

УДК 599: 616.98

I.V. Загороднюк

**ЗАКОНОМІРНОСТІ РОЗМІРНОЇ ДИФЕРЕНЦІАЦІЇ ВИДІВ І СТАТЕЙ
У БАГАТОВИДОВІЙ ГІЛЬДІЇ (НА ПРИКЛАДІ РОДУ *MUSTELA*)**

*Загороднюк I.V. Закономерности размерной дифференциации видов и полов в многовидовой гильдии (на примере рода *Mustela*) // Науч. зап. Гос. природоведч. музея. – Львов, 2009. – Вып. 25. – С. 251-266.*

Мустелидная гильдия представлена в фауне Восточной Европы шестью видами с наиболее дифференцированной структурой в нижней части размерного ряда. Во всех случаях самцы и самки ведут себя как самостоятельные члены гильдии, и размерный ряд гильдии представлен поочередно самками и самцами каждого вида. Уровень дифференциации полов достигает значений коэффициента дивергенции Майра $CD=2,87-2,97$ и соотношения Хатчинсона $HR=1,13$. К механизмам снижения конкуренции, кроме уменьшения размеров самок, относится сужение их изменчивости, что является проявлением несимметричного смещения признаков, особенно выраженного у мелких видов. В структуре корреляционных плеяд признаков, связанных с полом, ведущее место занимает доля самцов в выборках, высоко коррелированная с уровнем морфологических отличий полов. Существенное перекрытие экоморфологических ниш у крупноразмерных членов гильдии противоречит ожидаемой структуре гильдии («мустелидный парадокс») и может быть объяснено низкой природной плотностью видов *Mustela* и высокой трофической, биотопической и поведенческой специализацией крупноразмерных видов.

*Zagorodniuk I.V. Regularities in size differentiation of species and sexes in multispecies guild (example with genus *Mustela*) // Proc. of the State Nat. Hist. Museum. – Lviv, 2009. – 25. – P. 251-266.*

Mustelid guild is presented in the East European fauna by six species, with most expressed differences in lower segment of the body size row. In all case, females and males behave separate members of guild, and size row in the guild is represented in turn of females and males of each species. Level of sex differentiation reaches average value of the Mayr's coefficient of divergence $CD=2,87-2,97$ and the Hutchinson ratio $HR=1,13$. Among mechanisms of competition limitation, in spite of decreasing of the female sizes, there is narrowing of female variation, that corresponds to phenomenon of asymmetric character displacement, most expressed in small-sized species. The leading position in correlation pattern of sex-dependent characters, share of males in samples has high correlation ($r=0,99$) with level of morphological differences of sexes. Significant overlapping of ecomorphological characters in large-sized members of the guild conflict with expected pattern of guild (the mustelid paradox) and can be explained by lower natural abundance of *Mustela* as well as high trophic, biotope and behavior specialization of large-sized species.

Однією з ключових особливостей організації угруповань тварин є формування ними гільдій, тобто груп споріднених видів, які схожим способом використовують один і той самий ресурс [2]. За цих умов структура угруповань і характер мінливості окремих видів визначаються не тільки їхніми власними особливостями чи обсягом доступних ресурсів, але й тиском на них суміжних видів зі складу цієї самої гільдії [4]. Закономірним наслідком таких впливів стає диференціація членів гільдії за ознаками, пов'язаними з використанням ресурсів [28, 32].

Найчастіше це виявляється у формуванні гільдій з розмірним розподілом видів у шкалі „маленький – середній – великий”. При цьому суміжні члени гільдій взаємно обмежують не тільки межі мінливості, але й модальні значення екоморфологічних ознак, що знайшло відображення у численних моделях: від мінімально допустимого рівня схожості суміжних видів і обмеження видового багатства гільдії до перерозподілу видів (їхніх екоморфологічних ознак) уздовж градієнту доступних ресурсів [2, 9, 25]. Вихідним положенням таких побудов є формування відмінностей близьких видів за лінійними ознаками, пов’язаними із живленням, так, що співвідношення їх значень у більшого виду до меншого складає $HR=1,26$ [2, 28]. Це явище, покладене в основу „принципу лімітуючої схожості” [29], наразі поширюють з пар близьких видів на всю гільдію, з увагою до щільності упаковки видів у гільдії [31, 32] і утримання видами певних міжвидових дистанцій, що відомо як „перерозподіл ознак” [27]. За нуль-гіпотезою, склад угруповань визначається довільною комбінацією видів, позаяк робочі гіпотези припускають не випадкову структуру гільдії, у тім числі за розмірною компонентою [2, 9, 32].

У ссавців провідними екоморфологічними ознаками найчастіше є загальні розміри тіла і морфологічних структур, пов’язаних із кормодобувною діяльністю, у т. ч. довжина черепа і зубного ряду [2, 8, 28, 35]. Серед ссавців фауни України у найбільш багатих за видовим складом родах (*Sylvaemus*, *Pipistrellus*, *Nyctalus*, *Myotis*, *Microtus*) існує не більше 3–4 симпатричних видів [9]. Найбільш повночленну гільдію у нашій фауні формує рід *Mustela*, складений комплексом із шести різнорозмірних видів хижаків [1]. Особливістю видів *Mustela* є широкі межі їхньої симпатрії і симбіотопії та близькі екоморфологічні ніші суміжних видів, а також їх природна гібридизація [15, 20]. У більшості випадків відмінності між видами виявляються лише у розмірних і розмірно-залежних ознаках.

Метою цього дослідження є вивчення закономірностей розподілу метричних ознак у *Mustela*, оцінка рівнів відмінностей суміжних видів і внутрішньовидових груп та аналіз механізмів підтримання структури складних угруповань.

Матеріал і методика аналізу

Дані щодо індивідуальної мінливості метричних ознак накопичено при аналізі колекцій Зоологічних музеїв Луганського та Львівського національних університетів, Зоологічного музею ННПМ НАН України, Музею природи Харківського національного університету, колекційних зразків з робочих колекцій автора і його колег, а також таблиць з вимірами черепів, наведених у оглядах О. Мигуліна [12] і К. Татарінова [21]. Загальний обсяг виміряних автором зразків складає 158 черепів, описаних за схемою з 11 метричних ознак. Ключовими для аналізу ознаками обрано конділобазальну довжину черепа (СВЛ) і довжину верхнього зубного ряду, яку досліджують у двох версіях – повну довжину (IM^1) і основну довжину (CM^1): першу вимірюють від передньої поверхні різців, другу – від передньої поверхні ікл. Всі виміри наводяться для дорослих особин (табл. 1).

Оскільки для *Mustela* характерний статевий диморфізм [5, 20, 23, 30], міжвидові порівняння проведено для самців, представлених у колекціях більшою кількістю зразків. Для всіх видів проведено порівняння міжстатевої диференціації. Для порівняння вибірок використано співвідношення Хатчінсона (HR), яке розраховано як відношення середніх значень виміру більшого виду до меншого, і коефіцієнт дивергенції Майра (CD), докладно проаналізовані раніше [6, 8-9].

