеної симпатрії внаслідок інтродукції американського виду *Mustela vison* в ареал аборигенного *Mustela lutreola*. У випадку з їжаками маємо трохи іншу ситуацію – тут порівнюються аловиди, які не мають у регіоні зони симпатрії.

Загалом низький рівень відмінностей у досліджених парах близьких видів (рис. 1) повторюється у всіх групах, хоча і з певними відмінностями (рис. 2). Середній рівень відмінностей у досліджених парах видів складає  $HR = 1,11 \pm 0,08$ . Отримані дані збігаються з раніше отриманими автором для окремих пар порівнянь. Зокрема, величина відмінностей двох аловидів сарни, оцінена за довжиною мандибули, становить лише  $HR = 1,19$  (близько 190 : 160 мм) [11].

У лісових мишей найкращі відмінності серед усіх пар порівнянь виявлені у найбільш широко симпатричних видів – *Sylvaemus uralensis* і *S. tauricus* [10, 19]. За довжиною зубного ряду (4,27 мм у *S. tauricus* та 3,38 мм у *S. uralensis*: табл. 3) ця пара видів дає значення  $HR = 1,26$ . При цьому на значному просторі має місце явище збереження морфологічної дистанції між цими видами, назване мною «ефектом страуса» [10]: збільшення на схід розмірів *S. uralensis* супроводжується відпо-

відним збільшенням розмірів у *S. tauricus*. Понад те, таке саме узгоджене зростання розмірів обох цих видів мало місце і у часі, впродовж плейстоценової історії обох видів на Уралі, що не може бути випадковим (див. [10]).

Близьку картину міжвидових взаємин демонструють і хом'яки нашої фауни, у яких наявність і широта симпатрії збігається з рівнем морфологічної диференціації, і широко симпатричні пари видів мають  $HR > 1,4$  [15].

Таблиця 3. Абсолютні значення провідних ознак диференціації в парах видів-двійників ссавців східноєвропейської фауни та величина коефіцієнту Хатчинсона (вихідні дані за попередньою працею автора [12])

Table 3. Absolute values of the leading characters of differentiation in pairs of mammal sibling species from East-European fauna and value of Hutchinsonian ratio (initial data are from earlier article by author [12])

