



УДК 599.323.42:[591.15:591.5]

СПІВВІДНОШЕННЯ РІЗНИХ ФОРМ ГРУПОВОЇ МІНЛИВОСТІ КРАНІОМЕТРИЧНИХ ОЗНАК У ПОПУЛЯЦІЇ ГУРТОВОЇ ПОЛІВКИ *MICROTUS SOCIALIS* (ARVICOLIDAE, RODENTIA, MAMMALIA) НА ПІВДНІ УКРАЇНИ

I. О. Синявська¹, В. М. Пєсков¹, І. Г. Ємельянов²

¹ Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
вул. Богдана Хмельницького, 15, Київ 01030, Україна
e-mail: synyavska@ua.fm, Peskov_53@mail.ru

² Національний науково-природничий музей НАН України
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ 01601, Україна

Досліджено співвідношення різних форм групової мінливості краніометричних ознак відповідно до їхнього внеску в загальне морфологічне різноманіття особин у популяції *Microtus socialis* на півдні України. З'ясовано, що мінливість більшості ознак визначається, насамперед, віком тварин та меншою мірою чисельністю і щільністю особин у популяції, статтю, сезоном. Отримані результати свідчать про те, що вікова мінливість є базовою для формування всіх інших форм групової мінливості. Доведено, що мінливість краніометричних ознак у молодих і напівдорослих полівок визначається передусім чисельністю і щільністю особин у популяції (циклічна мінливість). Друге місце за впливом на мінливість краніометричних ознак належить сезону, третє – статі, вплив якої на мінливість ознак у молодих полівок статистично не доведено. У ювенільних полівок стать і сезон впливають на мінливість лінійних розмірів та пропорцій черепа, тоді як у напівдорослих і дорослих – переважно тільки на пропорції черепа та майже не впливають на мінливість його лінійних розмірів. Статева мінливість краніометричних ознак помітно збільшується з віком полівок.

Ключові слова: *Microtus socialis*, гуртова полівка, краніометричні ознаки, група мінливість, вікова мінливість, морфологічне різноманіття.

ВСТУП

Згідно зі сучасними уявленнями [21; 27], морфологічне різноманіття є одним із найважливіших компонент біологічного різноманіття і в цьому сенсі дедалі частіше розглядається як предмет самостійного дослідження. У природних популяціях ссавців морфологічне різноманіття визначається співвідношенням різних форм групової мінливості, вивченню яких традиційно приділяється досить багато уваги [15–17; 20; 29; 32; 35]. Значно менше робіт присвячено аналізу співвідношення різних форм групової мінливості за їх внеском у загальну структуру морфологічного різноманіття в популяціях ссавців [1; 3; 4; 6; 18; 22; 23; 27; 34].

Як основні форми групової мінливості у мишоподібних гризунів зазвичай розглядають статеву, вікову, географічну, біотопічну, сезонну і циклічну мінливість [6; 20]. Усі ці форми морфологічної мінливості є компонентами загального морфопростору, а їхнє співвідношення визначає його об'єм і структуру [24; 27; 28]. Виходячи з усього вищезазначеного, метою цієї роботи є аналіз співвідношення основних форм групової мінливості краніометричних ознак за їх внеском у формування морфологічного різноманіття в популяціях гуртової полівки на півдні України.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Матеріалом для цього дослідження слугували дані з краніометрії гуртової полівки (*Microtus socialis nikolaevi* Ognev 1950), отримані нами в результаті обробки робочих колекцій черепів із цілиного степу заповідника "Асканія-Нова", що зберігаються у відділі популяційної екології Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України. Досліджені вибірки *Microtus socialis*, зібрані у квітні – жовтні 1973 (357 особин) – 1977 (179 особин) років.

Загалом оброблено 252 черепи самців і 284 – самок різного віку. Вік полівок визначали за ступенем скульптурованості черепа [7] із залученням як додаткових характеристик загальних розмірів тіла (довжина і маса) тварин, стану їх репродуктивних органів і репродуктивного статусу особин. У результаті кожну норичку залучали до однієї з трьох вікових груп – молоді (*juvenis*), напівдорослі (*subadultus*) і дорослі (*adultus*).

Кожен череп вимірювали за допомогою штангенциркуля з точністю до 0,1 мм за такою схемою: CbL – конділобазальна довжина черепа, IW – ширина міжочного проміжку, HCr – найбільша висота черепа, BH – базальна висота черепа, ZW – вилична ширина черепа, MW – максимальна ширина черепа, BW – базальна ширина черепа (без слухових барабанів), LBull – довжина слухового барабана, WBull – ширина слухового барабана, IM³ – довжина верхнього зубного ряду, M¹⁻³ – довжина верхнього ряду корінних зубів, Dia – довжина діастеми, LMand – довжина нижньої щелепи на рівні зчленівного відростка, M₁₋₃ – довжина нижнього ряду корінних зубів, HMand – висота нижньої щелепи.

