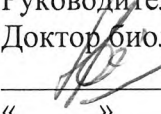


Министерство образования и науки Российской Федерации

НАЦИОНАЛЬНЫЙ ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ТОМСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ (НИ ТГУ)

Институт биологии, экологии, почвоведения, сельского и лесного хозяйства
(Биологический институт)
Кафедра зоологии позвоночных и экологии

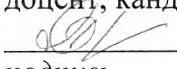
ДОПУСТИТЬ К ЗАЩИТЕ В ГЭК
Руководитель ООП
Доктор биол. наук
 Д. С. Воробьев
«___» _____ 2016 г.

БАКАЛАВРСКАЯ РАБОТА

СЕЗОННАЯ И ВОЗРАСТНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ КРАНИОМЕТРИЧЕСКИХ
ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЛЕСНЫХ ПОЛЕВОК (*MIODES*, *RODENTIA*, *CRICETIDAE*)

по основной образовательной программе подготовки бакалавров
направление подготовки
06.03.01 - БИОЛОГИЯ

Ремхе Наталия Викторовна

Руководитель ВКР
доцент, канд. биол. наук
 Л. Б. Кравченко
подпись
«___» _____ 2016 г.
Автор работы
студентка группы № _____
_____ Н. В. Ремхе
подпись

Томск – 2016

Оглавление

Введение.....	3
Материал и методы.....	5
Физико-географический очерк Томской области.....	7
Биология исследуемых видов.....	12
Рыжая полевка.....	13
Красная полевка.....	17
Красно-серая полёвка.....	20
1. Видовые и половые различия краниометрических показателей.....	22
1.1 Возрастная динамика видовых различий.....	24
1.2 Возрастная динамика половых различий.....	30
2. Сезонная изменчивость краниометрических показателей.....	31
2.1 Сезонная изменчивость краниометрических показателей в возрасте 20 дней.....	32
2.2 Сезонная изменчивость краниометрических показателей в возрасте 40 дней	34
2.3 Сезонная изменчивость краниометрических показателей в возрасте 60 дней.....	36
3. Влияние на краниометрические признаки лесных полевок социальных условий.....	38
Выводы.....	42
Список использованной литературы.....	43

Введение

Краниологические исследования в современной зоологии находят самое широкое применение. Наряду с классическим использованием краниометрии для внутривидовой и межвидовой дифференцировки в систематических исследованиях (Reuter et al., 1999; Barciova, Macholan, 2006; Frynta et al., 2006), эти подходы находят применение в прикладных работах. В частности, было показано, что краниометрические данные можно использовать для восстановления точной массы тела мышевидных грызунов по скелетным элементам из погадок птиц-миофагов при изучении экологии их питания (Balčiauskas, Balčiauskiene, 2009; Balčiauskas, Balčiauskiene, 2011).

Определяясь общим гормональным фоном и уровнем обеспеченности организма пластическими и энергетическими ресурсами, размеры и пропорции черепа демонстрируют связь с возрастом и полом грызунов (Balčiauskas, Balčiauskiene, 2011), экологическими условиями среды обитания (Cardini et al., 2007; Martines et al., 2014; Balčiauskiene et al., 2015; Pergams et al., 2015). Показана географическая (Snell, Cunnison, 1983; Canady, Mosansky, 2015) и сезонная (Balčiauskiene et al., 2009¹; Balčiauskiene et al., 2009²) изменчивость краниометрических показателей, а также вековые их изменения, связанные с глобальным потеплением климата (Yom-Tov, Yom-Tov, 2004). Высокая степень внутривидовой вариативности размеров и пропорций черепа мелких млекопитающих определяется тем, что эти показатели сильно меняются в зависимости от скорости роста особи (Шварц и др., 1968).

Для всех бореальных видов грызунов показано явление поливариантности онтогенеза (Шварц и др., 1964; Оленев, 2002, 2009, 2011; Маклаков, 2004). Это явление заключается в том, что животные одного вида, в зависимости от сроков рождения и условий окружающей среды могут выбрать одну из двух альтернативных программ индивидуального развития. Особи, реализующие разные программы, значительно отличаются скоростью роста и созревания, а как следствие, и продолжительностью жизни. Ярким примером таких животных являются три вида лесных полевков – европейская рыжая (*Myodes glareolus* Schreb. 1780), красная (*M. rutilus* Pall. 1779) и красно-серая (*M. rufocanus* Sund. 1846–1847), симпатрично обитающие на территории Томской области. Эти виды обладают значительным экологическим и физиологическим сходством, однако для красно-серой полевки показана повышенная чувствительность к динамике фотопериода (Кравченко и др., 2011), что проявляется более ранним сезонным появлением особей с замедленным ростом и большой продолжительностью жизни. Наличие подобных видовых особенностей делает актуальным вопрос – сопряжены ли они

с различиями в возрастной и сезонной динамике скорости роста животных, оцененной по краниометрическим показателям.