<i>Sorex</i>	<i>minutus*</i>	<i>dahli</i>	<i>HR</i>	<i>Erinaceus</i>	<i>europaeus</i>	<i>concolor</i>	<i>HR</i>
<i>BMax</i>	3,74±0,12	4,11±0,07	1,10	<i>NasB<sub>min</sub></i>	1,93±0,48	2,81±0,45	1,46
<i>LMan</i>	9,00±0,15	9,54±0,14	1,06	<i>NasB<sub>max</sub></i>	3,05±0,43	3,71±0,54	1,22
<i>LMax</i>	6,36±0,13	6,88±0,16	1,08	<i>BCra</i>	19,84±1,29	18,52±0,90	1,07
<i>CBL</i>	15,30±0,29	16,02±0,22	1,05	<i>NasL</i>	18,56±1,37	17,04±1,22	1,09
<i>BMan</i>	3,46±0,11	3,78±0,14	1,09	<i>BCr<sub>max</sub></i>	28,22±1,72	26,82±1,14	1,05
<i>Plecotus</i>	<i>auritus</i>	<i>austriacus</i>	<i>HR</i>	<i>Myotis</i>	<i>blythii</i>	<i>myotis</i>	<i>HR</i>
<i>CM3</i>	5,32±0,12	5,99±0,20	1,13	<i>CBL</i>	20,50±0,49	22,70±0,61	1,11
<i>Bul</i>	4,10±0,18	4,78±0,17	1,17	<i>GLS</i>	21,60±0,53	23,90±0,67	1,11
<i>IM3-L</i>	6,73±0,17	7,29±0,16	1,08	<i>LZYG</i>	9,50±0,32	10,70±0,31	1,13
<i>CBL</i>	15,12±0,34	16,21±0,34	1,07	<i>HCP</i>	5,30±0,19	6,20±0,28	1,17
<i>CCL</i>	14,55±0,40	15,61±0,30	1,07	<i>LMDB</i>	16,50±0,44	18,40±0,58	1,12
<i>Spermophilus</i>	<i>odessanus</i>	<i>pygmaeus</i>	<i>HR</i>	<i>Mus</i>	<i>musculus</i>	<i>spicilegus</i>	<i>HR</i>
<i>P4M3</i>	9,21±0,40	9,93±0,34	1,08	<i>LFI</i>	5,07±0,32	4,61±0,32	1,10
<i>MaT</i>	8,36±0,34	8,92±0,43	1,07	<i>BOc</i>	5,30±0,12	5,09±0,18	1,04
<i>BCB</i>	20,42±0,69	21,30±0,59	1,04	<i>LNa</i>	7,73±0,34	7,36±0,40	1,05
<i>Zyg</i>	26,90±0,91	28,13±0,96	1,05	<i>CBL</i>	19,67±0,85	18,96±0,78	1,04
<i>M33</i>	11,79±0,41	12,32±0,52	1,04	<i>Dia</i>	5,20±0,33	5,00±0,34	1,04
<i>Sylvaemus</i>	<i>tauricus</i>	<i>sylvaticus</i>	<i>HR</i>	<i>Sylvaemus</i>	<i>sylvaticus</i>	<i>uralensis</i>	<i>HR</i>
<i>CBL</i>	26,08±0,81	22,80±0,54	1,14	<i>M13</i>	3,75±0,11	3,38±0,10	1,11
<i>M13</i>	4,27±0,11	3,75±0,11	1,14	<i>LFI</i>	5,34±0,27	4,57±0,26	1,17
<i>LBu</i>	5,54±0,19	4,83±0,14	1,15	<i>M11</i>	5,28±0,13	4,93±0,14	1,07
<i>LNA</i>	10,76±0,52	9,23±0,33	1,17	<i>BCB</i>	10,80±0,21	10,22±0,27	1,06
<i>BCB</i>	11,91±0,41	10,80±0,21	1,10	<i>BFI</i>	1,77±0,12	1,51±0,11	1,17
<i>Arvicola</i>	<i>scherman</i>	<i>amphibius</i>	<i>HR</i>	<i>Terricola</i>	<i>subterraneus</i>	<i>taticus</i>	<i>HR</i>
<i>BBu</i>	6,45±0,15	7,47±0,21	1,16	<i>HCra</i>	7,49±0,16	8,69±0,22	1,16
<i>BOc</i>	7,53±0,12	8,36±0,25	1,11	<i>CbL</i>	21,93±0,53	24,57±0,64	1,12
<i>CbL</i>	33,89±1,72	39,49±1,54	1,17	<i>BCra</i>	10,77±0,24	11,83±0,28	1,10
<i>HCra</i>	11,65±0,33	12,97±0,51	1,11	<i>HRos</i>	5,38±0,18	6,28±0,26	1,17
<i>LBu</i>	8,96±0,36	10,03±0,34	1,12	<i>M1-3</i>	5,49±0,17	6,10±0,15	1,11
<i>Microtus</i>	<i>levis</i>	<i>arvalis</i>	<i>HR</i>	<i>Microtus</i>	<i>obscurus</i>	<i>arvalis</i>	<i>HR</i>
<i>CBL</i>	25,03±0,86	24,53±0,80	1,02	<i>CBL</i>	24,95±0,88	24,53±0,80	1,02
<i>Zyg</i>	14,18±0,75	13,49±0,50	1,05	<i>Zyg</i>	14,40±0,71	13,49±0,50	1,07
<i>Voc</i>	5,59±0,16	5,30±0,18	1,05	<i>Voc</i>	5,58±0,24	5,30±0,18	1,05
<i>Dia</i>	7,54±0,26	7,83±0,31	1,04	<i>LFI</i>	4,73±0,28	4,94±0,23	1,04
<i>LFI</i>	4,43±0,20	4,94±0,23	1,12	<i>BFI</i>	1,11±0,09	1,27±0,10	1,14
<i>Mustela</i>	<i>lutreola</i>	<i>vison</i>	<i>HR</i>	<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i>	<i>pygargus</i>	<i>HR</i>
№ 29	2,20±0,09	3,20±0,17	1,45	<i>NasL</i>	60,40±3,16	74,46±2,06	1,23
№ 9	18,60±0,59	21,70±0,72	1,17	<i>MLcon</i>	162,55±3,46	177,94±5,32	1,09
№ 11	17,80±0,62	20,40±0,69	1,15	<i>MHcon</i>	60,53±2,52	69,21±2,85	1,14
№ 25	5,40±0,20	6,30±0,31	1,17	<i>LRost</i>	139,39±2,17	155,66±7,53	1,12
№ 6	26,30±0,94	29,70±1,06	1,13	<i>CBL</i>	194,30±3,59	217,17±10,94	1,12

\* Для кожного виду вказано середнє значення та середньоквадратичне відхилення ознаки (у мм).