Відповідність рядів фактичних даних до очікуваного рівномірного розподілу оцінено за коефіцієнтом кореляції. Теоретичний ряд розраховано так: за обсяг екоморфологічної ніші гільдії прийнято різницю між абсолютними максимумом і мінімумом ключової ознаки (Δ), яку поділено на кількість видів, що порівнюються (N), на основі чого розраховано середні очікувані значення кожного класу, і співвідношення цих значень прийнято за теоретичний ряд HR. Наприклад, при $\min=10$, $\max=26$ мм та $N=4$ видів матимемо $\Delta=16$ мм і класовий інтервал $S=4$ мм, з чого очікувані середні значення класів будуть 12, 16, 20, 24 мм. У такому ряду середнє очікуване значення співвідношення Хатчінсона становитиме $HR=1,26^1$.

Результати досліджень

Розподіл гільдії за розмірами черепа. Загалом, всі види *Mustela* добре розрізняються за розмірами черепа: конділобазальна довжина черепа (CBL) у цих видів змінюється від 30-44 мм у ласки (*M. nivalis*) до 55-74 мм у тхора степового (*M. eversmanni*) (рис. 1). Очевидно, що види *Mustela* формують відносно рівномірний розмірний ряд, який може бути поділений на дві групи – дрібно розмірні види (ласки і горностаї) з довжиною черепа 30-52 мм і великорозмірні види (норки і тхори) з довжиною черепа 52-74 мм. Як видно з наведених на рисунку 1 даних, гільдія може бути описана не як 6-членна (6 видів), а як 12-членна, оскільки відмінності самців і самок є не менш значущими. Дані щодо мінливості довжини черепа у вибірках самців і самиць шести видів *Mustela* за всіма доступними джерелами узагальнено в таблиці 1.

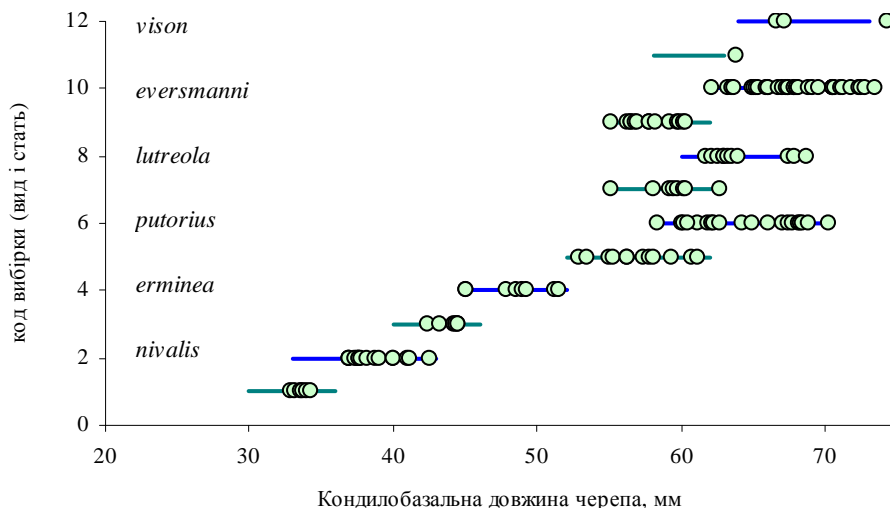


Рис. 1. Розподіл видів *Mustela* за довжиною черепа (CBL): кола – дані з бази даних автора щодо мінливості у вибірках з України; лінії – очікувані межі мінливості кожного виду і статі за даними з табл. 1. Коди вибірок: 1-2 — *nivalis*, 3-4 — *erminea*,

¹ Більш строгий ряд має формуватися з урахуванням зростання класового інтервалу зі збільшенням величини ознак, проте при малій кількості класів цим можна знехтувати.

5-6 – *putorius*, 7-8 – *lutreola*, 9-10 – *eversmanni*, 11-12 – *vison*; непарні номери – ♀, парні – ♂.

Таблиця 1

Кондилобазальна довжина черепа у видів роду *Mustela* за різними джерелами

Вибірка	<i>nivalis</i>	<i>erminea</i>	<i>putorius</i>	<i>lutreola</i>	<i>eversmanni</i>	<i>vison</i>
Польща ♀♂ [26]	29,4–36,9 ♀ 31,5–43,4 ♂ (n=10, 35)	41,9–48,5 ♀ 44,9–51,6 ♂ (n=6, 12)	53,7–62,1 ♀ 62,2–72,6 ♂ (n=73, 86)	—	—	—
Білорусь ♀♂ [19]**	29,4–36,9 ♀ 31,5–43,4 ♂	35,7–48,5 ♀ 39,3–52,2 ♂	51,3–62,1 ♀ 59,0–72,6 ♂	57,2–59,4 ♀ 59,2–66,8 ♂	—	59,5–63,2 ♀ 65,0–71,2 ♂
Україна ♀♂ (ця праця: розподіл див. на рис. 1)	31,8–34,3 ♀ 33,17 (n=9)	42,5–44,5 ♀ 43,87 (n=6)	52,9–61,1 ♀ 56,94 (n=12)	55,1–62,7 ♀ 59,34 (n=8)	55,1–60,3 ♀ 57,94 (n=14)	— 63,75 (n=1)
Україна ♀♂ [12] ***	30–44 ♀♂ (♀ < ♂)	38,2–52,4 ♀ ♀♂ (♀ < ♂)	51,3–59,9 ♀ 58,4–70,0 ♂	56,0–60,1 ♀ 61,5–69,0 ♂	56,7–61,3 ♀ 61,5–73,2 ♂	—
Україна ♀♂ [1]	30,7–35,3 ♀ 33,05 (n=21) 29,5–43,8 ♂ 39,53 (n=99)	43,0–46,7 ♀ 44,58 (n=18) 44,1–54,0 ♂ 49,50 (n=28)	52,3–62,4 ♀ 57,55 (n=76) 55,0–70,4 ♂ 65,73 (n=100)	56,0–61,5 ♀ 59,75 (n=25) 62,0–68,0 ♂ 65,36 (n=24)	52,5–63,6 ♀ 58,60 (n=38) 58,0–74,0 ♂ 67,16 (n=108)	57–63 ♀ 59,3 (n=?) 62–73 ♂ 66,4 (n=?)
Поволжя ♂ [5]	—	47,7 ♂ (n=14)	61,4 ♂ (n=22)	62,8±1,61 ♂ (n=16)	69,9 ♂ (n=25)	67,8±6,71 ♂ (n=34)
кол. СРСР ♀♂ [13]	30–36 ♀ 32–46 ♂	32–47 ♀ 39–53 ♂	51–60 ♀ 59–70 ♂	53–66 ♀ 56–68 ♂	57–61 ♀ 62–77 ♂	58–63 ♀ 65–72 ♂
усереднено** <i>min-mod-max</i>	30–33–36 ♀ 33–38–43 ♂	40–43–46 ♀ 45–48–52 ♂	52–57–62 ♀ 58–64–70 ♂	55–59–63 ♀ 60–65–69 ♂	55–58–62 ♀ 62–67–74 ♂	58–60–63 ♀ 64–68–73 ♂

Примітки: види ранжовано у порядку зростання максимальних значень метричних ознак; * – дані з праць К. Татарінова [21] та О. Корнеєва [11] тут не наводяться, оскільки не розділені за статтю; О. Мигулін [12] наводить для *M. eversmanni* максимальну СВЛ=78,2 мм, що суперечить іншим його даним (прийнято як помилка набору, виправлено на 73,2 мм). ** – при уточненні усереднених даних середні з усіх вибірок мінімуми округляли до більшого значення, максимуми – до меншого, модальні – до відомих середніх значень.