Таким образом, целью настоящего исследования был анализ видовых различий сезонной и возрастной динамики комплекса краниометрических показателей, а также зависимости этих показателей от условий социального окружения у трех видов лесных полевок.

В рамках этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Оценить межвидовые и половые различия краниометрических показателей у исследуемых видов на территории Томского Приобья;
2. Изучить возрастную динамику межвидовых различий;
3. Рассмотреть сезонную динамику краниометрических показателей в различных возрастных группах у каждого из исследуемых видов;
4. Оценить влияние социальных условий на размеры и пропорции черепа лесных полевок;

Материалы и методы

Материалом для работы послужили животные, родившиеся в мае – августе 2005–2014 гг. от изъятых из природы самок. Беременных самок красной, рыжей и красно-серой полевых отлавливали в окрестностях г. Томска и помещали в виварий, где содержали индивидуально в стандартных пластиковых садках для лабораторных мышей размером 25×40×12 см при естественных температуре и фотопериоде. Животных кормили овсом, яблоками и свежескошенной травой, которые также, как и воду, предоставляли в избытке. Клетки с беременными самками проверяли ежедневно в утреннее время (с 9.⁰⁰ до 10.⁰⁰ часов) для выяснения точной даты рождения детенышей. Спустя 20 дней после рождения (это возраст прекращения молочного вскармливания и перехода полевых к самостоятельной жизни (Тупикова, 1964) часть животных выводили из эксперимента. Оставшиеся выводки делили на две равные группы, не имеющие различий по среднему количеству детенышей. Животных из первой группы пометов, моделируя расселение, рассаживали в индивидуальные садки. Полевых из второй группы пометов продолжали содержать в составе выводков вместе с матерями, имитируя высокую плотность населения и невозможность выселения с родительского участка. В возрасте 20, 40 и 60 дней животных выводили из эксперимента и проводили стандартное измерение следующих 8 краниометрических показателей:

КБДЧ – кондилобазальная длина черепа,

ДЛЧ – длина лицевой части черепа,

ДМЧ – длина мозговой части,

СШ – скуловая ширина,

ШМП – ширина межглазничного промежутка,

ШМК – ширина мозговой капсулы,

ВЧ – высота черепа,

ДВЗР – длина верхнего зубного ряда.

Для оценки относительных размеров черепа использовали его индекс, вычисляемый как отношение кондилобазальной длины черепа к длине тела. С целью изучения изменчивости пропорций черепа для ряда показателей вычисляли индексы, рассчитываемые как отношение промера к кондилобазальной длине черепа. В работе использованы материалы кафедры зоологии позвоночных и экологии. Автор в 2014 и 2015 годах принимал участие в сборе, статистической обработке и анализе материала.

Для оценки силы влияния факторов использовали многофакторный дисперсионный анализ ANOVA, для сравнения средних – LSD-тест (метод наименьшей достоверной

разницы). Всего для написания работы было использовано 378 экземпляров красной полевки, 262 – рыжей и 271 – красно-серой полевки.

