

На правах рукопису

УДК 599.323.4: 591.471.42: 576.087.1

Песков Володимир Миколайович

ІНТЕГРАЛЬНИЙ АНАЛІЗ ПРОПОРЦІЙ ЧЕРЕПА
В СИСТЕМАТИЦІ І ПОПУЛЯЦІЙНІЙ БІОЛОГІЇ
СІРЬК ПОЛІВОК (ARVICOLIDAE, MAMMALIA)

03.00.08 - зоологія

Автореферат
дисертації на здобуття вченого ступеня
кандидата біологічних наук

Київ - 1993

Робота виконана в відділі популяційної екології і біогеографії
Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена АН України

Науковий керівник - кандидат біологічних наук, с.н.с.
Ігор Георгійович ЄМЕЛЬЯНОВ

Офіційні опоненти - доктор біологічних наук, с.н.с.
Леонід Іванович РЕКОВЕЦЬ

кандидат біологічних наук, доцент
Віталій Олексійович МЕЖЕРІН

Провідна установа - Ужгородський державний університет

Захист дисертації відбудеться " _ " _____ 1994 р.
в _ годин на засіданні Спеціалізованої вченої ради Д.016.09.01
Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена АН України (252650,
ГСП, Київ - 30, вул. Богдана Хмельницького, 15)

З дисертацією можна ознайомитися в бібліотеці Інституту зоології АН України

Автореферат разіслано " _ " _____ 1993 року

Відгуки в двох екземплярах, затверджені установою, прохання
надсилати за адресою: 252650, ГСП, Київ - 30, вул. Богдана
Хмельницького, 15.

Вчений секретар
Спеціалізованої вченої ради,
кандидат біологічних наук



В.В. Золотов

ЛННБ України ім.В.Стефаника



00810590 (N)

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми дослідження визначається невичайно збільшеним значенням проблеми біологічної інтеграції в різних напрямках сучасної біології (Olson, Miller, 1958; Левонтин, 1978; Лебедкина, 1979; Животовский, 1984; Белоусов, 1987; Межжерин и др., 1991).

До складу основних інтегральних характеристик черепа - одного із традиційних об'єктів теріологічної систематики - відноситься його форма (пропорції). Пропорції черепа широко використовуються в систематиці і філогенії мишовидних гризунів. Чітко маркуючи фізіологічні та генетичні особливості тварин (Шварц, 1962; Festing, 1973; Atchley et al., 1981, 1985; та ін.), пропорції черепа в цілому і окремих його частин (мандибули) є одним із найважливіших джерел інформації при дослідженні різних аспектів мінливості ссавців (Шварц, 1980; Festing, Roderick, 1989; Васильев, 1992; Scriven and Bauchau, 1992; та ін.).

Крім суто прикладного значення, вивчення форми черепа може сприяти розв'язанню деяких загальнобіологічних проблем: біологічної форми, морфологічної інтеграції, кількісних ознак.

Разом з тим, вивченню пропорцій черепа у сучасній теріології приділяється недостатньо уваги. Так, до цього часу тут відсутня єдність у визначенні понять форми і пропорцій і, як наслідок, мають місце розбіжності в підходах і методах їх аналізу. Невирішеність цих питань багато в чому визначає існуючу слабку вивченість основних закономірностей внутрішньо- та міжвидової мінливості пропорцій, а також різних аспектів морфогенезу черепа Arvicolini.

Мета дослідження: з'ясувати основні закономірності внутрішньо- та міжвидової мінливості пропорцій черепа сірих полівок, вивчити деякі аспекти їх формування у постнатальному розвитку Arvicolini.

Для цього необхідно було вирішити такі задачі:

1. Розробити оригінальні методи інтегрального аналізу пропорцій черепа, для чого: а) сформулювати визначення пропорцій і форми черепа; б) порівняти різні підходи у вивченні пропорцій черепа з метою вибору найбільш адекватних методів аналізу;

2. Дослідити вікові зміни і статевий диморфізм пропорцій черепа, а також особливості їх формування у постнатальному розвитку сірих полівок.

3. Вивчити індивідуальні, групові та таксономічні відмінності сірих полівок за пропорціями черепа, виділити основні типи пропорцій, провести їх типологічний, таксономічний та еколого-морфологічний аналіз.

Наукова новизна цього дослідження полягає у визначенні пропорцій як інтегральної характеристики форми черепа і предмета порівняльно-краніометричних досліджень у теріології. Виходячи з цього, вперше дається теоретичне та методичне обґрунтування інтегрального аналізу як основного підходу у вивченні пропорцій черепа ссавців. Запропоновано оригінальний підхід і відповідні методи порівняльного вивчення пропорцій черепа. Вивчено найважливіші закономірності внутрішньо- і міжвидової мінливості пропорцій черепа у полівок. Вперше для сірих полівок виділено основні морфотипи черепа, здійснено їх детальний типологічний, таксономічний та еколого-морфологічний аналіз. Виходячи з цього, зроблено ряд оригінальних висновків щодо таксонії *Argvicolini*.

Теоретичне та практичне значення роботи визначається її вкладом в розвиток цілісного динамічного підходу в порівняльно-морфологічних дослідженнях ссавців. Запропоновані в роботі методи порівняльного вивчення пропорцій і визначення віку полівок можуть бути використані під час вивчення різних аспектів мінливості ссавців. Дані таксономічного аналізу пропорцій черепа *Argvicolini* суттєво доповнюють і поглиблюють знання в області систематики і філогенії даної групи, а також вносять певний вклад у вирішення загальної проблеми мінливості у тварин.

Апробація роботи. Матеріали дисертації доповідались на семінарах відділу популяційної екології і біогеографії Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена АН України (ІЗАНУ), Нараді Українського відділення Всесоюзного теріологічного товариства по фауні хом'якових (Київ, 1987), VII Всесоюзній нараді по гризунам (Нальчик, 1988); V з'їзді Всесоюзного теріологічного товариства (Москва, 1990); Міжнародній конференції по фауні Східних Карпат (Ужгород, 1993).

Публікації. З теми дисертації опубліковано 9 робіт.

Структура і обсяг роботи. Дисертація складається із вступу, п'яти розділів, висновків, списку цитованої літератури. Загальний обсяг роботи 142 сторінки, тексту 104 сторінки. Дисертація ілюстрована 14 рисунками і 22 таблицями. Список цитованої літератури включає 270 робіт.

Автор вдячний за допомогу в обробці матеріалу і корисні поради В.М. Хоменко, О.А. Михалевичу, Б.О. Михалевичу. Особливо велика і всебічна допомога у проведенні цього дослідження була надана мені І.В.Загороднюком і А.Є. Зиковим, яким я дуже вдячний.

Автор щиро дякує науковому керівнику І.Г. Емельянову за постійну допомогу і підтримку у проведенні і оформленні роботи.

ЗМІСТ РОБОТИ

У вступі обґрунтовано актуальність, мету і задачі роботи.

РОЗДІЛ 1. ПРОПОРЦІЇ ЧЕРЕПА ССАВЦІВ ЯК ПРЕДМЕТ ВИВЧЕННЯ У ТЕРІОЛОГІЇ.

В першому підрозділі подано короткий аналіз досліджень, присвячених вивченню пропорцій черепа мишовидних гризунів.

У другому підрозділі даного розділу визначається предмет вивчення. Під пропорціями черепа пропонується розуміти співвідношення величини рівних краніометричних ознак, насамперед довжини, ширини і висоти черепа.

В третьому підрозділі аналізується біологічна природа пропорцій черепа, які розглядаються як наслідок нерівномірного, але узгодженого (Nuxley, 1932, 1950; Шмальгаузен, 1982) росту рівних його частин і елементів. В філогенії нерівномірність проявляється в різних темпах перетворення систем і органів цілісного організму (Матвеев, 1940; Lergmann, 1940; Воронцов, 1963, 1967).