Всі види формують однорідний розмірний ряд, при цьому самці і самиці в межах кожного виду формують окремі ланки цього ряду, тобто *de facto* виступають у якості різних членів гільдії (див. рис. 2). Розмірний ряд є найбільш диференційованим у своїй нижній частині (ласки і горностаї), натомість його вершина сформована видами, які суттєво перекриваються за своїми метричними ознаками. Рівень диференціації видів у ряду самців є більш виразним порівняно з даними для самиць: за крайніми значеннями СВЛ (табл. 1, внизу) самки *Mustela* змінюються в межах 30-63 мм (2,10 рази), а самці – від 33 до 74 мм (2,24 рази).

Очевидно, що „нормальною” структура гільдії є лише в її нижній частині, а кожний крок до збільшення розмірів хижаків закономірно супроводжується більшою

екологічною, ніж морфологічною, диференціацією видів. Тобто, гільдія є стабільною в її „нижній” частині, а збільшення розмірів вимагає більшої екологічної диференціації видів взамін диференціації морфологічної. Власне, це і має місце: група норок (*lutreola et vison*) більше спеціалізується на мисливській активності у коловодних біотопах, а ніша тхорів зміщена у бік лісових (*putorius*) або степових (*eversmanni*) місцезнаходжень [1]. Окрім того, у багатьох видів *Mustela* відмічено зміщення ніш у бік синантропних місцезнаходжень [10, 16].



Рис. 2. Ряд мінливості розмірів черепа *Mustela* на прикладі *M. evermanni* (кол. ННПМ, leg. Г. Модін, 1951 р., Стрільцівський степ): зліва направо – ♀ subad., ♀ ad., ♂ ad.

Особливості видових еконіш певною мірою відображають видові ареали [15], проте є й певні особливості. Зокрема, К. Татаринів [21] зазначає, що аборигенна норка стала дуже рідкісною ще у першій половині XX ст., задовго до появи там *Mustela vison*. Подібне відмітив М. Роженко [18] для Причорномор'я. Проте процес згасання її популяції у кожному разі прискорився після появи десятків звіроферм та, відповідно, тисяч американських норок-втікачів з таких господарств [3]. Отже, близько середини XX ст. структура гільдій стала видозміненою через скорочення чисельності популяції аборигенної норки (*M. lutreola*) та формування потужних популяцій норки американської. За такою екоморфологічною ознакою, як основна довжина зубного ряду (CM^1), ці два види мають напружені взаємини – $HR=1,18$ проти теоретично очікуваного $HR=1,26$, а за довжиною черепа (CBL) – лише $HR=1,08$ (за даними з табл. 2 та 4). Це все посилювалося суттєвим скороченням чисельності колись численних *Arvicola* і відносно звичайних на той час *Desmana*, які становили помітну частку в живленні норок [12].

Аналогічні процеси сталися у „тхоревому” сегменті гільдії. Тхір чорний (*M. putorius*), близький за екоморфологічними ознаками до норки, помітно змістив свою нішу в бік синантропних місцезнаходжень і „антропогенних” кормів [1, 21]. Очевидно спочатку алопатричний щодо нього тхір степовий (*M. evermanni*) у той самий період (середина XX ст.) став доволі помітним членом мустелідної гільдії на заході України, до того там не відомий попри наявність потужних популяцій

ховрахів [21]. Понад те, на думку В. Тимошенкова [24], цей вид пов'язаний первинно з аридними територіями зі значним рівнем пасовищного навантаження, що дозволяє припустити його адвентивний статус у фауні України. Не виключено, що його первинна спеціалізація на живленні піщанками могла бути зміщена на ховрахів внаслідок розширення ареалу на захід (за межі аридних угруповань з домінуванням піщанок) у східноєвропейські степи в часи розвитку степового тваринництва. У викопному статі цей вид з території України не відомий [22], хоча він мав бути у складі угруповань на більшій частині регіону [16], у тім числі виходячи з колишнього ширшого поширення і значно більшої (порівняно з сьогоднішнім) чисельності ховрахів і хом'яків як основних груп його жертв [17].

Тобто, в основі диференціації гільдії хижаків суттєву роль відіграє просторовий розподіл жертв і загальний характер динаміки їхньої чисельності. Саме це може пояснювати жорстку структуру гільдії в її нижній розмірній частині фактично без перекриття ознак ($HR=1,26-1,35$) і можливість співіснування близьких видів у верхній частині розмірного ряду ($HR=1,00-1,06$). Матриця порівнянь видів (оцінки HR та CD для ознаки CBL) представлена у таблиці 2, з якої випливає, що нормальне співіснування (тобто при $HR>1,26$) можливе лише для 8 пар порівнянь з 15 можливих парних комбінацій, при тому більшість „допустимих” комбінацій стосуються порівнянь лише крайніх ланок розмірного ряду гільдії.

Таблиця 2

Матриця відмінностей видів *Mustela* за довжиною черепа (CBL ♂, за табл. 1)

Вид	<i>nivalis</i>	<i>erminea</i>	<i>putorius</i>	<i>lutreola</i>	<i>eversmanni</i>	<i>vison</i>	HR	CD
<i>nivalis</i>	—	1,25	1,67	1,66	1,77	1,79	1,16	4,11
<i>erminea</i>	4,65	—	1,33	1,33	1,42	1,43	1,10	2,50
<i>putorius</i>	9,12	5,21	—	1,00	1,06	1,07	1,13	2,39
<i>lutreola</i>	12,04	6,47	0,07	—	1,07	1,08	1,08	2,13
<i>eversmanni</i>	10,49	6,50	1,12	1,37	—	1,01	1,18	3,74
<i>vison</i>	10,76	6,74	1,33	1,62	0,21	—	—	—

Примітки: верхній трикутник – HR , нижній – CD . Праві стовпчики – відмінності статей.

Представлені на рисунку 3 дані, що є графічним відображенням матриці схожості видів, засвідчують, що види *Mustela* формують вкрай неоднорідну гільдію, диференціація якої за розмірною компонентою не є однаковою у всіх парах порівнянь ($HR=1,00-1,79$). У той же час види гільдії мають певні закономірності біотопного розподілу, пов'язані з розподілом доступних їм видів-жертв. Зокрема, *M. lutreola* має виразну приуроченість до коловодних місцезнаходжень (у т.ч. з домінуванням водяних полівок), *M. eversmanni* більш пов'язаний з лучно-степовими угрупованнями степової зони (у т.ч. з домінуванням ховрахів), натомість *M. putorius* є найбільш пов'язаним з лісовими масивами та з синантропними місцезнаходженнями. При цьому, останні два види можуть розглядатися як локальні інвайдери, які поширилися в регіоні внаслідок розселення зі сходу і з півночі, відповідно.

