



УДК 599.323.42:591.4

В.Н. Песков¹, И.А. Синявская¹, И.Г. Емельянов²

¹Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины,
ул. Б. Хмельницкого, 15/2, Киев, 01030 Украина
E-mail: peskov_53@mail.ru

²Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, 01030 Украина
E-mail: nmnh@museumkiev.org

АЛЛОМЕТРИЧЕСКИЙ РОСТ И ФОРМИРОВАНИЕ ПОЛОВЫХ И МЕЖВИДОВЫХ РАЗЛИЧИЙ В ПОСТЭМБРИОНАЛЬНОМ РАЗВИТИИ *MICROTUS ARVALIS* И *MICROTUS SOCIALIS* (RODENTIA, CRICETIDAE)

Проанализированы межвидовые различия, половой диморфизм и онтогенетические аспекты их формирования в постэмбриональном развитии *Microtus arvalis* и *M. socialis* по 4 экстерьерным и 11 интрьерным признакам. Показано, что обыкновенная полёвка по всем признакам крупнее общественной, однако масса семенников достоверно больше у самцов общественной полёвки. У общественной полёвки выявлены возрастная изменчивость и половой диморфизм в темпах относительного прироста количественных признаков, отсутствующие у обыкновенной. Установлено высокое сходство трендов изменчивости у молодых ($RS = 0,83-0,86$), полувзрослых ($RS = 0,83-0,89$) и взрослых ($RS = 0,67-0,77$) полёвок. Межвидовые различия и половой диморфизм по большинству признаков формируются путём изменения характера аллометрического роста, а также посредством усиления градиентов роста.

Ключевые слова: *Microtus arvalis*, *Microtus socialis*, постэмбриональное развитие, аллометрический рост, половой диморфизм, межвидовые различия.

Введение

Сравнительный анализ полового диморфизма и межвидовых различий у близких видов традиционно рассматривается как возможность изучения начальных этапов морфологической дивергенции в эволюции животных (Шмальгаузен, 1968; Башенина, 1977; Шварц, 1980). Поскольку любые изменения онтогенеза животных сопровождаются изменением их морфологии и, как следствие, адаптивных свойств организма, изучение онтогенетических аспектов формирования внутри- и межвидовых морфологических различий животных актуально с точки зрения теории и практики популяционной и эволюционной биологии. Накопление данных в области изучения онтогенетических аспектов формирования фенотипического разнообразия в различных группах позвоночных животных (Мина, 2001; Кабардина, 2002; Дзевеин, Лашкова, 2005 и др.) в перспективе позволит пролить свет на важнейшую проблему

эволюции онтогенеза, а также на взаимосвязь онто- и филогенеза (Алеев, 1986; Рэфф, Кофман, 1986; Воробьёва, 1987; Шишкин, 1988, 2006).

Выбор обыкновенной и общественной полёвок в качестве объектов сравнительно-морфологических исследований в данном случае определяется отсутствием у этих видов узкой специализации, их экологической близостью, морфологическим сходством и генетическим родством в пределах рода (Громов, Поляков, 1977; Громов, Ербаева, 1995; Межжерин и др., 1993). Исходя из всего вышесказанного, изучение онтогенетических аспектов формирования половых и межвидовых различий в постэмбриональном развитии обыкновенной и общественной полёвок представляется актуальным как с практической, так и с теоретической точек зрения.

Материал и методы

В основу настоящего исследования положены данные по морфометрии и морфофизиологии обыкновенной и общественной полёвок. В общей сложности изучено 1589 особей общественной полёвки (785 самцов, 804 самки), собранные экспедицией отдела популяционной экологии Института зоологии им. И.И. Шмальгаузена с 1973 по 1983 гг. на территории целинной степи заповедника «Аскания-Нова» и в прилегающих агроценозах. Здесь общественная полёвка представлена подвидом *Microtus s. nikolajevi* Ognev, 1950. Было изучено также 626 особей обыкновенной полёвки (238 самцов и 388 самок), отловленные в разные сезоны 1971–1976 гг. на яйлах Горного Крыма, где этот вид представлен подвидом *M. a. obscurus*, Eversmann, 1841.

Возраст полёвок определяли по степени скульптурированности черепа (Башенина, 1953; Ларина, Лапшов, 1974; Емельянов, Золотухина, 1975) с привлечением данных по длине и массе тела полёвок, с учётом состояния их репродуктивных органов и участия в размножении. В результате этого животные были разбиты на три возрастные группы: juvenis, subadultus и adultus.

Анализировали 4 метрических: 1 — длина тела (L); 2 — хвоста (Ca); 3 — ступни задней конечности (Pl); 4 — уха (Au) и 13 весовых признаков: 5 — масса тела; 6 — селезёнки; 7 — левого и 8 — правого надпочечников; 9 — левой и 10 — правой почек; 11 — кишечника; 12 — печени; 13 — сердца; 14 — лёгких; 15 — левого и 16 — правого семенников.

Относительный прирост признаков рассчитывали по формуле С. Броди (Шмальгаузен, 1984):

$$R_i = [(X_i - x_i) / (0,5 * (X_i + x_i))] * 100],$$

где: R_i — показатель относительного прироста в процентах; X_i и x_i — величина i -го признака у полёвок старшего (X_i) и младшего (x_i) возраста. Результаты визуализировали графически в виде ростовых профилей, понимая под профилем набор (ряд) количественных данных или вектор значений признаков (Дэйвисон, 1988).

Для изучения сопряжённой изменчивости признаков использовали показатель многомерной аллометрии (АС — allometric coefficient), который рассчитывался для каждого признака как отношение величины факторной нагрузки GK_i на признак к среднему арифметическому всех нагрузок. Последний показатель рассматривался в качестве общего размера тела. Главные компоненты вычисляли на основе ковариационной матрицы логарифмированных значений анализируемых признаков (Jolicoeur, 1963; 1984). Доверительные границы АС определяли с помощью бутстрапа особей каждой из выборок (2000 повторностей). Использование показателя многомерной аллометрии позволяет оценить количественные аспекты аллометрического роста отдельных органов по отношению к общему размеру тела (Gould, 1966; Klingenberg, 1998).

Наборы коэффициентов многомерной аллометрии (AC) сравнивали с использованием непараметрического коэффициента корреляции рангов Спирмэна (RS) (Лакин, 1990). Отношения между признаками оценивали, сравнивая их нагрузки на первую главную компоненту в шести возрастных и половых выборках обоих видов с использованием евклидовой дистанции (DE). Матрицу DE обрабатывали с помощью иерархического кластерного анализа методом Уорда (Ward's method).

Для каждой группы полёвок по всем признакам рассчитывали средние арифметические значения и их стандартные отклонения, межгрупповые сравнения проводили с использованием t-критерия Стьюдента (Лакин, 1990). Все расчёты выполнены с помощью статистического пакета Statistica для Windows, v. 6. Коэффициенты многомерной аллометрии и их доверительные границы вычислены при помощи программы PAST Software version 2.07 (Hammer et al., 2001).