Міжгрупову мінливість аналізували з використанням стандартного багатовимірного дисперсійного аналізу (MANOVA, General Linear Model, GLM) [33]. У статті аналізуються такі форми групової мінливості: статеві відмінності (Sex), вікова (Age), циклічна (Cycle) і сезонна (Season) мінливість. При цьому форми мінливості розглядаються як фактори, а краніометричні ознаки – як залежні змінні. Для кожної форми групової мінливості обчислювали частку (%) факторіальної дисперсії (s) в сумарній дисперсії (S) за кожною ознакою [6; 22; 26]. Для того щоб оцінити достовірність впливу факторів, використано критерій Уїлкса–Лямбда (Wilks 'Lambda). Середні значення краніометричних ознак порівнювали за допомогою критерію Тьюкі (статистично достовірною вважали відмінність при P < 0,05). Усі розрахунки виконані з використанням статистичного пакета Statistica для Windows, версія 6.0.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ І ЇХНЄ ОБГОВОРЕННЯ

Співвідношення вікової, статевої та сезонної мінливості краніометричних ознак у гуртової полівки досліджували на прикладі весняної та осінньої вибірок 1973 року, коли популяція перебувала на фазі піка своєї чисельності.

За результатами трифакторного дисперсійного аналізу співвідношення вікової, статевої та сезонної мінливості краніометричних ознак у популяції *M. socialis* виявлено, що вік полівок високо достовірно впливає на мінливість більшості проаналізованих ознак (Wilks 'Lambda = 0,152–0,285; $p < 0,001$). Максимальний вплив цього фактора відмічено для ознак, які визначають лінійні розміри черепа (CbL, ZW, MW, LBull, WBull, Dia, LMand, M_{1-3} , HMand), про що свідчить частка дисперсії, яка припадає на ці ознаки (59,58–73,36 %). Трохи менше (30,44–51,31 %) вік впливає на ознаки, пов'язані з формою черепа (HCr, BH, BW, IM^3). Мінімальний вплив відмічено для IW (4,50 %), крім того, вік узагалі не впливає на мінливість M^{1-3} (табл. 1). Як відомо, останні дві ознаки рано формуються у постембріональному розвитку полівок.

Таблиця 1. Частки дисперсії різних форм групової мінливості краніометричних ознак у гуртової полівки

Table 1. A portion of variance of different forms of variability in craniometrical features of social vole

| Ознака | Частка дисперсії, % | | | | | | |
|-----------|---------------------|-------------|--------------|----------------|-------------|----------------|------------------------|
| | sex | season | age | sex* season | sex* age | season *age | sex* season* age |
| CbL | 0,11 | 0,00 | 72,84 | 0,02 | 0,07 | 0,09 | 0,01 |
| IW | 7,24 | 5,02 | 4,50 | 0,29 | 0,65 | 0,38 | 1,46 |
| HCr | 0,61 | 0,97 | 36,80 | 0,77 | 0,42 | 0,07 | 0,23 |
| BH | 0,26 | 2,01 | 37,68 | 0,15 | 1,00 | 0,16 | 0,07 |
| ZW | 0,09 | 0,85 | 73,36 | 0,35 | 0,23 | 0,37 | 0,43 |
| MW | 1,87 | 0,64 | 58,92 | 0,11 | 0,37 | 0,41 | 0,08 |
| BW | 0,30 | 0,88 | 30,44 | 0,41 | 0,04 | 0,38 | 0,51 |
| LBull | 0,03 | 0,43 | 72,34 | 0,01 | 0,01 | 0,09 | 0,17 |
| WBull | 0,00 | 0,00 | 72,46 | 0,01 | 0,11 | 0,11 | 0,06 |
| IM^3 | 0,34 | 0,07 | 51,31 | 0,66 | 0,01 | 0,94 | 0,07 |
| M^{1-3} | 0,12 | 1,96 | 0,65 | 1,30 | 0,37 | 0,29 | 0,67 |
| Dia | 0,21 | 0,01 | 72,54 | 0,03 | 0,08 | 0,15 | 0,03 |
| LMand | 0,02 | 0,02 | 71,41 | 0,04 | 0,09 | 0,00 | 0,17 |
| M_{1-3} | 0,16 | 1,72 | 59,58 | 0,22 | 0,01 | 0,79 | 0,20 |
| HMand | 0,08 | 0,30 | 62,92 | 0,25 | 0,04 | 0,07 | 0,03 |

Примітка: достовірні значення відмічено напівжирним шрифтом.

Comment: Statistically significant relationships are marked in bold.

Порівняно з віком, вплив статі й сезону на мінливість краніометричних ознак у гуртової полівки проявляється значно менше (Wilks 'Lambda = 0,27–0,68; $p < 0,001$). Винятком є мінливість міжочної ширини черепа, за впливом на яку зазначені факто-

ри можна розташувати так: стать (7,24 %), сезон (5,02 %), вік (4,50 %). Сезонна мінливість за більшістю ознак у різновіковій вибірці гуртової полівки майже не виражена, частка дисперсії для п'яти з них варіює від 0,85 до 5,02 % (табл. 1). Виявлено також незначний вплив статі на мінливість максимальної ширини черепа (1,87 %) і ширини міжочного проміжку (7,24 %). Статистично достовірна відмінність самців і самок за шириною міжочного проміжку, на нашу думку, є свідченням різниці у швидкості їх постнатального росту. Спільного впливу розглянутих вище чинників на мінливість краніометричних ознак у різновіковій вибірці гуртової полівки немає.

Співвідношення статевої та сезонної мінливості краніометричних ознак досліджували окремо у молодих (juvenis), напівдорослих (subadultus) і дорослих (adultus) особин гуртової полівки з використанням двофакторного дисперсійного аналізу (див. табл. 2). Це дало змогу позбутися домінуючого впливу віку на мінливість краніометричних ознак.