Отже, диференціація в межах мустелідної гільдії є щонайменше двоохрівневою: за розмірами і за біотопами. Якщо дрібно-розмірні види є найбільш універсальними за своїми екологічними перевагами серед видів *Mustela* нашої фауни, то великорозмірні види, збігаючись за екоморфологічними ознаками, найбільше розходяться за біотопами. Проте є ще третя компонента – статева: оскільки самки на 8-16% дрібніші від самців (див. стовпчик „HR” у табл. 2).

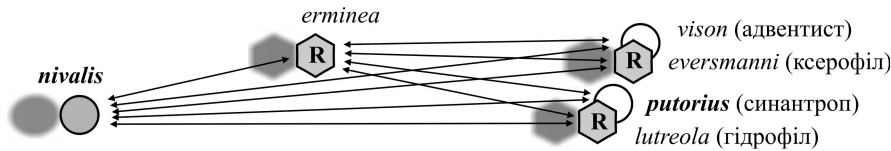


Рис. 3. Взаємний розподіл видів *Mustela* (♂) на підставі матриці попарних порівнянь за співвідношенням Хатчінсона для ознаки CBL (за табл. 2). Темною заливкою позначено аборигенні види, багатокутники (з літерою „R” всередині) – види, внесені до „Червоної книги України”, масним виділено назви двох найбільш звичайних (численних) видів.

Статева диференціація. Аналіз даних засвідчує, що морфологічна дистанція між самцями і самицями є високою незалежно від рівня відмінностей суміжних видів (табл. 3) і складає за індексом Хатчінсона $HR=1,11-1,15$, що відповідає рівню диференціації близьких видів [9]. За коефіцієнтом дивергенції Майра (CD) рівні міжстатевих відмінностей зростають зі збільшенням розмірів тварин, якщо розглядати всю суму даних (див. табл. 3), проте мають зворотну тенденцію при розгляді вибірок з України (табл. 4). Зростання значень міжстатевих $CD_{(\delta/\varphi)}$ у великорозмірних *Mustela* може розглядатися як компенсація потенційно високої конкуренції у межах гільдії.

Про високу напруженість конкурентних взаємин в групі великорозмірних членів гільдії говорить також те, що межі мінливості ознак самців і самиць цієї групи майже не перекриваються, що веде до зростання коефіцієнту дивергенції. Раніше автором показано [6], що уникнення конфліктів внаслідок екоморфологічної подібності може досягатися двома шляхами – через зміщення модальних значень ознак (зростання HR) і через звуження мінливості (зростання CD). Власне це і відбувається в мустелідній гільдії, проте в різних її частинах по-різному: в нижній частині розмірного ряду диференціація йде за рахунок утримання відмінностей за модальними значеннями (зростання HR), а у верхах розмірного ряду – за рахунок зростання CD. Останнє відбувається не стільки за рахунок зміщення ознак, скільки за рахунок звуження мінливості ознак однієї зі статей (самиць).

У дослідженнях гільдій такий механізм зниження конкуренції розглядається як „несиметричне зміщення ознак”, яке відповідає асиметрії у використанні видами (статями) ресурсів [33]. Як відомо, рівень екоморфологічної дивергенції залежить від того, один чи обидва суміжні види (статі) зміщують свої ніші, і Хатчінсонівське відношення є меншим за асиметричних зміщень [33]. Правдоподібно, що у *Mustela* мали місце обидва процеси – симетричні зміщення на рівні видів і асиметричні – на рівні статей. За даними Д. Шлютера [33], відношення ознак близьких видів складає в середньому $HR=1,36$ (медіана – $HR=1,30$), що вище очікуваних значень (стала

Хатчінсона складає $HR=1,26-1,28$). У дослідженій автором мустелідній гільдії співвідношення суміжних видів (оцінки для кожної статі окремо) досягають подібних величин ($HR=1,28...1,33$) лише у нижній частині розмірного ряду (див. табл. 3). Всі інші пари порівнянь дають значно менші величини: $HR=1,01...1,04$. В середньому для всього ряду маємо $HR=1,13$, що відповідає середньому рівню відмінностей видів-двійників і морфологічно близьких видів ссавців [8].

Таблиця 3

Модальні значення кондилобазальної довжини черепа у 6 видів роду *Mustela* та їх порівняння між видами і статями (за усією сумою даних з табл. 1)

Показник*	<i>nivalis</i>	HR	<i>erminea</i>	HR	<i>putorius</i>	HR	<i>lutreola</i>	HR	<i>eversm.</i>	HR	<i>vison</i>
CBL ♀	33 мм	1,30	43 мм	1,33	57 мм	1,04	59 мм	1,02	58 мм	1,03	60 мм
CBL ♂	38 мм	1,28	48 мм	1,33	64 мм	1,02	65 мм	1,03	67 мм	1,01	68 мм
HR (♂/♀)	1,15		1,09		1,12		1,10		1,16		1,11
CD (♂/♀)	3,16		3,95		3,80		4,23		6,11		6,59
Частка ♂	78,1 %		58,7 %		59,0 %		50,8 %		71,4 %		—

Примітки: * при розрахунку CD (♂/♀) стандартне відхилення оцінено через „max-min/6” (за табл. 1); у розрахунку частки самців, окрім наведених в таблиці 1 даних, включено дані з [34].

Такі ж близькі до середніх значення дають порівняння статей в межах кожного виду (за CBL, для всієї суми даних): $HR=1,08-1,16$; при цьому рівень диференціації статей за відношенням Хатчінсона не залежить від позиції виду в розмірному ряду. Те саме можна сказати про відмінності статей за показником CD, який змінюється від $CD=3,2$ у ласки до $CD=6,1$ у тхора степового (див. табл. 3), що відповідає рівням відмінностей близьких видів [6]¹. За оригінальними даними (див. табл. 4), самці перевищують у розмірах самок на величину $CD=2,87-2,97$. При цьому досягається це за рахунок звуження мінливості самиць: $CV_{(CBL)}$ у самиць менший в середньому у 1,72 рази. Цікаво, що за довжиною зубного ряду (IM^1) мінливість самців рівна з мінливістю самок. Мінливість ознак за оригінальними даними (див. табл. 4) виявилася нижчою порівняно з оцінками за даними з літератури. Причиною цього є як географічна мінливість видів, так і більш жорсткий відсів напівдорослих особин. Зокрема, за сумою усіх даних середнє значення показника CD змінюється в межах $CD=3...7$, позаяк за вибіркою оригінальних даних ці значення складають лише $CD=2...4$.

