

УДК 599: 575.856

© 2003

І. В. Загороднюк

**Автогенетичні закономірності формування  
двійникових комплексів у ссавців***(Представлено академіком НАН України В. О. Топачевським)*

*Autogenic regularities of speciation in sibling complexes of mammals. An evolutionary behavior of closed species in sympatry zones is analyzed, and a model of their speciation is proposed. Levels of both spatial and morphological differentiations in related species are discovered in opposed modes. In case of sympatry, the differentiation of related species in morphological features occurs objectively. The forming of distinctions in sympatric pairs of sister species may occur without their direct influence on each other, but due to a displacement of directions of species' morphological variability in the space. It enables us to formulate a hypothesis about the wide distribution of autogenetic polyspecific complexes in nature, in which the increasing of the species' number is determined not by the rates of mutagenesis, but by morphogenetic regularities, which are modified by the phenomena of isolation of populations and invasions into adjacent areas.*

Види-двійники, аловиди, квазівиди та морфологічно близькі види — величезний клас таксонів суперечного рангу, так званих «малих видів», яких довгий час розглядали у складі загальноновизнаних («малих») видів, але із розвитком техніки аналізу біорізноманіття стали визнавати за самостійні одиниці класифікації та еволюції. Їхні взаємини цікаві не лише з систематичної точки зору, але й з огляду на їхню поведінку в зонах контакту ареалів, де вони співіснують у складі одних і тих же угруповань.

В екології існує чимало прикладів впливу одних видів на інші, включаючи взаємовідносини авто- і гетеротрофів, хижаків і жертв, паразитів і хазяїв, проте всі такі приклади стосуються груп високого рівня диференціації [1]. Не менше чверті видового багатства фауни представляють близнюкові комплекси [2], поширені і серед ссавців Східної Європи [3]. Їхньою особливістю є вкрай низькі рівні еволюційної диференціації, що відбито у поняттях аловидів, квазівидів, видів-двійників тощо. Відповідно, у складових таких комплексів — у так званих «малих» видів — дуже близькі екологічні ніші і, отже, такі види можуть впливати один на одного.

Проявлятися це може по-різному: в екологічному взаємовиключенні, у просторовій (географічній чи біотопній) або часовій диференціації [4]. Найбільш поширеною є географічна диференціація, і надвиди найчастіше представлені аловидовими серіями, морфологічна мінливість яких відповідає рівням і напрямкам мінливості географічних форм вихідного виду. (Останнє встановлено нами для різних груп ссавців — мишоподібних [5], ховрахів [6], копитних [7], кажанів тощо). У більшості випадків спостерігається яскраво виразна транзитивність малих видів по ареалу надвиду: всі вони є вікарними, а межі між ними не такі чіткі, ніж між підвидами політипного виду [5 та ін.].

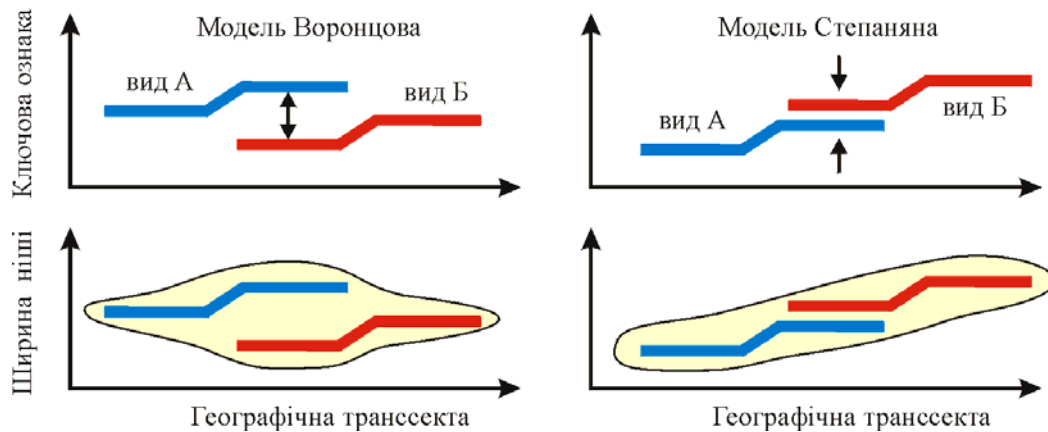


Рис. 1. Дві моделі еволюційної поведінки близьких видів на стиках їх ареалів: дивергентна (за Воронцовим: "дивергенція близьких видів на стиках їх ареалів") та конвергентна (за Степаняном: "гіпотеза зворотного ізоморфізму"). Перша модель дозволяє припустити розширення родової ніші в зоні симпатрії, друга — відносно рівну ширину ніші по ареалу.