Четвертий підрозділ присвячено порівняльному аналізу основних підходів і методів вивчення пропорцій (форми) черепа.

РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИ.

В основу дослідження покладено матеріали, зібрані автором в складі експедицій Відділу популяційної екології і біогеографії Інституту зоології АН України (1983-1990). Опрацьовано колекції зоологічних музеїв України (Київ, Ужгород, Львів), Росії (Москва, МГУ) і робочі колекції колег (понад 3000 черепів 23 видів *Arvicolini*).

Вік полівок визначався за ступенем скульптурованості черепа (Башенина, 1953; Емельянов, Золотухина, 1975; та ін.) з урахуванням довжини і маси тіла звірків. Черепа вимірювались штангенциркулем за запропонованою раніше схемою (Загороднюк, 1989): 1) конділобазальна довжина черепа - CbL ; 2) ширина міжочного звуження - IOg ; 3) максимальна висота черепа - $HCr(Bul)$; 4) базальна висота черепа (без слухових барабанів) - $HCr(Bas)$; 5) вилична ширина черепа - Zyg ; 6) максимальна ширина черепа - $BCr(Bul)$; 7) базальна ширина черепа (без носовидних відростків) - $BCr(Bas)$; 8) потилична ширина (по зовнішніх краях потиличних сполучних бугрів) - BOc ; 9) довжина ($LBul$) і 10) ширина ($BBul$) слухового барабана; 11) ростральна висота черепа - HR ; 12) повна довжина верхнього зубного ряду - IM^3 ; 13) альвеолярна довжина верхнього ряду кутніх зубів - M^{1-3} ; 14) довжина верхньої діастеми - Dia ; 15) довжина ($LNas$) і 16) ширина ($BNas$) носових кісток; 17) довжина ріцевого отвору - LFI ; 18) відстань від M^1 до заднього кінця потиличних сполучних бугрів - M^1-Oc ; 19) довжина нижньої щелепи - $LMand$; 20) висота вчленівного відростку - $HArt$; 21) альвеолярна довжина нижнього ряду кутніх зубів - M_{1-3} .

Статистична обробка матеріалу включала розрахунок основних параметрів нормального розподілу і порівняння їх за t -критерієм Ст'юдента (Лакін, 1980). Інші методи статистичного аналізу даних, використані в роботі, описано нижче. Всі розрахунки виконано на ПЕОМ типу "IBM PC/AT" з використанням статистичного пакету "OSS" (Stat Soft, Inc., США) і програм Б. О. Михалевича і В. М. Хоменка.

У другому підрозділі розглянуто основні методи вивчення пропорцій черепа. З метою полегшити аналіз співвідносних змін краніометричних ознак пропонується переходити від вихідних значень ознак до обмеженої кількості градацій, кожній з яких

присвоюється відповідна оціночна категорія (К) від 1 до 5 за схемою (табл.1).

Таблиця 1. Схема рубрикації варіаційного ряду ознак з нормальним типом розподілу (за Абдушелишвили, 1979)

| Категорії | Границі варіювання ознаки | Кількість | Величини |
|-----------|-------------------------------|-----------|----------------|
| 1 | до M - 0.84 SD | 20 % | малі |
| 2 | от M - 0.84 SD до M - 0.25 SD | 20 % | нижче середніх |
| 3 | от M - 0.25 SD до M + 0.25 SD | 20 % | середні |
| 4 | от M + 0.25 SD до M + 0.84 SD | 20 % | вище середніх |
| 5 | от M + 0.84 SD | 20 % | великі |

Як показник ступеня загальних відмінностей полівок за формою черепа пропонується розраховувати дистанцію:

$$DZ_{jk} = \left[\sum (T_{ijk} - \bar{T}_{jk})^2 / (n - 1) \right]^{1/2}, \text{ де:}$$

$T_{ijk} = 100 (x_{ij} - x_{ik}) / \max (x_{ij}, x_{ik})$ - нормоване відхилення j-тої особини від k-тої за i-тою ознакою, \bar{T}_{jk} - середнєарифметичне нормованих відхилень за всіма ознаками між j-тою і k-тою особинами; x_{ij} і x_{ik} - величина i-тої ознаки у j - тої і k-тої особин; DZ - дистанція Царалкіна. Названа так на честь С. Р. Царалкіна, який вперше запропонував розраховувати дивергенцію між двома виборками як дисперсію нормованих відхилень (Zarapkin, 1934, 1939; Царалкин, 1960).

В тих випадках, коли необхідно дослідити не ступінь відмінності пропорцій, а саму їх природу, важливо використовувати стандарт. За стандарт взято череп звичайної полівки, який характеризується середніми значеннями більшості ознак. При цьому розрахунки виконувались за методом С.Р. Царалкіна (1960), а також за допомогою метода інтегральної оцінки організмів (Межжерин и др., 1980; Емельянов и др., 1986; Межжерин и др., 1991).

Основна мета третього підрозділу - порівняльне вивчення метрик Царалкіна (DZ), Евкліда (DE) і Махаланобіса (DM), розрахованих за абсолютними (DZa, DEa, DM) і відносними (DZi, DEi) вимірами черепа. За тест взято аналіз залежності вказаних метрик від величини різниці між виборками за конділобазальною довжиною черепа - t(CbL). Основний прийом порівняльно-

го вивчення дистанцій - розрахунок взаємних кореляцій матриць дистанцій з використанням коефіцієнта лінійної кореляції Пірсона - r (Лакін, 1980).

У всіх випадках (табл. 2) найбільша залежність величини дистанції від різниці у лінійних розмірах черепа $t(\text{CBL})$ виявлена для DEa ($r = 0.59 - 0.99$). На другому місці у вказаному плані стоїть DM ($r = -0.12 - 0.95$). Із цього виходить, що

Таблиця 2. Взаємна кореляція матриць дистанцій, розрахованих по 6 різних метриках для 7 випадків порівняльного вивчення розмірів і форми черепа ссавців

| Порівнювані дистанції | Номери досліджених виборок | | | | | | |
|-----------------------|----------------------------|-------|-------|-------|------|------|------|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
| t(CbL) - DM | 0.84 | -0.12 | 0.48 | -0.22 | 0.43 | 0.95 | 0.87 |
| t(CbL) - DEa | 0.94 | 0.90 | 0.86 | 0.59 | 0.96 | 0.99 | 0.99 |
| t(CbL) - DEi | 0.42 | -0.02 | -0.15 | -0.16 | 0.42 | 0.84 | 0.52 |
| t(CbL) - DZa | 0.41 | 0.20 | -0.13 | -0.14 | 0.31 | 0.68 | 0.50 |
| t(CbL) - DZi | 0.53 | 0.19 | 0.03 | -0.13 | 0.35 | 0.68 | 0.51 |
| DM - DEa | 0.97 | 0.17 | 0.74 | 0.09 | 0.54 | 0.97 | 0.89 |
| DM - DEi | 0.45 | 0.85 | 0.68 | 0.75 | 0.88 | 0.87 | 0.62 |
| DM - DZa | 0.56 | 0.65 | 0.62 | 0.78 | 0.92 | 0.84 | 0.80 |
| DM - DZi | 0.67 | 0.66 | 0.75 | 0.78 | 0.92 | 0.85 | 0.90 |
| DEa - DEi | 0.54 | 0.24 | 0.13 | 0.10 | 0.50 | 0.88 | 0.61 |
| DEa - DZa | 0.51 | 0.39 | 0.04 | 0.23 | 0.41 | 0.72 | 0.56 |
| DEa - DZi | 0.63 | 0.38 | 0.23 | 0.25 | 0.45 | 0.73 | 0.57 |
| DEi - DZa | 0.87 | 0.82 | 0.92 | 0.84 | 0.95 | 0.75 | 0.67 |
| DEi - DZi | 0.85 | 0.82 | 0.92 | 0.84 | 0.95 | 0.75 | 0.67 |
| DZa - DZi | 0.99 | 1.00 | 0.98 | 1.00 | 1.00 | 1.00 | 1.00 |

1 - 9 географічних виборок 3 видів роду *Sylvaeus*; **2** - 10 виборок 2 видів роду *Microtus*: *M. arvalis* (6) і *M. rossiaemerdionalis* (4); **3** - 10 виборок 9 видів роду *Microtus*; **4** - 8 сезонних виборок дорослих самців і самиць *M. socialis*; **5** - 6 географічних виборок *Dipus sagitta* (вихідні дані по Г.І. Шенбруту, 1991); **6** - 9 географічних виборок самиць і **7** - те ж самців *Vulpes vulpes* (вихідні дані по Л.С. Шевченко, 1987).