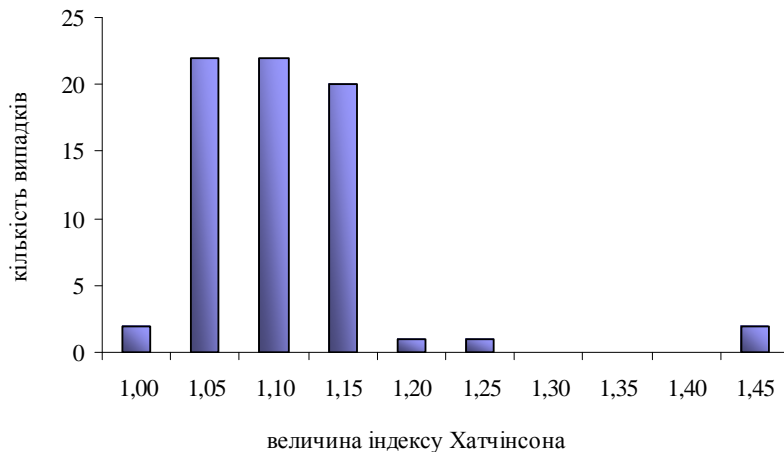


Рис. 1. Розподіл значень індексу Хатчінсона у загальній вибірці провідних ознак диференціації видів-двійників ссавців (за даними з табл. 1). Видно, що більшість порівнянь відноситься до класів  $HR = 1,05...1,15$ .

### Обговорення

Очевидно, що рівень відмінностей між близькими видами, дослідженими автором, є принаймні удвічі меншим від очікуваного згідно із загально-визнаним критичним рівнем (1,26). Для всієї суми даних середнім значенням є  $HR = 1,11 \pm 0,08$  (без двох найбільших, вистрибуючих дат –  $1,10 \pm 0,05$ ). Це збігається з оцінками відмінностей видів, отриманими автором для тієї ж суми даних з використанням коефіцієнту дивергенції Майра [12]. Тобто, за всією сумою даних маємо вкрай низький рівень диференціації ніш, який на цей час еволюційних взаємодій досліджених видів не відповідає очікуваному для стабільних угруповань. Звідси: можна говорити про те, що абсолютна більшість видів знаходиться в конфліктних взаєминах, і процес стабілізації угруповань далеко не досяг свого очікуваного результату.

Формально можна було б говорити про формування ситуації з тонким поділом еконіш та зі збільшенням щільності упаковки угруповань [36]. Проте такий висновок може виявитися помилковим. Принаймні, про це можуть свідчити факти щодо вторинного характеру більшості прикладів симпатрії досліджених пар близьких видів [13].

Докладний біогеографічний аналіз даних щодо двійникових пар ссавців, проведений автором [13] засвідчує про нещодавнє вселення видів-двійників на рівнини Східної Європи і, у низці випадків, вторинний характер симпатрії та невідповідні до меж природних чи історичних регіонів контури видових ареалів у групах двійників.

Понад те, чимало прикладів відноситься до вторинної антропогенної симпатрії видів [14]. Останнє впевнено або з високою імовірністю можна говорити про такі пари близьких видів і видів-двійників, як європейська і сибірська сарни, курганчикова і хатня миші, звичайний і австрійський вухані, лугова і звичайна полівки, європейська та американська норки, тощо.

Загалом у наведених парах видів перший з них (аборигенний) вторинно «отримав» собі симпатричного двійника внаслідок розселення останнього природним (інвазія) або штучним (інтродукція) шляхом. Частина двійників сформувала зони контакту у давні часи, найімовірніше протягом останньої частини Плейстоцену, при заселенні постгляціальної зони [13]. Не менше видів, за реконструкціями автора [14], заселили регіон за сприяння людини, обираючи у якості шляхів експансії агроценози, пагоценози та урбоценози.