Частина морфологічно близьких видів ссавців представлена симпатричними формами, особливо поширеними серед мікротаммалій [3]. Найцікавішим у цьому колі проблем є еволюційна поведінка близьких форм у зонах їх симпатрії, де взаємний вплив близьких (сестринських) видів є найбільшим. Таку симпатрію звичайно визнають новим в історії кожної двійникової пари явищем, і її формування пояснюють недавнім вторинним напластуванням ареалів колишніх аловидів, тобто внаслідок інвазії одного виду в ареал іншого, або навіть обопільної інвазії.

**Гіпотези та їх інтерпретація.** Для пояснення поведінки близьких видів в зонах їхнього контакту сформульовано дві альтернативні гіпотези: дивергентна Воронцова [8] і конвергентна Степаняна [2]. Перша виходить із зміщення видових ознак в зонах симпатрії у зв'язку з присутністю сестринського виду, що врешті веде до диференціації видів саме в зонах їх симпатрії. Друга, навпаки, головним вважає вимоги середовища, завдяки чому відбувається вторинне сходження ознак і навіть формування двійників із первісно диференційованих форм (рис. 1, угорі). Обидві гіпотези можна інтерпретувати з огляду на ширину еконіші (рис. 1, внизу). У першому випадку для зони симпатрії необхідно припустити більшу, ніж в інших ареалах, ширину ніші або її більш чіткий поділ, в другому випадку — відносну сталість ширини ніші по ареалу.

Модель Воронцова вимагає визнання екологічної диференціації видів в зоні симпатрії, проте не пояснює механізми цього явища; модель Степаняна визнає відсутність такої диференціації і припускає незворотність конфлікту між видами. Спільним для цих гіпотез є фактичне визнання первинної просторової диференціації «малих» видів і вторинної їх інвазії в одну і ту саму зону (або однієї форми в ареал іншої). Зворотне вимагало б пояснення того, як популяції набули екоморфологічної диференціації в одному ареалі, а після розходження стали знову подібними один до одного. Загалом ці дві гіпотези подібні до двох інших — загальновідомої гіпотези Гаузе про конфлікт видів, що займають одну еконішу, та альтернативної їй гіпотези Гілярова [9], який стверджує, що «умова довготривалого співіснування конкуруючих видів — не відмінності їхніх ніш, а схожість» (с. 73) і «види, що мешкають разом, повинні займати одну й ту саму, а не різні ніші» (с. 74) [Імовірно, що мова йде не про нішу виду, а про нішу роду або екоморфологічного типу].

**Фактичні дані.** Інвазійна природа більшості видів зі складу двійникових комплексів є очевидною для теріофауни Східної Європи: тут конфігурація ареалів «малих» видів чітко орієнтована відносно контурів східноєвропейської постгляціальної зони (за [10]). Розглянемо ці дві гіпотези та супутні ідеї і концепції на прикладі еволюційної поведінки широкоареальних двійникових пар ссавців. У дослідженій автором східноєвропейській теріофауні є принаймні 18 полівидових комплексів, що включають види-двійники, аловиди, хромосомні раси тощо [3]. Частина з них представлена двійниковими парами з широкими зонами симпатрії.

Кажани. Вухані (*Plecotus auritus – austriacus*) демонструють виразну географічну мінливість, при цьому південніший *austriacus* є більшим, і метричні ознаки кожного з цих видів збільшуються у розмірах на північ та схід. Види ідентифікуються при врахуванні географічної мінливості, проте їх довгий час об'єднують в єдиний «великий» вид через те, що географічна мінливість їхніх метричних ознак істотно перекривала міжвидові відмінності. Вусаті нічниці (*Myotis brandtii – mystacinus*) на заході і півдні зони симпатрії мають відносно чіткі відмінності, що визначається переважно зменшенням розмірів *mystacinus* [11]. В інших частинах ареалу, зокрема і у Східній Європі, ці види за метричними ознаками часто не відрізняються. (На досліджених автором голоценових зразках із Польщі ці види розрізняються за краніометричними ознаками краще, ніж сучасні зразки, тобто мало місце вторинне сходження ознак).

