

УДК 599.323.43:591.431.4

**Евгений Игоревич Машков<sup>1</sup>, Ирина Александровна Кришчук<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>мл. науч. сотрудник лаб. популяционной экологии наземных позвоночных  
и управления биоресурсами НППЦ НАН Беларуси по биоресурсам

<sup>2</sup>канд. биол. наук, ст. науч. сотрудник лаб. популяционной экологии наземных позвоночных  
и управления биоресурсами НППЦ НАН Беларуси по биоресурсам

**Evgeniy Mashkov<sup>1</sup>, Irina Kryshchuk<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>Junior Researcher of the Laboratory of Population Ecology of Terrestrial Vertebrates  
and Management of Bioresources of the Scientific and Practical Center  
of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources

<sup>2</sup>PhD in Biology, Senior Researcher of the Laboratory of Population Ecology of Terrestrial Vertebrates  
and Management of Bioresources of the Scientific and Practical Center  
of the National Academy of Sciences of Belarus for Bioresources  
e-mail: <sup>1</sup>mashkov.evgenii25@gmail.com; <sup>2</sup>ikryshchuk@yandex.by

### **ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ХАРАКТЕРИСТИК ЧЕРЕПА ОБЫКНОВЕННОЙ ПОЛЕВКИ НА ТЕРРИТОРИИ БЕЛАРУСИ\***

Приведены данные по краниометрической изменчивости у обыкновенной полевки, полученные при анализе 221 черепа. Морфологическая изменчивость структур черепа при сравнении выборок из трех агроклиматических областей Беларуси наблюдается по абсолютным параметрам, отвечающим за общие размеры тела (длина черепа и нижней челюсти). При этом по ряду краниометрических характеристик у особей обыкновенной полевки из исследуемых нами трех регионов Беларуси прослеживается закономерное различие размеров черепа в долготном направлении: ряд параметров имеет наибольшие значения в северном регионе, что подчиняется правилу Бергмана. По ряду относительных параметров черепа выборки обыкновенной полевки морфологически слабо обособлены. Проведен анализ строения жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба у обыкновенной полевки из разных агроклиматических областей территории Беларуси, который позволил выявить наличие четырех из шести известных морфотипов для данного вида. Во всех агроклиматических областях отмечена высокая частота встречаемости морфотипа средней сложности «туріса». Выявлено, что строение рисунка жевательной поверхности третьего моляра не подвержено половому диморфизму.

**Ключевые слова:** *Microtus arvalis*, морфологическая дифференциация, краниометрические параметры, М<sup>3</sup>, луговой биотоп, Беларусь.

### **Variability of Morphological Characteristics of the Skull of a *Microtus Arvalis* on the Territory of Belarus**

The article presents data on craniometric variability in the *Microtus arvalis* obtained by analyzing 221 skulls. Morphological variability of skull structures when comparing samples from three agro-climatic regions of Belarus is observed by absolute parameters responsible for the overall body size (length of the skull and mandible). At the same time according to a number of craniometric characteristics in individuals of the *Microtus arvalis* from the three regions of Belarus, there is a natural difference in the size of the skull in the longitude direction: a number of parameters have the highest values in the northern region which obeys the Bergman rule. According to a number of relative parameters of the skull the samples of the *Microtus arvalis* are morphologically weakly isolated. The analysis of the structure of the chewing surface of the third upper molar tooth in an ordinary vole from different agro-climatic regions of the territory of Belarus was carried out, which revealed the presence of four of the six known morphotypes for this species. In all agro-climatic regions a high frequency of occurrence of the morphotype of medium complexity «typical» was noted. It was revealed that the structure of the pattern of the chewing surface of the third molar is not subject to sexual dimorphism.

**Key words:** *Microtus arvalis*, morphological differentiation, craniometric parameters, М<sup>3</sup>, meadow biotope, Belarus.

\*Работа была поддержана БРФФИ на 2020–2022 гг. (Проект Б20М-062 «Пространственно-биотопическая структура криптических видов обыкновенной полевки *Microtus arvalis* s. l. в центральной и западной Беларуси»).

## Введение

Одним из основных свойств живых организмов, которое реализуется в течение их жизненного цикла в виде адаптивных приспособлений к динамическим условиям окружающей среды, является изменчивость, в результате которой формируется морфологическое разнообразие особей в природных популяциях любого биологического вида [1].

Изменчивость морфометрических, краниометрических и морфофизиологических признаков у мышевидных грызунов в зависимости от условий существования довольно подробно описана в литературе [2; 3].

Морфологическое разнообразие животных в природных популяциях может изменяться в зависимости от различных факторов: климатических условий, обеспеченности ресурсами, репродуктивного состояния популяции и отдельных половозрастных групп полевок, от фазы популяционного цикла [1].

Изучению морфологической изменчивости представителя серых полевок *Microtus arvalis* посвящен ряд работ [4–8].

Установлено, что в морфологическую дифференциацию обыкновенной полевки наибольший вклад вносят следующие размерные характеристики черепа: размеры резцовых отверстий ( $L_{fi}$  и  $V_{fi}$ ) и слуховых барабанов ( $L_{bull}$  и  $V_{bull}$ ), длина верхней диастемы ( $D1$ ) и костного неба ( $L_{pal}$  и  $Pal$ ), длина межтеменной кости ( $L_{ipar}$ ).