Результаты и обсуждение

Возрастные изменения линейных и большинства весовых признаков в постэмбриональном развитии обыкновенной и общественной полёвок однонаправлены — с возрастом полёвок средние размеры большинства признаков увеличиваются. Исключение из этого правила составляют масса тимуса и селезёнки (табл. 1, 2). Масса тимуса у обоих видов с возрастом уменьшается. Не отмечено достоверных различий по средней массе селезёнки между полувзрослыми и взрослыми самками общественной полёвки ($t = 0,09$; $P > 0,05$), что, по-видимому, объясняется высоким уровнем ее индивидуальной изменчивости (Шварц и др., 1968; Ивантер и др., 1985).

Увеличение средних значений большинства признаков в постэмбриогенезе обоих видов полёвок происходит неравномерно, то есть в результате гетерономного (Шмальгаузен, 1927) или аллометрического их роста (рис. 1). При этом у обоих видов величина относительного прироста экстерьерных признаков значительно меньше, чем интерьерных, что указывает на более раннее формирование первых по сравнению со вторыми. Минимальная величина относительного прироста отмечена у обоих видов для длины ступни, максимальная — для массы надпочечников, особенно у молодых самок.

Молодые особи общественной полёвки опережают в росте взрослых, в то время, как у обыкновенной — молодые и взрослые растут примерно с одинаковой скоростью (рис. 1).

Половые различия в ростовых процессах заключаются в различной скорости роста самцов и самок, что особенно четко проявляется у общественной полёвки, у которой молодые самки растут быстрее молодых самцов, в группе взрослых полёвок отмечена обратная картина — самцы опережают в росте самок. У обыкновенной полёвки значимые различия проявляются только между молодыми самцами и самками по относительному приросту массы надпочечников (рис. 1).

Половой диморфизм по средним значениям экстерьерных признаков в группе *adultus* выявлен только у общественной полёвки — у самок в среднем хвост длиннее, чем у самцов, в то время как у самцов ступня задней конечности длиннее по сравнению с самками. Различия по четырём стандартным промерам тела между взрослыми самцами и самками *M. arvalis* не установлены (табл. 3).

По интерьерным признакам различия между взрослыми самцами и самками столь же незначительны. Так, у взрослых самцов обоих видов масса тела в среднем больше, а масса надпочечников меньше по сравнению с самками. У самцов общественной полёвки по сравнению с самками достоверно меньше масса печени. У взрослых особей обыкновенной полёвки масса почек в среднем больше у сам-

Таблица 1. Статистические характеристики количественных признаков у самок и самок общественной полёвки трёх возрастных групп
 Table 1. Statistical characteristic of number features in females and females of three age group of social vole

Признак	Самцы						Самки					
	juvenis, n = 321		subadultus, n = 263		adultus, n = 121		juvenis, n = 303		subadultus, n = 393		adultus, n = 105	
	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD
Длина, мм:												
тела	78,64	8,02	90,30	4,47	96,93	5,60	77,69	7,19	91,35	5,99	96,70	6,49
хвоста	18,91	1,88	20,33	1,97	21,45	2,09	18,89	1,82	21,89	2,22	22,40	2,14
ступни	14,72	0,64	14,98	0,64	15,21	0,56	14,59	0,64	14,82	0,54	14,91	0,55
уха	7,14	0,79	7,62	0,57	7,89	0,59	7,15	0,62	7,83	0,63	7,99	0,56
Масса:												
тела, г	13,64	3,11	18,76	3,30	24,29	4,99	13,33	2,81	19,62	4,11	22,74	4,88
селезёнки, мг	59,55	39,65	74,92	43,14	83,87	54,82	56,45	40,86	85,32	51,71	79,16	43,11
левого надпочечника	3,64	2,18	5,17	1,59	6,02	1,74	3,81	1,68	7,36	5,95	7,54	1,98
правого надпочечника	3,32	2,78	4,88	1,86	5,34	1,64	3,42	1,64	6,33	2,49	6,65	2,08
левой почки	127,62	27,02	167,43	35,65	201,23	40,84	123,45	25,46	179,14	38,13	194,46	48,71
правой почки	129,71	27,15	168,51	35,01	201,15	41,14	125,50	25,59	179,99	37,79	195,84	49,23
кишечника	3,36	0,72	4,05	0,80	5,12	1,09	3,33	0,71	4,68	1,25	5,42	1,55
печени	870,43	233,85	1192,23	273,90	1405,17	295,06	871,87	250,34	1387,87	365,21	1602,64	415,03
сердца	86,68	19,19	115,20	20,51	144,02	26,02	85,85	17,64	125,50	26,76	144,99	32,11
лёгких	109,99	23,78	136,17	27,30	162,94	44,62	108,53	26,76	152,35	41,31	158,69	32,29
тимуса	22,29	13,49	9,63	8,60	6,16	5,19	21,84	13,54	10,10	9,34	6,27	4,92
левого семенника	48,83	43,60	160,37	64,46	240,49	78,26	—	—	—	—	—	—
правого семенника	48,91	43,56	157,11	58,18	238,35	74,60	—	—	—	—	—	—

Таблица 2. Статистические характеристики количественных признаков у самцов и самок обыкновенной полевки трёх возрастных групп
 Table 2. Statistical characteristic of number features in males and females of three age group of common vole

Признак	Самцы						Самки						
	juvenis, n = 151		subadultus, n = 53		adultus, n = 34		juvenis, n = 177		subadultus, n = 156		adultus, n = 55		
	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	M	SD	
Длина, мм:													
тела	81,09	8,07	93,46	8,10	105,17	7,04	79,96	6,95	92,92	6,45	102,83	8,81	
хвоста	27,41	4,93	28,73	6,98	34,10	5,83	26,67	4,82	30,96	4,84	35,39	4,32	
ступни	15,51	0,90	15,96	1,04	16,39	0,73	15,14	0,68	15,64	0,77	16,11	0,68	
уха	8,90	1,71	9,35	1,64	10,55	1,11	8,68	1,56	9,95	1,46	10,62	1,04	
Масса:													
тела, г	16,15	3,44	23,21	6,27	33,39	6,32	15,39	2,90	22,37	3,93	30,27	5,63	
селезёнки, мг	47,82	22,60	83,50	50,51	108,31	59,79	46,55	26,41	75,61	37,77	104,74	44,87	
левого надпочечника	2,99	0,89	4,74	1,60	6,51	1,87	3,26	1,21	7,54	3,50	11,89	4,20	
правого надпочечника	2,55	0,81	4,09	1,24	5,66	1,65	2,76	1,05	6,51	3,00	10,25	3,62	
левой почки	123,01	20,06	175,96	43,34	237,43	37,12	117,33	21,46	168,23	29,71	218,39	44,84	
правой почки	123,96	20,19	176,23	42,63	239,76	37,29	117,83	21,14	169,23	29,90	217,43	44,18	
кишечника	4,36	1,11	5,41	1,60	6,68	1,40	4,38	1,27	5,63	1,42	6,89	1,80	
печени	928,38	209,18	1330,19	407,74	1851,18	468,01	889,31	207,81	1397,12	354,78	1945,45	501,42	
сердца	89,80	17,77	127,98	22,68	163,13	24,01	87,54	15,56	126,38	21,41	160,45	26,17	
лёгких	119,36	29,08	157,97	35,66	193,49	33,74	116,53	26,06	151,17	39,01	219,55	66,83	
тимуса	12,11	8,75	7,86	8,71	1,14	1,62	11,26	7,65	4,63	5,53	2,17	2,32	
левого семенника	17,72	29,63	104,89	66,27	172,54	47,94	-	-	-	-	-	-	
правого семенника	17,84	29,39	107,52	65,48	167,44	42,74	-	-	-	-	-	-	

цов, а масса лёгких — у самок.