Рівень відмінностей статей за довжиною зубного ряду виявляє явну кореляцію з положенням виду в розмірному ряду (див. табл. 4): величина цього виміру у самців ($IM^1♂$) скорельований з рівнем відмінностей статей, оціненому за показником CD, на рівні $r = -0,86$, а при порівняннях статей за індексом HR – на рівні $r = -0,93$. Розрахунки показали, що більшість показників міжстатевих відмінностей і мінливості самих статей у дослідженій гільдії мають тісні зв'язки між собою (табл. 5). Структура кореляційної плеяди для всього комплексу ознак, пов'язаних зі статтю, представлена на рисунку 4. Очевидно, що обидві оцінки міжстатевих

¹ Критичне значення для однозначного розрізнення видів становить $CD=6,0$ [6].

відмінностей у видів *Mustela* (тобто CD і HR) тісно пов'язані між собою та зі співвідношенням статей (часткою самців). Іншим щільним кластером є морфологічна мінливість самок і співвідношення рівнів мінливості самців до самиць, позаяк мінливість самців мало пов'язана з іншими ознаками (див. рис. 4).

Таблиця 4

Середні вибіркові значення конділобазальної довжини черепа у 6 видів роду *Mustela* та їх порівняння між статями (за оригінальними даними)

Вид	Стать, середнє ± s.d. (n)		Відмінності		Варіація ознаки (%)		
	Самки	Самці	HR	CD	CV ♀	CV ♂	♂/♀
вимір CBL							
<i>M. nivalis</i>	33,17±0,80 (9)	38,64±1,71 (17)	1,16	4,11	2,40	4,42	1,84
<i>M. erminea</i>	43,87±0,85 (6)	48,41±2,43 (8)	1,10	2,50	1,93	5,02	2,60
<i>M. putorius</i>	56,94±2,61 (12)	64,50±3,63 (20)	1,13	2,39	4,59	5,62	1,22
<i>M. lutreola</i>	59,34±2,16 (8)	64,29±2,48 (11)	1,08	2,13	3,63	3,86	1,06
<i>M. eversmanni</i>	57,94±1,66 (14)	68,56±3,65 (36)	1,18	3,74	2,87	5,33	1,86
Середнє			1,13	2,97	3,09	4,85	1,72
вимір IM ¹							
<i>M. nivalis</i>	10,24±0,33 (7)	12,20±0,54 (12)	1,19	4,34	3,27	4,47	1,37
<i>M. erminea</i>	14,14±1,01 (3)	16,02±0,47 (6)	1,13	2,38	7,17	2,93	0,41
<i>M. putorius</i>	20,82±0,61 (6)	22,71±1,34 (14)	1,09	1,82	2,94	5,90	2,01
<i>M. lutreola</i>	20,33±0,97 (5)	21,83±0,59 (6)	1,07	1,87	4,75	2,71	0,57
<i>M. eversmanni</i>	21,37±0,71 (11)	25,28±1,22 (27)	1,18	3,93	3,32	4,81	1,45
Середнє			1,13	2,87	4,29	4,10	1,16

Це означає, що рівень мінливості в окремих сегментах гільдії та рівень зміщення ознак статей взаємопов'язані, і зменшення конкурентних взаємин між суміжними членами гільдій регулюється через звуження мінливості однієї зі статей. Як засвідчують отримані дані, це зміщення відбувається переважно за рахунок звуження мінливості самиць (див. табл. 4)¹, що є виявом асиметричного зміщення ознак [33] і свідчить про відповідну асиметрію у використанні статями ресурсів.

Таблиця 5

Матриця кореляцій між оцінками відмінностей статей і мінливістю статей у видів роду *Mustela* (за даними з табл. 4)

Показник	HR	CD	CV ♀	CV ♂	DIF	% ♂
Відмінність статей за HR	xxx	0,89	-0,15	0,46	0,18	0,91
Відмінність статей за CD	0,97	xxx	-0,47	0,07	0,31	0,99
Мінливість самиць CV ♀	-0,21	-0,36	xxx	0,21	-0,87	-0,41
Мінливість самців CV ♂	0,22	0,21	-0,80	xxx	0,25	0,18
Переважання мінливості CV ♂/♀	0,18	0,21	-0,88	0,99	xxx	0,32
Співвідношення статей, % ♂	0,94	0,96	-0,50	0,46	0,45	xxx

Примітки: верхній трикутник – CBL, нижній – IM¹; * – тут і на рисунку 3 для порівняння мінливості статей вжито позначення DIF = CV ♂/ CV ♀.

¹ Цікаво, що у більшості випадків найменше співвідношення CV ♂/ CV ♀ властиве найбільш рідкісним видам — *M. erminea* та *M. lutreola*.

Важливо відмітити, що усі колекційні серії *Mustela* містять не випадково високу частку самців. За сумою усіх даних ($n=1178$ за табл. 1) співвідношення статей складає 34:66 ♂ (%). Найвищі відхилення від співвідношення "1:1" – у найменшого і найбільшого видів: частка самців 77,9% у *nivalis* та 72,2% у *eversmanni*, позаяк у інших видів – 52-59%. Цитогенетичних підстав для цього немає [14], і таке зміщення часток статей у вибірках може бути пояснене значно більшою руховою активністю самців [23]. Відомо, що мисливські ділянки самців у *Mustela* значно більші за ділянки самок [20], що може частіше провокувати їх конфлікти і відповідно вище трапляння у пастки. Отже, висока рухова активність самців і мала активність самок можуть розглядатися як ще одна, окрім великих розмірів самців, особливість диференціації мустелідної гільдії.

Аналіз цих даних засвідчує їхній зв'язок з рівнем екоморфологічної диференціації статей: коефіцієнт кореляції між обома оцінками міжстатевих відмінностей (HR та CD) та співвідношенням статей (частка ♂) є дуже високим, $r=0,91-0,99$ (див. табл. 5), і цей зв'язок є прямо пропорційним (рис. 4). З цього випливає, що зростання рухової активності самців (=збільшення їхньої частки з відловах) є додатковим механізмом для компенсації внутрішньовидової конкуренції та підтримання високого рівня видового різноманіття (=повночленності гільдій).

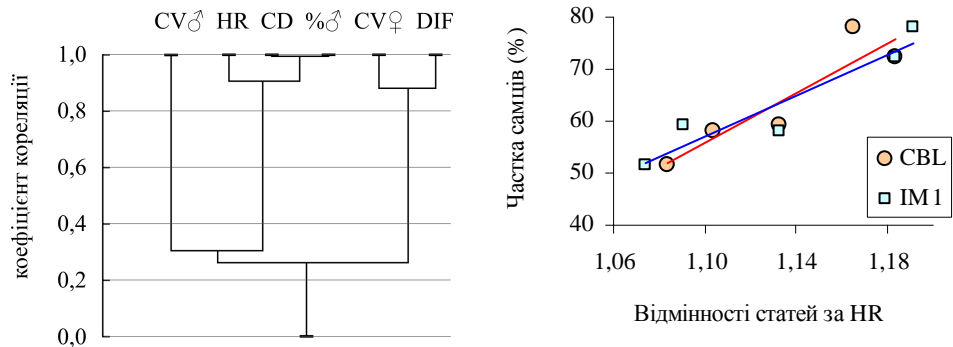


Рис. 4. Структура кореляцій між оцінками відмінностей і мінливості статей за ознакою CBL у видів роду *Mustela* (ліворуч; $DIF=CV♂/CV♀$, за табл. 5) і зв'язок між рівнем міжстатевих відмінностей (за табл. 5) і часткою самців у загальній вибірці (за табл. 3) (праворуч).