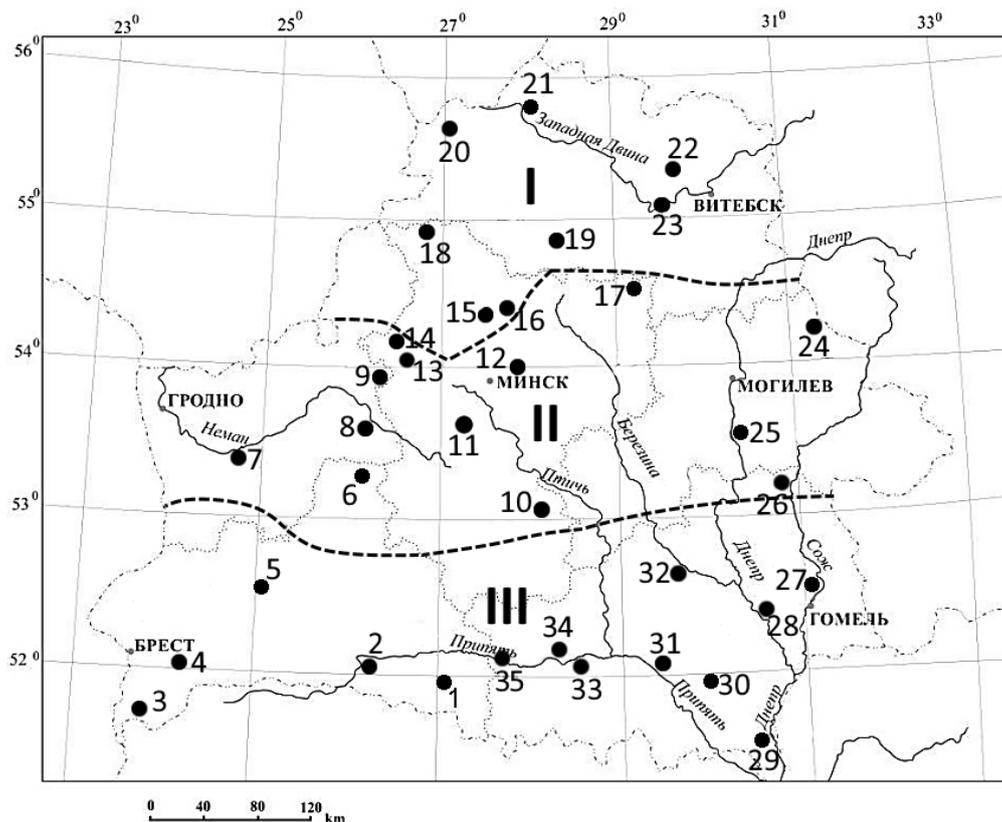
Однако помимо изменчивости метрических характеристик у *M. arvalis* проявляется внутривидовая изменчивость по сложному рисунку жевательной поверхности в пределах отдельных составляющих ряда коренных зубов [8–14]. Данный признак используется не только в таксономических, но и в микроэволюционных исследованиях полевок.

В настоящее время закономерности проявления морфологической изменчивости по краниометрическим характеристикам в региональном аспекте у широко распространенного вида *M. arvalis* в Беларуси остаются малоизученными, в связи с чем актуальным является описание морфологической изменчивости вида по абсолютным и относительным параметрам черепа, а также морфотипической изменчивости жевательной поверхности верхнего третьего коренного зуба ( $M^3$ ) обыкновенной полевки на территории Беларуси, изучение возрастной изменчивости, связанных с фазами популяционного цикла и биотопическими особенностями местообитания вида.

Таким образом, цель настоящего исследования – проведение сравнительного анализа морфологических характеристик черепа *Microtus arvalis* «*arvalis*» различных луговых формаций трех исследуемых регионов Беларуси и анализ соответствия полученных фенетических и краниометрических данных с известными филогенетическими гипотезами.

## Материалы и методы

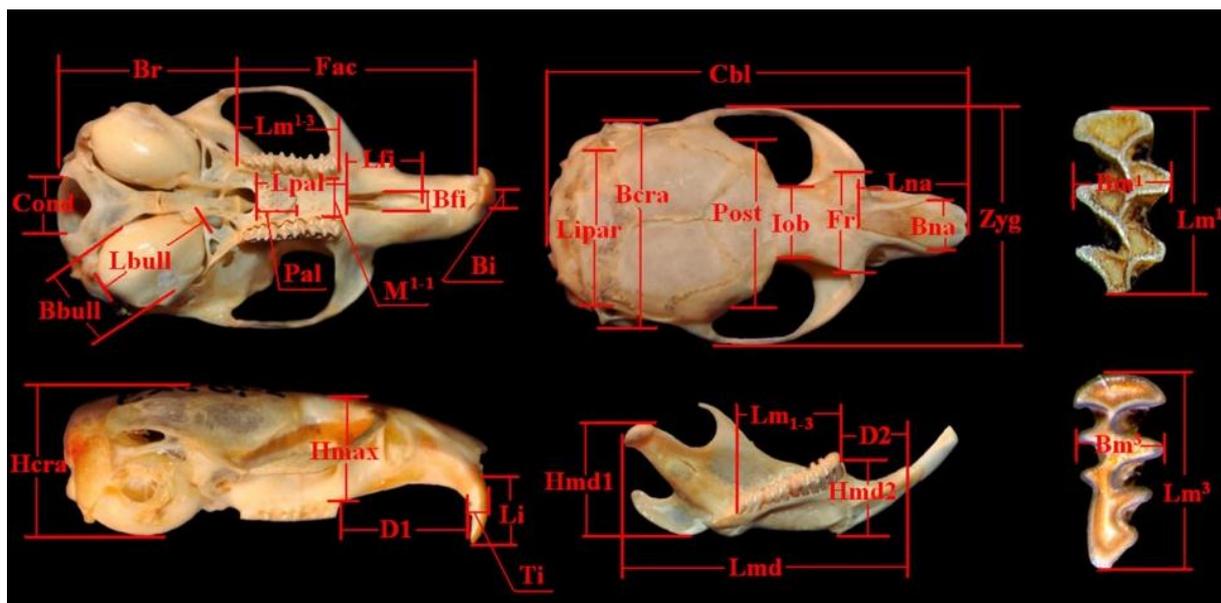
Для анализа внутривидовой изменчивости *M. arvalis* был использован 221 череп обыкновенных полевок, отловленных в трех модельных типах луговых биотопов: луг пойменный сенокосный (ЛПС), луг внепойменный низинный (ЛВН) и луг внепойменный суходольный (ЛСВ) [15], трех агроклиматических областей (северная, центральная и южная области Беларуси), характеризующихся своими агроклиматическими и геоморфологическими характеристиками, а также своим флористическим составом (рисунок 1).



- Брестская обл.: 1 – окр. д. Лядец, Столинский р-н; 2 – окр. д. Плещицы, Пинский р-н;  
 3 – окр. д. Орехово, Малоритский р-н; 4 – окр. д. Каташи, Кобринский р-н;  
 5 – окр. г. Белоозерск, Березовский р-н; 6 – окр. г. Барановичи, Барановичский р-н;  
 Гродненская область: 7 – окр. д. Мосты левые, Мостовский р-н; 8 – окр. д. Щорсы,  
 Кореличский р-н; 9 – окр. ур. Валеватка, Ивьевский р-н;  
 Минская обл.: 10 – окр. г. Старые Дороги, Стародорожский р-н;  
 11 – окр. г. Узда, Узденский р-н; 12 – окр. д. Дубровка, Минский р-н;  
 13 – окр. д. Белокорец, Воложинский р-н; 14 – окр. г. Воложин, Воложинский р-н;  
 15 – окр. д. Ободовцы, Вилейский р-н; 16 – окр. д. Стахи, Вилейский р-н;  
 17 – окр. д. Колодница, Крупский р-н; 18 – окр. пос. Нарочь, Мядельский р-н;  
 Витебская обл.: 19 – окр. д. Шнитки, Докишцикий р-н; 20 – окр. г. Браслав,  
 Браславский р-н; 21 – окр. г. Верхнедвинск, Верхнедвинский р-н; 22 – окр. г. Шумилино,  
 Шумилинский р-н; 23 – окр. д. Яновиль, Бешенковичский р-н;  
 Могилевская обл.: 24 – окр. д. Курманово, Чаусский р-н; 25 – окр. д. Прибор, Быховский р-н;  
 Гомельская обл.: 26 – окр. д. Студенец, Кормянский р-н; 27 – окр. д. Плесь, Гомельский р-н;  
 28 – окр. д. Пескополье, Речицкий р-н; 29 – окр. д. Вялье, Брагинский р-н;  
 30 – окр. д. Бабчин, Хойникский р-н; 31 – окр. д. Лубня, Мозырский р-н;  
 32 – окр. д. Якимова Слобода, Светлогорский р-н; 33 – окр. аг. Скрыгалов, Мозырский р-н;  
 34 – окр. д. Лучицы, Петриковский район; 35 – окр. д. Борки, Житковичский р-н.  
 Агроклиматические области: I – северная; II – центральная; III – южная.