Таблиця 2. Частки дисперсії різних форм групової мінливості краніометричних ознак у різних вікових групах гуртової полівки

Table 2. A portion of variance of different forms of variability in craniometrical features in various age groups of social vole

| Ознака | Частка дисперсії, % | | | | | | | | |
|------------------|---------------------|--------------|----------------|--------------|-------------|----------------|--------------|-------------|----------------|
| | juvenis | | | subadultus | | | adultus | | |
| | sex | season | sex* season | sex | season | sex* season | sex | season | sex* season |
| CbL | 2,57 | 2,45 | 0,17 | 0,02 | 0,15 | 2,88 | 1,57 | 0,50 | 0,21 |
| IW | 1,55 | 5,64 | 0,00 | 16,89 | 4,05 | 1,91 | 5,39 | 6,00 | 0,17 |
| HCr | 0,37 | 0,15 | 0,00 | 0,11 | 0,60 | 0,58 | 0,76 | 2,25 | 1,84 |
| BH | 0,55 | 0,00 | 0,13 | 0,14 | 1,71 | 1,71 | 0,03 | 6,54 | 0,58 |
| ZW | 3,08 | 0,60 | 0,31 | 0,84 | 9,23 | 0,33 | 4,75 | 3,34 | 4,53 |
| MW | 1,52 | 0,90 | 0,01 | 9,70 | 0,49 | 1,59 | 2,98 | 1,41 | 0,43 |
| BW | 1,19 | 0,70 | 0,08 | 0,07 | 1,87 | 0,31 | 10,28 | 3,65 | 0,37 |
| LBull | 0,77 | 3,14 | 0,17 | 0,00 | 2,63 | 0,24 | 0,92 | 3,72 | 0,21 |
| WBull | 1,19 | 0,76 | 0,01 | 0,93 | 0,44 | 2,93 | 0,09 | 0,05 | 1,40 |
| IM ³ | 2,65 | 2,94 | 0,36 | 0,65 | 0,65 | 0,14 | 0,28 | 0,11 | 0,43 |
| M ¹⁻³ | 2,24 | 4,57 | 1,42 | 0,07 | 0,24 | 0,01 | 3,90 | 0,67 | 0,03 |
| Dia | 2,08 | 2,01 | 0,09 | 0,18 | 0,13 | 2,29 | 11,39 | 0,89 | 0,52 |
| LMand | 3,11 | 1,15 | 0,48 | 4,50 | 0,39 | 1,24 | 0,71 | 0,05 | 0,16 |
| M ₁₋₃ | 2,64 | 10,39 | 0,45 | 2,85 | 4,43 | 2,56 | 7,74 | 6,79 | 0,84 |
| HMand | 0,00 | 0,76 | 0,01 | 0,94 | 1,86 | 0,78 | 1,36 | 2,17 | 0,07 |

Примітка: достовірні значення відмічено напівжирним шрифтом.

Comment: Statistically significant relationships are marked in bold.

Juvenis. Сезонна мінливість черепа у ювенільних особин виражена більшою мірою для конділобазальної довжини, ширини міжочного проміжку, довжини слухових барабанів, діастеми, верхнього і нижнього рядів корінних зубів (Wilks 'Lambda = 0,67; $p < 0,001$). У ювенільних самок, здобутих восени, середнє значення IW, M^{1-3} , M_{1-3} достовірно більше, ніж у здобутих навесні ($p = 0,03$). У самців з осінньої вибірки порівняно з весняною більші середні значення CbL, IW, LBull, M^{1-3} , Dia, M_{1-3} ($p < 0,001$). Максимальний вплив цього фактора відмічено для міжочної ширини черепа, що вказує на сезонну мінливість швидкості росту полівок [30].

Статеві відмінності за краніальними ознаками спостерігаються вже у молодих особин (Wilks 'Lambda = 0,86; $p < 0,01$), хоча частка дисперсії цього фактора не перевищує 3,11 % (див. табл. 2). При цьому стать впливає на мінливість 7 краніометричних ознак: конділобазальної довжини черепа, виличної ширини, довжини верхнього ряду корінних зубів, усього зубного ряду, діастеми і нижньої щелепи. Наприклад, в осінній вибірці середні значення CbL, ZW, IM^3 , M^{1-3} , Dia, LMand достовірно більші у самців, ніж у самок ($p < 0,001$). У весняній вибірці у самок порівняно з самцями більша довжина верхнього і нижнього рядів корінних зубів ($p = 0,02$).

Subadultus. У напівдорослих *M. socialis* стать визначає мінливість міжочної ширини, максимальної висоти черепа і довжини нижньої щелепи (Wilks 'Lambda = 0,36; $p < 0,001$). Частка дисперсії цього фактора трохи більша, ніж у ювенільних, і варіює від 4,5 до 16,9 %. В осінній вибірці середнє значення IW, MW і LMand достовірно більше у самців ($p < 0,001$) порівняно з самками.

У напівдорослих полівок сезон впливає на мінливість міжочної та виличної ширини черепа, довжини нижнього ряду корінних зубів (Wilks 'Lambda = 0,49; $p < 0,01$). У цій віковій групі полівок числове значення названих ознак достовірно більше у здобутих навесні самок порівняно з осінніми ($p = 0,001$), що, вочевидь, пов'язано з більш швидким ростом перших [30].