Отже, у мустелідній гільдії має місце не тільки висока диференціація статей, які по суті ведуть себе як окремі „види” (середнє у всіх видів $CD=2,27-3,30$ за даними з табл. 4), але й переважання статевої диференціації над міжвидовою. Поясненням цього може бути наступне: при низькій абсолютній чисельності видів і виразній територіальності (що у випадку з *Mustela* суть одне й те саме) досягнення стану конкуренції малоймовірно. Проте навіть за цих умов види повинні мати можливість зустрічі статей, а отже, зберігати територіальну єдність щонайменше маргінального типу. Очевидно, що уникнення міжвидової конкуренції сприяє мозаїчне поширення видів по території і біотопах, що і має місце: у самців індивідуальні ділянки більші і мало перекриваються з ділянками самок [20, 23].

Субгільдії та „зубний тест”. Для детальнішого порівняння видів роду *Mustela* розглянемо таку ознаку, як довжина зубного ряду (табл. 6), яка у хижаків повинна бути пов'язана з розмірами жертв. З урахуванням екологічних особливостей видів групу великорозмірних видів можна поділити на дві підгрупи – коловодних (два види норок) і сухопутних (два види тхорів). Отже, маємо три групи по два види у кожній.

Результати виявилися більш „рельєфними” порівняно з аналізом загальних розмірів черепа. Особливої „рельєфності” розподілові додає поділ розмірного ряду на дві гілки – норок (*lutreola* + *vison*) і тхорів (*putorius* + *eversmanni*) (рис. 5).

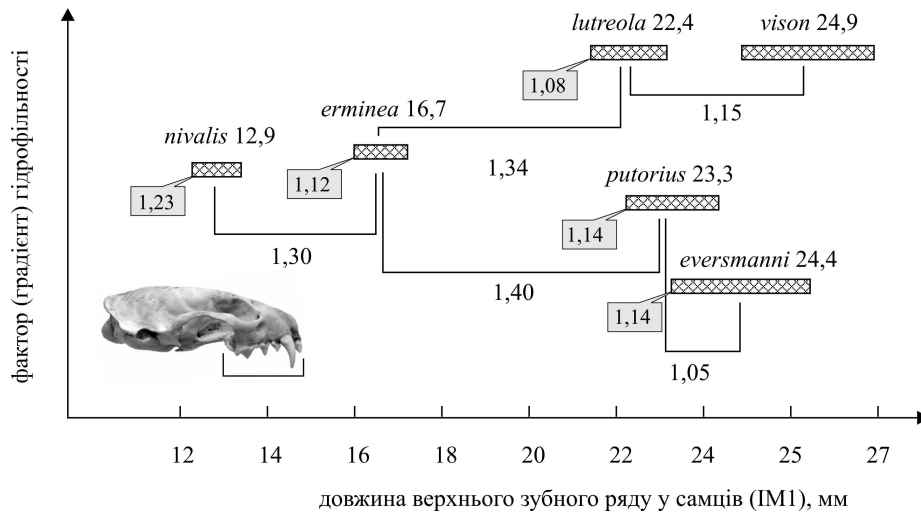


Рис. 5. Диференціація видів роду *Mustela* за довжиною зубного ряду (IM^1) та оцінки відмінностей суміжних видів за відношенням Хатчінсона (дані для самців). Межі мінливості IM^1 подано як $X \pm \sigma$, розрахованим за середніми значеннями IM^1 (подані біля назв видів, дані з табл. 5, переважно за [1]) і середнім для всіх вибірок $CV=4,1\%$ для цього виміру (за табл. 4). Цифри у виносках – відмінності самиць від самців (HR).

Розрахунки Хатчінсонівського співвідношення за вимірами довжини зубного ряду у самців показали велике різноманіття цих оцінок: $HR = 1,05 \dots 1,40$ із середнім значенням $HR=1,25$, що є близьким до очікуваного $HR=1,26$. Ці значення отримано для порівнянь суміжних видів за представленим на рисунку 5 порядком їх розташування. Цікаво, що при порівнянні острівних гільдій мустелід з материковими показано, що схожість структури таких асамблей визначається схожим розподілом розмірів жертв, а конкуренція не є провідним фактором в еволюції гільдій [30].

Обговорення результатів досліджень

Розглянемо два аспекти: зміни рівнів відмінностей в межах гільдії залежно від розмірів тварин, названі автором „мустелідний парадокс”, і природоохоронні питання, пов'язані з перспективами існування гільдії.

Мустелідний парадокс. За отриманими раніше даними [9] збільшення розмірів тіла в межах гільдії має супроводжуватися швидшим зростанням абсолютних відмінностей, ніж це досягається при зменшенні розмірів. Наведені тут дані свідчать про зворотне (див. рис. 1). Чи маємо тут парадокс?

Таблиця 6

Основні виміри зубної системи видів роду *Mustela* за даними з різних джерел

Ознака, вибірка	<i>nivalis</i>	<i>erminea</i>	<i>putorius</i>	<i>lutreola</i>	<i>eversmanni</i>	<i>vison</i>
СМ ¹ (Україна) ♀♂ [21]	—	12,4–14,9 13,8 (n=3)	16,8–21,8 19,0 (n=20)	—	17–21,8 (n=3) ♂: 19,6, 21,8	—
ІМ ¹ (Україна) ♀♂ [22]	9,5–16,2 11,7 (n=120)	14,2–20,3 15,7 (n=46)	—	— 22,5 (n=1)	—	—
ІМ ¹ (Україна) ♀♂ [1]	9,3–11,4 ♀ 10,48 (n=21) 9,0–14,8 ♂ 12,85 (n=99)	14,2–15,6 ♀ 14,90 (n=18) 15,0–20,3 ♂ 16,66 (n=28)	18,7–23,0 ♀ 20,46 (n=76) 20,6–25,3 ♂ 23,30 (n=100)	19,6–22,0 ♀ 20,69 (n=25) 21,2–24,4 ♂ 22,40 (n=24)	19,7–23,3 ♀ 21,46 (n=38) 22,0–29,1 ♂ 24,41 (n=108)	—
ІМ ¹ (Україна) ♀♂ (ця праця)	9,9–10,9 ♀ 10,24 (n=7) 11,5–13,4 ♂ 12,20 (n=12)	13,1–15,1 ♀ 14,14 (n=3) 15,4–16,8 ♂ 16,02 (n=6)	20,1–21,7 ♀ 20,82 (n=6) 20,6–24,9 ♂ 22,71 (n=14)	19,3–21,8 ♀ 20,33 (n=5) 21,2–22,4 ♂ 21,83 (n=6)	20,1–22,3 ♀ 21,37 (n=11) 22,7–27,9 ♂ 25,28 (n=27)	23,5 ♀ 23,50 (n=1) 24,8–26,5 ♂ 25,40 (n=3)
СМ ¹ (Україна) ♀♂ (ця праця)	8,8–9,4 ♀ 9,11 (n=7) 10,5–11,7 ♂ 10,93 (n=11)	11,5–13,3 ♀ 12,48 (n=3) 13,5–14,8 ♂ 14,10 (n=6)	17,0–19,2 ♀ 17,78 (n=6) 17,3–21,4 ♂ 19,54 (n=14)	16,2–19,6 ♀ 17,72 (n=5) 17,7–20,4 ♂ 19,17 (n=6)	15,5–19,6 ♀ 18,18 (n=12) 19,6–24,2 ♂ 22,08 (n=21)	21,0 ♀ 21,10 (n=1) 21,8–23,9 ♂ 22,53 (n=3)
СМ ¹ (Поволжя) ♂ [5] *	—	13,6 ♂ (n=14)	19,2 ♂ (n=22)	18,6±0,59 ♂ (n=16)	21,9 ♂ (n=25)	21,7±0,72 ♂ (n=34)
Мода ІМ ¹ (♂):						
Фактичні дані	12 мм	16 мм	22 мм	22 мм	24 мм	24 мм
Теор. ряд **	12 мм	16 мм	20 мм	20 мм	24 мм	24 мм