Прикладом двійника, що активно розселився завдяки розвитку землеробства, є нориця *Microtus arvalis*, яка розселялася з Балкан та Центральної Європи на рівнини Східної Європи у північно-східному напрямку, назустріч аборигенному виду *M. levis* [7]. Відповідно, екологічна диференціація у цій парі посилювалася їх розмежуванням за антропогенними і природними біотопами [18]. Подібна реконструкція стосується і вуханя *Plecotus austriacus*, який, найімовірніше, вселився з півдня в ареал аборигенного *P. auritus* [52]. Отже, значна кількість прикладів симпатрії або маргінальної симпатрії двійників має антропогенну природу. У всіх випадках рівень диференціації за  $HR$  мало залежить від рівня симпатрії (табл. 4).

Важливим положенням для обговорення є цитована вище закономірність, виявлена В. Міл'єн-Паррою та М. Лоре [38], щодо зворотної кореляції між середнім значенням  $HR$  та числом видів, представлених в угрупованні. Порівнюючи їхні данні з отриманими тут, можна говорити про те, що у випадку з двійниковими парами ссавців Східної Європи існує, за термінами цих авторів, «надлишкове різноманіття», оскільки види співіснують при вкрай малих морфологічних дистанціях. Все це, на думку автора, є наслідком нещодавніх інвазій, про які свідчать і нестабілізовані сучасні межі видових ареалів у регіоні.

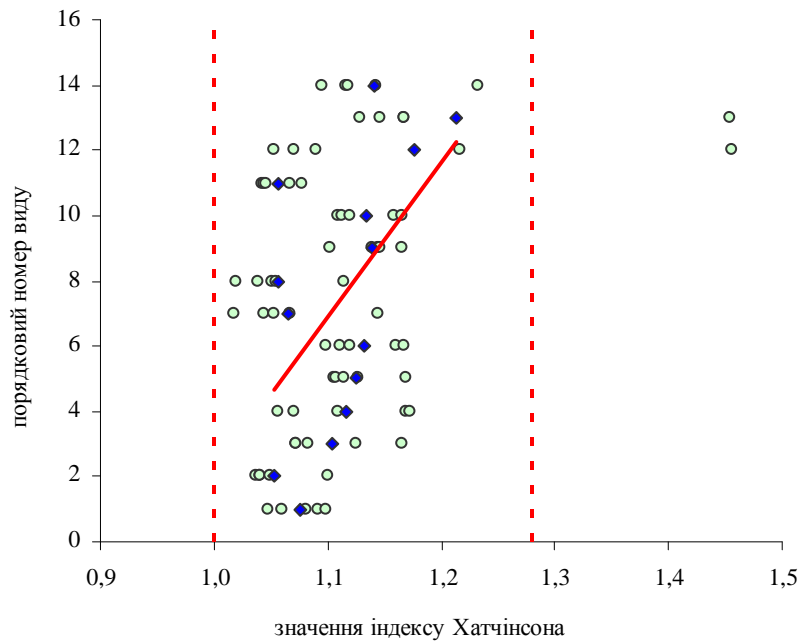


Рис. 2. Розподіл значень індексу Хатчінсона ( $HR$ ) для п'яти провідних метричних ознак видів-двійників. Цифрами позначено пари: 1 – *Sorex minutus* – *dahli*, 2 – *Mus musculus* – *spicilegus*, 3 – *Plecotus auritus* – *austriacus*, 4 – *Sylvaemus sylvaticus* – *uralensis*, 5 – *Myotis myotis* – *blythii*, 6 – *Terricola subterraneus* – *tatricus*, 7 – *Microtus arvalis* – *obscurus*, 8 – *Microtus levis* – *arvalis*, 9 – *Sylvaemus tauricus* – *sylvaticus*, 10 – *Arvicola amphibius* – *scherman*, 11 – *Spermophilus odessanus* – *pygmaeus*, 12 – *Erinaceus europaeus* – *concolor*, 13 – *Mustela lutreola* – *vison*, 14 – *Capreolus capreolus* – *pygargus*. Лініями позначено мінімальне (1,0) і критичне (1,26) значення  $HR$ . Темні значки – середні значення  $HR$  для п'яти ознак.