**Рисунок 1. – Места сбора крауиометрического материала (2018–2021 гг.)**

Измерения 35 абсолютных крауиометрических параметров производили с помощью МБС-10 при шести-, десяти- и двадцатикратном увеличении с использованием окулярного микрометра (рисунок 2). Данные параметры являются стандартными, что позволяет в дальнейшем сравнить данные с литературными.



*Cbl* – кондילו-базальная длина черепа; *Br* – длина мозговой части; *Fac* – длина лицевой части; *Zyg* – скуловая ширина; *Iob* – межглазничное расстояние; *Hmax* – высота верхней челюсти перед  $M^1$ ; *Lna* – длина носовых костей; *Bna* – ширина носовых костей; *D1* – длина верхней диастемы;  $Lm^{1-3}$  – длина верхнего зубного;  $Lm^1$  – длина первого верхнего коренного зуба;  $Bm^1$  – ширина первого верхнего коренного зуба; *Lbull* – длина слухового барабана; *Bbull* – ширина слухового барабана; *Lfi* – длина резцового отверстия; *Bfi* – ширина резцового отверстия; *Bcra* – ширина черепа в области слуховых барабанов; *Hcra* – высота черепа в области слуховых барабанов;  $M^{1-1}$  – расстояние между первыми верхними коренными зубами; *Lpal* – длина твердого неба; *Pal* – длина небной кости; *Lipar* – длина межжестенной кости;  $Lm^3$  – длина третьего верхнего коренного зуба;  $Bm^3$  – ширина третьего верхнего коренного зуба; *Fr* – расстояние между наружными краями лобных костей; *Post* – расстояние между заглазничными выступами; *Cond* – расстояние между затылочными мыщелками; *Lmd* – длина нижней челюсти; *D2* – длина нижней диастемы; *Hmd1* – высота нижней челюсти перед  $M_1$ ; *Hmd2* – максимальная высота нижней челюсти;  $Lm_{1-3}$  – длина нижнего зубного ряда; *Li* – длина верхнего резца; *Bi* – ширина режущей части верхнего резца; *Ti* – толщина верхнего резца у основания, вид сбоку.

**Рисунок 2.** – Схема измерений черепа серых полевков (по: Окулова, Баскевич, 2007)

Для оценки ряда признаков, которые могут иметь адаптивное или микроэволюционное значение, были использованы дополнительные признаки – 34 относительных показателя (индекса) относительно кондילו-базальной длины черепа. Общее число исследованных краниометрических признаков составило 90. В статистической обработке использовались методы одномерной и многомерной статистики программного пакета Statistica 10.0.

В анализ изменчивости структуры жевательной поверхности третьего верхнего коренного зуба ( $M^3$ ), включены 197 черепов *M. arvalis* из 35 выборок трех агроклиматических областей Беларуси (северная, центральная и южная) (рисунок 1). Для исключения влияния возрастной изменчивости структуры жевательной поверхности  $M^3$  в анализ были включены только половозрелые взрослые особи.

### Результаты и исследования

Анализ средних показателей 35 морфологических промеров черепа ( $n = 221$ ) обыкновенной полевки из трех регионов исследования показал, что данные выборки статистически значимо отличаются друг от друга по 22 параметрам (уровень значимо-

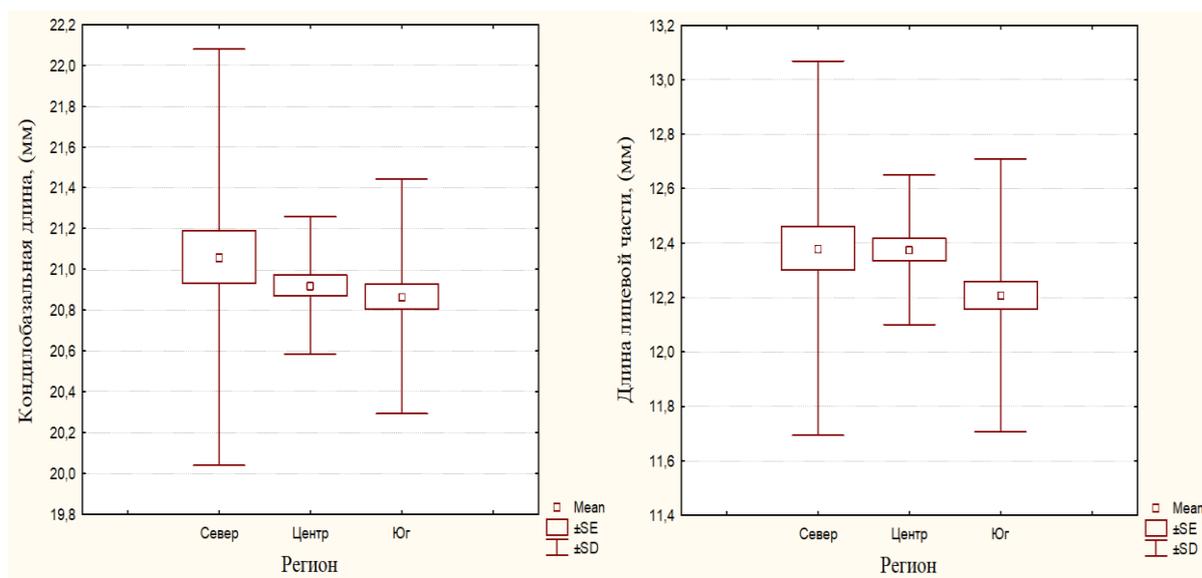
сти  $p \leq 0,05$ ). При попарном сравнении выборок из различных регионов, отмечено, что выборки северного региона достоверно отличаются от южного региона по 15 параметрам: Hmax ( $p = 0,021077$ ), D1 ( $p = 0,001992$ ), Lmax<sub>1-3</sub> ( $p = 0,007386$ ), Lbull ( $p = 0,034189$ ), Lf ( $p = 0,023734$ ), M<sup>1-1</sup> ( $p = 0,000816$ ), Lpal ( $p = 0,019505$ ), Pal ( $p = 0,000009$ ), Fr ( $p = 0,011064$ ), Post ( $p = 0,000000$ ), Cond ( $p = 0,009617$ ), Lmd ( $p = 0,025690$ ), Hmd1 ( $p = 0,015652$ ), Hmd2 ( $p = 0,043318$ ) и Ti ( $p = 0,014103$ ), а от выборки особей из центрального региона по 9 параметрам: D1 ( $p = 0,025963$ ), Lbull ( $p = 0,002226$ ), Bull ( $p = 0,000005$ ), Hcra ( $p = 0,022664$ ), Lipar ( $p = 0,000821$ ), Lm<sup>3</sup> ( $p = 0,003739$ ), Post ( $p = 0,000000$ ), Cond ( $p = 0,020966$ ) и Hmd1 ( $p = 0,009492$ ) (таблица 1).