у тих випадках, коли порівнювані виборки значно розрізняються за загальними розмірами черепа (варіанти 1, 6 і 7), дистанція Махаланобіса відображає відмінності не тільки за формою, але і за розмірами черепа. Коли відмінності за загальними розмірами черепа не істотні, взаємна кореляція матриць дистанцій $t(\text{CBL})$ і DM дуже мала ($r = -0.12 - 0.48$). Найменшою мірою від різниці в абсолютних розмірах черепа залежать результати, одержані з використанням DEi, DZa і DZi (табл. 2).

Особливо треба підкреслити високий рівень взаємної кореляції матриць DZa і DZi ($r = 0,98 - 1,00$), а також DZa, DZi і DEi ($r = 0,67 - 0,95$). Все це дозволяє зробити висновок про те, що DZa, DZi і DEi є кращими метриками форми черепа. Для графічного відображення матриць дистанцій використані ієрархічний кластер-аналіз за методом Уорда (Мандель, 1988) і неметричне багатомірне шкалювання (Дейвісон, 1988).

РОЗДІЛ 3. ВІКОВІ ЗМІНИ
І СТАТЕВИЙ ДИМОРФІЗМ
В ПРОПОРЦІЯХ ЧЕРЕПА
У ПОЛІВОК РОДУ MICROTUS.

В першому підрозділі цього розділу дано короткий огляд літератури з постнатального розвитку черепа полівок. За аналогією з визначенням онтогенезу (Кренке, 1940; Токин, 1980), постнатальний розвиток черепа пропонується визначати як сукупність процесів зміни стану цілісності, інтеграції черепа.

У другому підрозділі аналізуються вікові зміни і статевий диморфізм пропорцій черепа у звичайної і гуртової полівок. Встановлено, що у постнатальному розвитку у обох видів відбувається повільна, поступова зміна форми черепа (рис. 1). При цьому темпи лінійного росту черепа помітно відстають від темпів зміни його форми. Статевий диморфізм на всіх стадіях постнатального розвитку у обох видів практично не виражений (рис. 1). Це погоджується з відомими даними про відсутність статевого диморфізму у полівок (Огнев, 1950; Башенина, 1962; Малыгин, 1983; та багато інших).

Третій підрозділ присвячено аналізу аллометричного росту і організації ростових процесів як основних механізмів формування пропорцій черепа. Для цього весь досліджений проміжок постнатального розвитку поділено на три рівні частини: I період - ювенільний тип росту (juvenis), II період - напівдорослий тип росту (subadultus), III період - дорослий тип росту (adultus). Ступінь розвитку (S) кожної ознаки визначалась за формулою: $S_i = 100 (X_i / X_{max})$, де X_i - величина ознаки X в i-тий момент часу, X_{max} - максимальна його величина в онтогенезі. Темпи постнатального росту краниометричних ознак визначались за формулою: $G_x = 100 (X_i - X_{i-1}) / X_{max}$, де G_x -

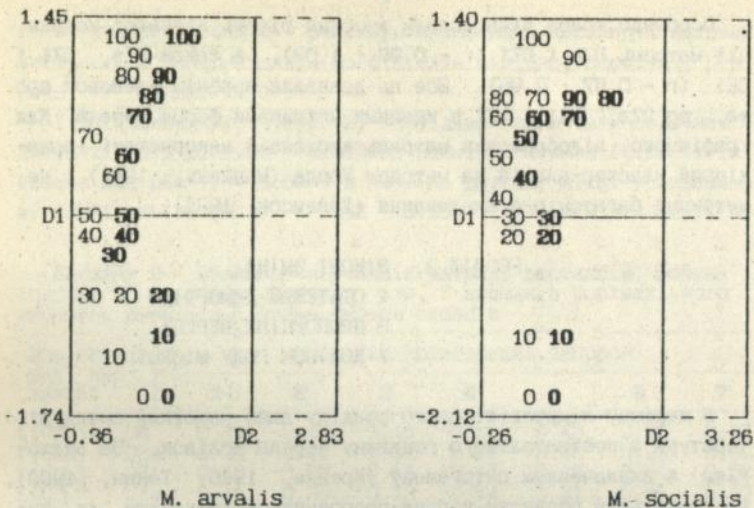


Рис. 1. Структура схожості самців (0-100) і самиць (0-100) різного віку за пропорціями черепа, одержана внаслідок неметричного багатомірного шкалювання матриць дистанцій Царанкіна, розрахованих по 20 краніометричних індексах. (0-100 ступінь скульптурованості черепа в %). Рівень стресу для *M. arvalis* - 1.31 %, для *M. socialis* - 1.01 %.

відносний приріст ознаки X , X_i і X_{i-1} - величина ознаки X в i -тому і в попередньому ($i-1$) періодах росту і X_{max} - максимальна величина ознаки X в онтогенезі.

Як видно із даних табл. 3, в усі періоди постнатального розвитку у гуртової полівки - виду, який має більш швидкі темпи росту порівняно із звичайною полівкою (Вашенина, 1977), ступінь розвитку черепа і окремих його частин вища, ніж у звичайної. В той же час ознаки, які характеризують функціонально найбільш важливі частини черепа (BCr (Bul), BOC, BBul, M^{1-3}), у обох видів розвинуті практично однаково.

Різна ступінь зрілості черепних структур визначає характер їх подальшого росту. Темпи росту краніометричних ознак у обох видів в усі періоди постнатального розвитку обернено пропорційні ступеню їх зрілості або дефінітивності ($r = -0,75 - 0,98$). В біології розвитку цей феномен має назву компенсатор-

Таблиця 3. Ступінь зрілості (S) і темпи росту (G) краніометричних ознак у постнатальному розвитку самців звичайної і гуртової полівок

| Тип росту | juvenis | | subadultus | | adultus | |
|--------------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|----------------|
| | S ₁ | G ₁ | S ₂ | G ₂ | S ₃ | G ₃ |
| <i>M. arvalis</i> | | | | | | |
| IOг | 92.63 | 7.37 | 100.00 | -7.08 | 92.92 | -0.28 |
| BOc | 88.90 | 4.80 | 93.70 | 3.00 | 96.70 | 3.30 |
| HCr(Bul) | 83.71 | 5.69 | 89.40 | 2.68 | 92.08 | 7.92 |
| M ¹⁻³ | 82.47 | 5.73 | 88.20 | 3.37 | 91.57 | 8.43 |
| BBul | 82.06 | 9.43 | 91.49 | 0.46 | 91.95 | 8.05 |
| BCr(Bul) | 79.57 | 6.01 | 85.58 | 4.62 | 90.20 | 9.80 |
| CbL | 69.44 | 10.21 | 79.65 | 7.69 | 87.34 | 12.66 |
| LBul | 69.23 | 12.65 | 81.88 | 7.56 | 89.44 | 10.56 |
| Dia | 65.40 | 10.39 | 75.79 | 9.66 | 85.45 | 14.55 |
| <i>M. socialis</i> | | | | | | |
| IOг | 96.98 | 2.72 | 99.70 | 0.30 | 100.00 | -2.72 |
| BOc | 88.69 | 5.66 | 94.35 | 3.28 | 97.63 | 2.37 |
| HCr(Bul) | 88.79 | 5.34 | 94.13 | 3.95 | 98.08 | 1.92 |
| M ¹⁻³ | 82.88 | 7.53 | 90.41 | 5.82 | 96.23 | 3.77 |
| BBul | 83.08 | 9.85 | 92.93 | 4.15 | 97.08 | 2.92 |
| BCr(Bul) | 80.29 | 9.89 | 90.18 | 5.51 | 95.69 | 4.31 |
| CbL | 75.51 | 11.62 | 87.13 | 7.29 | 94.42 | 5.58 |
| LBul | 77.55 | 13.08 | 90.63 | 5.09 | 95.72 | 4.28 |
| Dia | 72.27 | 12.89 | 85.16 | 8.72 | 93.88 | 6.12 |