Adultus. У дорослих особин сезон впливає на мінливість міжочної ширини черепа, його базальної висоти і довжини нижнього ряду корінних зубів (Wilks 'Lambda = 0,49; $p < 0,01$). Середнє значення даних промірів більше у самок із весняної вибірки порівняно з осінніми ($p < 0,001$). У самців середні значення IW, BH і M_{1-3} виявилися більшими в осінній вибірці порівняно з весняною.

Статеві відмінності серед дорослих особин спостерігаються за міжочною, виличною і базальною шириною черепа, а також за довжиною діастеми, верхнього і нижнього рядів корінних зубів (Wilks 'Lambda = 0,31; $p < 0,001$). В осінній вибірці ці ознаки достовірно більші у самців ($p < 0,05$), а у весняній, навпаки – у самок.

Отже, наведені вище дані є свідченням того, що у ювенільних полівок стать і сезон впливають на мінливість як лінійних розмірів, так і пропорцій черепа, тоді як у напівдорослих і дорослих – переважно тільки пропорцій черепа і майже не впливають на мінливість його лінійних розмірів. Статєва мінливість краніометричних ознак помітно збільшується з віком полівок.

Співвідношення статєвої, сезонної та циклічної мінливості краніометричних ознак у гуртової полівки проаналізовано на матеріалі, зібраному на фазі піка і депресії чисельності популяції з використанням трифакторного дисперсійного аналізу (табл. 3). Щоб виключити вплив віку, даний аналіз виконано окремо для полівок із вікових груп juvenis і sudadultus, вибірки яких представлені найбільш репрезентативно.

Таблиця 3. Частки дисперсії різних форм мінливості краниометричних ознак у *M. socialis* різних фаз динаміки чисельності (пік – 1973 р., депресія – 1977 р.)

Table 3. A portion of variance of different forms of variability in craniometrical features in *M. socialis* various phases of population dynamics (peak – 1973, depression – 1977)

| Ознака | Частка дисперсії, % | | | | | | | | | | | | | |
|------------------|---------------------|-------------|--------------|----------------|---------------|------------------|-------------|-------------|--------------|----------------|---------------|------------------|--------------|-------------|
| | juvenis | | | | | | subadultus | | | | | | | |
| | sex | season | cycle | sex* season | sex* cycle | season* cycle | sex | season | cycle | sex* season | sex* cycle | season* cycle | | |
| CbL | 1,11 | 4,51 | 13,26 | 0,01 | 0,00 | 0,79 | 3,86 | 0,29 | 1,75 | 21,27 | 0,00 | 0,03 | 2,10 | 5,79 |
| IW | 1,06 | 0,00 | 0,03 | 6,98 | 2,05 | 0,05 | 5,15 | 6,04 | 13,48 | 0,16 | 2,01 | 1,16 | 0,41 | 1,78 |
| HCr | 0,17 | 0,73 | 30,84 | 0,01 | 0,40 | 0,32 | 3,26 | 0,12 | 3,42 | 24,17 | 0,10 | 0,85 | 4,88 | 2,51 |
| BH | 0,01 | 1,78 | 20,62 | 0,20 | 2,80 | 1,32 | 0,17 | 0,57 | 2,76 | 22,97 | 0,00 | 0,19 | 0,29 | 1,34 |
| ZW | 1,74 | 4,02 | 18,18 | 0,03 | 0,38 | 1,61 | 5,71 | 1,66 | 5,06 | 24,99 | 0,08 | 0,25 | 2,19 | 2,05 |
| MW | 0,87 | 1,89 | 14,21 | 0,10 | 0,34 | 0,49 | 8,94 | 1,27 | 2,06 | 25,41 | 0,00 | 1,88 | 0,11 | 2,00 |
| BW | 2,24 | 3,10 | 15,15 | 0,06 | 0,78 | 0,95 | 4,38 | 3,62 | 1,87 | 24,47 | 0,20 | 1,12 | 0,45 | 1,32 |
| LBull | 2,40 | 1,51 | 20,27 | 0,00 | 0,41 | 0,01 | 4,58 | 0,05 | 0,48 | 17,13 | 0,36 | 0,03 | 11,33 | 1,81 |
| WBull | 0,44 | 4,03 | 18,42 | 0,01 | 0,38 | 0,49 | 3,72 | 0,16 | 1,40 | 16,70 | 0,36 | 0,56 | 2,14 | 0,06 |
| IM ³ | 0,62 | 5,34 | 14,46 | 0,30 | 0,00 | 0,65 | 3,80 | 1,08 | 0,87 | 20,74 | 0,01 | 0,06 | 1,16 | 4,77 |
| M ¹⁻³ | 1,25 | 2,15 | 14,22 | 2,65 | 0,22 | 0,01 | 0,48 | 7,03 | 0,01 | 5,55 | 0,08 | 3,73 | 1,10 | 0,43 |
| Dia | 0,60 | 3,27 | 18,13 | 0,00 | 0,32 | 0,52 | 5,72 | 0,12 | 2,30 | 25,91 | 0,11 | 1,12 | 0,44 | 4,52 |
| LMand | 0,76 | 4,56 | 23,78 | 0,44 | 0,04 | 1,17 | 2,68 | 0,29 | 3,92 | 21,64 | 0,26 | 0,01 | 4,41 | 1,68 |
| M ₁₋₃ | 2,49 | 8,52 | 7,49 | 1,87 | 0,72 | 2,10 | 3,59 | 5,80 | 0,14 | 7,25 | 0,00 | 2,91 | 1,45 | 1,01 |
| HMand | 4,66 | 0,56 | 14,34 | 0,18 | 0,40 | 0,02 | 2,89 | 0,19 | 3,62 | 16,67 | 0,02 | 0,05 | 0,13 | 2,30 |

Примітка: достовірні значення відмічено напівжирним шрифтом.