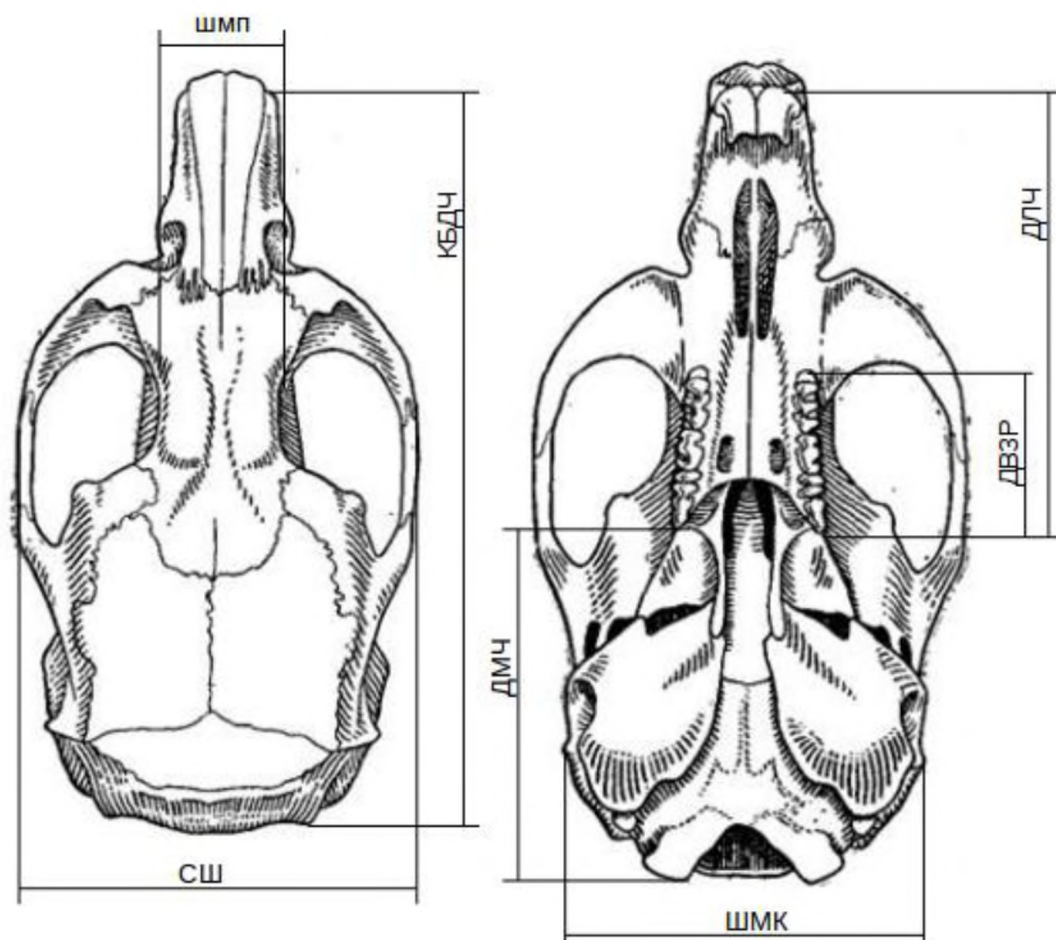


Рис. 1. Схема промеров черепа

Физико–географический очерк

Томская область расположена на Западно-Сибирской равнине – одной из величайших в мире. Площадь её составляет примерно 3,5 млн. км². Поверхность этой равнины имеет форму амфитеатра, открытого на север. По южной, восточной, и западной окраинам преобладают наклонные равнины, возвышенности, плато; в центральных областях – низменности. Томская область располагается на юго-востоке этого «амфитеатра». (Евсеева, 2001).

Г. Томск и с. Коларово располагаются на Приагринской наклонной равнине, которая находится в зоне крутого погружения древних структур Кузнецкого Алатау и Восточного Саяна. Абсолютные высоты её изменяются в пределах 150–200 м (Евсеева, 2001).

Рельеф области имеет свои особенности, такие как сильная заболоченность, плоская поверхность. Ещё одна его особенность связана с тем, что на междуречье р. Оби и р. Енисея имеют место древние ложбины стока, часть которых доходит до Оби. Элювиальные процессы системы ложбины стока рек Кеть и Кас представлены серией линейно вытянутых форм рельефа, имеющих ориентировку с северо-востока на юго-запад. Длина их в пределах всей области достигает 300 км., а ширина – 70 км. Многие из ложбин стока освоены современными реками, среди которых р. Чернореченская, расположенная вблизи г. Томска (Евсеева, 2001).

В рельефе ложбин стока наблюдается чередование песчаных глив, вытянутых линейно параллельно бортам и проросших сосновым бором. Ширина их изменяется от первых десятков метров до 1 км, а длина обычно составляет 0,5–1,0 км, реже 10 км; высота достигает 15 м. На крупных песчаных гривах, имеющих эрозионно-аккумулятивное происхождение, встречаются небольшие бугры, дюны, созданные деятельностью ветра. В высоту они, как правило, не превышают 3,5 м. Межгливные понижения имеют такую же ориентировку, часто заболочены либо заняты озёрами. Так, общая площадь открытых водоёмов области (рек и озёр) составляет 7803 км², то есть 2,5 % от всей её территории. Кроме того, огромное количество воды сосредоточено в болотах и в подземных кладовых (Евсеева, 2001).

Помимо озёр и болот на территории Томской области развита густая речная сеть. Здесь насчитывается 573 реки длиной более 20 км и общей протяженностью 39,5 тыс. км. Самая большая река Томской обл. – р. Обь. Г. Томск и с. Коларово располагаются на одном из наиболее крупных её притоков – на р. Томь, влияние которой выражается в увеличении скорости ветра в долине и некотором отепляющем воздействии, особенно в переходные сезоны. Это обуславливает увеличение продолжительности безморозного периода (Евсеева, 2001).