У ювенильных *M. socialis* половые различия достоверны на первом уровне значимости только по длине ступни и массе почек, средние значения которых больше у самцов. У полувзрослых полёвок половой диморфизм отмечен по всем 14 признакам — самки достоверно крупнее самцов. У взрослых особей общественной полёвки отсутствуют различия по длине тела и уха, массе селезёнки, почек, кишечника, сердца и лёгких (табл. 3).

Особенности формирования полового диморфизма в постэмбриональном развитии обыкновенной полёвки состоят в том, что различия между самцами и самками, отмеченные для взрослых особей, проявляются уже в ювенильном возрасте. В этой возрастной группе отсутствуют достоверные различия по массе лёгких, но высоко достоверны различия по длине ступни. У полувзрослых особей между самцами и самками различия достоверны только по *Ca*, *Pl*, *Au* и массе надпочечников (табл. 3).

Межвидовые различия по нашим данным (табл. 1, 2) состоят в том, что средние значения всех экстерьерных и интерьерных признаков у взрослых самок и большинства признаков у взрослых самцов обыкновенной полёвки достоверно больше по сравнению с общественной. Не различаются самцы по средним значениям массы надпочечников, а средняя масса семенников у самцов общественной полёвки достоверно больше, чем у обыкновенной (табл. 4).

По большинству признаков межвидовые различия проявляются у полёвок уже в ювенильном возрасте (табл. 1, 2). Молодые обыкновенные полёвки обоих полов в среднем достоверно крупнее общественных как по общим размерам тела (длина и масса), так и по средним значениям длины хвоста, ступни и уха, а также массы кишечника и лёгких. Кроме того, у самцов обыкновенной полёвки масса печени достоверно больше, чем у общественной ($t = 2,70$; $P < 0,01$). Масса селезёнки, почек и надпочечников в среднем больше у молодых самцов и самок общественной полёвки (различия статистически достоверны, кроме левой почки у самцов). Масса семенников достоверно больше у ювенильных самцов общественной полёвки по сравнению с обыкновенной. Не установлены межвидовые различия по массе сердца, а также по массе левой почки у самцов и массе печени у самок.

В группе полувзрослых полёвок межвидовые различия аналогичны таковым у ювенильных, однако, при этом у самок отсутствуют достоверные различия по массе надпочечников и лёгких, самцы не различаются по массе селезёнки, левого надпочечника и почек (табл. 4).

Межвидовые различия проявляются также и в возрастной динамике формирования половых различий по ряду признаков. Так, у общественной полёвки, для которой характерны более быстрый рост и половое созревание (Башенина, 1977), максимальное проявление полового диморфизма у полувзрослых особей совпадает с началом активного размножения самок, которые к этому времени опережают самцов по развитию большинства признаков (табл. 1). Половые различия по длине хвоста у обоих видов формируются у полувзрослых особей. Взрослые самки общественной полёвки достоверно более длиннохвосты по сравнению с самцами, в то время, как у взрослых обыкновенных полёвок эти различия исчезают. Половой диморфизм по длине ступни у общественной полёвки с возрастом увеличивается, у обыкновенной в группе взрослых исчезает совсем.

Аллометрический рост. Согласно результатам факторного анализа, вклад первой главной компоненты в общую изменчивость количественных признаков у *M. arvalis* составляет от 52 до 70%, у *M. socialis* — от 50 до 68%.

По отношению к общему размеру тела его длина, а также длина хвоста, ступни и уха характеризуются отрицательной аллометрией у обоих видов полёвок.

Таблица 3. Различия в средних значениях количественных признаков между самцами и самками общественной и обыкновенной полёвок (t-критерий Стьюдента)

Table 3. Differences in mean values of number features between males and females of social and common vole (Student's t-criterion)

Признак	Общественная			Обыкновенная		
	juvenis	subadultus	adultus	juvenis	subadultus	adultus
Длина, мм:						
– тела	1,56	2,57*	0,28	1,35	0,44	1,38
– хвоста	0,14	9,44***	3,36***	1,37	2,16**	1,11
– ступни	2,54*	3,34***	4,06	4,14***	2,06*	1,80
– уха	0,18	4,43***	1,31	1,21	2,36**	0,30
Масса:						
– тела, г	1,31	2,96***	2,36**	2,14**	0,92	2,36**
– селезёнки, мг	0,96	2,79**	0,72	0,47	1,04	0,30
– левого надпочечника	1,10	6,94***	6,09***	2,32**	7,86***	8,27***
– правого надпочечника	0,55	8,52***	5,20***	2,04**	8,22***	8,14***
– левой почки	1,99*	4,01***	1,12	2,47**	1,21	2,17**
– правой почки	2,00*	3,99***	0,87	2,68**	1,11	2,55
– кишечника	0,52	7,87***	1,66	0,15	0,89	0,62
– печени	0,07	7,83***	4,06***	1,69	1,07	0,90
– сердца	0,56	5,57***	0,25	1,22	0,45	0,49
– лёгких	0,72	6,04***	0,83	0,92	1,17	2,43**
– тимуса	0,25	0,62	0,13	0,96	2,53**	2,46**

Примечание. Уровни значимости различий: * — $P < 0,05$; ** — $P < 0,01$; *** — $P < 0,001$.

Таблица 4. Различия между обыкновенной и общественной полёвками по средним значениям количественных признаков (t-критерий Стьюдента)

Table 4. Differences in mean values of number features between common and social vole (Student's t-criterion)

Признак	Общественная			Обыкновенная		
	juvenis	subadultus	adultus	juvenis	subadultus	adultus
Длина, мм:						
– тела	3,08***	2,76***	6,29***	3,41***	2,62***	4,55***
– хвоста	20,50***	8,69***	12,43***	20,63***	22,49***	20,99***
– ступни	9,69***	6,61***	8,73***	8,74***	12,17***	11,29***
– уха	12,06***	7,59***	13,45***	12,48***	17,50***	17,47***
Масса:						
– тела, г	7,62***	5,03***	7,74***	7,59***	7,30***	8,40***
– селезёнки, мг	4,08***	1,15	2,14**	3,22***	2,43**	3,47***
– левого надпочечника	4,59***	1,79	1,37	4,15***	0,44	7,27***
– правого надпочечника	4,57***	3,85***	1,00	5,37***	0,66	6,81***
– левой почки	2,07	1,34	4,91***	2,81**	3,57***	3,11***
– правой почки	2,57**	1,24	5,21***	3,54**	3,52***	2,82***
– кишечника	10,11***	6,04***	6,01***	10,11***	7,31***	5,14***
– печени	2,70***	2,36**	5,27***	0,82	0,27	4,35***
– сердца	1,73	3,80***	4,02***	1,09	0,40	3,28***
– лёгких	3,45***	4,21***	4,32***	3,21**	0,31	6,38***
– тимуса	9,82***	1,35	9,17***	7,67***	8,46***	7,15***

Примечание. Уровни значимости различий: * — $P < 0,05$; ** — $P < 0,01$; *** — $P < 0,001$.