ного росту (Мина, Клевезаль, 1976). Треба особливо підкреслити, що компенсаторний ріст не амінює характер співвідношення ознак за ступенем їх розвиненості і темпами відносного приросту на усіх трьох стадіях постнатального онтогенезу у обох видів. В табл. 3 всі ознаки упорядковані (ранжирувані) за ступенем їх розвиненості і за темпами відносного приросту. Виявилось, що цей порядок практично не залежить від віку, статі та таксономічної належності полівок, тобто стабільний в усі періоди постнатального розвитку у самців і самиць обох

видів (табл. 4). Даний феномен, можливо, належить до розряду явищ каналізованості розвитку (Уоддингтон, 1944; Waddington, 1957). Вікові зміни пропорцій черепа у цьому разі здійснюються шляхом підсилення градієнтів росту, тобто з допомогою механізмів перерозподілу швидкості росту (Рогинский, 1960; Бунак, 1961).

Таблиця 4. Порівняння аналогічних стадій постнатального розвитку *M. arvalis* і *M. socialis* за ступенем зрілості (S) і темпами приросту (G) краніометричних ознак з допомогою коефіцієнта лінійної кореляції (r)

| Вид порівняння | Порівняння по статі | | Порівняння видів | |
|---------------------------------|---------------------|----------|------------------|--------|
| | arvalis | socialis | самці | самиці |
| S ₁ - S ₁ | 0.99 | 0.99 | 0.95 | 0.93 |
| S ₂ - S ₂ | 0.97 | 0.95 | 0.96 | 0.85 |
| S ₃ - S ₃ | 0.71 | 0.73 | 0.80 | 0.71 |
| G ₁ - G ₁ | 0.85 | 0.98 | 0.77 | 0.95 |
| G ₂ - G ₂ | 0.83 | 0.94 | 0.92 | 0.75 |
| G ₃ - G ₃ | 0.79 | 0.83 | 0.94 | 0.77 |

Різниця в швидкості постнатального росту звичайної і гуртової полівок помітно впливають на характер росту окремих краніометричних ознак. Так, наприклад, гальмування росту в період статевого дозрівання тварин (II період розвитку) найбільшою мірою проявляється у звичайних полівок, які до цього часу не встигають достатньо вирости і тому відновлюють свій ріст у третьому періоді розвитку майже з тією ж інтенсивністю, що і в першому. У гуртової полівки ця особливість росту майже не виражена і більшість краніометричних ознак мають монотонно спадаючу криву росту.

В четвертому підрозділі цього розділу показано можливість визначення віку сірих полівок за розміром і формою черепа з використанням методу інтегральної оцінки організмів (Межжерин и др., 1980; Емельянов и др., 1986; Межжерин и др., 1991). Це має особливе значення при роботі з тими видами, у яких череп слабо скульптурований (наприклад, східноєвропейські види підроду *Pitymys*).

РОЗДІЛ 4. ІНДИВІДУАЛЬНІ І ГРУПОВІ ВІДМІННОСТІ
В ПРОПОРЦІЯХ ЧЕРЕПА У ПОЛІВОК:
ПОПУЛЯЦІЙНИЙ І ТАКСОНОМІЧНИЙ АСПЕКТИ.

В першому підрозділі на підставі аналізу різних визначень поняття "мінливість" в сучасній біології пропонується розрізнати такі три аспекти мінливості: мінливість як властивість будь-якого живого організму набувати відхилення в своїй побудові, функціонуванні і розвитку під безпосереднім впливом зовнішнього середовища (неспадкова або модифікаційна мінливість), а також в результаті змін генотипу (генотипічна або спадкова мінливість); змінювання як процес реалізації даної властивості; відмінності як результат змінювань.

У другому підрозділі аналізуються індивідуальні і групові відмінності *M. socialis* у пропорціях черепа. Дослідження виконано на змішаній виборці (n - 90) дорослих самців і самиць *M. socialis*. Індивідуальні відмінності оцінювались шляхом роарахунку DE1 по 20 краніометричних індексах. Матриця дистанцій кластеризувалась за алгоритмом Уорда в наступним "розрізанням" кластера на рівні 10 % відмінностей. В результаті було виділено 10 субвиборок чисельністю від 5 до 12 особин. Для кожної субвиборки роараховувались стандартні статистичні показники.

В більшості випадків (92,5 %) варіювання ознак в субвиборках помітно менше в порівнянні в такій у сукупній виборці, що свідчить про морфологічну однорідність виділених субвиборок. Порівняння 10 субвиборок за конділобазальною довжиною (Cbl) і пропорціями черепа показало (табл. 5), що максимальні розміри черепа характерні в основному для самців (IV і V субвиборки). Серед тварин з мінімальними розмірами черепа (субвиборка VIII), навпаки, чисельно переважають самиці над самцями. Полівки з максимальними і мінімальними лінійними розмірами черепа чітко розрізняються і за його пропорціями. Характер цих відмінностей відповідає таким між особинами, які швидко і повільно ростуть (Шварц и др., 1968; Шварц, 1980). Звідси можливо припустити, що полівки IV, V, IX і X субвиборок в перші два тижні постнатального розвитку росли повільно, в той час як 12 самиць і 1 самець VIII субвиборки, навпаки, характеризувались швидкими темпами постнатального росту. В групі полі-

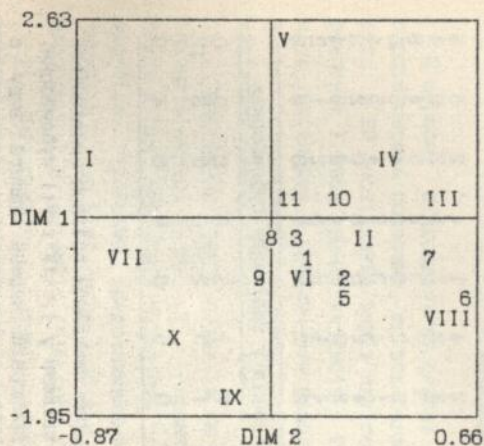
Таблиця 5. Категоріальні значення деяких краніологічних індексів і кількість самців і самиць у субвиборках гуртової полівки із популяції "Асканія-Нова".

