



УДК: 599.323.43:591.4(477.7)

И. А. Синявская<sup>1</sup>, В. Н. Песков<sup>2</sup>, И. Г. Емельянов<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01601 Украина

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

## ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ И ФОРМИРОВАНИЕ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ В ПОПУЛЯЦИЯХ *MICROTUS SOCIALIS* (RODENTIA, CRICETIDAE) НА ЮГЕ УКРАИНЫ

Анализируется изменчивость линейных размеров и пропорций черепа и особенности формирования морфологического разнообразия особей в южноукраинских популяциях общественной полевки (*Microtus socialis* Pallas, 1773). Впервые для этого вида разработана и анализируется модель морфологического пространства. В результате изучения модели установлено, что структура морфологического пространства обусловлена неодинаковым влиянием разных форм групповой изменчивости на распределение особей в морфопространстве. Показано, что разнообразие линейных размеров и пропорций черепа *Microtus socialis* определяется возрастной, циклической, биотопической и сезонной изменчивостью. Влияние пола на изменчивость указанных признаков оказалось незначительным.

К л ю ч е в ы е с л о в а: *Microtus socialis*, краниометрические признаки, морфологическое разнообразие, морфологическое пространство, изменчивость, линейные размеры и пропорции черепа.

### Введение

В природных популяциях животных морфологическое разнообразие формируется на основе разных форм групповой изменчивости (Павлинов, 2008) и определяется как сумма различий между группами особей по признакам фенотипа (Мина, 2001; Васильев, 2009; Mina et al., 2012). Результаты изучения морфологического разнообразия и их интерпретация в значительной степени зависят от набора анализируемых признаков и выбора методов количественной оценки (Павлинов и др., 2008; Абрамов, 2010; Mitteroecker, Huttegger, 2009; Дупал, Абрамов, 2010; Нанова, 2010; Песков и др., 2011; Peskov et al., 2012). Объект и задачи исследования во многом определяются тем, какие формы групповой изменчивости при этом изучаются. Например, морфологическое разнообразие хищных и копытных млекопитающих формируется на основе соотношения возрастной, половой, географической и таксономической изменчивости (Павлинов и др., 2008; Абрамов, 2010; Нанова, 2010). Изучая морфологическое разнообразие в популяциях грызунов, кроме названных выше, необходимо учитывать биотопическую, сезонную и циклическую<sup>1</sup> формы изменчивости (Васильев и др., 2004; Дупал, Абрамов, 2010; Peskov et al., 2012; Синявська та

<sup>1</sup> — изменчивость популяций в процессе динамики численности

ін., 2015). Известно, что структура морфологического разнообразия, реализуемого в природных популяциях млекопитающих, определяется соотношением разных форм групповой изменчивости количественных признаков. При этом, как правило, основной вклад в формирование структуры вносит возрастная изменчивость (Павлинов, Нанова; 2009; Peskov et al., 2012; Синявська та ін., 2015)

Один из основных этапов в изучении морфологического разнообразия предусматривает построение и интерпретацию модели морфологического пространства (Куприянова и др., 2003; Пузаченко, Кораблев, 2014) с целью определения структуры факторов и оценки степени их влияния на формирование морфологического разнообразия. Это важно, так как у многих видов полевок проявление некоторых форм изменчивости (например, половой) в разные годы (Фалеев, Епифанцева, 2000) и даже в разные сезоны одного года (Sinyavskaya, 2013) неодинаково.

В качестве модельного объекта для изучения всех выше перечисленных вопросов выбраны популяции общественной полевки, *Microtus socialis*, Pallas, 1773, населяющие юг Украины. Это определяется широким распространением, повсеместно высокой численностью и хорошей изученностью основных вопросов биологии и популяционной экологии данного вида (Емельянов, 1973; 1979; 1988; Емельянов, Полищук, 1990; Межжерин и др. 1991; Емельянов и др., 2013). Исходя из всего сказанного выше, целью работы было изучить основные формы групповой изменчивости краниометрических признаков и оценить вклад каждой из них в формирование морфологического разнообразия в популяциях *M. socialis*, населяющих юг Украины.