Положительная аллометрия отмечена для печени и надпочечников. Другие морфофизиологические признаки характеризуются чередованием изометрии, положительной и, значительно реже, отрицательной аллометрии (табл. 5, 6). Это означает, что экстерьерные признаки в постэмбриональном развитии обоих видов полёвок формируются значительно раньше по сравнению с интерьерными, поэтому в позднем онтогенезе для них характерна отрицательная аллометрия. Напротив, интенсивный рост внутренних органов (интерьерные признаки) в это время обусловлен увеличением обменных процессов в связи с переходом сеголеток на питание грубым растительным кормом.

Результаты сравнения наборов аллометрических показателей в исследованных выборках отражают довольно высокий уровень сходства трендов морфологической изменчивости у полёвок разного возраста ($RS = 0,69-0,98$), пола ($RS = 0,62-0,97$) и вида ($RS = 0,67-0,89$). Эти данные свидетельствуют об устойчивости межпризнаковых отношений в постэмбриональном развитии обыкновенной и общественной полёвок. Косвенно это подтверждается результатами сравнения признаков по значениям АС (рис. 2). Как видно из рисунка, структура межпризнаковых отношений в постэмбриональном развитии у обоих видов полёвок совершенно одинакова. Выделившиеся субкластеры в обоих случаях объединяют по три группы признаков. Первая группа признаков (L , Ca , Pl и Au) характеризует те части тела, которые относительно общего размера тела увеличиваются наиболее медленно; вторая — наиболее быстро растущие левый и правый надпочечники и третья — все другие органы с промежуточными показателями относительного роста.

В постэмбриональном развитии серых полёвок рост различных частей тела и внутренних органов происходит неравномерно, но упорядоченно, что сопряжено с их функционированием. В результате этого с возрастом у полёвок изменяется скорость и характер соотносительного роста признаков, благодаря чему организм животных закономерно переходит из одного возрастного состояния в другое.

Известно, что в 2–3-недельном возрасте полёвки выходят из гнезда и питаются растительной пищей и молоком матери (Поляков, Пегельман, 1953). К этому времени они имеют достаточно сформировавшийся габитус, и хотя длина тела, хвоста, ступни и уха продолжают увеличиваться в размерах, скорость их роста, как отмечалось выше, значительно меньше таковой большинства внутренних органов. Выход из гнезда и начало самостоятельной жизни, несомненно, сопровождаются повышением уровня стрессированности организма полёвок, чем и объясняется положительная аллометрия надпочечников. Постепенный переход к питанию грубым растительным кормом вызывает повышение обменных процессов и соответственно опережающий рост печени и других внутренних органов.

Поскольку животному необходимо дышать сразу же после появления на свет, рост лёгких наиболее интенсивен в первые дни после рождения (Поляков, Пегельман, 1953), в более позднем онтогенезе для этого органа характерна отрицательная аллометрия или изометрия и только в выборке взрослых самцов общественной полёвки отмечена положительная аллометрия. Сердце относится к тем органам, которые активно функционируют уже в эмбриональном периоде развития животных, поэтому в постэмбриональном развитии его масса увеличивается всего лишь в 5–6 раз, в то время как, масса печени, почек и лёгких — в 12–14 раз (Поляков, Пегельман, 1953). Видимо, по этой причине только у взрослых общественных полёвок для роста сердца отмечена положительная аллометрия, в остальных случаях — отрицательная аллометрия или изометрия.

Половой диморфизм у большинства видов мелких грызунов, если он обнаруживается, связан с более крупными размерами самцов (Ralls, 1977). Устойчивый

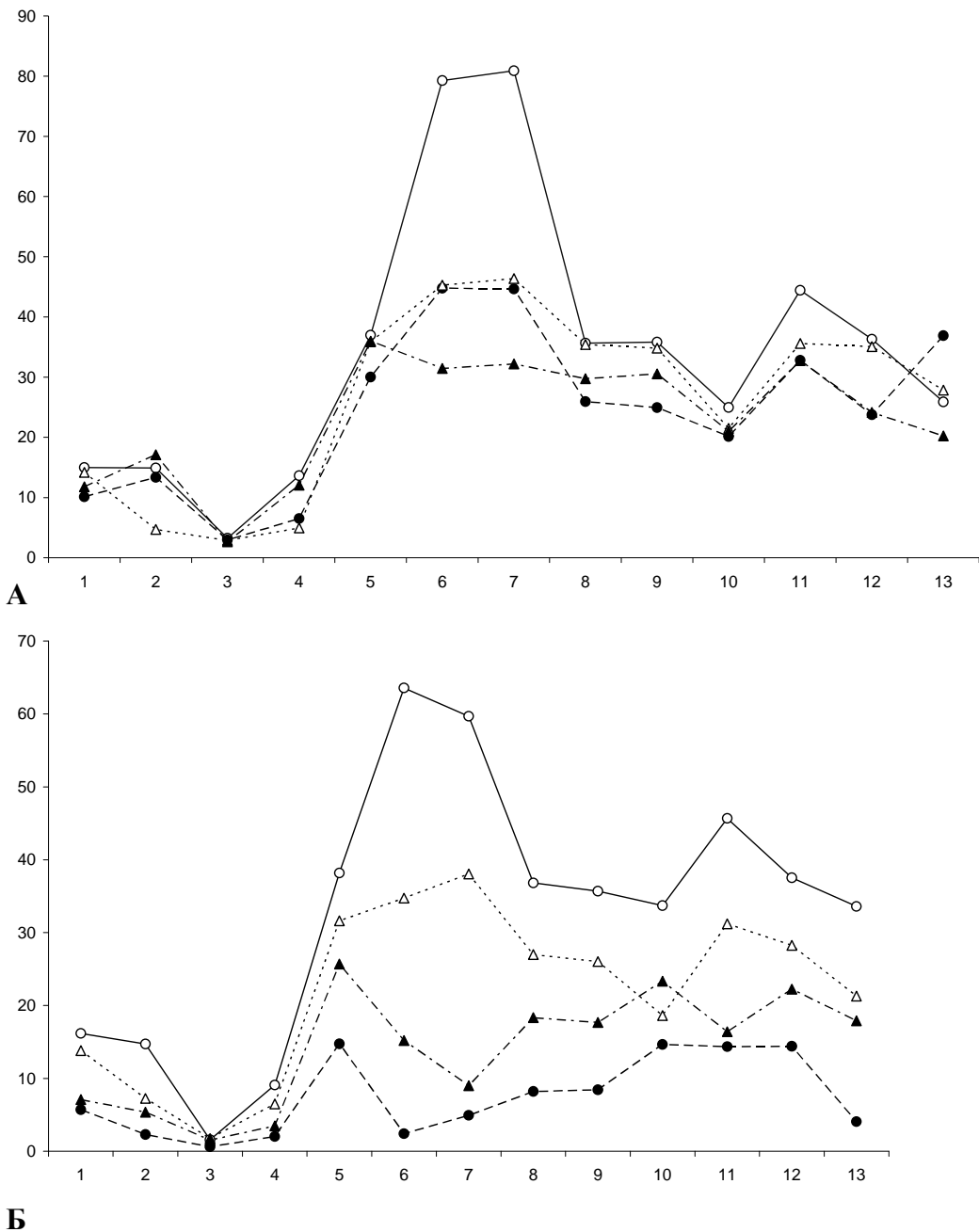


Рис. 1. Ростовые профили обыкновенной (А) и общественной (Б) полёвок: ○ — самки, Δ — самцы; белые метки — молодые, чёрные — взрослые особи.