Примітки: ІМ¹ — повна довжина верхнього зубного ряду, СМ¹ — основна його довжина; * – існує певне співвідношення двох вимірів зубного ряду: $ІМ^1 = 1,189 \times СМ^1$, що дозволяє порівнювати дані різних дослідників; ** – розрахунок теоретичного ряду див. „Матеріал і методика аналізу”.

На думку автора, поясненням цього парадоксу може бути викладена вище ідея щодо переуцілювання угруповання через появу адвентивних видів. Адвентивність, зокрема, очевидна для *M. vison*, приймається як ймовірна для *M. eversmanni* і може бути припущена для тхора *M. putorius* (перший має центр поширення на сході, другий – на півночі). Адвентивність лісового тхора можна також припустити, виходячи з його виразної синантропності [1, 21], тобто тієї особливості, яка властива багатьом адвентивним видам за межами їхніх історичних ареалів [7]. Отже, структура мустелідної гільдії може розглядатися як неусталена в історичному мірілі, про що

свідчать зміни чисельності більшості видів і факт внесення трьох з них до „Червоної книги України” (*erminea, lutreola, evermanni*).

Інший аспект парадоксу пов'язаний з тим, що дрібні види претендують на менші за обсягом трофічні й просторові ресурси [2]. Проте у випадку з мустелідами маємо виразну територіальність усіх видів при „нормальній” (за Хатчінсоном) структурі гільдії лише у нижній частині розмірного ряду. Очевидно, що всі види перебувають у близьких за рівнем конфліктності взаєминах, яких вдається уникати завдяки низькій їх чисельності, яка звичайно складає 1-2 особин на 1000 га [10]. Відомо, що спектри біотопів, притаманних різним видам *Mustela*, суттєво перекриваються [1, 21], і, очевидно, що диференціація видів більше стосується поведінкової спеціалізації на окремих екологічних групах і розмірних класах жертв. Наприклад, полювання на водяних полівок (у випадку з норкою) і ховрахів (тхір степовий) вимагає різних адаптацій. Окрім того, спеціалізація великорозмірних хижаків на великих видах жертв є більш „гарантованою”, оскільки для таких жертв характерні менші, порівняно з дрібними, перепади їхньої чисельності.

Очевидно, що рівень відмінностей членів мустелідної гільдії значною мірою залежить не лише від рівня симпатрії і симбіотопії видів, але й інших факторів. Зокрема, обсяг доступного ресурсу може бути визначальним у періоди його дефіциту, що особливо суттєво для високоспеціалізованих хижаків. Саме це могло стати провідним фактором формування територіальності мустелід як засобу зменшення рівня конкурентних взаємин між близькими видами.

Созологічний аспект. Одним з ключових біотичних факторів редукції популяцій аборигенних видів є поява адвентивних видів. Однозначно адвентивним видом (інтродуцент) у фауні Європи є норка американська, *M. vison*, яка знаходиться з аборигенною норкою в очевидних конкурентних взаєминах. Припущення про адвентивність лісового і степового тхорів розглянуто вище. Ці три види мають найвищий ступінь перекриття екоморфологічних ознак з *M. lutreola* (див. рис. 5). Все це накладається на і без того складну систему внутрішньовидових взаємин аборигенної норки, для якої характерні найнижчий ступінь диференціації статей (див. табл. 5), а також вузька просторова ніша і очевидна екзантропність.

Умовно успішними залишаються лише два види *Mustela*, які представляють протилежні ланки гільдії і схильні до синантропії – ласка (*M. nivalis*) і тхір темний (*M. putorius*). Це дозволяє говорити про високу ймовірність подальшого спрощення гільдії через скорочення чисельності і подальше зникнення видів, які найбільше перекриваються за екоморфологічними ознаками з більш успішними видами. Як не дивно, надію на збереження видового багатства *Mustela* дає факт прогресуючої фрагментації ареалів більшості видів і доведення їхніх популяцій до розрідженого стану і мозаїчного їх поширення. Проте у такому випадку сам термін „гільдія” втрачає свій первинний сенс, оскільки зникають взаємодії видів.

Висновки

1. Всі досліджені види відносно добре різняться за ключовими вимірами черепа і його частин, пов'язаних із живленням (довжина черепа, зубного ряду, щелепи, ікла тощо) і формують загалом рівномірний розмірний ряд.

2. Формально 6-видова гільдія фактично є 12-членною у зв'язку з високою диференціацією статей у межах кожного з видів, і в усіх випадках самиці займають проміжне положення між самцями свого і попереднього видів.

3. Міжвидові відмінності в мустелідній гільдії найвиразніші у нижній частині розмірного ряду і незначні у групі великорозмірних видів. Структура гільдії переускладнена через появу адвентивних великорозмірних видів.

4. Рівень диференціації статей є значним у всіх розмірних групах з тенденцією до його зростання у великорозмірних видів і складає за коефіцієнтом дивергенції Майра $CD=2,87-2,97$ та співвідношенням Хатчінсона $HR=1,13$.

5. До механізмів зниження внутрішньо- і міжвидової конкуренції, окрім зменшення розмірів самиць, належить зменшення мінливості ознак однієї зі статей (переважно самиць), що є виявом несиметричного зміщення ознак.

6. Суттєве перекривання екоморфологічних типів у великорозмірних видів суперечить очікуваній структурі гільдії і може бути пояснено низькою щільністю і високою трофічною і біотопною спеціалізацією великорозмірних видів.

7. Характерне для *Mustela* переважання самців (до 70%) тісно пов'язане з рівнем внутрішньовидової диференціації, і частка самців у вибірках кожного виду є високо корельованою ($r = 0,87$) з рівнем міжстатевих відмінностей.

8. Подальше існування гільдії в умовах посиленого антропогенного пресу може вести до зникнення частини видів, проте очікуваним результатом є зменшення конкурентних взаємин через формування мозаїчних ареалів.