Нориці. Звичайні нориці (*Microtus arvalis – levis*) демонструють приклад типових двійників, у яких популяційна і географічна мінливість значно перекриває міжвидові відмінності. Загалом південні популяції є крупнішими, і у більшості випадків це твердження, очевидно, стосується виду *M. levis*. У кожному разі на теренах Східної Європи ці види-двійники звичайних нориць демонструють очевидне сходження ознак і зменшення розмірів у міру розширення в напрямку на північ зони їх симпатрії. Останнє можна пояснити педоморфним типом індивідуального розвитку, характерним для популяцій, що мешкають в агроценозах та інших некорінних стаціях, власне за рахунок таких біотопів і йде формування широкої зони симпатрії нориць у Східній Європі [12].

Миші. Існує два двійникових комплекси — у роді звичайних мишей (*Mus musculus – spicilegus*) та мишей лісових (*Sylvaemus ex grex “sylvaticus”*: 4 види) [3, 5]. Перший обіймає два близьких види, що в польових умовах розрізняють лише за деякими особливостями поведінки. Їхні морфологічні відміни мають характер тенденцій, і вони подібні до відмінностей вікових груп. Просторові взаємини цих видів полягають в інвазії *M. musculus* в ареал *M. spicilegus* (і подальшого проникнення далі на північ). Складний характер взаємин демонструють види *Sylvaemus*. Найширші ареали характерні для найменшого (*uralensis*) і найбільшого виду (*tauricus*), натомість проміжні види — західний *sylvaticus* і південно-східний *arianus* — є вікарними один щодо одного [13]. Докладніше ця група аналізується далі.

Сарни. Цей надвид представлений у фауні регіону парою аловидів, що перебувають у стадії формування зони симпатрії. Аналіз відомих даних дозволяє стверджувати [7], що ця зона формується після істотної редукції ареалів і відповідного розриву клини мінливості, після чого відбулося вторинне розселення більшої східної форми “*pygargus*” в ареал європейської “*capreolus*”. Останнє посилене штучним переселенням сарн, супроводжувалося розширенням ареалів двох крайніх морфологічних форм, в умовах відсутності впливу на кожну з них зустрічної мінливості суміжної форми (докладно див. [7]). Такий шлях формування гіатусу є найпростішим і не вимагає ніяких теоретичних припущень чи суттєвих еволюційних процесів.

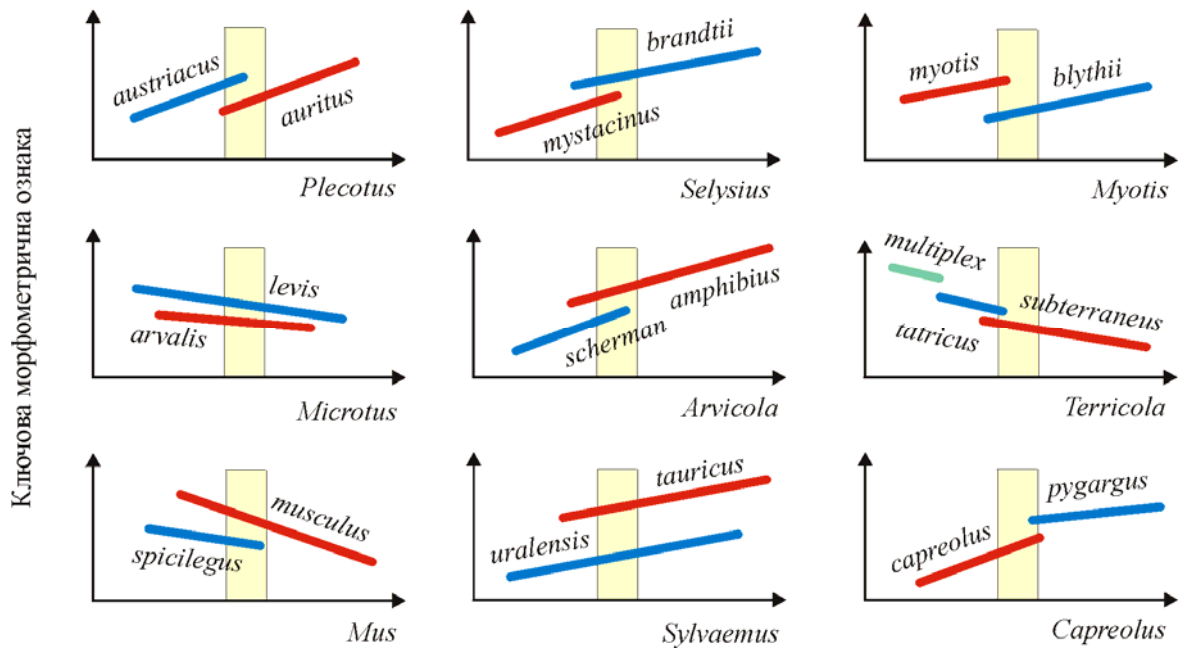


Рис. 2. Тренди географічної мінливості провідних метричних ознак у двійникових парах ссавців Східної Європи. Сирій сектор вказує на сегмент мінливості, що відповідає популяціям з України. Просторова компонента загалом відповідає північно-східному напрямку.