Fig. 1. Growth profiles of common (А) and social voles (Б): ○ — females, Δ — males; white marks — young, black — adults animals.

диморфизм в размерах обычно сопряжён с различиями в темпах и продолжительности роста животных разного пола (Мина, Клевезаль, 1976; Kaneko, 1978; Stamps, 1993; Мейер и др., 1996; Пузаченко, 2001; Lammers et al., 2001).

У мышевидных грызунов половой диморфизм по большинству морфологических признаков выражен слабо (Чернявский, Ткачёв, 1982; Малыгин, 1983; Owen, 1989; Мейер и др., 1996; Hammond et al., 1999) и в практике их сравнительно-морфологических исследований чаще всего не принимается во внимание.

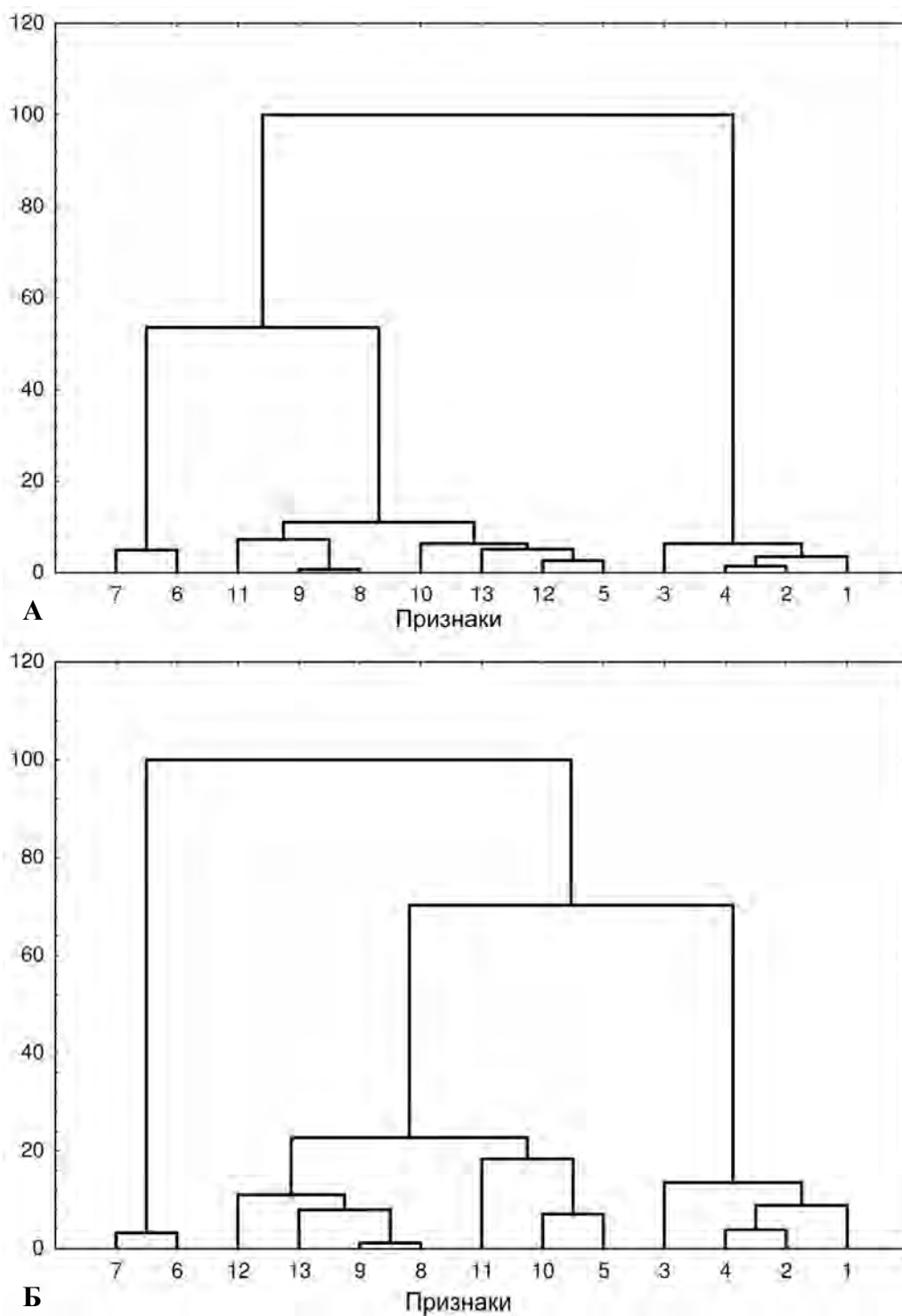


Рис. 2. Структура межпризнаковых отношений у общественной (А) и обыкновенной (Б) полёвок. Метод Уорда, Евклидова метрика $(D_{link}/D_{max}) \cdot 100$.

Fig. 2. Structures of intervariables relationship in social (A) and common (Б) voles. Ward's method, Euclidean distances $(D_{link}/D_{max}) \cdot 100$.

Между тем в литературе накопилось немало данных, свидетельствующих о специфичности проявления половых различий у разных видов (Васильев и др., 2003), в разных популяциях одного и того же вида (Малыгин, 1983; Bergstrom, 1984; Grulich, 1987; Николаева, 1990; Мейер и др., 1996; Галактионов, 1999; Васильев и др., 2003), а также в зависимости от сезона года и динамики численности популяции (Ивантер и др., 1985; Николаева, 1990; Галактионов, 1999; Васильев и др., 2003).

Половые различия по длине хвоста и ступни у общественной полёвки, по-видимому, формируются очень рано, поскольку уже у ювенильных самцов ступня длиннее, чем у самок. Различия в длине хвоста между самцами и самками проявляются у полувзрослых особей — у самок хвост достоверно длиннее, чем у самцов.

У взрослых самцов обоих видов масса тела в среднем больше, а масса надпочечников меньше, чем у самок. У самцов общественной полёвки по сравнению с самками достоверно меньше масса печени. У взрослых особей обыкновенной полёвки масса почек в среднем больше у самцов, а масса лёгких — у самок. Исходя из этих данных, можно заключить, что взрослые самки обыкновенной и общественной полёвок, активно участвующие в репродуктивных процессах, в большей степени истощены и в большем стрессе по сравнению с самцами, у них также выше уровень обменных процессов, хотя различия по массе почек достоверны только у обыкновенной полёвки.