Таблица 1. – Значения краниометрических параметров *M. arvalis* трех регионов Беларуси

Промер	Регион		
	Север	Центр	Юг
	Mean ± m <sub>x</sub> , мм, n = 77	Mean ± m <sub>x</sub> , мм, n = 45	Mean ± m <sub>x</sub> , мм, n = 99
Cbl,	21,06 ± 1,02	20,93 ± 0,34	20,87 ± 0,58
Br,	8,06 ± 0,68	8,01 ± 0,20	7,97 ± 0,41
Fac, ‡	12,39 ± 0,69	12,38 ± 0,28	12,21 ± 0,51
Zyg, ‡	12,29 ± 0,88	12,45 ± 0,32	12,17 ± 0,43
Lob	3,40 ± 0,14	3,38 ± 0,13	3,41 ± 0,16
Hmax, †, ‡	6,15 ± 0,60	6,23 ± 0,35	5,97 ± 0,40
Lna, ‡	6,10 ± 0,57	6,25 ± 0,24	5,99 ± 0,40
Bna,	2,59 ± 0,25	2,56 ± 0,13	2,56 ± 0,22
D1, **, †	6,56 ± 0,48	6,38 ± 0,29	6,34 ± 0,45
Lm <sup>1-3</sup> , †	5,36 ± 0,26	5,30 ± 0,18	5,25 ± 0,28
Lm <sup>1</sup>	2,10 ± 0,12	2,06 ± 0,10	2,08 ± 0,11
Bm <sup>1</sup> ,	1,11 ± 0,08	1,10 ± 0,05	1,11 ± 0,09
Lbull, **, †	5,93 ± 0,41	5,70 ± 0,28	5,80 ± 0,38
Bbull, **, ‡	4,45 ± 0,39	4,12 ± 0,22	4,40 ± 0,39
Lfi, †	4,07 ± 0,46	3,97 ± 0,27	3,95 ± 0,26
Bfi,	1,05 ± 0,13	1,06 ± 0,08	1,06 ± 0,10
Bcra,	10,78 ± 0,54	10,79 ± 0,29	10,83 ± 0,34
Hcra, **, ‡	8,03 ± 0,56	8,27 ± 0,41	8,06 ± 0,30
M <sup>1-1</sup> , †, ‡	2,02 ± 0,22	2,03 ± 0,12	2,11 ± 0,13
Lpal, †	5,27 ± 0,40	5,35 ± 0,26	5,40 ± 0,35
Pal, †, ‡	1,98 ± 0,40	1,99 ± 0,18	2,25 ± 0,36
Lipar, **, ‡	6,36 ± 0,66	5,99 ± 0,23	6,30 ± 0,35
Lm <sup>3</sup> , **, ‡	1,77 ± 0,14	1,85 ± 0,20	1,73 ± 0,17
Bm <sup>3</sup> ,	0,83 ± 0,09	0,83 ± 0,04	0,83 ± 0,07
Fr, †, ‡	4,63 ± 0,39	4,72 ± 0,28	4,51 ± 0,25
Post, **, †	8,55 ± 0,39	8,15 ± 0,29	8,19 ± 0,33
Cond, **, †	3,25 ± 0,26	3,15 ± 0,12	3,13 ± 0,30
Lmd, †, ‡	14,27 ± 0,88	14,34 ± 0,46	14,03 ± 0,57
D2,	3,76 ± 0,36	3,80 ± 0,22	3,72 ± 0,24
Hmd1, **, †	6,58 ± 0,54	6,35 ± 0,30	6,41 ± 0,38
Hmd2, †	3,17 ± 0,46	3,06 ± 0,23	3,05 ± 0,35
Lm <sub>1-3</sub> ,	5,22 ± 0,32	5,22 ± 0,23	5,20 ± 0,23
Li,	4,07 ± 0,56	3,97 ± 0,19	4,04 ± 0,35
Bi,	1,20 ± 0,11	1,20 ± 0,07	1,23 ± 0,11
Ti, †	1,17 ± 0,10	1,18 ± 0,07	1,21 ± 0,08

Примечание – \*\* – выявлены статистически значимые различия между выборками северного и центрального региона; † – выявлены статистически значимые различия между выборками северного и южного региона; ‡ – выявлены статистически значимые различия между выборками центрального и южного региона.

По ряду краниометрических характеристик у особей обыкновенной полевки из исследуемых нами трех регионов Беларуси прослеживается закономерное различие размеров черепа в долготном направлении. Так, некоторые параметры: Cbl, Br, Fac, Vna, D1, Lm<sub>1-3</sub>, Lfi, Cond – имеют наибольшие значения в северном регионе, что подчиняется правилу Бергмана (рисунок 3). Хотя ряд других параметров черепа: Vcra, Hcra, M<sup>1-1</sup>, Lpal, Pal – проявляют тенденцию к увеличению не в северном, а в южном направлении, что можно объяснить формированием общих пропорций: с увеличением длины черепа, его лицевого и мозгового отделов череп уплощается [17].



ЛПС – луг пойменный сенокосный, ЛВН – луг внепойменный низинный,  
ЛСВ – луг внепойменный суходольный, Mean – арифметическое среднее измеренных значений,  
±SE – стандартное отклонение выборочного распределения, ±SD – среднеквадратичное отклонение случайной величины

**Рисунок 3. – Значения параметров кондило-базальной длины (Cbl) и длины лицевой части (Fac) обыкновенной полевки из трех регионов исследования**

Полученные результаты позволили выявить лишь несколько общих закономерностей изменчивости морфометрических признаков черепа в исследуемых выборках *M. arvalis* и подтвердить их изменчивость в долготном направлении. По этой причине по выбранным 14 абсолютным морфометрическим параметрам черепа, которые достоверно отличаются при сравнении выборок из трех регионов страны, проведен канонический дискриминантный анализ. В анализе использованы две статистически значимые дискриминантные функции, которые объясняют 94,6 % изменчивости исходных данных (таблица 2).