Comment: Statistically significant relationships are marked in bold.

Чисельність і щільність популяції достовірно впливає на мінливість більшості ознак у молодих особин (Wilks 'Lambda = 0,45; $p < 0,001$), за винятком ширини міжочного проміжку. Найбільший вплив цього фактора виявлено за ознаками, які характеризують розміри мозкової частини черепа (HCr, BH, ZW), слухових барабанів (LBull, WBull) і нижньої щелепи (LMand). Частка дисперсії для зазначених ознак становить 18–31 %. Трохи менше цей фактор впливає на мінливість CbL, ZW, MW, BW, IM^3 , M^{1-3} і HMand (частка дисперсії становить 13,26–18,18 %). Найменше циклічна мінливість виражена за довжиною нижнього ряду корінних зубів (7,49 %). Ювенільні самці на фазі піка чисельності характеризуються достовірно більшою абсолютною величиною 12 з 15 ознак порівняно зі самцями, здобутими у період депресії чисельності ($p < 0,05$). Не доведено відмінності між ними за IW, BH і M_{1-3} . Достовірні відмінності між самками цих вибірок виявлено за середніми значеннями HCr, BH, LBull, IM^3 і LMand.

Сезонні відмінності у ювенільних полівок виражені (Wilks 'Lambda = 0,60; $p < 0,001$) за загальними розмірами черепа, ознаками лицьової частини і довжини ряду корінних зубів, але тільки для M_{1-3} вплив сезону сильніший за інші форми мінливості. Вплив статі відмічений для висоти нижньої щелепи, але частка її дисперсії не перевищує 5 %, дисперсія інших ознак виявилася близькою до нуля (табл. 3). Вплив статі на мінливість усієї сукупності краніометричних ознак у молодих полівок статистично не доведено (Wilks 'Lambda = 0,79; $p = 0,47$).

Спільного впливу факторів сезону й циклу, статі й циклу разом на мінливість краніометричних ознак практично немає (Wilks 'Lambda = 0,70–0,75; $p > 0,05$). Сезон і стать разом впливають на мінливість ширини міжочного проміжку (Wilks 'Lambda = 0,64; $p < 0,05$), тоді як частка дисперсії за цими факторами, узятими окремо, близька до нуля. Мінливість 9 ознак визначається незначним впливом усіх трьох чинників разом, свідченням чого є частки дисперсії цих ознак (3,26–8,94 %) у загальній дисперсії 15 краніометричних ознак.

У вибірці напівдорослих особин вплив чисельності й щільності полівок на мінливість краніометричних ознак виявився достовірним для 14 з 15 ознак (Wilks 'Lambda = 0,53; $p < 0,001$). Відмінності, зумовлені впливом цього фактора, максимально проявляються за загальними розмірами черепа (CbL, HCr, MW), його вилочної ширини, довжини діастеми і нижньої щелепи (табл. 3). Внесок зазначених ознак у загальну мінливість становить 21,2–25,9 %. Мінімальний рівень циклічної мінливості відмічено для довжини верхнього і нижнього рядів корінних зубів (M^{1-3} , M_{1-3}), частка дисперсії яких дорівнює 5,55–7,25 %. У напівдорослих самців, відловлених на фазі піка чисельності, порівняно зі самцями фази депресії, достовірно більші середні значення вилочної ширини і базальної висоти черепа; у самок – середні значення HCr, BH, ZW, Dia, LMand ($p < 0,05$).

Сезон і стать впливають на мінливість пропорцій черепа, але практично не впливають на мінливість його лінійних розмірів. При цьому сезон впливає на мінливість IW, HCr, ZW і LMand. Впливом статі зумовлена мінливість міжочної ширини, базальної висоти черепа і довжини нижнього та верхнього рядів корінних зубів (Wilks 'Lambda = 0,59; $p < 0,001$). Сезон і цикл спільно впливають на мінливість найбільшої висоти черепа, довжини слухових барабанів і нижньої щелепи (Wilks 'Lambda = 0,52; $p < 0,001$). Спільного впливу сезону і статі, а також статі й циклу на мінливість аналізованих ознак не виявлено ($p > 0,05$). Усі три чинники разом незначною мірою впливають на мінливість трьох ознак (CbL, IM^3 , Dia), частка яких варіює від 4,52 до 5,79 %.

Як свідчать вищенаведені дані, мінливість краніометричних ознак у молодих і напівдорослих полівок визначається передусім чисельністю і щільністю особин у популяції (циклічна мінливість). Друге місце за впливом на мінливість краніометричних ознак належить сезону, третє – статі, вплив якої на мінливість краніометричних ознак у молодих полівок статистично не доведений.