| Ознака | Номери субвиборок | | | | | | | | | |
|------------------|-------------------|----|-----|----|---|----|-----|------|----|----|
| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
| CbL (abc.) | 2 | 4 | 2 | 5 | 5 | 3 | 2 | 1 | 2 | 3 |
| HCr(Bul) | 1 | 2 | 3 | 2 | 1 | 5 | 3 | 2 | 5 | 4 |
| BCr(Bul) | 2 | 2 | 3 | 2 | 1 | 3 | 3 | 4 | 5 | 5 |
| Zyg | 2 | 4 | 2 | 1 | 1 | 3 | 4 | 5 | 5 | 3 |
| Dia | 4 | 3 | 2 | 2 | 3 | 2 | 5 | 1 | 4 | 4 |
| M ¹⁻³ | 4 | 3 | 3 | 1 | 1 | 3 | 2 | 5 | 4 | 2 |
| LBul | 1 | 2 | 3 | 3 | 1 | 5 | 2 | 4 | 5 | 5 |
| BBul | 1 | 3 | 4 | 2 | 1 | 3 | 3 | 5 | 5 | 5 |
| HCr(Bas) | 3 | 3 | 1 | 1 | 2 | 2 | 5 | 2 | 5 | 3 |
| BOc | 1 | 2 | 5 | 4 | 2 | 4 | 1 | 5 | 3 | 4 |
| BCr(Bas) | 1 | 3 | 2 | 3 | 1 | 4 | 3 | 4 | 5 | 5 |
| IOг | 4 | 1 | 1 | 3 | 1 | 4 | 5 | 4 | 4 | 5 |
| n | 7 | 7 | 11 | 8 | 6 | 11 | 10 | 13 | 14 | 12 |
| Кількість : | | | | | | | | | | |
| самців | 3 | 4 | 6 | 7 | 6 | 5 | 7 | 1 | 5 | 9 |
| самиць | 4 | 3 | 5 | 1 | 0 | 6 | 3 | 12 | 9 | 3 |

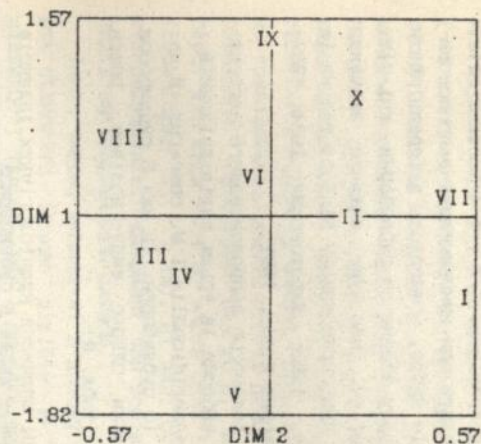
вок в ювенільним типом пропорцій (VIII - X субвиборки) самиці в абсолютній (24 особини) і у відносній (52,2 %) кількості переважають над самцями (15 особин і 28,3 %). Тварини решти субвиборок характеризуються середніми пропорціями (табл. 5).

Із цього виходить, що статевий диморфізм у полівок має місце, але він проявляється не в різниці середніх значень окремих промірів черепа, а в частоті зустрічання серед самців і самиць тварин з різними типами пропорцій черепа.

Як видно із рис. 2, різниця між субвиборками значно перевищує різницю між сезонними і статевими виборками гуртової полівки. Так, наприклад, максимальне значення DE між V і IX субвиборками (DE = 1,81) більше ніж втричі перевищує максимальну різницю між самцями (виборка 10) і самицями (виборка 6), відловленими в жовтні 1973 р. (DE = 0,58). Ці дані однозначно свідчать про те, що традиційні порівняння сезонних,



А



Б

Рис. 2. Структура подібності деяких виборок гуртової полівки, одержана шляхом перетворення матриць дистанцій Евкліда методом нелінійного багатомірного шкалювання. А : 1 - загальна виборка дорослих полівок за 4 сезони 1973 р.; 2 - всі самиці; 3 - всі самці; 4 - самиці і 8 - самці (лютий); 5 - самиці і 9 - самці (квітень); 6 - самиці і 10 - самці (липень); 6 - самиці і 11 - самці (жовтень); I - X - субвиборки; стрес - 8.25 %; Б : I - X - субвиборки (див. табл. 5), стрес - 3.98 %.

статевих та інших виборок за середніми значеннями однак менш інформативні, ніж дослідження за нашим алгоритмом. Традиційний підхід дозволяє виявити приблизно 1/3 - 1/4 частини тієї інформації, яку можна одержати при використанні запропонованого підходу (рис. 2). Крім цього, можливість диференціювати морфологічно однорідну виборку тварин на субвиборки, які чітко відрізняються за морфологією, має дуже важливе значення для селекційної практики при спрямованому відборі тварин із заданим морфотипом (Алтухов, 1983; Животовский, 1984, 1987; Емельянов и др., 1986; Межжерин и др., 1991).

В третьому підрозділі з допомогою запропонованого алгоритму аналізується змішана виборка із трьох видів-двійників: *Microtus arvalis*, *M. rossiaemeridionalis* і *M. obscurus*. В цьому випадку також виділено 10 субвиборок. Із них 5 субвиборок включають представників тільки одного виду полівок, решта (II, IV, V і IX) - змішані (табл. 6).

Таблиця 6. Категоріальні значення краніологічних індексів і співвідношення полівок трьох видів в субвиборках

| Ознаки | Номери субвиборок | | | | | | | | | |
|------------------|-------------------|----|-----|----|---|----|-----|------|----|---|
| | I | II | III | IV | V | VI | VII | VIII | IX | X |
| IOr | 2 | 3 | 4 | 2 | 4 | 1 | 4 | 2 | 5 | 5 |
| HCr (Bul) | 3 | 1 | 4 | 2 | 2 | 2 | 5 | 2 | 5 | 4 |
| Zyg | 1 | 2 | 2 | 3 | 2 | 3 | 2 | 5 | 4 | 5 |
| BCr (Bul) | 1 | 1 | 2 | 3 | 2 | 5 | 3 | 4 | 5 | 5 |
| BOc | 1 | 3 | 4 | 1 | 4 | 3 | 2 | 4 | 5 | 4 |
| LBul | 4 | 1 | 1 | 4 | 2 | 5 | 5 | 3 | 2 | 3 |
| BBul | 1 | 1 | 2 | 2 | 3 | 5 | 4 | 3 | 5 | 4 |
| HP | 2 | 4 | 4 | 4 | 1 | 3 | 5 | 2 | 1 | 2 |
| M ¹⁻³ | 3 | 4 | 2 | 2 | 2 | 5 | 1 | 3 | 5 | 5 |

| | Кількість особин трьох видів у виділених субвиборках | | | | | | | | | |
|-------------------------------|--|---|---|---|---|---|---|---|---|----|
| <i>M. arvalis</i> | 12 | 1 | 0 | 7 | 1 | 3 | 6 | 0 | 0 | 0 |
| <i>M. obscurus</i> | 0 | 1 | 0 | 1 | 3 | 2 | 0 | 7 | 3 | 12 |
| <i>M. rossiaemeridionalis</i> | 0 | 6 | 7 | 0 | 5 | 0 | 0 | 0 | 4 | 0 |

Як видно із табл. 6, виборка звичайних полівок складається переважно із тварин, які ввійшли у I, IV і VII субвиборки. Характерними особливостями пропорцій черепа даного виду є найбільші індекси LFI (5 K), Dia (4 і 5 K), LBul (4 і 5 K). У

M. obscurus (VIII і X субвиборки) череп характеризується максимальними індексами височної ширини - Zyg (5 К) і максимальної ширини - $BCr(Bul)$ (4 і 5 К). Череп *M. rossiaemeridionalis* (II і III субвиборки) має максимальну (5 К) і близьку до неї (4 К) величини індексів $HCr(Bas)$ і $BNas$ поряд з відносно найменшими слуховими барабанами і відносно невеликою величиною $BCr(Bul)$. Цілком очевидно, що найвужчий тип пропорцій черепа характерний для *M. arvalis*, найширший - для *M. obscurus*, а *M. rossiaemeridionalis* займає проміжне положення. В той же час *M. rossiaemeridionalis* стоїть дещо ближче за пропорціями черепа до *M. obscurus*, ніж до *M. arvalis* (табл. 6), оскільки перші два види частіше мають один і той же морфотип черепа (субвиборки II, V і IX). Ці дані суттєво доповнюють і уточнюють результати, одержані при порівнянні географічних виборок видів за традиційною схемою.

Таким чином, викладені в даному розділі матеріали дозволяють цілкомовно інакше підійти як до розуміння природи явища мінливості тварин, так і до його вивчення.