Загальні тренди. Різноманіття варіантів розгортання мінливості близьких видів у просторі, оцінене через багатство реальних ситуацій, показано на рис. 2. Основним напрямком цих змін є збільшення розмірів і розмірно-залежних ознак на північний схід.

Заслужує уваги факт, що в усіх випадках напрямки мінливості ключових ознак у близьких видів є узгодженими, і кожний з них змінюється приблизно у тому ж напрямку, що і його двійник. У видів з обмеженою симпатрією (маргінально-симпатричні пари) спостерігається не тільки збіг напрямків їх мінливості, але й збіг модальних значень ключових метричних ознак, через що мінливість у таких парах виглядає подібною до змін одного великого виду [5, 7].

**Явище збереження морфологічної дистанції** між близькими видами, назване нами «ефектом страуса», очевидно, є поширеним серед різних пар близьких видів. Розглянемо це на прикладі роду *Sylvaemus*, в якому найбільш поширеними і широко симпатричними є найменший і найбільший види: *S. uralensis* та *S. tauricus*. Ці два види по всій зоні їх симпатрії зберігають між собою певну морфологічну відстань: на північному сході дрібніший з них (*uralensis*) стає майже таким, як більший (*tauricus*) — на південному заході. У цій парі зміни ознак узгоджені не лише у просторі: ці види узгоджено збільшуються протягом голоцену (див. [14]), зберігаючи між собою сталу дистанцію (~1 мм за довжиною зубного ряду). Інші види цього роду (напр., *arianus*, *hyrcanicus*, *ponticus*), яких довгий час вважали гібридними формами, характеризуються проміжними станами ознак і звичайно не формують зон симпатрії у всіх комбінаціях, коли пари видів подібні за метричними ознаками [13].

«Ефект страуса» можна розглядати як побічний ефект географічної мінливості, яка виявляється подібною у близьких видів: види із складу сестринської пари змінюються у просторі узгоджено через єдність успадкованої ними структури географічної мінливості та подібний вплив на них факторів середовища. Виглядає так, що близькі види мають не тільки загальну морфологічну подібність, але й схожість напрямків розгортання мінливості у просторі й часі (рис. 2).

Таблиця 1. Відповідність рівнів морфологічної та ареалогічної диференціації близьких видів зі складу одного полівидового комплексу

Рівень морфологічної диференціації	Версія ареалогічних взаємовідносин близьких видів			
	Симпатрія*	Маргінальна симпатрія	Парапатрія	Алопатрія
Добре відмінні (види з різних надвидових груп)	<i>Sicista (subtilis – betulina), Sylvaemus (tauricus – uralensis), Mustela (erminea – vison)</i>	—	—	—
Помірно відмінні (види однієї групи)	<i>Terricola (subterraneus – taticus), Mus (musculus – spicilegus)</i>	<i>Plecotus (auritus – austriacus), Myotis (myotis – blythii), Arvicola (amphibius – scheraman)</i>	<i>Erinaceus (europaeus – concolor), Spermophilus (suslicus – pygmaeus)</i>	—
Слабо відмінні (близькі види одного надвиду)	—	<i>Selysius (mystacinus – brandtii), Sylvaemus (sylvaticus – uralensis), Microtus (levis – arvalis)</i>	<i>Capreolus (capreolus – pygargus), Sicista (subtilis – severtzovi), Sylvaemus (sylvaticus – arianus)</i>	<i>Spermophilus (odesanus – suslicus), Sicista (betulina – strandi), Microtus (obscurus – arvalis)</i>
Ідентичні (підвиди єдиного виду)	—	—	—	<i>Sorex (minutus – dahlii), Mus (musculus – hortulanus), Sylvaemus (uralensis – microps)</i>

\* У всіх випадках симпатрія неповна і складає <<50 % сукупної площі ареалів.