Результати проведеного дослідження дають підстави стверджувати, що вікова мінливість є основною формою групової мінливості краніометричних і, як показано нами раніше [25], морфофізіологічних ознак у гуртової полівки. Найбільшою мірою вона проявляється за загальними розмірами черепа, значно менше – за його пропорціями. Схожі результати отримані для вузькочерепної полівки [6], а також низки видів хижих і копитних тварин [22; 23]. Усі ці дані підтверджують гіпотезу І.Я. Павлінова [21] про те, що вікова мінливість є базовою для інших форм групової морфологічної мінливості у ссавців.

Як основні механізми формування вікових відмінностей у ссавців розглядаються швидкість, тривалість і пропорційність (алометричний ріст) росту організму, які, у свою чергу, визначаються фізіологічною зрілістю тварин і їхньою участю у репродуктивних процесах, а також чисельністю і щільністю особин у популяції та її структурно-функціональною організацією в даний час [8; 9; 13; 19; 30].

У молодих особин, що активно ростуть, спостерігаються максимальні відмінності за лінійними розмірами і пропорціями черепа (кондилобазальна довжина, довжина слухових барабанів, довжина верхнього і нижнього рядів корінних зубів, міжочна ширина). Фізіологічне дозрівання і початок розмноження напівдорослих полівок помітно знижує темпи лінійного росту їхнього черепа, але збільшує диференціацію особин за пропорціями черепа (ширина міжочного проміжку, максимальна висота черепа). У дорослих тварин, коли їх ріст вже завершено і розміри черепа стабілізувалися, морфологічне різноманіття більшою мірою виражене за його пропорціями (влична і базальна ширина черепа, довжина зубного ряду і діастеми).

Статеві відмінності у молодих полівок визначаються відмінностями між самцями та самками за швидкістю і тривалістю росту, за термінами фізіологічного дозрівання та вступу в розмноження. Ці відмінності, як відомо, залежать від сезону, року, фази популяційного циклу тощо [9; 10; 30] і по-різному проявляються в різних географічних популяціях одного й того ж виду, а також у різних видів [2; 9–12; 14].

У *Microtus socialis* статеві відмінності проявляються вже у ювенільних особин не тільки за краніальними, але також і за екстер'єрними й інтер'єрними ознаками [25; 26; 31]. У цьому разі ступінь статевих відмінностей змінюється залежно від фази популяційного циклу. Наприклад, полівок, відловлених на фазі піка чисельності (1973 р.), характеризують більш великим і масивним черепом, порівняно з відловленими в період депресії чисельності (1977 р.). Разом з тим, статеві відмінності краще виражені у ювенільних особин на фазі депресії, ніж у полівок на фазі піка чисельності, що, мабуть, визначається більш різкими відмінностями між самцями і самками за швидкістю росту на фазі депресії чисельності.

Відомо, що зазначені вище форми групової мінливості полівок визначаються як онтогенетичними (швидкість, тривалість і пропорційність росту), так і популяційними (динаміка чисельності і щільності, статево-вікова структура популяції тощо) особливостями, які відіграють найважливішу роль у формуванні морфологічного різноманіття у природних популяціях тварин [1; 5; 30].

ВИСНОВКИ

Морфологічне різноманіття за краніальними ознаками у природних популяціях гуртової полівки формується на основі співвідношення таких основних форм групової мінливості як вікова, циклічна, сезонна і статева. Вікова мінливість є базовою для формування усіх інших форм групової мінливості.

Максимальний вплив віку виявлено для ознак, що визначають лінійні розміри черепа (CbL, ZW, MW, LBull, WBull, Dia, LMand, M₁₋₃, HMand), частка факторіальної дисперсії, яка припадає на ці ознаки, становить 59,58–73,36 %. Трохи слабше (30,44–51,31 %) вік впливає на ознаки, пов'язані з формою черепа (HCr, BH, BW, IM³).

Мінливість краніометричних ознак у молодих і напівдорослих полівок визначається передусім чисельністю і щільністю особин у популяції (циклічна мінливість). Друге місце за впливом на мінливість краніометричних ознак належить сезону, третє – статі, вплив якої на мінливість краніометричних ознак у молодих полівок статистично не доведений.

У ювенільних полівок стать і сезон впливають на мінливість як лінійних розмірів, так і пропорцій черепа, тоді як у напівдорослих і дорослих – переважно тільки на мінливість пропорцій черепа і майже не впливають на мінливість його лінійних розмірів. Статева мінливість краніометричних ознак помітно збільшується з віком полівок.

Доведено, що мінливість міжочної ширини черепа, його базальної висоти і довжини нижнього ряду корінних зубів залежить від сезону року, тоді як статтю визначається мінливість виличної та базальної ширини черепа, довжини діастеми, верхнього і нижнього рядів корінних зубів. Ці факти важливо брати до уваги мікротеріологам, які вивчають морфологічну мінливість і систематику полівок.