РОЗДІЛ 5. ІНТЕГРАЛЬНИЙ АНАЛІЗ ПРОПОРЦІЙ ЧЕРЕПА В СИСТЕМАТИЦІ СІРИХ ПОЛІВОК.

В першому підрозділі на основі типологічного аналізу пропорцій черепа показано, що всю багатоманітність пропорцій черепа у 23 досліджених видів *Arvicolini* можна звести до п'яти основних і двох проміжних типів. Склад цих типів в значній мірі співпадає з традиційним родовим і підродовим розподілом *Arvicolini* (Громов, Поляков, 1977), що відображено в назві виділених типів.

I "microtus - тип": середній за більшістю краніологічних індексів черепа (табл. 7). Характерний для багаточисельної групи сірих полівок, більшість яких належить до підроду *Microtus*. Типовими представниками є види надвиду *M. "arvalis"*. До цієї групи найбільш близькі *M. mongolicus*, *M. oeconomus* і *M. agrestis* (Pietsch, 1980; рис. 3).

II "stenocranium - тип": абсолютно і відносно вузький і низький череп, характерний для полівок підроду *Stenocranium*.

Проміжним між першим і другим типами є тип пропорцій черепа полівок східнопалеарктичної групи "*fortis-maximowiczii*".

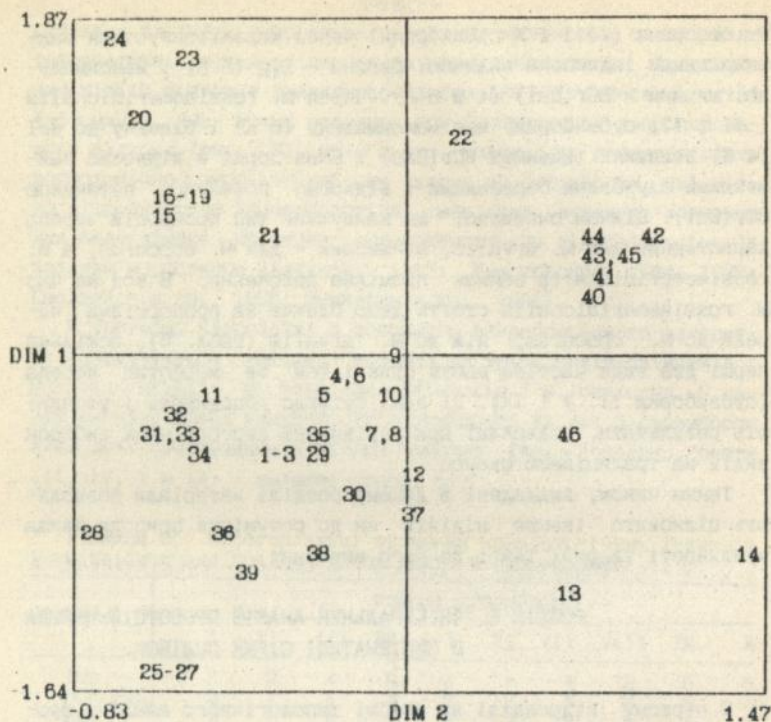


Рис. 3. Структура подібності сірих полівок за пропорціями черепа, одержана в результаті нелінійного багатомірного шкалювання матриці дистанцій Царалкіна, розрахованої за абсолютними краніометричними ознаками. Стрес - 8,00 %.

Microtus: 1-3 - *arvalis*, 4-7 - *obscurus*, 8-11 - *rossiaemridionalis*, 12 - *transcaspicus*, 15-19 *socialis nikolajevi*, 20 - *socialis parvus*, 21 - *paradoxus*, 22 - *irani*, 23 - *bucharicus*, 24 - *afganus*, 25-27 - *gregalis*, 29-30 - *oeconomus*, 31-34 - *agrestis*, 35 - *mongolicus*, 36 - *evoronensis*, 37 - *fortis*, 38 - *maximowiczi*, 39 - *sachalinensis*, 40-41 - *tatricus*, 42-45 - *subterraneus*, 46 - *juldaschi*; *Lasiopodomys*: 28 - *brandti*; *Arvicola*: 13 - *terrestris*, 14 - *scherman*.

Таблиця 7. Категоріальні значення краніологічних індексів деяких видів сірих полівок

| Таксони | Номери ознак* | | | | | | | | | | | | | | |
|-------------------------|---------------|---|---|---|---|---|---|---|----|----|----|----|----|----|----|
| | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 |
| <i>M. arvalis</i> | 3 | 3 | 2 | 1 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 5 | 3 |
| <i>M. obscurus</i> | 3 | 3 | 3 | 4 | 4 | 2 | 4 | 3 | 3 | 2 | 2 | 4 | 2 | 5 | 4 |
| <i>M. rossiaemerid.</i> | 3 | 3 | 4 | 2 | 3 | 2 | 4 | 2 | 3 | 3 | 2 | 3 | 2 | 4 | 4 |
| <i>M. transcaspicus</i> | 3 | 1 | 1 | 2 | 2 | 1 | 3 | 2 | 2 | 2 | 4 | 5 | 3 | 4 | 4 |
| <i>M. socialis</i> | 4 | 5 | 4 | 4 | 5 | 5 | 3 | 5 | 5 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 2 |
| <i>M. paradoxus</i> | 4 | 5 | 3 | 4 | 5 | 4 | 4 | 5 | 4 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 1 |
| <i>M. irani</i> | 5 | 4 | 4 | 5 | 4 | 5 | 5 | 4 | 4 | 2 | 1 | 1 | 4 | 1 | 3 |
| <i>M. afganus</i> | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 3 | 5 | 5 | 3 | 2 | 3 | 3 | 1 | 1 |
| <i>M. bucharicus</i> | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 3 | 1 | 3 | 2 | 1 | 1 |
| <i>M. gregalis</i> | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 2 | 1 | 2 | 3 | 3 |
| <i>M. oeconomus</i> | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 2 | 2 | 2 | 3 | 2 | 2 | 3 | 3 | 3 |
| <i>M. agrestis</i> | 2 | 3 | 3 | 3 | 3 | 3 | 2 | 4 | 4 | 3 | 3 | 4 | 2 | 3 | 5 |
| <i>M. mongolicus</i> | 3 | 2 | 3 | 2 | 2 | 3 | 2 | 3 | 2 | 4 | 2 | 1 | 4 | 3 | 2 |
| <i>M. evoronensis</i> | 2 | 3 | 4 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 5 | 3 | 1 | 3 | 5 | 1 |
| <i>M. fortis</i> | 2 | 3 | 4 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 1 | 4 | 3 | 3 | 4 | 1 | 1 |
| <i>M. maximowiczi</i> | 1 | 2 | 4 | 1 | 1 | 2 | 1 | 2 | 2 | 4 | 4 | 3 | 3 | 5 | 3 |
| <i>M. sachalinensis</i> | 1 | 1 | 1 | 2 | 2 | 2 | 1 | 2 | 2 | 5 | 5 | 2 | 5 | 5 | 2 |
| <i>M. juldaschi</i> | 5 | 3 | 4 | 3 | 2 | 3 | 5 | 2 | 2 | 3 | 4 | 5 | 5 | 2 | 5 |
| <i>L. brandti</i> | 1 | 3 | 5 | 4 | 4 | 4 | 3 | 3 | 3 | 5 | 5 | 5 | 4 | 5 | 4 |
| <i>T. taticus</i> | 5 | 2 | 1 | 4 | 3 | 4 | 4 | 2 | 3 | 1 | 4 | 5 | 3 | 4 | 5 |
| <i>T. subterraneus</i> | 5 | 2 | 1 | 4 | 4 | 4 | 5 | 2 | 3 | 1 | 3 | 5 | 3 | 2 | 5 |
| <i>A. terrestris</i> | 1 | 1 | 1 | 4 | 1 | 1 | 2 | 1 | 1 | 5 | 5 | 4 | 5 | 1 | 3 |
| <i>A. scherman</i> | 4 | 2 | 4 | 5 | 2 | 2 | 5 | 1 | 1 | 5 | 5 | 5 | 5 | 2 | 2 |

*Найменування індексів дано в розділі "Матеріал і методи".