### Материал и методы

Настоящее исследование проведено на основе данных, полученных в результате обработки материалов рабочей коллекции *M. socialis* лаборатории популяционной экологии Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины. Исследованы черепа полевок, собранных с 1973 по 1983 гг. в целинной степи заповедника «Аскания-Нова», прилегающих агроценозах Чаплинского р-на Херсонской обл., а также на территории песчанной косы «Арабатская Стрелка». Всего изучено 2579 особей, объединенных в 128 выборок с учетом пола и возраста, даты (сезон, год) и места отлова полевок. Возраст полевок определяли по степени скульптурированности черепа (Емельянов, Золотухина, 1975) с учетом состояния репродуктивных органов и участия животных в размножении. В результате этого было выделено три возрастные группы особей: juvenis, subadultus и adultus.

Модель морфологического пространства построена на основе матрицы дистанций Евклида (DE), которые рассчитывались в качестве показателя обобщенных различий между выборками по средним значениям 15 краниометрических признаков: CbL — кондилобазальная длина черепа, IW — межглазничная ширина черепа, HCr — наибольшая высота черепа, BH — базальная высота, ZW — скуловая ширина, MW — максимальная ширина, BW — базальная ширина (без слуховых барабанов), LBull — длина слухового барабана, VBull — ширина слухового барабана, LI<sup>3</sup> — длина верхнего зубного ряда, M<sup>1-3</sup> — длина верхнего ряда коренных зубов, Dia — длина диастемы, LMand — длина нижней челюсти, M<sub>1-3</sub> — длина нижнего ряда коренных зубов, HMand — высота нижней челюсти.

Алгоритм анализа морфологического разнообразия, использованный в этой работе, заимствован нами из работ других авторов (Chartier et al., 2014; Пузаченко, Кораблев, 2014): 1) подготовка данных и расчет средних значений признаков для каждой выборки; 2) расчет матриц морфологических дистанций между центроидами выборок (в качестве метрики взята дистанция Евклида — DE); 3) итерация матрицы DE методом неметрического многомерного шкалирования; 4) по результатам неметрического многомерного шкалирования определяли положение каж-

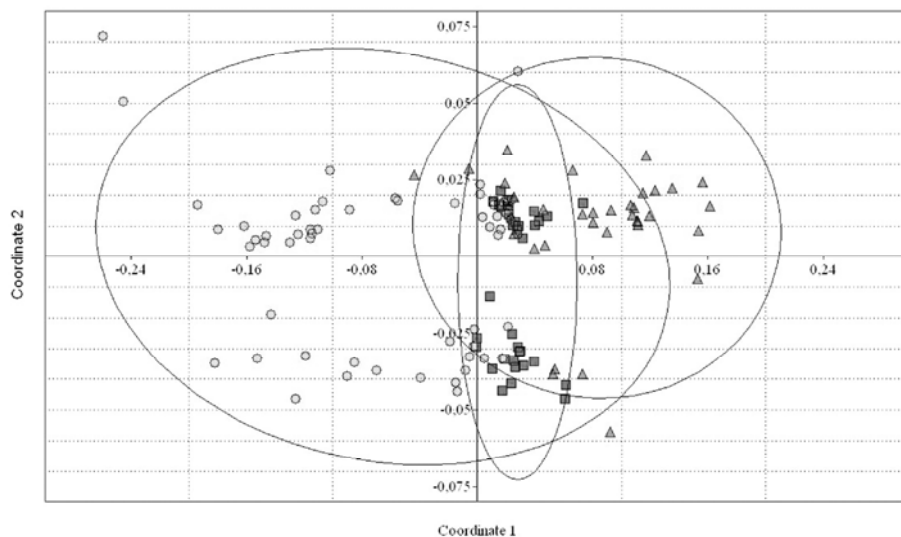
дой выборки в морфологическом пространстве (координаты центроидов в пространстве ОМШ); 5) анализ корреляции морфологических признаков с ОМШ облегчает биологическую интерпретацию результатов; 6) визуализация полученных данных посредством построения и интерпретации эмпирической модели морфологического пространства.