На первую функцию приходится 61,6 % дискриминирующей мощности. Наибольший вклад в нее вносят переменные M<sup>1-1</sup>, Pal и Fr. Выделение данных параметров можно объяснить тем, что эти признаки наиболее сильно подвержены корреляции с основными параметрами черепа (Cbl, Zyg) и влиянию различных экологических факторов [17]. Также рядом авторов [18; 19] отмечена корреляция величины межглазничного пространства с шириной обонятельных луковиц и, как следствие, – развитие обонятельного анализатора. При увеличении межглазничного расстояния (Fr), увеличивается размер лобных долей мозга.

В различии выборок по второй канонической функции (33,2 %) важную роль играет расстояние между заглазничными выступами (Post), о чем свидетельствует высо-

кое значение данного коэффициента дискриминантных функций и описанная выше корреляция.

Таблица 2. – Вклад абсолютных краниометрических признаков в морфологическую дифференциацию *M. arvalis* (стандартизированные коэффициенты дискриминантных функций) трех регионов Беларуси

Параметр	Канонические дискриминантные функции	
	КО 1	КО 2
Hmax	0,272	0,255
D1	-0,118	-0,135
Lbull	0,094	-0,146
Bbull	-0,258	-0,334
Hcra	-0,213	0,347
M <sup>-1</sup>	<b>-0,606</b>	-0,340
Pal	<b>-0,828</b>	0,150
Lipar	0,066	-0,463
Lm <sup>3</sup>	0,236	0,278
Fr	<b>0,643</b>	-0,003
Post	0,296	<b>-0,707</b>
Cond	0,070	0,156
Lmd	0,165	0,019
Hmd1	-0,061	-0,353
Изменчивость, %	61,6	33,2

Размещение трех выборок обыкновенной полевки их различных регионов в пространстве главных компонент отражает рисунок 4.

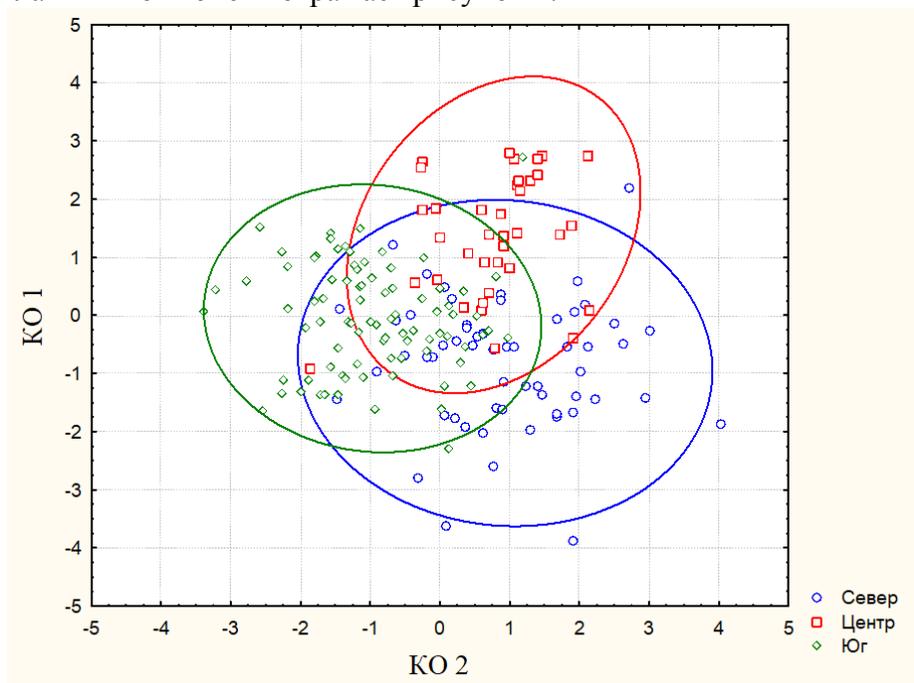


Рисунок 4. – Распределение трех ассоциаций обыкновенной полевки из различных регионов в пространстве первой (КО 1) и второй (КО 2) дискриминантных функций

Из рисунка 4 видно, что по 14 наиболее вариабельным абсолютным промерам черепа в плоскостях первых двух канонических осей у каждой из сравниваемых выбо-

рок нет определенной специфической области морфологического пространства. Все выборки в большей или меньшей степени пересекаются между собой.

Полученные данные свидетельствуют о том, что морфологическая дифференциация у обыкновенной полевки идет в основном по абсолютным параметрам, характеризующим ширину и длину лицевой части черепа (Fr, Post,  $M^{1-1}$ , Pal). Такого рода изменчивость скорее всего связана с различными экологическими факторами (флористический состав, тип почв, локальными микроклиматическими факторами и т. д.) в исследуемых регионах Беларуси.

Так как некоторые особенности краниометрической изменчивости могут быть связаны с различными экологическими факторами, был проведен анализ различных выборок обыкновенной полевки из исследуемых регионов Беларуси с учетом типов луговых экосистем: пойменный сенокосный, внепойменный низинный и внепойменный суходольный луга.

В северной агроклиматической области наибольший размер краниометрических параметров отмечен в выборке пойменного сенокосного луга (29 из 35). При этом наименьшие значения данных параметров характерны для особей внепойменных низинных лугов. Вероятнее всего, весомый вклад в имеющиеся различия между выборками из различных биотопов вносит флористический состав, который специфичен для каждого типа лугового биотопа. К параметрам, вносящим наибольший вклад в краниометрическую дифференциацию, можно отнести Cbl, Br, D1, Lfi,  $M^{1-1}$ , Pal и Hmd2. Представленные признаки характеризуют длину черепа в различных его отделах, что согласуется с литературными данными по краниометрической дифференциации у обыкновенной полевки по длине черепа [17].

Также следует отметить, что весомый вклад в краниометрическую дифференциацию у *M. arvalis* вносят параметры роstralного комплекса – длина верхней диастемы (D1) и длина резцового отверстия (Lfi). Известно, что данные краниометрические параметры напрямую связаны у полевок с питанием [6]. В нашем случае данные параметры выше у особей пойменного сенокосного луга по сравнению с внепойменным суходольным и низинным, что указывает на особенности кормовой базы данных лугов. Растения суходольного луга имеют выраженный ксероморфный характер. В отличие от пойменного луга травостой состоит из низкорослых жесткостебельных растений: мятлика узколистного, подорожника среднего, клевера горного, клевера ползучего, тысячелистника обыкновенного, нивяника, кошачьей лапки, – что влияет на развитие отдельных структур черепа.