Различия между самцами и самками по массе тела в постэмбриональном развитии общественной и обыкновенной полёвок формируются разными путями. У самцов и самок общественной полёвки масса тела по отношению к его общему размеру характеризуется положительной аллометрией, хотя у самцов она увеличивается быстрее, чем у самок. У самцов обыкновенной полёвки для массы тела отмечена положительная аллометрия, у самок — изометрия.

Надпочечники у самцов и самок обоих видов опережают в росте общие размеры тела (положительная аллометрия), однако у самок величина коэффициента АС заметно больше по сравнению с самцами, что, видимо, и определяет формирование полового диморфизма по этому признаку.

Межвидовые различия, согласно литературным данным (Громов, Ербаева, 1995), состоят в том, что *M. arvalis* ($L_{\max} = 140$ мм; $Ca_{\max} = 49$ мм) значительно крупнее *M. socialis* ($L_{\max} = 125$ мм; $Ca_{\max} = 32$ мм). По данным Н. В. Башениной (1977), средние линейные размеры тела несколько больше у общественной полёвки по сравнению с обыкновенной. Возможно, эти разногласия определяются тем, что обыкновенные полёвки из Горного Крыма относятся к самым крупным в пределах ареала данного вида (Малыгин, 1983; Мейер и др., 1996), в то время как *M. s. nikolajevi* является одной из самых мелких форм этого вида (Громов, Ербаева, 1995).

По нашим данным, различия между обыкновенной и общественной полёвками отчетливо выражены уже у ювенильных особей (табл. 4), что позволяет говорить о формировании этих различий в очень раннем возрасте. Различия в коэффициентах многомерной аллометрии (табл. 5, 6) свидетельствуют о продолжающемся формировании межвидовых различий. Так, несмотря на то, что рост хвоста по отношению к общему размеру тела в постэмбриональном развитии у обоих видов характеризуется отрицательной аллометрией, скорость его увеличения у обыкновенной полёвки заметно больше, чем у общественной, особенно в молодом возрасте. Аналогичным образом формируются межвидовые различия по длине ступни и уха.

Тот факт, что у ювенильных особей более мелкого вида *M. socialis* значимо больше средние значения массы селезёнки, надпочечников и почек, объясняется

Таблица 5. Коэффициенты многомерной аллометрии (АС) у общественных полёвок разного пола и возраста

Table 5. Multivariate allometry coefficients (AC) on various age and sex groups of social vole

Признак	Самцы				Самки			
	Все группы	Juvenis	Subadultus	Adultus	Все группы	Juvenis	Subadultus	Adultus
Длина, мм:								
тела	0,51	0,53	0,24	0,33	0,45	0,46	0,30	0,37
хвоста	0,32	0,30	0,29	0,41	0,37	0,30	0,28	0,26
ступни	0,10	0,11	0,09	0,15	0,06	0,09	0,07	0,06
уха	0,30	0,33	0,28	0,30	0,25	0,27	0,18	0,22
Масса:								
тела, г	1,37	1,22	0,95	1,34	1,16	1,04	1,09	1,34
селезёнки, мг	1,69	1,91	2,25	1,72	1,95	2,20	2,10	1,38
левого надпочечника	1,76	2,08	2,53	1,31	1,95	2,33	2,08	1,38
правого надпочечника	1,23	1,13	1,40	1,38	1,14	1,05	1,21	1,39
левой почки	1,19	1,08	1,35	1,37	1,11	1,03	1,18	1,40
правой почки	0,99	0,95	0,71	1,03	1,04	0,79	1,13	1,55
кишечника	1,34	1,40	1,09	1,24	1,41	1,45	1,27	1,53
печени	1,22	1,10	0,89	1,12	1,12	0,99	1,06	1,22
сердца	0,98	0,87	0,94	1,31	0,99	1,01	1,06	0,91

Примечание. Достоверные значения АС отмечены полужирным шрифтом.

Таблица 6. Коэффициенты многомерной аллометрии (АС) у обыкновенных полёвок разного пола и возраста

Table 6. Multivariate allometry coefficients (AC) on various age and sex groups of common vole

Признак	Самцы				Самки			
	Все группы	Juvenis	Subadultus	Adultus	Все группы	Juvenis	Subadultus	Adultus
Длина, мм:								
тела	0,52	0,59	0,37	0,36	0,41	0,35	0,29	0,46
хвоста	0,48	0,67	0,89	0,22	0,48	0,55	0,53	0,34
ступни	0,15	0,25	0,22	0,09	0,10	0,10	0,11	0,07
уха	0,41	0,62	0,68	0,16	0,38	0,50	0,45	0,18
Масса:								
тела, г	1,41	1,48	1,40	0,61	1,09	1,00	0,93	1,07
селезёнки, мг	1,59	1,55	1,40	1,39	2,22	1,56	2,58	2,37
левого надпочечника	1,63	1,63	1,30	1,27	2,26	1,42	2,63	2,32
правого надпочечника	1,15	0,82	1,20	1,03	1,01	0,75	0,83	1,12
левой почки	1,17	0,76	1,18	0,99	0,99	0,75	0,81	1,08
правой почки	0,96	1,35	1,11	0,36	0,85	1,20	0,99	0,79
кишечника	1,40	1,32	1,51	1,46	1,32	1,26	1,30	1,33
печени	1,12	0,92	0,85	0,86	0,95	0,77	0,62	0,64
сердца	1,01	1,04	0,88	1,11	0,95	0,91	0,92	1,23

Примечание. Достоверные значения АС отмечены полужирным шрифтом.

сравнительно большей скоростью их относительного роста, особенно у молодых общественных полёвок по сравнению с обыкновенными (табл. 5, 6).

В группе полувзрослых полёвок заметно уменьшаются различия между самцами, а по массе селезёнки, левого надпочечника и почек они вовсе исчезают. Между полувзрослыми самками исчезают различия по массе надпочечников и лёгких. Межвидовые различия между взрослыми полёвками становятся практически однонаправленными, то есть самки обыкновенной полёвки достоверно крупнее самок общественной по всем признакам. Аналогичную картину мы отмечаем и у самцов, которые не различаются только по массе надпочечников.

Несмотря на то, что общественная полёвка мельче обыкновенной по большинству признаков, средняя масса семенников у самцов всех трех возрастных групп первого вида достоверно больше по сравнению со вторым (табл. 1, 2). Последнее обусловлено более высокими темпами роста и уровнем репродуктивной активности самцов *M. socialis*, поскольку продолжительность генеративного периода и интенсивность размножения у этого вида значительно больше, чем у *M. arvalis* (Емельянов, 1975, 1979).