Достоверность межгрупповых различий в линейных размерах и пропорциях черепа, определяемых влиянием основных факторов, оценивали с помощью теста Краскела-Уоллиса — непараметрического аналога одномерного дисперсионного анализа (Baryshnikov, Puzachenko, 2011). В качестве факторов рассматриваются формы групповой изменчивости: возрастная (Age) и сезонная (Season), половая (Sex), циклическая (Cycle) и биотопическая (Biotop), а в качестве зависимых переменных — координаты ОМШ. При этом мы исходим из того, что при изучении влияния одного из факторов влияние всех других желательно исключить (Васильев и др., 2004). В некоторых случаях, различия между средними значениями краниометрических признаков оценивали с помощью критерия Тьюки. Статистическая обработка полученных данных проведена с использованием статистического пакета “STATISTICA”, версия 6.0 (StatSoft, Inc., 2001) и программы PAST Software version 2.07.

## Результаты и обсуждение

**Структура изменчивости краниометрических признаков.** Анализ распределения выборок вдоль ОМШ<sub>1</sub> показывает, что они расположились согласно размерно-возрастному критерию — от самых мелких молодых зверьков до крупных взрослых, полувзрослые полевки занимают промежуточное положение (рис. 1).

Ранее нами было показано, что возрастная изменчивость общих размеров черепа у общественной полевки в большей степени проявляется по ряду признаков: CbL, ZW, MW, LBull, WBull (Синявська та ін., 2015). Полевки всех трех



**Рис. 1.** Распределение центроидов выборок самцов и самок *M. socialis*, рассчитанных по краниометрическим признакам, в пространстве значений ОМШ<sub>1</sub> и ОМШ<sub>2</sub> (juvenis — круг, subadultus — квадрат, adultus — треугольник).

**Fig. 1.** Distribution centroid samples of male and female *M. socialis* (for skull) in the space of values and AMS<sub>1</sub> AMS<sub>2</sub>. Juvenile voles marked with a circle, semi-mature — square, adults — triangle.

возрастных групп, добытые на пике численности популяции, характеризуются большими размерами черепа по сравнению со зверьками, отловленными в фазе депрессии численности. Ювенильные полевки, добытые в фазе спада численности популяции (лето 1975), по размерам черепа похожи на полувзрослых особей этой же выборки.

Большинство краниометрических признаков характеризуются высокой положительной связью с ОМШ<sub>1</sub> (табл. 1). Учитывая величину и знак коэффициентов корреляции ряда признаков (CbL, ZW, LI<sup>3</sup>, LBull) с ОМШ<sub>1</sub>, можно сделать вывод о том, что данная ось характеризует возрастную изменчивость общих размеров черепа, которые закономерно увеличиваются с возрастом. Низкая корреляция межглазничной ширины черепа указывает на то, что окончательные размеры данного признака в постнатальном развитии формируются очень рано (Виноградов, 1921; Башенина, 1977; Шварц, 1980).

**Таблица 1. Коэффициенты ранговой корреляции (R<sub>s</sub>) краниометрических признаков с осями многомерного шкалирования**

**Table 1. The coefficients of rank correlation (R<sub>s</sub>) craniometric traits with the axes of multi-dimensional scaling**

С ОМШ<sub>2</sub> достоверно коррелируют 9 признаков (CbL, BH, BW, LMand, IW, M<sup>1-3</sup>,

Признак	ОМШ <sub>1</sub>	ОМШ <sub>2</sub>
CbL	<b>0,96</b>	<b>-0,21</b>
IW	-0,13	<b>-0,58</b>
HCr	<b>0,90</b>	-0,17
BH	<b>0,34</b>	<b>-0,89</b>
ZW	<b>0,97</b>	-0,15
MW	<b>0,95</b>	<b>-0,23</b>
BW	<b>0,88</b>	<b>-0,40</b>
LBull	<b>0,97</b>	-0,13
WBull	<b>0,95</b>	-0,01
LI <sup>3</sup>	<b>0,95</b>	<b>-0,21</b>
M <sup>1-3</sup>	<b>0,82</b>	<b>-0,41</b>
Dia	<b>0,90</b>	<b>0,30</b>
LMand	<b>0,68</b>	<b>-0,63</b>
M <sub>1-3</sub>	<b>0,93</b>	-0,11
HMand	<b>0,93</b>	0,12