Анализ попарных сравнений средних показателей 35 краниометрических параметров обыкновенной полевки из трех луговых биотопов в центральной и южной агроклиматических областях позволил выявить статистически значимые различия между выборками. В каждом регионе отмечены схожие параметры (Cbl, D1, Pal), вносящие наибольший вклад в различие выборок.

Известно, что процессы развития отдельных структур черепа у разных видов лучше отражают относительные, а не абсолютные признаки. В то же время есть другие параметры, изменение которых не зависит от взросления организма и при анализе которых имеется сильный разброс данных и, как следствие, – высокий уровень вариации. В связи с тем, что относительные параметры позволяют рассматривать те или иные морфологические особенности с точки зрения их возможного адаптивного значения, был проведен сравнительный анализ 55 краниометрических индексов черепа *M. arvalis* в зависимости от региона исследований. Для анализа использован непараметрический двусторонний тест Колмогорова – Смирнова (таблица 3). Уровень статистической значимости был принят равным 0,01 из-за возможности возникновения ошибки первого рода (вероятность найти различия, где их нет). Анализ изменчивости кондило-

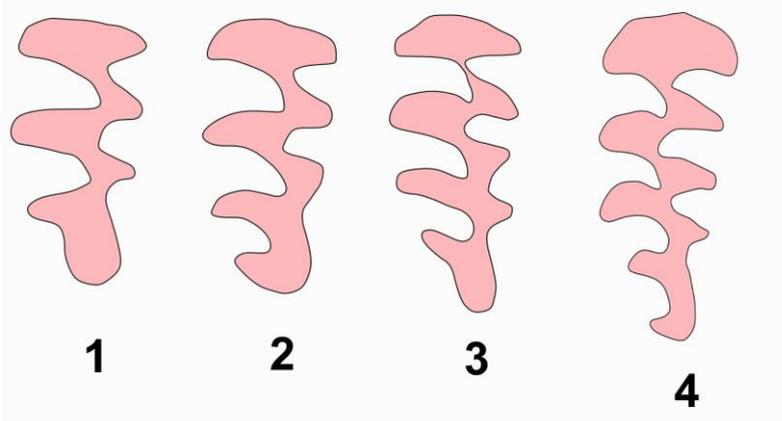
базальной длины обыкновенной полевки в различных регионах показал, что по данному признаку исследуемые нами группы особей имеют значимые различия ( $p \leq 0,01$ ). Так, наибольшее значение параметра отмечено у особей северного региона ( $M = 21,06$ ).

Таблица 3. – Количество статистически значимых различий по относительным размерам у *M. arvalis* из исследуемых агроклиматических регионов Беларуси

	Север	Центр	Юг
Север		10	8
Центр	8		11
Юг	5	10	

Данные, представленные в таблице 3, получены при попарном сравнении выборок обыкновенной полевки из трех регионов Беларуси. Количество статистически значимых различий над диагональю по 34 индексам относительно кондио-базальной длины черепа, а под диагональю – по 21 индексу, не связанному с кондио-базальной длиной черепа. Из 34 индексов относительно кондио-базальной длины по 15 не было выявлено статистически значимых отличий между исследуемыми группами. Наибольший вклад в морфологическую изменчивость внесли 9 индексов (Fac/Cbl, Zyg/Cbl, Lna/Cbl, Vbull/Cbl, M1-1/Cbl, Pal/Cbl, Post/Cbl, Lmd/Cbl).

Анализируя межпопуляционные различия по 21 относительному признаку, не связанному с кондио-базальной длиной черепа, можно сделать следующий вывод, что все исследуемые выборки имеют низкий уровень различий (от 5 до 10 статистически значимых отличий) при попарных сравнениях. Отличия для всех трех выборок обыкновенной полевки отмечены по одному индексу (Vbull/Hcra). Наибольший вклад в межпопуляционную изменчивость вносят относительные признаки, характеризующие общий размер рострума, размер ширины черепа, а также относительную изменчивость слуховых барабанов. Согласно данным ряда авторов наибольшей изменчивости у полевок подвержена жевательная поверхность коренных зубов, на которую большое влияние оказывают особенности питания и манеры обработки корма [20]. Возникновение даже незначительных отличий в плотности и составе поедаемых грызунами кормов может привести к значительным изменениям рисунка жевательной поверхности, и, наоборот, сходство в типе питания и способах обработки пищи ведет к появлению параллелизма в строении зубной системы [18].



1 – simplex, 2 – typica, 3 – duplicata, 4 – variabilis

Рисунок 5. – Основные морфотипы строения  $M^3$  (по Rörig, Börner, 1905; Ангерманн, 1973)

Анализ жевательных поверхностей М<sup>3</sup> у обыкновенной полевки из разных агроклиматических областей территории Беларуси позволил выявить наличие четырех (рисунков 5) из шести известных морфотипов для данного вида [21; 22]. Так как в исследуемых выборках не было выявлено половых различий по одонтологическим признакам, самки и самцы были объединены в одну выборку.

Наиболее простой и часто фиксируемый морфотип «*typica*» встречается у обыкновенной полевки – в 85 % случаев. Рассматривая данный тип изменчивости в зависимости от принадлежности региона той или иной агроклиматической области, установлено, что частота встречаемости данного фена изменяется от 0,82 (северная область) до 0,89 (южная область).

Схожие данные в особенности строения жевательной поверхности третьего верхнего моляра отмечены у Т. А. Мироновой [8]. Автор отмечает высокую встречаемость морфотипа «*typica*», которая составляет 0,7–0,77.

Вторым по частоте встречаемости является морфотип «*simplex*», который наиболее часто встречается у особей обыкновенной полевки северной области и составляет 0,18. Полученные нами данные о разнообразии фенов согласуются с результатами В. Н. Пескова и А. Ф. Цудиковой [14]. Авторы сообщают, что на территории Украины в популяциях *M. arvalis* почти полностью отсутствуют особи с морфотипом «*simplex*» и высок процент варианта «*typica*». В центральной и южной областях частоты встречаемости морфотипа «*simplex*» ниже, чем в северной, и составляют 0,12 и 0,10 соответственно. О частоте встречаемости морфотипа «*simplex*» и уменьшении доли особей с данным феном при продвижении с севера на юг отмечается в работах ряда исследователей [11–13].

К редким фенам можно отнести «*duplicata*» и «*variabilis*», встречающиеся в единичных экземплярах в центральной и южной областях Беларуси, что согласуется с рядом работ [12; 13]. Встречаемость фена «*duplicata*» нами отмечена только в центральной области Беларуси (0,05). Морфотип «*variabilis*» встречается еще реже (0,01) и отмечен в единственном экземпляре в южной области Беларуси.