У розглянутій вище парі мишей (лісова – жовтогруда) відмінності за ключовими ознаками (зубний ряд близько 4,3 мм у *S. tauricus* та 3,3 мм у *S. uralensis*) відповідають сталій Хатчінсона<sup>1</sup>:  $C=1,3$ . Натомість, у всіх інших парах *Sylvaemus*  $C < 1,2$  (напр., в парах *arianus – sylvaticus*, *tauricus – ponticus*, що характеризуються алопатричним поширенням). Аналогічні співвідношення виявлені нами в інших групах гризунів та у кажанів (нориці, підковики).

**Морфологія versus ареал.** Наведені вище дані дозволяють стверджувати, що існують певні стабілізовані морфологічні типи, які визначаються не тільки і не стільки вимогами середовища, скільки присутністю суміжних видів. Близькі види в умовах симпатрії змушені утримувати між собою певну відстань, що дозволяє їм співіснувати. При збереженні (або набутті) високої морфологічної подібності близькородинні види змушені бути алопатричними, тобто уникати один одного. За Борхесом, зустріч зі своїм двійником може нести або пророцтво, або смерть: таким «пророцтвом» є диференціація, а «смертю» — взаємовиключення. Розглянемо це.

Факти свідчать про те, що ареалогічна і морфологічна компоненти (а з їх співвідношення фактично формується екологічна ніша кожного виду), взаємодіють за принципом «або – або»: або є морфологічні відмінності і тоді дозволена симпатрія, або види двійники і тоді алопатрія. Власне це і підтверджують наявні фактичні дані (табл. 1). Очевидно, що

<sup>1</sup> За Бігоном [1], «Гільдії тварин організовані так, що окремі види чітко розходяться вздовж осі, що відповідає одному ресурсу, і ... сусідні за цим градієнтом види закономірно розрізняються за розмірами тіла або структурами, пов'язаними з живленням..., за масою в 2 рази, а за довжиною — у 1,3 рази».

це визначається ємністю середовища: у першому «або» (диференціація) можна говорити про більшу ємність середовища і можливість (або необхідність) диференціації еконіш, у другому (двійниковості) — ні. Очевидно також те, що такі дозволи можуть бути змінені лише в порушених екосистемах (зокрема, в антропогенному ландшафті), які є головними руслами інвазій.

**Арена видоутворення.** Стабільні для виду (або роду) умови найбільш імовірно існують в районах його первинного ареалу, тоді як в зоні прохорезу умови менш сприятливі. Звідси випливає два положення. По-перше, вид в зоні інвазії повинен (може) змінюватися відповідно до фактичних і не найкращих умов. По-друге, його інвазія в новий ареал може відбуватися лише за двох умов:

- за відсутності стабільних аборигенних угруповань, тобто за умови зниження конкуренції, що є загальною закономірністю всіх інвазійних процесів,
- в умовах розквіту цього виду і послаблення дії природного добору, що забезпечує можливість швидкої еволюції в період інвазії [15].

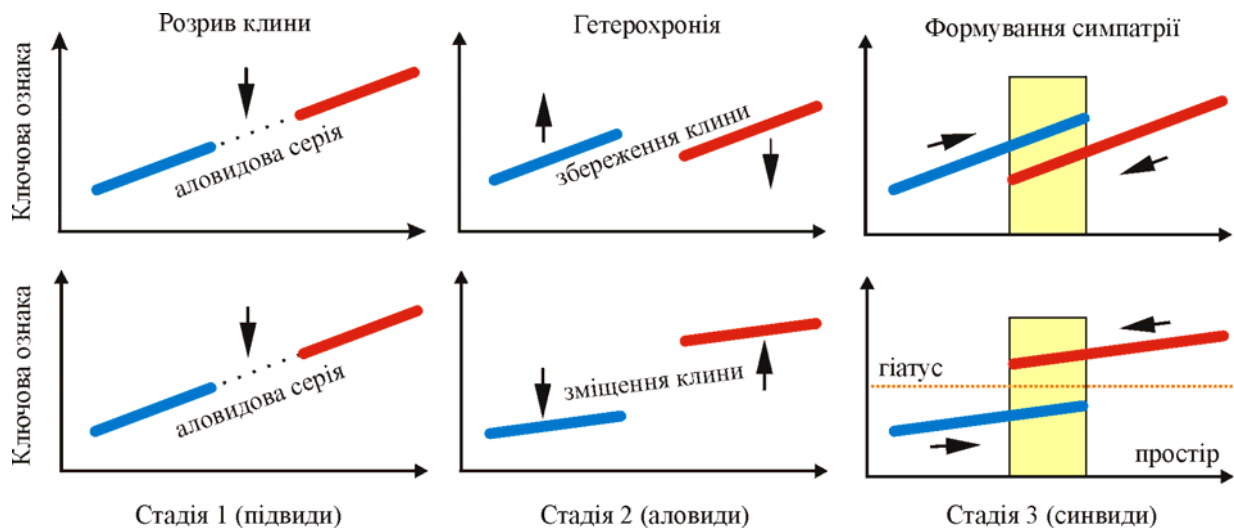
Аналіз просторового розподілу досліджених автором видів дозволяє стверджувати, що види формують симпатричні пари і досягають великих відмінностей в зонах, звичайно дуже далеких від зони оптимуму роду. Тут провідним фактором є очевидне погіршення умов існування в певний період існування двійникової пари. Ключем для розуміння цього є те, що територія Східної Європи була головною ареною розвитку покривних зледенінь протягом всього плейстоцену [10].