LI<sup>3</sup>, MW и Dia). Разная величина и знак коэффициентов корреляции (табл. 1) свидетельствуют о том, что ОМШ<sub>2</sub> отражает изменчивость пропорций лицевой и затылочной части черепа в позднем онтогенезе общественной полевки.

Согласно характеру распределения центроидов выборок вдоль ОМШ<sub>2</sub> можно заключить, что полевки с максимальными значениями BH, LMand, IW, M<sup>1-3</sup> и BW, но минимальной величиной диастемы (нижняя часть рисунка) населяют Арабатскую стрелку и агроценозы (посевы люцерны). По этим признакам они отличаются от особей из целинной степи заповедника «Аскания-Нова» (верхняя часть рисунка), которые **имеют** совершенно иные пропорции черепа. Различия статистически высоко достоверны ( $t = 3,7-6,5$ ;  $p < 0,001$ ).

**Структура морфологического пространства.** Принято считать, что природа реакции организма животных на воздействие различных факторов среды бывает весьма сходной, поэтому количество рассматриваемых форм групповой изменчивости ограничено (Шишкин, 1986; Васильев и др., 2004). Кроме того, формирование морфологического разнообразия в популяциях млекопитающих в наибольшей степени определяется возрастной изменчивостью (Павлинов и др., 2008; Павлинов, Нанова, 2009; Абрамов, 2010; Нанова, 2010; Peskov et al., 2012; Синявська та ін., 2015). Все другие формы групповой изменчивости являются производными от возрастной, поскольку все они без исключения являются морфогенетическим ответом популяции, сформировавшимся на определенном этапе индивидуального развития составляющих ее особей под влиянием тех или иных факторов среды (Шмальгаузен, 1968; 1982; Шварц, 1980; Alberch, 1980; Gould, 1982; Atchley et al., 1984; Васильев и др., 2004).

Как видно из таблицы 2, действие исследуемых факторов на распределение полевок в морфопространстве неодинаково для линейных размеров и пропорций черепа. Влияние возраста на распределение полевок по размерам черепа выражено сильнее, чем по размерам тела ( $H_{K-W} = 79,342$ ;  $p < 0,0001$ ). Наибольший вклад в изменчивость размеров черепа вносят кондиллобазальная длина, скуловая и максимальная ширина черепа, длина и ширина слуховых барабанов, длина верхних и нижних моляров, высота нижней челюсти ( $R_s \geq 0,90$ ; см табл. 1). По пропорциям преобладания возрастной изменчивости не отмечено ( $H_{K-W} = 2,997$ ;  $p = 0,224$ ). Поэтому можно предположить, что на распределение выборок полевок вдоль ОМШ<sub>2</sub> влияют другие факторы либо их комплекс.

В позднем онтогенезе полевок наблюдаются определенные закономерные изменения в величине и характере проявления разнообразия общих размеров и пропорций черепа. У молодых, активно растущих зверьков наиболее разнообразны общие размеры черепа, что, однако, не зависит от пола, сезона, цикла и биотопа. Разнообразие пропорций черепа у полевок этой возрастной группы определяется сезоном, циклом и биотопом (табл. 2). У полувзрослых полевок разнообразие общих размеров черепа только сезоном и циклом. В группе взрослых полевок

Таблица 2. Результаты непараметрического теста Краскела-Уоллиса  
Table 2. Results of the nonparametric Kruskal-Wallis test