### Заключение

Таким образом, у обыкновенной полевки морфологическая изменчивость черепа наблюдается по абсолютным параметрам, отвечающим за общие размеры тела (длина черепа и нижней челюсти). По некоторым параметрам немаловажную роль в морфологической дифференциации играет флористический состав (кормовая база) различных луговых биотопов, что достоверно различает выборки обыкновенной полевки. В северном и центральном регионах более крупные по ряду морфологических характеристик черепа у особей пойменного сенокосного луга. В южном регионе более крупные особи по ряду краниометрических параметров отмечены на внепойменном суходольном лугу.

Анализируя полученные данные, можно сделать вывод, что исследуемые нами выборки обыкновенной полевки морфологически слабо обособлены. Общие размеры и пропорции черепа исследуемых нами особей из трех агроклиматических областей Беларуси по ряду относительных параметров варьируют в небольших пределах.

Анализ строения жевательной поверхности верхнего коренного зуба М<sup>3</sup> обыкновенной полевки показал, что во всех агроклиматических областях отмечена высокая частота встречаемости морфотипа средней сложности «*typica*», что указывает на особенности питания вида, а именно присутствие малой доли грубых кормов в рационе. Строение рисунка жевательной поверхности третьего моляра не подвержено половому диморфизму.

Авторы выражают признательность научному сотруднику лаборатории орнитологии ГНПО «НПЦ НАН Беларуси по биоресурсам» П. А. Пакулю за предоставление краниометрического материала обыкновенной полевки, ведущему научному сотруднику лаборатории ихтиологии Е. С. Гайдученко за помощь при сборе полевого материала.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Реализация морфологического разнообразия в природных популяциях млекопитающих / А. Г. Васильев [и др.]. – 2-е изд., испр. – Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2004. – 232 с.
2. Пантелеев, П. А. Экогеографическая изменчивость грызунов / П. А. Пантелеев, А. Н. Терехина, А. А. Варшавский. – М. : Наука, 1990. – 373 с.
3. Шварц, С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных / С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский // Тр. Ин-та экологии растений и животных. – Свердловск, 1968. – Вып. 58. – 388 с.
4. Малыгин, В. М. Сравнительно-морфологический анализ видов полевок из группы *Microtus arvalis* (Rodentia, Cricetidae) // Зоол. журн. – 1978. – Т. LVII, вып. 7. – С. 1062–1073.
5. Загороднюк, И. Наземные позвоночные Украины и их охранные категории : справ. для семинаров по зоологии, экологии и охраны природы / И. Загороднюк. – Ужгород : Лира, 2004. – 48 с.
6. Загороднюк, И. Согласование генетической, биогеографической и морфологической дифференциации у эволюционно молодых видов: анализ группы *Microtus «arvalis»* (Mammalia) / И. Загороднюк // Докл. НАН Украины. – 2007. – № 3. – С. 175–181.
7. Сравнительная экология трех форм обыкновенных полевок *Microtus arvalis* sensu lato в Центральном Черноземье / Н. М. Окулова и [др.] // Науч. ведомости Белгор. гос. ун-та. Сер. Естеств. науки. – 2008. – Вып. 6, № 3 (43). – С. 128–139.
8. Миронова, Т. А. Оценка флуктуирующей асимметрии морфотипов коренных зубов видов-двойников обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* s.l.) / Т. А. Миронова // Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых : материалы конф. молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ им. А. Н. Северцова. – М., 2010. – С. 213–218.
9. Большаков, В. Н. Морфотипическая изменчивость зубов полевок / В. Н. Большаков, И. А. Васильева, А. Г. Малеева. – М. : Наука, 1980. – 140 с.
10. Morphological trends and rates of evolution in arviculids (Arvicolidae, Rodentia): towards a punctuated equilibria-disequilibria model / J. Chaline [et al.] // Quat Int. – 1993. – Т. 19. – P. 27–39. – DOI: 10.1016/1040-6182(93)90019-C.
11. Stein Georg, H. W. Über den Selectionswert der simplex-Zahnform bei der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas) / H. W. Stein Georg // Zoologische Jahrbücher abteilung für systematik, ökologie und geographie der tiere. – 1958. – Bd. 86. – Heft 1/2. – P. 27–34.
12. Мартынова, М. Д. О вариациях строения зубов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) / М. Д. Мартынова // Науч. докл. высш. шк. биол. науки. – 1963. – № 2. – С. 53–57.
13. Variation in Sibling Species *Microtus arvalis* and *M. rossiaemerdionalis* (Arvicolinae, Rodentia): Between-Species Comparisons and Geography of Morphotype Dental Patterns / E. Markova [et al.] // J. Mammal Evol. – 2009. – Vol. 17. – P. 121–139. – DOI: 10.1007/s10914-009-9128-8.
14. Песков, В. Н. Изменчивость рисунка жевательной поверхности М3 в некоторых популяциях обыкновенных полевок (надвид *Microtus «arvalis»*) / В. Н. Песков, А. Ф. Цудикова // Вестн. зоологии. – 1997. – Т. 31, № 4. – С. 85–88.

15. Жукова, Л. А. Популяционная жизнь луговых растений / Л. А. Жукова. – Йошкар-Ола : РИИК : Ланар, 1995. – 224 с.
16. Сравнительные данные по видовому составу, численности и размещению мелких млекопитающих лесостепи Центрального Черноземья / Н. М. Окулова [и др.] // Тр. Воронеж. гос. заповедника. – Вып. 25. – Воронеж : Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 2007. – С. 45–68.
17. Сравнительные краниологические исследования полевок подрода *Terricola* (*Microtus*, *Arvicolinae*) фауны России / Т. А. Миронова [и др.] // Зоол. журн. – 2013. – Т. 92 (1). – С. 87.
18. Воронцов, Н. Н. Низшие хомякообразные (*Cricetidae*) мировой фауны. Ч. I. Морфология и экология / Н. Н. Воронцов // Фауна СССР. Млекопитающие. – Л. : Наука, 1982. – Т. III. – Вып. 6. – 451 с.
19. Яскин, В. А. Специфические черты строения головного мозга видов-двойников обыкновенной полевки / В. А. Яскин, Л. И. Ленец // Зоол. журн. – 1996. – Т. 75. – С. 1715–1721.
20. Дзуев, Р. И. Сравнительное изучение рисунка жевательной поверхности верхних коренных зубов обыкновенной полевки (*Microtus arvalis pall.*) в экспериментальных условиях / Р. И. Дзуев, А. А. Чепракова, М. М. Хуламханова // Современ. проблемы науки и образования. – 2016. – № 2. – С. 276.
21. Ангерманн, Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) / Р. Ангерманн // Проблемы эволюции / под ред. Н. Н. Воронцова. – Новосибирск : Наука, 1973. – Т. 3. – С. 104–118.
22. Rörig, G. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer recenter Mäuse / G. Rörig, C. Börner // Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft. – 1905. – Bd. 5. – S. 37–89.