Ареали всіх досліджених двійникових комплексів формувалися під безпосереднім впливом Дніпровського зледеніння (аналіз цього буде представлений в окремій статті), і їх конфігурація цілком визначається гляціальними подіями і особливостями заселення постгляціальної зони [6, 7]. Власне цей гляціал і став відправною точкою формування двійникових пар, включаючи численні аловиди, і постгляціальна зона, відповідно, стала ареною розвитку макроеволюційних процесів. Саме тут — на рівнинах Східної Європи — спостерігається найвища для рівнин Європи концентрація двійникових пар і меж їх ареалів [3, 13].

**Географічна мінливість як матеріал добору.** У досліджених двійникових комплексах географічні зміни полягають переважно у збільшенні розмірів східних форм (водяні й звичайні нориці, ховрахи, миші, сарни тощо). На рівні кожного із «малих» видів діє та сама закономірність: вид повторює у просторі мінливість надвиду (рис. 2), тобто всі «малі» види і надвид загалом за своїми метричними ознаками<sup>2</sup> змінюються закономірно в одному і тому ж напрямку. Очевидно, що це можна пояснити жорсткими вимогами середовища, проте іншим не менш важливим фактором, зазначеним вище, є збереження у малих видів вихідної структури просторової мінливості, характерної для вихідного в еволюції двійникової пари материнського виду [5].

Так, у всіх придатних для детального аналізу випадках спостерігається біогеографічна транзитивність полівидових систем. Проявляється це у тому, що всі суміжні сестринські форми (малі види) утворюють закономірні морфологічні ряди, змінюючись в певному напрямку так, наче ця мінливість є мінливістю одного політипного виду. Транзитивні вікаріанти є в багатьох надвидах і родах: у сірих нориць, ховрахів, мідичь (у т. ч. в групі "*araneus*"), кажанів (вухані, великі та селізієві нічниці) тощо, що стверджують численні фактичні дані [6, 12 та ін.].

<sup>2</sup> Близькі види (зокрема, у ссавців, що розглядаються тут) розрізняються переважно за метричними ознаками, при цьому більшість ознак є розмірними або розмірно-залежними.



**Рис. 3.** Модель формування двійникового комплексу з двох сестринських популяцій через стадію аловидів і стадію зміщення ознак у двох ізольованих частинах ареалу. Дві версії цієї моделі відрізняються за другою стадією: верхній ряд — гетерохронія зі збереженням клини веде до формування «повних» двійників; нижній ряд — гетерохронія зі зміщенням клини (за відсутності впливу «зустрічної мінливості») веде до формування близьких, проте відмінних видів.

Існує, відповідно, велика кількість гіпотез щодо їх походження: як шляхом поступового брунькування від материнських форм (ховрахи), так і шляхом інвазій в нові зони (нориці та ін.), як шляхом поділу материнських популяцій на великі географічні ізоляти (миші), так і шляхом острівних ефектів (нориці, мишівки). В усіх випадках припускаються дві особливості еволюційного процесу: а) сегментація материнського виду з розривом географічної мінливості та б) скорочення і вторинне розширення ареалів популяцій-засновниць нових (малих) видів. З огляду на викладені вище закономірності і ці дві особливості, розроблено модель формування двійникових пар на основі динаміки їх ареалів і структури географічної мінливості.