Факторы	Sex	Season	Cycle	Biotop
Общие размеры (ОМШ <sub>1</sub> )				
juvenis	0,00006	1,427	2,137	0,978
subadultus	0,169	<b>11,727**</b>	<b>18,386***</b>	3,391
adultus	3,219	2,506	4,744	4,216
Пропорции (ОМШ <sub>2</sub> )				
juvenis	0,003	<b>20,250***</b>	<b>33,248***</b>	<b>26,274***</b>
subadultus	0,036	<b>12,051**</b>	<b>18,658***</b>	<b>18,746***</b>
adultus	0,073	4,578	<b>9,659**</b>	<b>10,295**</b>

**Примечание.** Достоверные значения отмечены полужирным шрифтом. Уровни достоверности: \* —  $P < 0,05$ ; \*\* —  $P < 0,01$ ; \*\*\* —  $P < 0,001$ .

**Note.** Statistically significant values Kruskal-Wallis test marked in bold. Confidence level: \* —  $P < 0,05$ ; \*\* —  $P < 0,01$ ; \*\*\* —  $P < 0,001$ .

разнообразие общих размеров черепа не зависит ни от одного из факторов, разнообразие его пропорций определяется только экологическими условиями биотопа. В качестве одного из основных механизмов формирования возрастных различий обычно рассматривают изменение характера аллометрических соотношений признаков в постнатальном развитии (Дзевирин, Лашкова, 2005; Gol'din, 2007; Нанова, 2010; Песков и др., 2011).

Известно, что состав популяции претерпевает качественные изменения в зависимости от фазы динамики численности, что влечет за собой изменения в структуре морфологического разнообразия особей (Hansson, 1995; Лидикер, 1999; Фалеев, Епифанцева, 2000; Васильев и др., 2004). Это объясняется тем, что многолетние колебания численности в популяции способствуют отбору особей, наиболее адаптированных к различной плотности популяции (Krebs, 1978; Шишкин, 1984; Васильев и др., 2004). Это подтверждается и распределением выборок вдоль ОМШ. Самые крупные полевки в каждой из трех возрастных групп по пропорциям тела близки к мелким особям соседней возрастной группы. Обычно это особи, отловленные в фазе пика численности популяции. Эти зверьки характеризуются крупным и массивным черепом. Полевки, отловленные в 1975 г., по своему биологическому возрасту и общим размерам черепа попали в подпространство полувзрослых особей (см. рис. 1). А особи, родившиеся на фазе депрессии численности (октябрь 1977–1978 гг.), когда основные силы организма направлены на переживание неблагоприятных условий среды, отличаются замедленным ростом и меньшими размерами черепа.

Влияние биотопических условий на изменчивость пропорций черепа у общественной полевки, по-видимому, определяется опосредованно через различия в скорости роста животных, обитающих в биотопах, которые различаются не только кормовыми условиями, но также микроклиматическими и эдафическими факторами. Это подтверждается достоверными различиями величины этого признака у полевок из целины, агроценозов и Арабатской стрелки. Так, у полевок, добытых в целинной степи по сравнению с другими биотопами длина нижней челюсти достоверно меньше (тест Тьюки  $p < 0,001$ ). Для сравнения скорости роста черепа полевок из разных биотопов мы использовали краниологический индекс  $IW/CbL$ , предложенный С. С. Шварцем (Шварц, 1980). Однако ни в одной из возрастных групп не выявлено статистически достоверных биотопических различий по данному показателю (тест Тьюки  $p > 0,05$ ). Влияние фактора сезона на распределение полевок в морфопространстве более выражено у ювенильных полевок, однако с возрастом оно уменьшается. Различия по большинству признаков выражены слабо, но по ширине межглазничного промежутка и длине диастемы сохраняются даже у взрослых полевок. Влияние пола на реализацию морфологического разнообразия по краниометрическим признакам оказалось несущественным.

Подводя итог всему изложенному выше, можно заключить, что структура морфопространства в южноукраинских популяциях общественной полевки определяется соотношением разных форм групповой изменчивости количественных признаков. При этом доминирующее влияние на разнообразие линейных размеров черепа оказывает возрастная изменчивость. Разнообразие пропорций черепа у полевок формируется под влиянием возрастной, циклической, биотопической и сезонной изменчивости, в то время как влияние пола статистически не достоверно ( $H_{K-W} < 1$ ;  $p > 0,05$ ).

### Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность И. И. Дзевирину за критические замечания и пожелания, сделанные им по рукописи статьи, что помогло в ряде случаев более четко изложить полученные результаты.

- Абрамов С. А., 2010. Отношения между разными формами морфологической изменчивости на примере копытных. *Сообщества и популяции животных: морфолог. и эколог. анализ. Тр. Ин-та систематики и экологии животных СО РАН*, 46. Тов. науч. изд. КМК, Новосибирск–Москва: 168–186.
- Башенина Н. В., 1977. Пути адаптации мышевидных грызунов. Наука, Москва, 1–355.
- Васильев, А. Г., Васильева И. А., 2009. Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: основы популяционной мерономии. Тов. науч. изд. КМК, Москва: 1–511.
- Васильев А. Г., Фалеев В. И., Галактионов Ю. К. и др., 2004. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. Изд-во СО РАН, Новосибирск: 1–232.
- Виноградов Б. С., 1921. Процесс роста и возрастная изменчивость черепа Arvicolidae. *Изв. Петроградск. обл. станции защиты растений от вредителей*, 3. Гос. изд-во, Петроград, 73–81.
- Дзеверин И. И., Лашкова Е. И. 2005. Вклад гетерохронных трансформаций онтогенеза в формирование межвидовых различий лесных мышей, *Sylviaemus* (Rodentia). *Журнал общей биологии*, 66 (3): 258–272.
- Дупал Т. А., Абрамов С. А., 2010. Внутрипопуляционная морфологическая изменчивость узкочерепной полевки (*Microtus gregalis*, Rodentia, Arvicolinae). *Зоол. журн.*, 89 (7), 850–861.
- Емельянов И. Г., 1973. Сезонные изменения структуры популяции общественной полевки юга Украины. *Некоторые вопр. экологии и морфологии животных*. Наукова думка, Киев, 22–24.
- Емельянов И. Г., 1979. Эколого-морфологическая характеристика и особенности динамики численности общественной полевки (*Microtus socialis*) (Mammalia, Cricetidae) в степной зоне Украины. *Вестн. зоол.*, 4: 56–61.
- Емельянов И. Г., 1988. Особенности размножения общественной полевки в степной зоне Украины. *Изученность териофауны Украины, ее рациональное использование и охрана*. Наукова думка, Киев: 68–76.
- Емельянов И. Г., 1999. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. Киев: 1–168.
- Емельянов И. Г., Золотухина С. И., 1975. О выделении возрастных групп у полевки общественной. *Докл. АН УССР*, сер. Б., 7: 661–663.
- Емельянов И. Г., Полищук И. К., 1990. Динамика численности общественной полевки в Биосферном заповеднике «Аскания-Нова». *Экология млекопитающих в заповедниках Украины*. Препр. АН УССР, Ин-т зоол. 90.21, Киев: 3–30.
- Емельянов И. Г., Песков В. Н., Синявская И. А., 2013. Сезонная и циклическая изменчивость морфологических признаков сеголеток *Microtus socialis* Pallas, 1773 (Rodentia, Mammalia) на юге Украины. *Вісті біосферного заповідника Асканія-Нова*, 15: 67–75
- Куприянова И. Ф., Пузаченко А. Ю., Агаджанян А. К., 2003. Временные и пространственные компоненты изменчивости черепа обыкновенной бурозубки, *Sorex araneus* (Insectivora). *Зоол. журн.*, 82 (7): 839–851.
- Лидикер Р., 1999. Популяционная регуляция у млекопитающих: эволюция взгляда. *Сибир. экол. журн.*, 1: 5–13
- Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевич О. А., 1991. *Комплексные подходы в изучении популяций мелких млекопитающих*. Наукова думка, Киев, 1–204.
- Мина М. В., 2001. Морфологическая диверсификация рыб как следствие дивергенции онтогенетических траекторий. *Онтогенез*, 32 (6): 471–476.
- Нанова О. Г., 2010. Возрастная изменчивость морфометрических признаков черепа материкового песца (*Alopex lagopus lagopus*) и песцов Командорских островов (*A. l. beringensis*, *A. l. semenovii*). *Зоол. журн.*, 89 (7): 871–881.
- Павлинов И. Я., 2008. Морфологическое разнообразие: общие представления и основные характеристики. *Сб. трудов Зоол. музея МГУ*, 49: 343–389.
- Павлинов И. Я., Нанова О. Г., Спасская Н. Н., 2008. К изучению морфологического разнообразия размерных признаков черепа млекопитающих. 1. Соотношение разных форм групповой изменчивости. *Журн. общ. Биологии*, 69 (5): 344–354.
- Павлинов И. Я., Нанова О. Г., 2009. Структура морфологического разнообразия признаков черепа трех видов хищных млекопитающих (Carnivora). *Зоол. журн.*, 88 (7): 1–9.
- Песков В. Н., Емельянов И. Г., Тесленко С. В., 1996. Особенности роста и развития черепа серых полевок в позднем онтогенезе (на примере *Microtus arvalis* и *Microtus socialis*). *Вестн. зоол.*, 3: 48–53.
- Песков В. Н., Синявская И. А., Емельянов И. Г., 2011. Аллометрический рост и формирование половых и межвидовых различий в постэмбриональном развитии *Microtus arvalis* и *M. socialis*. *Збірник праць зоологічного музею*, 42: 112–127.
- Пузаченко А. Ю., Кораблев Н. П., 2014. Морфологическое разнообразие в постнатальном онтогенезе представителей двух семейств грызунов (Spalacidae, Castoridae, Rodentia).