Таблиця 4. Значення індексу Хатчінсона для 5 провідних ознак в групах з різним рівнем перекриття ареалів  
Table 4. Values of the Hutchinson ratio for 5 leading characters in species pairs with different level of range overlap

Рід	Пара видів	$HR$ (межі мінливості)	Ареалогічні взаємини	Розмірна група
<i>Sylvaemus</i>	<i>tauricus</i> – <i>sylvaticus</i>	1,14 (1,10–1,17)	широка симпатрія	1 (дрібні)
<i>Sylvaemus</i>	<i>sylvaticus</i> – <i>uralensis</i>	1,12 (1,06–1,17)	широка симпатрія	1 (дрібні)
<i>Terricola</i>	<i>subterraneus</i> – <i>tatricus</i>	1,13 (1,10–1,17)	широка симпатрія	1 (дрібні)
<i>Mustela</i>	<i>lutreola</i> – <i>vison</i>	1,21 (1,13–1,45)	широка симпатрія (вторинна)	2 (середні)
<i>Mus</i>	<i>musculus</i> – <i>spicilegus</i>	1,05 (1,04–1,10)	широка симпатрія (вторинна)	1 (дрібні)
<i>Microtus</i>	<i>levis</i> – <i>arvalis</i>	1,06 (1,02–1,12)	маргінальна симпатрія	1 (дрібні)
<i>Plecotus</i>	<i>auritus</i> – <i>austriacus</i>	1,10 (1,07–1,17)	маргінальна симпатрія	1 (дрібні)
<i>Myotis</i>	<i>blythii</i> – <i>myotis</i>	1,13 (1,11–1,17)	маргінальна симпатрія	1 (дрібні)
<i>Arvicola</i>	<i>scherman</i> – <i>amphibius</i>	1,13 (1,11–1,17)	маргінальна симпатрія	2 (середні)
<i>Erinaceus</i>	<i>europaeus</i> – <i>concolor</i>	1,18 (1,05–1,46)	парапатрія	2 (середні)
<i>Spermophilus</i>	<i>odessanus</i> – <i>pygmaeus</i>	1,06 (1,04–1,08)	парапатрія	2 (середні)
<i>Sorex</i>	<i>minutus</i> – <i>dahli</i>	1,08 (1,05–1,10)	парапатрія	1 (дрібні)
<i>Microtus</i>	<i>obscurus</i> – <i>arvalis</i>	1,07 (1,02–1,14)	парапатрія	1 (дрібні)
<i>Capreolus</i>	<i>capreolus</i> – <i>pygargus</i>	1,14 (1,09–1,23)	парапатрія	3 (великі)

Звертає на себе увагу і той факт, що малі відмінності виявляються при порівняннях як малорозмірних, так і великорозмірних ссавців. Тобто загальний рівень відмінностей мало залежить від розмірів, така тенденція має місце (рис. 2)<sup>1</sup>. При врахуванні одночасно двох факторів – розмірів тіла і перекриття ареалів – маємо не випадковий розподіл видів (табл. 5): найменшими є значення  $HR$  у дрібних алопатричних форм (1,07–1,08). Відповідно, значення  $HR$  зростають при збільшенні розмірів і при зростанні рівня симпатрії: у широко симпатричних форм  $HR = 1,14–1,14$ .

<sup>1</sup> З цього приводу варто зауважити, що при вивченні таксономічного різноманіття деяких груп хребетних показано відсутність зв'язку видового багатства з малими розмірами тіла [48]. В нашому випадку більшість пар близьких видів представляють саме дрібних ссавців, щоправда кількість двійників, як автор показав раніше [9], пропорційна обсягу рядів.

Хатчінсон зазначав, що «більшість родів великих наземних тварин включають лише один або два симпатричні види..., проте в тих самих регіонах є роди комах, що включають сотні видів» [35]. Приклад із дослідженими близькими видами і видами-двійниками ссавців засвідчує, що у всіх ситуаціях ми маємо неповну, часто маргінальну, симпатрію лише двох видів [13].

З переліку досліджених груп маргінальна симпатрія одночасно трьох видів припускається лише для мишей групи *Sylvaemus sylvaticus* [8]. Важливо відзначити, що саме вони демонструють одні з найбільших значень індексу Хатчінсона – до  $HK = 1,17$  за провідними ознаками диференціації (табл. 3), хоча ця величина не досягає критичного  $HK = 1,26$ . Високі значення  $HK$  можливі припустити для симпатричних середньо-розмірних ссавців, проте це вже будуть не двійники.