**Модель формування двійникових пар**, що пропонується тут, базується на двох постулатах: 1) пусковим механізмом і головним фактором видоутворення може бути динаміка просторової структури правиду; 2) процес видоутворення може йти за відсутності прямої дії власне факторів еволюції (мутації, селекція) на мінливість правиду. Основою цього і одночасно матеріалом еволюції, окрім ареалів, є єдність морфогенетичних процесів на рівні надвиду і модифікація цих трендів у нащадків. Модель передбачає три стадії диференціації (рис. 3):

- перша — розкол материнської популяції і структури географічної мінливості;
- друга — зміщення величини ознак або системи мінливості ключових ознак;
- третья — вторинне сходження ареалів сестринських форм.

Особливістю першої стадії в нашому випадку (тобто у видів-двійників ссавців зі Східної Європи) є Дніпровський гляціал; другої стадії — гетерохронії та зміщення трендів мінливості; третьої — інвазія сестринських видів в одну зону.

Принципово важливою є друга стадія, яку звичайно зводять до накопичення випадкових відмінностей під час незалежного існування. Насправді ці відмінності не випадкові і базуються на віковій і географічній мінливості, а гетерохронійні ефекти дозволяють зміщувати морфологію і виходити на нову розмірну орбіту (рис. 3). Можливі два варіанти розвитку такої ситуації.

У першому випадку (рис. 3, зверху) аловиди зрівнюються в ознаках і після розширення ареалів стають повними (симпатричними) двійниками. У другому випадку, що є більш поширеним, відбувається зворотне. Розрив клини веде до зміщення структури географічної мінливості в умовах втрати впливу зустрічної мінливості [7], що посилює відмінності. Розрив клини дозволяє «малим» видам формувати нові тренди мінливості (рис. 3, знизу).

Очевидна авторегуляторність такої мінливості, і ця модель без додаткових умов пояснює формування схожих трендів географічної мінливості у сестринських видів. Крім того, модель пояснює те, що різні пари близьких видів у різних частинах свого ареалу виступають то безумовними двійниками, то близькими, проте диференційованими видами. Така схема формування гіатусу між видами і просторово-таксономічної структури роду — із врахуванням інвазійної моделі формоутворення [15] — пояснює формування центрів видового багатства родів в зонах прохорези, що перед тим були тимчасово зруйновані дією факторів розриву клини. Стабільні популяції симпатричних пар сформуються лише при морфологічному розриві між ними, що відповідає сталій Хатчінсона. Інакше стабільність буде лише при інвазії в порушені екосистеми (напр., урболандшафт) і носитиме тимчасовий характер.

Одним із яскравих підтверджень цієї гіпотези виступають «кола рас»: у кільцевих ареалах крайові форми, сходячись ареалами, продовжують свої географічні тренди, а не сходяться морфологічно, як передбачає гіпотеза зворотного ізоморфізму. Вони не знаходять також ширшої ніші в новому ареалі, як це припускає гіпотеза Воронцова, а займають дві паралельні ніші, жодна з яких не відповідає вихідній. Те, що такий ланцюг популяцій виступає як один вид, а його крайові форми — як два, засвідчує справедливість екологічної концепції виду (вид визначається через інші види) і можливість видоутворення на основі номогенетичних закономірностей.

**Результати цього дослідження** дозволяють стверджувати, що диференціація політипних видів на два і більше аловиди чи види-двійники може йти на основі диференціації (фактично руйнації) системи морфологічної мінливості правиду, яка, посилена змінами ареалогічних ознак (фрагментація, інвазія тощо), закономірно веде до диференціації материнського виду на два або кілька малих видів. При цьому:

1) близькі види диференційовані за законами просторової мінливості правидів і у більшості випадків зберігають вихідні для надвиду тренди морфологічної мінливості, включаючи мінливість ключових морфологічних ознак, у великому просторі;

2) мінливість ознак у просторі, що є основою формування відмінностей сестринських видів, може розглядатися на 3-х рівнях: а) транзитивність аловидових комплексів, б) зміщення і паралельність трендів мінливості близьких видів, в) відносна автономність напрямків мінливості у видів вищого рівня диференціації;

3) рівні морфологічної та ареалогічної диференціації близьких видів знаходяться у протифазному режимі, і успішна симпатрія близьких видів можлива за умови досягнення ними мінімального рівня морфологічної відмінності. Цим рівнем для більшості пар є стала Хатчінсона, досягнення якої дозволяє займати різні субніші і формувати широкі зони вторинної симпатрії;

4) походження і рівні диференціації двійників можуть бути пояснені незалежною їх еволюцією на основі авторегуляторних механізмів, що діють на основі 4-х складових: географічної мінливості популяцій, інерційності великих популяційних систем, гетерохронічних ефектів в малих популяціях, впливу зустрічної мінливості.