1. **Abramov S.S. Interrelations between different forms of morphological variability (on the example of hooded animals** / Animal communities and populations: ecological and morphological analysis. – Novosibirsk; Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2010 (Proceedings of the Institute of Systematics and Ecology of Animals, Issue 46). 256 p. (In Russian)
2. **Badyev A.V.** Groving apart: an ontogenic perspective on the evolution of sexual size dimorphism. **Trends in Ecology and Evolution**, 2002; 17: 369–378.
3. **Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Yu.** Craniometrical variability in insular populations of brown bear (*Ursus Arctos*, Carnivora) from Hokkaido, Sakhalin and South Kurils. **Proceedings of the Zoological Institute**, 2009; 313(2): 119–142. (In Russian).
4. **Baryshnikov G.F., Puzachenko A.Yu.** Craniometrical variability of the Eurasian otter (*Lutra lutra*: Carnivora: Mustelidae) from the Northern Eurasia. **Proceedings of the Zoological Institute**, 2012; 316(3): 203–222. (In Russian).
5. **Drake A.G., Klingenberg C.P.** The pace of morphological change: historical tranformation of scule shape in St Bernard dogs. **Proc. R. Soc. Lond**, 2008; 275: 71–76.
6. **Dupal T.A., Abramov S.A.** Intra-population variability of the narrow-skulled vole (*Microtus gregalis*, Rodentia, Arvicolinae). **Russian Journal of Zoology**, 2010; 89(7): 850–861. (In Russian).
7. **Emelyanov I.G., Zolotukhina S.I.** On the problem of distinguishing age groups in *Microtus socialis* Pall. **Dopovidi AN USSR, Ser. B**, 1975; 7: P. 661–663. (In Ukrainian).
8. **Emelyanov I.G., Peskov V.N., Sinyavskaya I.A.** Seasonal and cyclic variability of morphological features of yearling in the population of *Microtus socialis* on the south of Ukraine. **News Biosphere Reserve "Askania Nova"**, 2013; 15: 67–75. (In Russian).

9. *Faleev V. I., Galaktionov Yu. K., Vasiljev A. G. Realization of morphological diversity in natural population of mammals* (Publisher for Siberian Branch of Russian Academy of Science). Novosibirsk, 2003. 232 p. (In Russian).
10. *Faleev V.I., Epifantseva L. Yu.* The morphological variability coordinated with the population cycle of the widely distributed (the water vole *Arvicola terrestris* L.) and mountain (the big-eared vole *Alticola Macrotis* Radde) vole species. **Biology Bulletin**, 2000; 27(2): 171–177. (In Russian).
11. *Faleev V. I., Dupal T. A., Abramov S. A.* Change of the Magnitude of Sexual Differences in Vole Populations (Rodentia, Cricetidae). **Sibirskii Ekol. Zhurn**, 2002; 6: 819–826. (In Russian).
12. *Grulich I.* Contribution to the sexual dimorphism of the hamster (*Cricetus cricetus*, Rodentia, Mammalia). **Folia Zool**, 1987; 36(4): 291–306.
13. *Hansson L.* Size dimorphism in microtine populations: Characteristics of growth and selection against large-sized individuals. **J. Mammal**, 1995; 76(3): 867–872.
14. *Isaac J.L.* Potential causes and life-history consequences of sexual size dimorphism. **Mammal. Rev**, 2005; 35: 101–115.
15. *Lammers A.R., Dziech H.A., German R.Z.* Ontogeny of sexual dimorphism in *Chinchilla lanigera* (Rodentia: Chinchillidae). **J. Mammal**, 2001; 82(1): 179–189.
16. *Lisovsky A.A., Obolenskaya E.V.* The structure of craniometrical diversity of grey voles *Microtus* subgenus *Alexandromys*. **Proceedings of the Zoological Institute**, 2011; 315(4): 461–377. (In Russian).
17. *Markowski J., Ostbye E.* Morphological variability of a root vole in high mountain habitats, Harrdangervidda, South Norway. **Ibid**, 1992; 37(1–2): 117–139.
18. *Nanova O.G., Pavlinov I.Ya.* The structure of morphological disparity of skull traits in three carnivorous species. **Russian Journal of Zoology**, 2009; 88(7): 1–9. (In Russian).
19. *Nanova O.G.* Age variability of morphometric features in skulls of the mainland arctic fox (*Alopex lagopus lagopus*) and the commander arctic fox (*A. l. beringensis*, *A. l. semenovi*). **Russian Journal of Zoology**, 2010; 89(7): 871–881.
20. *Panteleev P.A. Rodentology*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 2010. 221 p. (In Russian).
21. *Pavlinov I.Ya.* Morphological disparity: general conceptions and basic characteristics. **Archive of Zoological Museum of Moscow University**, 2008, 48: 343–388. (In Russian).
22. *Pavlinov I.Ya., Nanova O.G., Spasskaya N.N.* Toward exploration of morphological disparity of measurable traits of mammalian skull. **Journal of General Biology**, 2008; 69(5): 344–354. (In Russian).
23. *Pavlinov I.Ya, Nanova O.G.* Toward exploration of morphological disparity of measurable traits of mammalian skull. 3. Distance-based analysis of the morphospace volume and occupation. **Journal of General Biology**, 2009; 70(1): 35–45. (In Russian).
24. *Pie M.R., Weitz J.S.* A Null Model of Morphospace Occupation. **Amer. Naturalist**, 2005; 166(1): 1–13.
25. *Peskov V.N., Sinyavskaya I.A., Emelyanov I.G.* Allometrical growth and formation of sexual and interspecific differences in post-embryonic development of *Microtus arvalis* and *Microtus socialis*. **Proceed. of the Zoological Museum**, 2011; 42: 112–127. (In Russian).
26. *Peskov V.N., Sinyavskaya I.A., Emelyanov I.G.* Interrelations between different forms of group variability of quantitative traits in *Microtus socialis* in the peak phase of population abundance. **Vestnik Zoologii**, 2012; 46(5): 445–451.
27. *Pozdnyakov A. A.* Morphological diversity: characteristic, structure, analysis. / **Animal communities and populations: ecological and morphological analysis**. Novosibirsk; Moscow: KMK Scientific Press Ltd., 2010 (Proceedings of the Institute of Systematics and Ecology of Animals, Issue 46). 256 p. (In Russian).
28. *Roy K., Foote M.* Morphological approaches to measuring biodiversity. **Trends in Ecology & Evolution**, 1997; 12(7): 277–288.