Таблиця 5. Розподіл значень *HR* у двійникових парах з різним ступенем перекриття ареалів та розмірами тіла  
 Table 5. Distribution of *HR* values in sibling pairs with different level of range overlapping and body-size group

Перекриття ареалів	Розмірна група 1: дрібні	Розмірна група 2: середні	Розмірна група 3: великі
широка симпатрія	1,14 ( <i>S. tauricus</i> – <i>sylvaticus</i> ) 1,12 ( <i>S. sylvaticus</i> – <i>uralensis</i> ) 1,13 ( <i>T. subterraneus</i> – <i>tatricus</i> )		
широка симпатрія (вторинна)	1,05 ( <i>M. musculus</i> – <i>spicilegus</i> )	1,21 ( <i>M. lutreola</i> – <i>vison</i> )	
маргінальна симпатрія	1,10 ( <i>P. auritus</i> – <i>austriacus</i> ) 1,13 ( <i>M. blythii</i> – <i>myotis</i> ) 1,06 ( <i>M. levis</i> – <i>arvalis</i> )	1,13 ( <i>A. scherman</i> – <i>amphibius</i> )	
парапатрія	1,08 ( <i>S. minutus</i> – <i>dahli</i> ) 1,07 ( <i>M. obscurus</i> – <i>arvalis</i> ) *	1,18 ( <i>E. europaeus</i> – <i>concolor</i> ) 1,06 ( <i>S. odessanus</i> – <i>pygmaeus</i> )	1,14 ( <i>C. capreolus</i> – <i>pygargus</i> )

\* До цієї групи (дрібні парапатричні) автор відносить також мишівок групи *Sicista betulina-strandi* з *HR* = 1,07 (у друці).

Врешті, треба зауважити, що штучна або напівштучна природа більшості явищ симпатрії у розглянутих групах також могла позначитися на рівні їхньої диференціації: розселення одного виду в ареал іншого відповідає згаданій вище ситуації з асиметричним зміщенням ознак [45]. При такому зміщенні міжвидові відмінності є удвічі меншими порівняно із ситуацією з симетричним зміщенням ознак, що також є поясненням низького рівня диференціації досліджених пар.

## Висновки

1. Усі досліджені види мають значення коефіцієнту Хатчінсона для провідних краніометричних ознак нижче критичного значення (1,26), в межах *HR* = 1,02–1,23 (середнє 1,103±0,049). Це свідчить про суттєве перекривання їхніх ніш і наявність між видами конфліктних взаємин.

2. Існує тенденція до зростання коефіцієнту Хатчінсона в ряду від малорозмірних до великорозмірних ссавців. У дрібних ссавців (землерийки, миші, нориці) рівень відмінностей становить переважно *HR* = 1,02–1,10, тоді як у відносно ве-

ликих ссавців (водяні нориці, їжаки, норки, сарни) ці значення сягають *HR* = 1,11–1,23.

3. Низькі значення коефіцієнту Хатчінсона можна пояснити нещодавнім формуванням симпатрії у видів-двійників і наявністю постінвазійних ефектів, з яких провідне місце має переважання швидкості розселення виду над темпами формування мінливості та морфологічної диференціації, а також біотопною диференціацією видів.

4. Відсутність дієвих механізмів диференціації у досліджених парах при формуванні їх симпатрії визначається антропогенною природою такої симпатрії: як внаслідок штучного розселення видів, так і внаслідок освоєння одним із видів неприродних біотопів, у тім числі агроценозів.

5. Отримані дані дозволяють говорити про неусталеність рівнів екоморфологічної диференціації двійникових пар ссавців Східної Європи і про «потребу» подальшої диференціації видів у разі зростання рівня їхньої симпатрії. Процес зростання симпатрії продовжується завдяки антропогенним факторам, що визначає інтерес до подальших досліджень видів-двійників.

**Подяка.** Дослідження проведено в рамках науково-дослідної теми «Закономірності просторової і морфологічної диференціації близьких видів ссавців» (Інститут зоології НАН України). Дякую керівнику дослідження проф. Ігорю Смельянову (Інститут зоології НАН України), Оресту Михалевичу (Національний науково-природничий музей НАН України), Наталії Атамась (Інститут зоології НАН України) та Марині Коробченко (Луганський педагогічний університет) за участь у обговоренні результатів.

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Влияние конкуренции на структуру сообществ // Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяция и сообщества. – Москва: Мир, 1989. – Том 2. – С. 211–248.
2. Вишневецький Д. О. Аналіз угруповань унгулят України з позиції сталогі Хатчінсона // Вісник Луганського державного педагогічного університету. Біологічні науки. – 2002. – № 1 (45). – С. 195–197.
3. Воронцов Н. Н. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов // Проблемы эволюции. – Новосибирск: Наука, 1968. – Том 1. – С. 202–207.
4. Гиляров А. М. Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. – 2002. – № 11. – С. 71–74.
5. Егоров Ю. Е. Механизмы дивергенции. – Москва: Наука, 1983. – 172 с.

6. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – Киев, 1999. – 168 с.
7. Загороднюк И. В. Политипические Arvicolidae Восточной Европы: таксономия, распространение, диагностика. – Киев: Ин-т зоол. АНУ, 1991. – Препринт № 10.91. – 64 с.
8. Загороднюк И. В. Идентификация восточноевропейских форм *Sylvaemus sylvaticus* (Rodentia) и их географическое распространение // Вестник зоологии. – 1993. – Том 27, № 6. – С. 37–47.
9. Загороднюк И. В. Политипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доповіді НАН України. – 1998. – № 7. – С. 171–178.
10. Загороднюк И. В. Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців // Доповіді НАН України. – 2003. – № 11. – С. 179–187.



11. *Загороднюк І. В.* Біологічний вид як ампліфікована сутність: ознаки буферизації та механізми її зрушення // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2004. – Вип. 14. – С. 5–15.
12. *Загороднюк І.* Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гігаусу // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2004. – Вип. 38. – С. 21–42.
13. *Загороднюк І.* Біогеографія криптичних видів ссавців Східної Європи // Науковий вісник Ужгородського університету. Серія Біологія. – 2005. – Вип. 17. – С. 5–27.
14. *Загороднюк І.* Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань // Фауна в антропогенному середовищі. – Луганськ, 2006. – С. 18–47. – (Праці Теріологічної школи, випуск 8).
15. *Загороднюк І., Атамась Н.* Морфологическая дифференциация хомяков (Cricetidae) Восточной Европы: диагностический вес признаков и структура таксономический отношений // Доповіді НАН України. – 2005. – № 4. – С. 153–160.
16. *Загороднюк І. В., Смельянов І. Г.* Вид в екології як популяційна система та як компонент біотичного угруповання // Вісник Дніпропетровського університету. Серія Біологія, Екологія. – 2003. – Вип. 11 (Том 1). – С. 3–13.
17. *Загороднюк І., Кондратенко О.* Біотопна диференціація видів як основа підтримання високого рівня видового різноманіття фауни // Вісник Львівського університету. Серія біологічна. – 2002. – № 30. – С. 106–118.
18. *Загороднюк І. В., Михайленко А. Г., Тесленко С. В.* Полевки рода *Microtus* в Молдове // Синантропия грызунов. – Москва: ИЭМЭЖ, 1994. – С. 88–91.
19. *Лашкова Е. И., Дзверин И. И.* Возможная роль межвидовой конкуренции в формировании ареалов лесных мышей *Sylvaemus* (Rodentia, Muridae) // Вестник зоологии. – 2004. – Том 38, № 6. – С. 41–46.
20. *Межжерин С. В.* Лесные мыши рода *Sylvaemus* Ognev et Vobobiev, 1924 фауны Украины // Млекопитающие Украины. – Киев: Наукова думка, 1993. – С. 64–77.
21. *Степанян Л. С.* Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. – Москва: Наука, 1983. – 294 с.
22. *Шварц Е. А., Демин Д. В., Замолодчиков Д. Г.* Экология сообществ мелких млекопитающих лесов умеренного пояса. – Москва: Наука, 1992. – С. 1–127.
23. *Шмальгаузен И. И.* Борьба за существование и расхождение признаков // Журнал общей биологии. – 1940. – Том 1, вып. 1. – С. 9–24.
24. *Bakker V. J., Kelt D. A.* Scale-dependent patterns in body size distributions of Neotropical mammals // Ecology. – 2000. – Vol. 81, N 12. – P. 3530–3547.
25. *Ben-Moshe A., Dayan T., Simberloff D.* Convergence in morphological patterns and community organization between Old and New World rodent guilds // The American Naturalist. – 2001. – Vol. 158, N 5. – P. 484–495.
26. *Bowers M. A., Brown J. H.* Body size and coexistence in desert rodents: chance or community structure? // Ecology. – 1982. – Vol. 63. – P. 391–400.
27. *Brown J. H.* Geographical ecology of desert rodents // Cody M. L., Diamond J. R. (eds.). Ecology and evolution of communities. – Cambridge: Harvard University Press, 1975. – P. 315–341.
28. *Brown W. L., Wilson E. O.* Character displacement // Systematic Zoology. – 1956. – Vol. 5. – P. 49–64.