Полівки цієї групи характеризуються значним звуженням мозкової коробки (особливо у *M. fortis* і *M. maximowiczi*), відносно мінімальною потиличною шириною В0с, середніми значеннями індекса НCr(Bul), але максимальними (4 і 5 К) - НR.

Брандтова полівка має відносно високий і широкий череп, чим відрізняється від східних полівок. З останніми її зближують пропорції рострального відділу черепа (табл. 7).

III "blanfordimys - тип": самий відносно високий і широкий череп із слабо розвиненим ростральним відділом. Всупереч думці І.М. Громова (1977), являє собою не проміжний, а крайній тип пропорцій в групі сірих полівок. Сильний розвиток мозкової капсули і скорочений лицевий відділ, можливо, є наслідком надмірного розвитку слухових барабанів (Воронцов, 1967, 1982).

Проміжним між I і III типами є тип пропорцій, характерний для черепа полівок підвиду *Sumeriomys*. З групою звичайних по-

лівок їх абляжають відносні значення $HCr(Bas)$, BOc , $LNas$. З групою афганських - $HCr(Bul)$, $ICr(Bul)$, $LBul$ і $BBul$.

IV "pitymys - тип": абсолютно дрібний, але відносно широкий і низький череп. Характерний для чагарникових полівок.

V "arvicola - тип": відносно вузький і низький тип черепа з максимальними індексами Zyg і верхніх кутніх зубів.

Череп *M. juldaschi* і *M. irani* за пропорціями черепа необхідно віднести до невизначеного типу.

У другому підрозділі, присвяченому таксономічному аналізу пропорцій черепа *Arvicolini*, аналізуються результати їх порівняльного вивчення з використанням DZa , розрахованої за 17 абсолютними промірами черепа між 46 виборками різного таксономічного рангу. Максимальні відмінності відмічені при порівнянні *Arvicola terrestris* і *M. bucharicus* ($DZa = 14,73$), мінімальні - між популяціями *M. arvalis* із околиць Києва і Вінниці ($DZa = 1,12$). Показаний середній рівень відповідності між генетичною (дані по С.В. Межжерину і др., 1993) і морфологічною диференціацією сірих полівок, про що свідчить величина взаємної кореляції матриць гендістанцій з матрицею DZa ($r = 0,46 - 0,51$ при $P < 0,001$).

Водяні полівки за результатами порівняльного вивчення пропорцій черепа (рис. 3) - це чітко відокремлений від усіх інших сірих полівок таксон, що відповідає загальноприйнятій поглядом (Громов, Поляков, 1977; Агаджанян, Яценко, 1984; Павлинов, Россолимо, 1987).

Самостійну проблему складають таксономічні відносини звичайної (*A. terrestris*) і малої (*A. scherman*) водяних полівок. Деякі автори вважають малу водяну полівку підвидом звичайної (Громов, Поляков, 1977; Павлинов, Россолимо, 1987; Корчинський, 1987, 1988), інші - самостійним видом (Загороднюк, 1990, 1991; Рековец, 1987, 1990; Межжерин і др., 1993). Порівняльний аналіз пропорцій черепа водяних полівок показав, що загальний рівень морфологічної дивергенції *A. terrestris* і *A. scherman* ($DZa = 4,00$) співпадає з рівнем дивергенції між видами-двійниками надвиду *M. "arvalis"* ($DZa = 2,90 - 3,95$). Крім того, вони достовірно відрізняються за 16 абсолютними і 7 відносними промірами черепа. Рівень генетичних відмінностей відповідає такому між видами-двійниками (Graf, 1982; Межжерин і др., 1993). Істотними в відмінності і по екології цих форм

(Татаринов, 1956, 1961; Полушина, Кушнірук, 1960; Пантелеєв, 1968; Максимов, 1969; та ін.). Все це свідчить про те, що *A. terrestris* і *A. schertman* є самостійними видами, час утворення яких за даними палеонтології (Рековец, 1987, 1990) відноситься до середнього плейстоцену.

Гуртові і афганські полівки, згідно з поглядами деяких авторів (Громов, Поляков, 1977; Павлинов, Россолімо, 1987), належать до двох різних підродів, а за даними цитогенетики (Агаджанян, Яценко, 1984) - до різних філетичних ліній. Але за ступенем генетичної (Межжерин і др., 1993) і морфологічної (рис. 3) дивергенції обидві групи полівок, можливо, слід розглядати в складі єдиного філума. Окремо від них стоїть *M. itani*, рівень морфологічної дивергенції якої, без сумніву, свідчить про її видову самостійність. Даний вид не може бути ототожнений з іспетдагською гуртовою полівкою (*M. paradoxus*), видова самостійність якої недавно доведена (Зиков, Загороднюк, 1988; Межжерин і др., 1993). Тому твердження про конспекцифічність цих видів (Громов, Поляков, 1977; Россолімо, Павлинов, 1982; Павлинов, Россолімо, 1987), можливо, не має під собою достатньої підстави.

Група видів надвиду *M. "arvalis"* - найбільш складна в таксономічному відношенні група сірих полівок. Всебічному її вивченню присвячено велика кількість робіт (див. огляди: Малигин, 1983; Загороднюк, 1991). Порівняльне вивчення пропорцій черепа в цій групі показало, що географічно віддалені популяції цих видів іноді відрізняються за пропорціями черепа більше, ніж самі види один від одного. Так, наприклад, між популяціями *M. obscurus* з Алтаю і з гірського Криму $DZa = 3,25$, в той час як DZa між останньою і популяцією *M. rossiaemeridionalis* із околиць Києва дорівнює 2,00. Особливо великі відмінності між популяціями *M. rossiaemeridionalis* з о. Орлова (Херсонська обл.) і полтавською ($DZa = 2,96$), а також між першою і київською ($DZa = 3,54$) популяціями цього виду. Рівень цих відмінностей, на думку І.В. Загороднюка (1993), достатній для виділення орловських східноєвропейських полівок в підвид *M. g. ponticus*. Ці і деякі інші факти свідчать про значний вплив екологічних факторів на формування пропорцій черепа *Arvicolini*.

Відносно великою є схожість між звичайною і монгольською

полівками ($DZa = 2,54 - 3,80$). Можливо в цієї причини тільки недавно було показано, що *M. mongolicus* - самостійний філум стосовно як звичайних, так і східних полівок (Агаджанян, Яценко, 1984; Раджабли и др., 1984). Звідси можна зробити висновок про конвергентну природу подібності пропорцій черепа у монгольської і звичайних полівок. До явища конвергенції, мабуть, слід віднести і подібність у пропорціях черепа звичайних полівок в *M. agrestis* і *M. oeconomus*, оскільки останні два види генетично істотно відрізняються від звичайних полівок (Graf, 1982; Межжерин и др., 1993).

Група східнопалеарктичних полівок. За пропорціями черепа *M. fortis* різко відокремлена від останніх видів даної групи полівок (рис. 3), що повністю співпадає з даними інших авторів (Мейер, 1978, 1983; Соколов, Джемухадає, 1989).

Чаранникові полівки *M. tatricus* і *M. subterraneus* дуже близькі за пропорціями черепа ($DZa = 1,81 - 3,24$). При цьому татранські і підземні полівки з території Східних Карпат відрізняються значно менше ($DZa = 1,81$), ніж ці самі види, які мешкають у Високих Татрах ($DZa = 2,74$). Очевидно, з цієї причини вивчення матеріалів із Чорногори (Kowalski, 1960; Kratochvil, 1964) не дало підстав для виділення татранської полівки, і вона була описана для Східних Карпат тільки в 1988 р. (Загороднюк, 1988а, б).