29. Schulte-Hostedde A.I., Millar J.S. Measuring sexual size dimorphism in the yellow-pine chipmunk (*Tamias amoenus*). **Can. J. Zool.**, 2000; 78: 728–733.
30. Schwarz S.S. **Ecological patterns of evolution**. Moscow: Nauka, 1980. 227 p. (In Russian).
31. Sinyavskaya I.A. Age and seasonal aspects sexual differences in social vole *Microtus socialis*, Pallas, 1773 (Rodentia, Arvicolinae) in the south of Ukraine. **Vestnik Zoologii**, 2013; 47(4): 365–372.
32. Stamps J.A. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity. **Biol. J. Linn. Soc.**, 1993; 50(2): 123–145.
33. *Statistica. Электронный учебник StatSoft*. URL <http://www.statsoft.ru/home/textbook/default.htm>, 2001.
34. Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Gorodilova Yu.V., Chibiryak M.V. Relationship between morphological disparity and taxonomic diversity in rodent communities in the zone of influence from the Eastern Ural Radioactive Trace in the Southern Ural. **Russian Journal of Ecology**, 2010; 41(2): 153–158.
35. Zuercher G.L., Roby D.D., Rexstad E.A. Seasonal changes in body mass, composition, and organs of northern red-backed voles in interior Alaska. **J. Mammal**, 1999; 80 (2): 443–459.

INTERRELATIONS BETWEEN DIFFERENT FORMS OF GROUP VARIABILITY OF CRANIOMETRICAL FEATURES IN POPULATION OF SOCIAL VOLE *MICROTUS SOCIALIS* (ARVICOLIDAE, RODENTIA, MAMMALIA) IN SOUTHERN UKRAINE

I. A. Sinyavska¹, V. M. Peskov¹, I. G. Emelyanov²

¹*I. Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine
15, B. Khmelnytskyi St., Kyiv 01030, Ukraine
e-mail: synyavska@ua.fm; Peskov_53@mail.ru*

²*National Museum of Natural History, NAS of Ukraine
15, B. Khmelnytskyi St., Kyiv 01601, Ukraine*

The article addresses the interrelationship between different forms of group variability of craniometrical features according to value of their contribution in the overall morphological disparity of individuals in the population *Microtus socialis* in southern Ukraine. It is shown that most of the variability of traits determined primarily the age animals and less sex, season, number and density of individuals in the population. Obtained results indicate that the age variability is the base for formation of all other forms of group variability. It is proved that the variability of craniometrical traits in young and subadult voles is determined primarily by size and density of individuals in population (cyclic variability). Second largest impact on the variability of craniometrical features includes season, third – sex whose influence on the variability of traits in young voles was statistically proven. In juvenile voles sex and season affect the variability of linear dimensions and proportions of the skull, while in subadult and adults – mostly in the proportions of the skull and almost no influence on the variability of its linear dimensions. Sexual variability of the craniometrical traits increases markedly with the age of voles.

Keywords: *Microtus socialis*, social vole, craniometrical features, group variability, age variability, morphological disparity.

**СООТНОШЕНИЕ РАЗНЫХ ФОРМ ГРУППОВОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ
КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ПОПУЛЯЦИИ ОБЩЕСТВЕННОЙ
ПОЛЕВКИ *MICROTUS SOCIALIS* (ARVICOLIDAE, RODENTIA, MAMMALIA)
НА ЮГЕ УКРАИНЫ**

И. А. Сinyaевская¹, В. Н. Песков¹, И. Г. Емельянов²

¹Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев 01030, Украина
e-mail: synyavska@ua.fm; Peskov_53@mail.ru

²Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев 01601, Украина

Исследованы соотношения различных форм групповой изменчивости краниометрических признаков в соответствии с их вкладом в общее морфологическое разнообразие особей в популяции *Microtus socialis* на юге Украины. Показано, что изменчивость большинства признаков определяется, прежде всего, возрастом животных и в меньшей степени полом, сезоном, численностью и плотностью особей в популяции. Полученные результаты свидетельствуют о том, что возрастная изменчивость является базовой для формирования всех форм групповой изменчивости. Доказано, что изменчивость краниометрических признаков у молодых и полувзрослых полевок определяется прежде всего численностью и плотностью особей в популяции (циклическая изменчивость). Второе место по влиянию на изменчивость краниометрических признаков принадлежит сезону, третье – полу, влияние которого на изменчивость признаков у молодых полевок статистически не доказано. У ювенильных полевок пол и сезон влияют на изменчивость линейных размеров и пропорций черепа, в то время как у полувзрослых и взрослых – преимущественно на пропорции черепа и почти не влияют на изменчивость его линейных размеров. Половая изменчивость краниометрических признаков заметно увеличивается с возрастом полевок.

Ключевые слова: *Microtus socialis*, общественная полевка, краниометрические признаки, групповая изменчивость, возрастная изменчивость, морфологическое разнообразие.

Одержано: 02.02.2015