29. *Dayan T., Simberloff D.* Size patterns among competitors: ecological character displacement and character release in mammals, with special reference to island populations // Mammal Review. – 1998. – Vol. 28, N 3. – P. 99–124.
30. *Dayan T., Simberloff D.* Ecological and community-wide character displacement: the next generation // Ecology Letters. – 2005. – Vol. 8. – P. 875–894.
31. *DeBach P.* The competitive displacement and coexistence principles // Annual Review of Entomology. – 1966. – Vol. 11 (January). – P. 183–212.
32. *Eadie J. M., Broekhoven L., Colgen P.* Size ratios and artifacts: Hutchinson's rule revisited // The American Naturalist. – 1987. – Vol. 129. – P. 1–17.
33. *Gannon W. L., Rácz G. R.* Character displacement and ecomorphological analysis of two long-eared *Myotis* (*M. auriculus* and *M. evotis*) // Journal of Mammalogy. – 2006. – Vol. 87, N 1. – P. 171–179.
34. *Holmes R. T., Pitelka F. A.* Food overlap among coexisting sandpipers on northern Alaska tundra // Systematic Zoology. – 1968. – Vol. 17. – P. 305–318.
35. *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.
36. *MacArthur R.* Fluctuations of animal populations, and measure of community stability // Ecology. – 1955. – Vol. 36, N 3. – P. 533–536.
37. *Mészén 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.
38. *Millien-Parra V., Loreau M.* Community composition and size structure of murid rodents in relation to the biogeography of the Japanese archipelago // Ecography. – 2000. – Vol. 23, N 4. – P. 413–423.
39. *Mishra C., Van Wieren S. E., Heitkönig I. M. A., Prins H. H. T.* A theoretical analysis of competitive exclusion in a Trans-Himalayan large-herbivore assemblage // Animal Conservation. – 2002. – Vol. 5, Issue 3. – P. 251–258.
40. *Petren K.* Habitat and niche, concept of // Encyclopedia of Biodiversity. – Academic Press, 2001. – Vol. 3. – 303–315.
41. *Pianka E. R.* Niche overlap and diffuse competition // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 1974. – Vol. 71, N 5. – P. 2141–2145.
42. *Reitz S. R., Trumble J. T.* Competitive displacement among insects and arachnids // Annual Review of Entomology. – 2002. – Vol. 47. – P. 435–465.
43. *Schoener T. W.* The evolution of bill size differences among sympatric congeneric species of birds // Evolution. – 1965. – Vol. 19. – P. 189–213.
44. *Scheffer M., van Nes E. H.* Self-organized similarity, the evolutionary emergence of groups of similar species // PNAS. – 2006. – Vol. 103, N 16. – P. 6230–6235.
45. *Schluter D.* Ecological character displacement in adaptive radiation // The American Naturalist. – 2000. – Vol. 156, Supplement (October). – P. S4–S16.
46. *Simberloff D., Boecklen W.* Santa Rosalia reconsidered: size ratios and competition // Evolution. – 1981. – Vol. 35. – P. 1206–1228.
47. *Soriano P. J.* Functional structure of bat communities in tropical rainforests and Andean cloud forests // Ecotropicos. – 2000. – Vol. 13, N 1. – P. 1–20.
48. *Stuart-Fox D., Owens I. P. F.* Species richness in agamid lizards: chance, body size, sexual selection or ecology? // J. Evol. Biology. – 2003. – Vol. 16. – P. 659–669.
49. *Stubbs W. J., Bastow-Wilson J.* Evidence for limiting similarity in a sand dune community // Journal of Ecology. – 2004. – Vol. 92, N 4. – P. 557–567.
50. *Tamsitt J. R.* Niche and species diversity in Neotropical bats // Nature. – 1967. – Vol. 213. – P. 784–786.
51. *Tchernov E.* Polymorphism, size trends and Pleistocene paleoclimatic response of the subgenus *Sylvaemus* (Mammalia: Rodentia) in Israel // Israel Journal of Zoology. – 1979. – Vol. 28. – P. 131–159.
52. *Zagorodniuk I.* Species of the genus *Plecotus* in the Crimea and neighbouring areas in the Northern Black Sea Region // Wolszyn B. W. (ed.). Proceedings of the VIII<sup>th</sup> ERBS. – Krakow: PLATAN Publ. House, 2001. – Vol. 2. – P. 159–173.

Отримано: 07 січня 2007 р.

Прийнято до друку: 16 лютого 2007 р.