- Онтогенез, **45** (3): 187–201.
- Синявська І. О., Песков В. М., Ємельянов І. Г., 2015. Співвідношення різних форм групової мінливості краниометричних ознак в популяції гуртової полівки *Microtus socialis* (Arvicolidae, Rodentia, Mammalia) на півдні України. *Біологічні студії / Studia biologica*, **9** (2): 147–159.
- Фалеев В. И., Дупал Т. А., Абрамов С. А., 2002. Изменчивость величины половых различий в популяциях полевок (Rodentia, Cricetidae). *Сибир. экол. журн.*, **6**: 819–826.
- Фалеев В. И., Епифанцева Л. Ю., 2000. Согласованная с популяционным циклом численности морфологическая изменчивость широкораспространенного (водяная полевка — *Arvicola terrestris* L.) и горного (большеухая полевка — *Alticola macrotis* Radde) видов полевок. *Известия РАН*, **2**: 213–220.
- Шварц С. С., 1980. *Экологические закономерности эволюции*. Наука, Москва: 88–125.
- Шишкин М. А., 1986. Эпигенетическая система как объект селективного преобразования. *Морфология и эволюция животных*, Наука, Москва: 63–74.
- Шмальгаузен И. И., 1968. *Факторы эволюции*. Наука, Москва: 1–451.
- Шмальгаузен И. И., 1982. *Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии*. Избранные труды, Наука, Москва: 1–383.
- Alberch P., 1980. Ontogenesis and morphological diversification. *Amer. Zool.*, **20**: 653–667.
- Atchley W. R., Riska B., Kohn Luci, Plummer A. R., Rutledge J. J., 1984. A quantitative genetic analysis of brain and body size associations, their origin and ontogeny: data from mice *Ibid.*, **38** (6): 1163–1179.
- Baryshnikov G. F., Puzachenko A. Yu., 2011. Craniometrical variability in the cave bears (Carnivora, Ursidae): multivariate comparative analysis. *Quaternary International*, **245**: 350–368.
- Chartier M., Jabbour F., Gerber S., et. al., 2014. The floral morphospace – a modern comparative approach to study angiosperm evolution. *New Phytologist*, **204**: 841–853.
- Gol'din P. E., 2007. Growth, proportions and variation of the skull of harbour porpoises (*Phocoena phocoena*) from the Sea of Azov. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, **87**: 271–292.
- Gould S. J., 1982. Change in developmental timing as a mechanism of macroevolution. *Evolution an development*, Springer: 333–344.
- Hansson L., 1995. Size dimorphism in microtine populations: Characteristics of growth and selection against large-sized individuals. *J. Mammal*, **76** (3): 867–872
- Korablev N., Szuma E., 2014. Variability of native and invasive raccoon dogs' *Nyctereutes procyonoides* populations: looking at translocation from a morphological point of view. *Acta Theriologica*, **59** (1): 61–79.
- Krebs C. J., 1978. A review of the Ghitty hypothesis of population regulation. *Ibid.*, **56**: 2463–2480.
- Mina M. V., Shkil F. N., Dzerzhinskii K. F. et. al., 2012. Morphological diversity and age dependent transformations in Progeny of the Large Bards (*Barbus intermedius* complex sensu Banister) of several morphotypes from lake Tana (Ethiopia). Results of long-time experiment. // *Journal of Ichthyology*, **52** (11): 821–837.
- Mitteroecker P., Huttegger S. M., 2009. The concept of morphospaces in evolutionary and developmental biology: mathematics and metaphors. *Biological Theory*, **4**: 54–67.
- Peskov V. N., Sinyavskaya I. A., Emelyanov I. G., 2012. Interrelations between different forms of group variability of quantitative traits in *Microtus socialis* in the peak phase of population abundance. *Vestnik zoologii*, **46** (5): 445–451.
- Sinyavskaya I. A., 2013. Age and seasonal aspects sexual differences in social vole *Microtus socialis*, Pallas, 1773 (Rodentia, Arvicolinae) in the south of Ukraine. *Vestnik zoologii*, **47** (4): 363–369.