Подяки

Дослідження проведено в рамках проекту Лабораторії екології тварин та біогеографії Луганського національного університету „Раритетна фауна сходу України”. Автор щиро дякує І. Дикому (Львівський національний університет), О. Дроботун (Національний науково-природничий музей (ННПМ)), М. Колеснікову, С. Литвиненку (Луганський національний університет), В. Тимошенкову (Ландшафтний парк „Меотиди”), В. Криволапову (Харківський національний університет), О. Зорі (Харківська обласна СЕС) за представлені для аналізу зразки. Щиро дякую В. Радченку (ННПМ) за допомогу у виготовленні фотознімків. Моя подяка А. Саваріну (Гомельський державний університет), Л. Годлевській, Н. Новіченко (Інститут зоології НАН України) і Д. Іванову (ННПМ) за допомогу у пошуку першоджерел, а також Д. Вишневіському (ДСНВП „Екоцентр”, Чорнобиль), Н. Атамась (Інститут зоології НАНУ) та М. Коробченко (ННПМ) за зауваження щодо змісту статті.

1. Абельцев В.І. Куницеві // Фауна України. – К.: Наук. думка, 1968. – Т. 1, вип. 2. – 280 с.
2. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Влияние конкуренции на структуру сообщества / М. Бигон, Дж. Харпер, К. Таунсенд // Экология. Особи, популяції и сообщества. Том 2. – М.: Мир, 1989. – С. 238-243.
3. Волох А. Поширення і чисельність європейської норки (*Mustela lutreola* L., 1766) в Україні // Вісн. Львів. ун-ту. Серія біол. – 2004. – Вип. 38. – С. 118-128.
4. Джиллер П. Структура сообществ и экологическая ниша / Под ред. Б.М. Медникова. – М.: Мир, 1988. – 184 с.
5. Егоров Ю.Е. Механизмы дивергенции. – М.: Наука, 1983. – 172 с.

6. Загороднюк І.В. Рівні морфологічної диференціації близьких видів звірів та поняття гіатусу // Вісн. Львів. ун-ту. Серія біол. – 2004. – Вип. 38. – С. 21-42.
7. Загороднюк І. Адвентивна теріофауна України і значення інвазій в історичних змінах фауни та угруповань // Фауна в антропогенному середовищі. – Луганськ, 2006. – С. 18-47. – (Праці Теріол. школи, вип. 8).
8. Загороднюк І. Конфлікт через збіг ніш у видів-двійників: оцінка за сталою Хатчінсона // Наук. вісн. Ужгор. ун-ту. Серія біол. – 2007. – Вип. 21. – С. 5-13.
9. Загороднюк І. Різноманіття ссавців та видове багатство гільдій // Наук. вісн. Ужгор. ун-ту. Серія біол. – 2008. – Вип. 24. – С. 11-23.
10. Колесников М.А., Кондратенко А.В. Современное состояние популяций редких хищных млекопитающих семейства Mustelidae на юго-востоке Украины // Уч. зап. Таврич. нац. ун-та. Серія Біол., Хім. – 2004. – Т. 17 (56), № 2. – С. 121-129.
11. Корнеев О.П. Визначник звірів УРСР. Вид. друге. – К.: Радянська школа, 1965. – 236 с.
12. Мигулін О.О. Звірі УРСР (матеріали до фауни). – К.: Вид-во АН УРСР, 1938. – 426 с.
13. Новиков Г.А. Хищные млекопитающие фауны СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 295 с. – (Определители, издаваемые ЗИН АН СССР; вып. 62).
14. Орлов В.Н., Булатова Н.Ш. Сравнительная цитогенетика и кариосистематика млекопитающих. – М.: Наука, 1983. – 170 с.
15. Павлинов И.Я. (ред.). Большой энциклопедический словарь. Млекопитающие. – М.: Изд-во АСТ, 1999. – 416 с.
16. Полушина Н.А. Изменение распространения некоторых представителей семейства куньих на западе Украины // Проблемы зоогеографии суши. – Львов: Изд-во Львов. ун-та, 1958. – С. 129-137.
17. Решетник С.Г. Систематика і географічне поширення ховрахів (*Citellus*) в УРСР // Тр. Ін-ту зоол. АН УРСР. – Київ, 1948. – Т. 1. – С. 84-113.
18. Роженко М.В. Хижі ссавці Північно-Західного Причорномор'я: Автореф. дис. ... канд. біол. наук / 03.00.08 зоологія. – Київ, 2006. – 22 с.
19. Савицкий Б.П., Кучмель С.В., Бурко Л.Д. Млекопитающие Белоруссии. – Минск: Изд. центр БГУ, 2005. – 320 с.
20. Сидорович В.Е. Норки, выдра, ласка и другие куньи. – Минск: Ураджай, 1995. – 191 с.
21. Татаринев К.А. Звірі західних областей України. – Київ: Вид-во АН УРСР, 1956. – 188 с.
22. Татаринев К.А. Позднекайнозойские позвоночные запада Украины (местонахождения, систематика, палеоэкология). – Луцк, 2000. – 252 с.
23. Терновский Д.В. Биология куньеобразных. – Новосибирск: Наука, 1977. – 280 с.
24. Тимошенко В. Роль малых заповедных территорий и режимов их охраны в сохранении редких видов наземных млекопитающих // Раритетна теріофауна та її охорона. – Луганськ, 2007. – С. 63-72. – (Праці Теріол. школи, вип. 9).
25. Шварц Е.А., Демин Д.В., Глазов М.В., Замолотчиков Д.Г. Организация населения землероек лесов умеренного пояса Евразии и влияние на нее структуры населения почвенной мезофауны // Докл. РАН. – 1992. – Т. 322, № 2. – С. 427-431.
26. Buchalczuk T. Rząd: Drapieżne – Carnivora // Pucek Z. (red.). Klucz do oznaczania ssaków Polski. – Warszawa: Państw. Wydawn. Nauk., 1984. – S. 256-310.
27. Dayan T., Simberloff D. Ecological and community-wide character displacement: the next generation // Ecology Letters. – 2005. – Vol. 8. – P. 875-894.
28. Hutchinson G.E. Homage to Santa *Rosalina* or why are there so many kinds of animals? // The American Naturalist. – 1959. – Vol. 93, № 870. – P. 145-159.
29. MacArthur R.H., Lewins R. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species // The American Naturalist. – 1967. – Vol. 101. – P. 377-385.
30. Meiri S., Dayan T., Simberloff D. Guild composition and mustelid morphology – character displacement but no character release // J. of Biogeogr. – 2007. – Vol. 34. – P. 2148-2158.
31. Meszéna 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.

32. Petren K. Habitat and niche, concept of // Encyclopedia of Biodiversity. – Academic Press, 2001. – Vol. 3. – P. 303-315.
33. Schluter D. Ecological character displacement in adaptive radiation // The American Naturalist. – 2000. – Vol. 156, Supplement (October). – P. S4-S16.
34. Spitzenberger F. Die Säugetierfauna Österreichs. – Graz: Austria Medien Service, 2001. – 896 p.
35. 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. – Lviv, 2007. – 23. – P. 215-224.

Луганський національний університет ім. Тараса Шевченка
e-mail: zoozag@ukr.net