Полівки Брандта за даними біохімічної систематики (Межжерин и др., 1993) і морфологічного аналізу (рис. 3) близькі до східнопалеарктичних, а на думку Г.М. Аллена (Allen, 1940) і до неарктичних сірих полівок. Очевидно, це самостійний древній філум із групи східних полівок, а не окремий рід, як вважають деякі автори (Ербаєва, 1970; Громов, Поляков, 1977; Агаджанян, Яценко, 1984).

У третьому підрозділі дано еколого-морфологічний аналіз пропорцій черепа у групі сірих полівок. Встановлено, що найбільш поширеним типом пропорцій черепа у цій групі є так званий "середній" або "microtus"-тип. Види полівок з таким типом пропорцій черепа в сукупності займають величезний ареал (Пантелеєв и др., 1990). Серед них відмічено найбільше число видів-двійників. Ці факти одночасно свідчать про еволюційну стабільність і екологічну пластичність полівок з середнім типом пропорцій черепа.

Вуаькочерепні полівки мають один із крайніх типів пропорцій черепа. Звуження черепа в цьому випадку досягло своєї морфофізіологічної межі, про що свідчить рання вікова патологія зубної системи, яка часто призводить до загибелі дорослих авірків. Організм амушений компенсувати це гранично швидким ростом, раннім вступом у розмноження і максимальною плодючістю (Башенина, 1977). Морфофізіологічної межі розширення черепа, можливо, афганські полівки досягли за рахунок максимального розвитку слухових капсул. Аналогічна диспропорція у розвитку черепа, хоч і в меншій мірі, має місце у гуртових полівок.

Спеціалізація до підземного способу життя у чагарникових полівок супроводжується значним сплюсненням черепа, особливо у ростральній його частині. У водяних полівок, які мають надто унікальні пропорції черепа, спеціалізація проходила за двома напрямками: до підземного способу життя (*A. scherman*) і до напівпідводного (*A. terrestris*), що знайшло своє відображення у відмінностях цих форм за пропорціями черепа (табл. 7). При цьому останній вид зберіг адатність при певних умовах переходити від напівпідводного до напівпідземного способу життя, що дозволило йому здійснити експансію на величезній території суші.

ВИСНОВКИ

1. Пропорції черепа відображають співвідношення величини різних його частин і елементів і, в цьому плані, є інтегральною характеристикою форми черепа.

2. Для порівняльного вивчення пропорцій черепа розроблено оригінальну метрику - дистанцію Царалкіна (DZ), яку названо на честь С.Р. Царалкіна; запропоновано оригінальний алгоритм розрахунку морфологічних індексів.

3. Порівняльний аналіз основних дистанцій показав, що найкращими метриками форми є дистанція Царалкіна (DZ) і дистанція Евкліда (DE). При цьому DZ має дві явні переваги: а) її можна розраховувати як за абсолютними, так і за відносними значеннями ознак; б) розрахунок DZ за нормованими відхиленнями усуває різницю між ознаками за їх вкладом у DZ , зумовлену їх різною величиною.

4. В постнатальному розвитку звичайної і гуртової полівок відбуваються поступові зміни пропорцій черепа від ювенільного (широкого) до сенильного (вузького) типу. При цьому темпи перетворення пропорцій (розвитку черепа) частково випереджають темпи його лінійного росту.

5. Між ступенем розвитку краниометричних ознак і темпами їх наступного росту існує обернена залежність. При цьому характер співвідношення ознак за ступенем їх розвитку і темпами відносного росту залишається практично незмінним на протязі всіх трьох періодів постнатального розвитку. Відмічено високий рівень його подібності при порівнянні *M. arvalis* і *M. socialis*, а також самців і самиць обох видів.

6. За допомогою розробленого оригінального алгоритму аналізу індивідуальних відмінностей у пропорціях черепа у тварин одного виду (*M. socialis*) і близьких видів (види надвиду *M. "arvalis"*) виділено морфологічно однорідні групи тварин, які чітко розрізняються між собою.

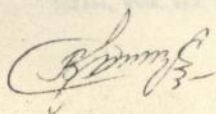
7. В результаті порівняльного вивчення таких груп, виділених із змішаної виборки *M. socialis*, встановлено наявність статевого диморфізму за частотою зустрічання різних типів пропорцій черепа.

8. Встановлено, що серед трьох видів надвиду *M. "arvalis"* найбільш вузький тип черепа характерний тільки для звичайної полівки (40 % особин даного виду), найширший - в основному для *M. obscurus* (50 %); серед східноєвропейських полівок переважають тварини з середнім типом пропорцій (82 %).

9. Багатоманітність пропорцій черепа у сірих полівок зводиться до п'яти основних і двох проміжних типів, склад яких в основному співпадає з традиційним родовим і підродовим розподілом *Arvicolini*. При цьому тип пропорцій черепа чітко відображає екологічну спеціалізацію окремих видів і груп полівок.

10. Результати порівняльного вивчення пропорцій черепа *Arvicolini* свідчать про правильність виділення *Arvicola schermani* як самостійного виду, а також дозволяють констатувати справедливість віднесення полівок Брандта до групи східних сірих полівок. Рівень відмінностей *Microtus irani* у пропорціях черепа від решти видів гуртових полівок дозволяє вважати її самостійним видом.

1. Песков В.Н., Емельянов И.Г. Интегральная оценка организма по соотносительной развитости различных частей и органов в постэмбриональном развитии (на примере общественной полевки) // Хомяковые фауны Украины (Эколог. и функцион. морфология, ч. 1). - Киев, 1987. - С. 3-16. (Препринт / АН УССР, Ин -т зоологии; 87.2/).
2. Песков В.Н., Емельянов И.Г. Проблема целостности и системности организма в популяционной морфологии мышевидных грызунов // Грызуны : VII Всесоюз. совещание (27 сентября - 1 октября, Нальчик): Теа. докл.- Свердловск, 1988. - Т. 3. - С. 84-85.
3. Песков В.Н. Сравнительное изучение морфофункциональной конституции черепа в систематике млекопитающих // Вестн. зоологии. - 1990. - N 4. С. 58-64.
4. Песков В.Н. Сравнительное изучение морфологической конституции черепа в систематике млекопитающих // Материалы Пятого съезда Всесоюз. териол. об-ва (29 января - 2 февраля 1990 г., Москва): Теа. докл.- М., 1990. - Т. 1. - С.97-98.
5. Загороднюк И.В., Воронцов Н.Н., Песков В.Н. Татранская полевка (*Terricola tatricus*) в Восточных Карпатах // Зоол. журн. - 1992. - 71, вып. 6. - С. 96-105.
6. Zagorodnyuk I., Masing M., Paskov V. Sibling-species of the Common vole in Estonia // Eesti Loodus Estonian nature. - 1991. - X. - P. 674-678.
7. Песков В.Н. Сравнительное изучение степени развития признаков у животных различного возраста и размера // Вестн. зоологии. - 1993. - N 1. - С. 82-85.
8. Загороднюк И.В., Песков В.Н. Политипические группы грызунов Восточных Карпат // Фауна Східних Карпат: сучасний стан і охорона. - Ужгород, 1993. - С. 63-67.
9. Zagorodnyuk I., Paskov V. Polytypical species of Muroidea from the East Carpathians // East Carpathians Fauna. Abstracts Internat. Conf. - Uzhgorod, 1993. - P. 62-63.



Підп. до друку 21/12 93

Формат 60×84¹/₁₆

Папір друк. № 3 . Спосіб друку офсетний. Умови друк. арк. 4/6 .

Умови фарбо-відб. 4,27 . Обл.-вид. арк. 1,0

Тираж 50 . Зам. № 2081 .

Фірма «ВІПОЛ»

252151, Київ, вул. Волинська, 60.

11621110

AB 28.603

AB 28.603