I. О. Синявська, В. М. Песков, І. Г. Ємельянов

#### МІНЛИВІСТЬ КРАНІОМЕТРИЧНИХ ОЗНАК ТА ФОРМУВАННЯ МОРФОЛОГІЧНОГО РІЗНОМАНІТТЯ В ПОПУЛЯЦІЯХ *MICROTUS SOCIALIS* (RODENTIA, CRICETIDAE) НА ПІВДНІ УКРАЇНИ

Проаналізовано мінливість лінійних розмірів та пропорцій черепа та особливості формування морфологічного різноманіття особин в популяції гуртової полівки (*Microtus socialis* Pallas, 1773). Вперше для цього виду розроблено та проаналізовано модель морфологічного простору. В результаті вивчення моделі встановлено, що структура морфологічного простору обумовлена неоднаковим впливом різних форм групової мінливості на розподіл особин у просторі. Показано, що морфологічне різноманіття за лінійними розмірами і пропорціями черепа визначається впливом вікової, циклічної, біотопічної і сезонною мінливості. Вплив статевої мінливості на різноманіття полівки виявився незначним.

К л ю ч о в і с л о в а: *Microtus socialis*, краниометричні ознаки, морфологічне різноманіття, морфологічний простір, мінливість, лінійні розміри і пропорції черепа.



VARIABILITY CRANIOMETRIC FEATURES AND FORMATION OF MORPHOLOGICAL DISPARITY IN POPULATIONS OF *MICROTUS SOCIALIS* (RODENTIA, CRICETIDAE) IN THE SOUTH OF UKRAINE

Variability of linear dimensions and proportions of the skull and peculiarities of the morphological disparity of individuals in the southern ukrainian population of social vole (*Microtus socialis* Pallas, 1773) was analyzed in this article. For the first this species is regarded a model of morphological space. As a result of studying models determined that structure of the morphological space due to the differential impact of various forms of group variability on the distribution of individuals in space. It is shown that the morphological diversity in linear dimensions and proportions of the skull *Microtus socialis* determined by age, cyclic, biotopic and seasonal variability. The impact of sexual variability on diversity voles was insignificant.

**К е у    w o r d s:** *Microtus socialis*, craniometrical traits, morphological diversity, morphological space, variability, linear dimensions and proportions of the skull.