В результате сравнения коэффициентов многомерной аллометрии у общественной и обыкновенной полёвок установлен высокий уровень сходства трендов возрастной изменчивости морфологических признаков у молодых ($RS_M = 0,83$; $RS_F = 0,86$ при $P < 0,001$), полувзрослых ($RS_M = 0,89$; $RS_F = 0,83$ при $P < 0,001$) и взрослых ($RS_M = 0,67$; $RS_F = 0,77$ при $P < 0,01$) животных. Из этого можно заключить, что в постэмбриональном развитии *M. arvalis* и *M. socialis* морфогенетические процессы протекают подобным образом, что характерно для близкородственных видов мышевидных грызунов (Дзеве́рин, Лашкова, 2005). Исходя из этого, можно предположить, что межвидовые различия в межпризнаковых соотношениях в основном формируются у взрослых полёвок, когда организм практически завершает свой рост и в морфогенетических процессах прекращает доминировать ростовой фактор.

Выводы

На основе результатов изучения межвидовых различий, полового диморфизма и онтогенетических аспектов их формирования в постэмбриональном развитии *M. arvalis* и *M. socialis* можно сделать следующие выводы.

M. arvalis по всем признакам крупнее *M. socialis*. В онтогенезе эти различия формируются очень рано и по большинству признаков проявляются уже в ювенильном возрасте;

Масса семенников в среднем достоверно больше у самцов *M. socialis* по сравнению с самцами *M. arvalis*. Достоверные различия выявлены во всех трёх возрастных группах (juvenis, subadultus и adultus). Эти различия определяются более быстрыми темпами роста и высоким уровнем репродуктивной активности общественной полёвки по сравнению с обыкновенной;

У общественной полёвки выявлены возрастная изменчивость и половой диморфизм в темпах относительного прироста количественных признаков, в то время как у обыкновенной полёвки этого не наблюдается;

Половой диморфизм по экстерьерным признакам выявлен только у общественной полёвки — хвост достоверно длиннее у самок, ступня — у самцов. У обоих видов полёвок масса тела больше у самцов, масса надпочечников — у самок;

Половые различия по некоторым признакам формируются очень рано и проявляются уже у ювенильных полёвок. Максимальные различия по полу выявлены у полувзрослых *M. socialis* — у самок, которые растут быстрее самцов, средние значения всех признаков достоверно больше. Это совпадает с началом активного

размножения самок, которые к этому времени опережают самцов по развитию большинства признаков;

Установлено, что на фоне высокого сходства трендов изменчивости у молодых ($RS = 0,83-0,86$), полувзрослых ($RS = 0,83-0,89$) и взрослых ($RS = 0,67-0,77$) полёвок, межвидовые различия и половой диморфизм по большинству признаков формируются в результате изменения характера аллометрического роста, а также посредством усиления градиентов роста без изменения характера аллометрических соотношений между признаками;

Межвидовые различия в межпризнаковых соотношениях в основном формируются у взрослых полёвок, когда организм практически завершает свой рост и в морфогенезе перестает доминировать фактор увеличения роста.

- Алеев Ю.Г., 1986. Экоморфология. — Киев : Наук. думка. — 424 с.
- Башенина Н.В., 1953. К вопросу об определении возраста обыкновенной полёвки (*Microtus arvalis* Pall.) // Зоол. журн. — **32**, вып. 4. — С. 730–743.
- Башенина Н. В., 1977. Пути адаптации мышевидных грызунов. — М. : Наука. — 354 с.
- Васильев А.Г., Фалеев В.И., Галактионов Ю.К., Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Епифанцева Л.Ю., Поздняков А.А., Дупал Т.А., Абрамов С.А., 2003. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих. — Новосибирск : Изд-во СО РАН. — 232 с.
- Воробьева Э.И., 1987. О концепции эволюции онтогенеза И. И. Шмальгаузена // Онтогенез. — **18**, № 2. — С. 117–127.
- Галактионов Ю. К., 1999. Альтернативная изменчивость и динамика численности популяции водяной полёвки // Агрэкология и биотехнология. Вып. 3. — Киев: НОРА-Принт. — С. 121 — 130.
- Громов И.М., Поляков И.Я., 1977. Полёвки (Microtinae). Фауна СССР. Млекопитающие. Т. 3, вып. 8. — Л. : Наука. — 504 с.
- Громов И.М., Ербаева М.А., 1995. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны. — СПб. : Наука. — 520 с.
- Дзеверин И.И., Лашкова Е.И., 2005. Вклад гетерохронных трансформаций онтогенеза в формирование межвидовых различий лесных мышей // Журн. общ. биол. — **66**, № 3. — С. 258–272.
- Дэйвисон М., 1988. Многомерное шкалирование: Методы наглядного представления данных. — М. : Финансы и статистика, . — 254 с.
- Емельянов И.Г., 1975. Эколого-морфологические особенности обыкновенной и общественной полёвок юга Украины: Автореф. дис... канд. биол. наук. — Киев. — 28 с.
- Емельянов И.Г., 1979. Эколого-морфологическая характеристика и особенности динамики численности общественной полёвки (*Microtus socialis*) (Mammalia, Cricetidae) в степной зоне Украины // Вестн. зоологии. — № 4. — С. 55–60.
- Емельянов И.Г., Золотухина С.И., 1975. О выделении возрастных групп у полёвки общественной (*Microtus socialis* Pall.) // Докл. АН УССР. Сер. Б. — № 7. — С. 661–663.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л., 1985. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологический и физиологический аспекты. — Л. : Наука. — 318 с.
- Кабардина Ю.А., 2002. Формирование межвидовых различий по морфометрическим признакам травяной, *Rana temporaria*, и остромордой, *R. arvalis*, лягушек // Зоол. журн. — **81**, № 2. — С. 221–233.
- Лакин Г.Ф., 1990. Биометрия: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. — М. : Высш. шк. — 352 с.
- Ларина Н.И., Лапшов В.А., 1983. К методике выделения возрастных групп у некорнезубых полёвок // Физиол. и популяц. экология животных. — Вып.2 (4). — Саратов : Саратов. ун-т, 1974. — С. 92–97.
- Малыгин В.М., 1983. Систематика обыкновенных полёвок — М. : Наука. — 208 с.
- Межжерин С.В., Зыков А.Е., Морозов-Леонов С.Ю., 1993. Биохимическая изменчивость и генетическая дивергенция полёвок Arvicolidae Палеарктики. Серые полёвки *Microtus* Schrank, 1798, снеговые полёвки *Chionomys* Miller, 1908, водяные полёвки *Arvicola* Lacerpede, 1799 // Генетика. — **29**, № 1. — С. 28–40.
- Мейер М.Н., Голенищев Ф.Н., Раджабли С.И., Саблина О.Л., 1996. Серые полёвки фауны России и сопредельных территорий. — СПб. — 320 с.
- Мина М.В., 2001. Морфологическая диверсификация рыб как следствие дивергенции онтогенетических траекторий // Онтогенез. — **32**, № 6. — С. 471–476.
- Мина М.В., Клевезаль Г.А., 1976. Рост животных. — М. : Наука. — 291 с.
- Николаева Н.Ф., 1990. Половой диморфизм и изменчивость в зависимости от фазы динамики