## REFERENCES

1. Riealizacija morfolozičeskogo raznoobrazija v prirodnykh populacijakh mliekopitajushchikh / A. G. Vasil'ev [i dr.]. – 2-je izd., ispr. – Novosibirsk : Izd-vo SO RAN, 2004. – 232 s.
2. Pantieliev, P. A. Ekogeografičeskaja izmienčivost' gryzunov / P. A. Pantieliev, A. N. Tieriokhina, A. A. Varshavskij. – M. : Nauka, 1990. – 373 s.
3. Shvarc, S. S. Metod morfofiziologičeskikh indikatorov v ekologii naziemnykh pozvonochnykh / S. S. Shvarc, V. S. Smirnov, L. N. Dobrinskij // Tr. In-ta ekologii rastenij i zhivotnykh. – Sverdlovsk, 1968. – Vyp. 58. – 388 s.
4. Malygin, V. M. Sravnitel'no-morfolozičeskij analiz vidov poliovok iz grupy *Microtus arvalis* (Rodentia, *Cricetidae*) / V. M. Malygin // Zool. zhurn. – 1978. – T. LVII, vyp. 7. – S. 1062–1073.
5. Zagorodniuk, I. Naziemnyje pozvonochnyje Ukrainy i ikh okhrannyje katatorii : sprav. dlja seminarov po zoologii, ekologii i okhrany prirody / I. Zagorodniuk. – Uzhgorod : Lira, 2004. – 48 s.
6. Zagorodniuk, I. Soglasovanije genetičeskij, biogeografičeskij i morfolozičeskij diffierenciacii u evoliucionno molodykh vidov: analiz grupy *Microtus «arvalis»* (Mammalia) / I. Zagorodniuk // Dokl. NAN Ukrainy. – 2007. – № 3. – S. 175–181.
7. Sravnitel'naja ekologija triokh form obyknoviennykh poliovok *Microtus arvalis* sensu lato v Central'nom Chernoziomie / N. M. Okulova [i dr.] // Nauchnye vedomosti Belgorodskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Estestvennye nauki. 2008. – Vyp. 6. – № 3 (43). – S. 128–139.

8. Mironova, T. A. Ocenka fluktuirujushchiej asimmetrii morfotipov koriennykh zubov vidov-dvojniov obyknoviennoj poliovki (*Microtus arvalis* s.l.) / T. A. Mironova // Aktual'nyje problemy ekologii i evolucii v issledovanijakh molodykh uchionykh : materialy konf. molodykh sotrudnikov i aspirantov IPEE im. A. N. Sieviercova. – M., 2010. – S. 213–218.
9. Bol'shakov, V. N. Morfotipichieskaja izmienchivost' zubov poliovok / V. N. Bol'shakov, I. A. Vasil'jeva, A. G. Maliejeva. – M. : Nauka, 1980. – 140 s.
10. Morphological trends and rates of evolution in arvicolids (Arvicolidae, Rodentia): towards a punctuated equilibria-disequilibria model / J. Chaline [et al.] // Quat Int. – 1993. – T. 19. – P. 27–39. – DOI: 10.1016/1040-6182(93)90019-C.
11. Stein Georg, H. W. Über den Selectionswert der simplex-Zahnform bei der Feldmaus *Microtus arvalis* (Pallas) / H. W. Stein Georg // Zoologische Jahrbücher abteilung für systematik, ökologie und geographie der tiere. – 1958. – Bd. 86. – Heft 1/2. – P. 27–34.
12. Martynova, M. D. O variacijakh strojenija zubov obyknoviennoj poliovki (*Microtus arvalis* Pall.) / M. D. Martynova // Nauch. dokl. vyssh. shk. biol. nauki. – 1963. – № 2. – S. 53–57.
13. Variation in Sibling Species *Microtus arvalis* and *M. rossiaemerdionalis* (Arvicolinae, Rodentia): Between-Species Comparisons and Geography of Morphotype Dental Patterns / E. Markova [et al.] // J. Mammal Evol. – 2009. – Vol. 17. – P. 121–139. – DOI: 10.1007/s10914-009-9128-8.
14. Pieskov, V. N. Izmienchivost' risunka zhevatiel'noj povierkhnosti M3 v niekotorykh populiacijakh obyknoviennykh poliovok (nadvid *Microtus* «arvalis») / V. N. Pieskov, A. F. Cudikova // Viestn. zoologii. – 1997. – T. 31, № 4. – S. 85–88.
15. Zhukova, L. A. Populiacionnaja zhizn' lugovykh rastienij / L. A. Zhukova. – Yoshkar-Ola : RIIK : Lanar, 1995. – 224 s.
16. Sravnitel'nyje dannyje po vidovomu sostavu, chisliennosti i razmieshchieniju mliiekopitajushchikh liesostiepi Central'nogo Chiernozjem'ja / N. M. Okulova [i dr.] // Tr. Voronezh. gos. zapovednika. – Vyp. 25. – Voronezh : Izd-vo Voronezh. gos. un-ta, 2007. – S. 45–68.
17. Sravnitel'nyje kraniologichieskije issledovanija poliovok podroda *Terricola* (*Microtus*, Arvicolinae) fauny Rossii / T. A. Mironova [i dr.] // Zool. zhurn. – 2013. – T. 92 (1). – C. 87.
18. Voroncov, N. N. Nizshije khomiakoobraznyje (Cricetidae) mirovoi fauny. Ch. I. Morfologija i ekologija / N. N. Voroncov // Fauna SSSR. Mliiekopitajushchije. – L. : Nauka, 1982. – T. III. – Vyp. 6. – 451 s.
19. Yaskin, V. A. Spiecifichieskije chierty strojenija golovnogogo mozga vidov-dvojniov obyknoviennoj poliovki / V.A. Yaskin, L. I. Lieniec // Zool. zhurn. – 1996. – T. 75. – S. 1715–1721.
20. Dzujev, R. I. Sravnitel'noje izuchienije risunka zhevatiel'noj povierkhnosti vierkhnykh koriennykh zubov obyknoviennoj poliovki (*Microtus arvalis* pall.) v eksperimental'nykh uslovijakh / R. I. Dzujev, A. A. Chieprakova, M. M. Khulamkhanova // Sovriem. problemi nauki i obrazovanija. – 2016. – № 2. – S. 276.
21. Angiermann, R. Gomologichieskaja izmienchivost' koriennykh zubov u poliovok (*Microtinae*) / R. Angiermann // Problemy evolucii / pod ried. N. N. Voroncova. – Novosibirsk : Nauka, 1973. – T. 3. – S. 104–118.
22. Rörig, G. Studien über das Gebiss mitteleuropäischer recenter Mäuse / G. Rörig, C. Börner // Kaiserlichen Biologischen Anstalt für Land- und Forstwirtschaft. – 1905. – Bd. 5. – S. 37–89.