Дослідження проведено в рамках теми Відділу екології Інституту зоології НАН України «Закономірності просторової та морфологічної диференціації близьких видів ссавців у зонах їхнього контакту». Автор щиро дякує проф. М. Воронцову, проф. І. Ємельянову, Г. Боескорову та Д. Вишневському за цікаві дискусії при постановці теми дослідження, проф. В. Топачевському, О. Михалевичу та О. Корнюшину за обговорення одержаних результатів.

1. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяції и сообщества. – Москва: Мир, 1989. – Том 2. – 477 с.
2. Степанян Л. С. Надвиды и виды-двойники в авифауне СССР. – Москва: Наука, 1983. – 294 с.
3. Загороднюк І. В. Політипні види: концепція та представленість у теріофауні Східної Європи // Доп. НАН України. – 1998. – № 7. – С. 171–178.
4. Грант В. Расы и виды // Грант В. Эволюция организмов. – Москва: Мир, 1980. – С. 162–182.
5. Загороднюк І. В. Уровни таксономической и морфологической дифференциации европейских групп грызунов семейства Muridae (Mammalia) // Доп. НАН України. – 2001. – № 5. – С. 151–157.
6. Загороднюк І. В. Транзитивные таксономические системы и их структура у сусликов (*Spermophilus*) // Доп. НАН України. – 2002. – № 9. – С. 185–191.
7. Загороднюк І. В. Аловиди сарни (*Capreolus*): природа відмінностей між ними і статус популяцій з України // Вісник Луганськ. держ. пед. ін-ту. – 2002. – № 1 (45). – С. 206–222.
8. Воронцов Н. Н. Дивергенция близких видов на стыках их ареалов // Проблемы эволюции. – Новосибирск: Наука, 1968. – Том 1. – С. 202–207.
9. Гиляров А. М. Виды сосуществуют в одной экологической нише // Природа. – 2002. – № 11. – С. 71–74.
10. Величко А. А. Вопросы палеогеографии и хронологии раннего и среднего плейстоцена // Возраст и распространение максимального оледенения Восточной Европы. – Москва: Наука, 1980. – С. 189–208.
11. Стрелков П. П., Бунтова Е. Г. Усатая ночница (*Myotis mystacinus*) и ночница Брандта (*Myotis brandti*) в СССР и взаимоотношения этих видов. Сообщ. 1 // Зоол. журн. – 1982. – 61, вып. 8. – С. 1227–1241. Сообщ. 2 // Зоол. журн. – 1983. – 62, вып. 2. – С. 259–270.
12. Загороднюк І. В. Политипические Arvicolidae Восточной Европы: таксономия, распространение, диагностика. – Киев, 1991. – 64 с. – (Препр. / АН Украины. Ин-т зоологии им. И. И. Шмальгаузена № 10.91).
13. Zagorodniuk I. V. Sibling species of mice from Eastern Europe: taxonomy, diagnostics and distribution // Доп. НАН України. – 1996. – № 12. – С. 166–173.
14. Смирнов Н. Г. Динамика морфологических и экологических характеристик некоторых видов грызунов // Историческая экология животных гор Южного Урала. – Свердловск: УрО АН СССР, 1990. – С. 179–206.
15. Загороднюк І. В. Інвазія як шлях видоутворення // Доп. НАН України. — 2003. – № 10. – С. 187–194.

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

Надійшло до редакції 05.03.2003

## Резюме

**Автогенетичні закономірності формування двійникових комплексів у ссавців. — І. В. Загороднюк.** — Проаналізовано еволюційну поведінку близьких видів та видів-двійників в зонах їх симпатрії і розроблено відповідну модель видоутворення. Показано, що у близьких видів рівні просторової та морфологічної диференціації знаходяться у протифазних режимах, і у випадку симпатрії близьких видів закономірно відбувається їх диференціація за морфологічними ознаками. Формування відмінностей у симпатричних парах сестринських видів може відбуватися не за рахунок їх безпосереднього впливу один на одного, а за рахунок зміщення напрямків морфологічної мінливості видів у просторі. Останнє дозволяє сформулювати гіпотезу про поширення в природі автогенетичних полівидових комплексів. Збільшення в них числа видів визначається не темпами мутагенезу, а морфогенетичними закономірностями, що модифікуються явищами гетерохронії, ізоляції популяцій та їх інвазій в суміжні ареали.