- численности в популяции водяной полёвки : Тез. докл. V съезд Всесоюз. териол. об-ва, Т. 2 (Москва, 29 января — 2 февраля 1990). — М. — С. 184–185.
- Поляков И.Я., Пегельман С.Г., 1953. Некоторые изменения физиологических особенностей обыкновенной и общественной полёвок в процессе индивидуального развития // Зоол. журн. — **32**, № 6. — С. 1259–1266.
- Пузаченко А.Ю., 2001. Внутрипопуляционная изменчивость черепа обыкновенного слепыша, *Spalax microphthalmus* (Spalacidae, Rodentia). 2. Изменчивость самок, половой диморфизм и возрастная изменчивость // Зоол. журн. — **80**, вып. 4. — С. 466–476.
- Рэфф Р., Кофмен Т., 1986. Эмбрионы, гены и эволюция. — М. : Мир. — 404 с.
- Чернявский Ф.Б., Ткачев А.В., 1982. Популяционные циклы леммингов в Арктике: Экологические и эндокринные аспекты. — М. : Наука. — 164 с.
- Шварц С.С., 1980. Экологические закономерности эволюции. — М. : Наука. — 277 с.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н., 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных // Тр. ин-та экологии растений и животных. — Свердловск : УФАН СССР. — Вып. 58. — 388 с.
- Шишкин М.А., 1988. Закономерности эволюции онтогенеза // Современная палеонтология. Методы, направления, проблемы, практическое приложение: Справочное пособие: в 2 т. / Под ред. В.В. Меннера, В.П. Макридина. — М. : Недра. — Т. 2. — С. 169–209.
- Шишкин М.А., 2006. Индивидуальное развитие и уроки эволюционизма // Онтогенез. — **37**, № 3. — С. 179–198.
- Шмальгаузен И.И., 1927. Проблема пропорцийного та непропорцийного росту // Зб. праць біол. ін-ту. — Вип. 2. — С. 77–103.
- Шмальгаузен И.И., 1968. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора). — М. : Наука. — 451 с.
- Шмальгаузен И.И., 1984. Рост и дифференцировка. Избр. тр. в 2 т. — Т. 1. — Киев : Наук. думка. — 176 с.
- Bergstrom B.J., 1984. Morphologic variation between long-established and pioneer populations of the meadow vole (*Microtus pennsylvanicus*) in Illinois. — *American Midland Naturalist*. — **112**. — P. 172–177.
- Gould S.J., 1966. Allometry and size in ontogeny and phylogeny // *Biol. Rev. Camb. Philos. Soc.* — **41**. — P. 587–640.
- Grulich I., 1987. Contribution to the sexual dimorphism of the hamster (*Cricetus cricetus*, Rodentia, Mammalia) // *Folia Zool.* — **36**, N 4. — P. 291–306.
- Hammer O., D. Harper A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: palaeontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontologia Electronica*. — Vol. 4. — P. 1–9.
- Hammond K. A., Roth J., Janes D. N., Dohm M. R., 1999. Morphological and physiological responses to altitude in deer mice *Peromyscus maniculatus* // *Physiol. Biochem. Zool.* — **72**, N 5. — P. 613–622.
- Jolicoeur P., 1963. The multivariate generalization of the allometry equation // *Biometrics*. — **19**, N 3. — P. 497–499.
- Jolicoeur P., 1984. Principal components, factor analysis, and multivariate allometry: a small-sample direction test // *Biometrics*. — **40**. — P. 685–690.
- Kaneko Y., 1978. Seasonal and sexual differences in absolute and relative growth in *Microtus montebelli* // *Acta Theriol.* — **23**, N 1–6. — P. 75–98.
- Klingenberg C. P., 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny // *Biol. Rev.* — **73**. — P. 79–123
- Lammers A.R., Dziech H.A., German R.Z., 2001. Ontogeny of sexual dimorphism in *Chinchilla lanigera* (Rodentia: Chinchillidae) // *J. Mammal.* — **82**, N 1. — P. 179–189.
- Owen J.G., 1989. Population and geographic variation of *Peromyscus leucopus* in climatic factors // *J. Mammal.* — **70**, N 1. — P. 98–109.
- Ralls K., 1977. Sexual dimorphism in mammals: avian models and unanswered questions // *Amer. Natur.* — **111**. — P. 917–938.
- Stamps J.A., 1993. Sexual size dimorphism in species with asymptotic growth after maturity // *Biol. J. Linn. Soc.* — **50**, N 2. — P. 123–145.

В.М. Песков., И.О. Синявська, И.Г. Емел'янов

АЛОМЕТРИЧНИЙ РІСТ І ФОРМУВАННЯ СТАТЕВИХ ТА МІЖВИДОВИХ
ВІДМІННОСТЕЙ У ПОСТЕМБРІОНАЛЬНОМУ РОЗВИТКУ *MICROTUS*
ARVALIS І *MICROTUS SOCIALIS* (RODENTIA, CRICETIDAE)

У роботі проаналізовано міжвидові відмінності, статевий диморфізм і онтогенетичні аспекти їхнього формування у постембріональному розвитку *Microtus arvalis* і *M. socialis* за 4 екстер'єрними та 11 інтер'єрними ознаками. Показано, що звичайна нориця за всіма ознаками більша за гуртову, між тим, маса сім'яників достовірно більша у самців гуртової нориці. У гуртової нориці виявлено вікову мінливість і статевий диморфізм у темпах відносного приросту кількісних ознак, які відсутні у звичайної. Встановлено високу подібність трендів мінливості у молодих (RS = 0,83–0,86), напівдорослих (RS = 0,83–0,89) та дорослих (RS = 0,67–0,77) нориць. Міжвидові відмінності і статевий диморфізм за більшістю ознак формуються шляхом зміни характеру аллометричного росту, а також через посилення градієнтів росту.

Ключові слова: *Microtus arvalis*, *Microtus socialis*, постембріональний розвиток, аллометричний ріст, статевий диморфізм, міжвидові відмінності.

V. N. Peskov, I. A. Sinyavskaya, I. G. Emelyanov

ALLOMETRICAL GROWTH AND FORMATION OF SEXUAL AND INTERSPECIFIC
DIFFERENCES IN POST-EMBRYONIC DEVELOPMENT OF *MICROTUS*
ARVALIS AND *MICROTUS SOCIALIS* (RODENTIA, CRICETIDAE)

In this article we analyzed interspecific differences, sexual dimorphism and ontogenetic aspects of their formation in the post-embryonic development of *Microtus arvalis* and *M. socialis* on 4 exterior and 11 interior characters. It is shown that the common vole to all morphological characters are larger than the social vole, but the weight of the testes was significantly higher in male social voles. Identified age variation and sexual dimorphism in the rate of relative growth of quantitative traits in social voles, which are absent from the common vole. Have been found high similarity variability trends in young (RS = 0,83–0,86), subadults (RS = 0,83–0,89) and adults (RS = 0,67–0,77) voles. Interspecies differences and sexual dimorphism in most traits are shaped by the changing nature of allometric growth, as well as by increasing gradients of growth.

Key words: *Microtus arvalis*, *Microtus socialis*, post-embryonic development, allometrical growth, sexual dimorphism, interspecific differences.