Таким образом, крупные реки Томской обл. существенно влияют на особенности климата, являющегося переходным от умеренно-континентального Русской равнины к резко-континентальному Восточной Сибири. Он характеризуется постоянной ритмикой смены сезонов года. Их выделяют четыре, и каждый подразделяется на фазы.

Хотя климат территории как таковой не является решающим фактором распространения мелких мышевидных грызунов, жизнь которых протекает преимущественно в пределах от 60–80 см под поверхностью почвы до 15–20 см над ней (зимой до уровня снегового покрова) (Башенина, 1977), однако он весьма влияет на особенности микроклимата, относящегося к таковым.

Зимой выделяются три фазы:

1. Умеренно морозная;
2. Значительно морозная;
3. Предвесенье.

Абсолютный минимум температуры приходится именно на зиму и составляет в Томске -55°C . Самым тёплым в это время года бывают ноябрь и март, крайне редко (в 2 % случаев) – декабрь и февраль. В декабре и феврале также возможны очень низкие температуры воздуха: от -50°C до -57°C и от -48°C до -54°C соответственно. Средний из абсолютных минимумов температуры в зимние месяцы на территории области изменяется от -42°C до -48°C .

От неблагоприятного влияния зимних морозов полёвок предохраняет снежный покров и такие его характеристики, как высота и плотность. Высота в среднем составляет более 50 см в поле и более 70 см в лесу. Плотность – до $0,20\text{ г/см}^3$ (Рутковская 1984). Изоляционные свойства снежного покрова ухудшаются с уменьшением первого и увеличением второго. Это происходит при повышении температур до положительных величин. Абсолютный минимум даже в январе и декабре составляет $4-6^{\circ}\text{C}$ (Евсеева 2001). Что касается подснежных температур, то они колеблются от 0°C до -7°C на всей территории, и обычно составляют не менее -2°C . В одном и том же местообитании колебания подснежных температур незначительны (Башенина, 1997).

Весной снег теряет свои защитные свойства из-за повышения его влажности вследствие высоких температур воздуха. Период с температурой выше 0°C наступает именно в это время года и продолжается 165-185 дней (Евсеева, 2001)

Весной выделяют три фазы:

1. Снегостояние
2. Послезимье

3. Предлетье

Граница между первой и второй устанавливается по дате разрушения устойчивого снежного покрова, а между второй и третьей – по дате окончательного его схода. Таким образом, неблагоприятный период продолжается в среднем с двадцатых чисел марта до последних чисел апреля.

Со сходом снега на температурные условия среды обитания полёвок всё сильнее влияет почва, которая всегда теплее воздуха. Например, температура её открытой поверхности, нагревающейся сильнее всего, в умеренном климате может достигать 50 °С. Температуру почвы сильно понижает высокая влажность, имеющая место при частых дождях и таянии снега. При сочетании её с низкой температурой наиболее холодными являются глинистые почвы. Наиболее тёплой почвой в холоде считается гумус, наиболее холодной – песок, в жару – наоборот. (Башенина, 1977). Почвенный покров области разнообразен. В окрестностях г. Томска и с. Коларово преобладают серые лесные средне суглинистые и ближе к реке – пойменные (Евсеева, 2001).

Для весны характерны возвраты холодов: в мае и начале июня часто бывают заморозки. Вред полёвкам могут нанести лишь те, которые доходят до поверхности почвы, где они отмечаются даже в первую декаду июня (Рутковская, 1984). Безморозный период в г. Томске начинается с приходом лета и составляет 114–115 дней (Евсеева, 2001).

В летнем сезоне выделяют три фазы:

1. Умеренно–прохладная
2. Умеренно–тёплая
3. Спад лета.

В этот период погода становится малооблачной и жаркой. Максимум температуры воздуха приходится на июль, в среднем на юго-востоке области она составляет 18,2 °С (Евсеева, 2001). Такие условия благоприятны для полёвок. Однако и летом возможны негативные влияния погодных условий, например таких, как осадки, наибольшее количество которых выпадает именно на тёплый период, и 38–42 % из них приходится на июль и август. Для полёвок осадки опасны, если представлены ливнями и градом. Причём, если град бывает редко, и то от него грызуны могут спастись в норах, то с ливнями, от которых не спрячешься, отмечается 38–51 день (Евсеева, 2001).

Высокую значимость в этот период года приобретает микроклимат травянистого яруса, имеющий ряд особенностей, формированию которых способствует отсутствие ветра. При высоте травостоя 50 см и более суточные максимальные и минимальные температуры смещаются на его поверхность. Число заморозков на почве всегда больше, чем в воздухе, однако иней ложится на поверхность травы. С началом осенних заморозков

эта особенность нижнего яруса растительности становится особенно важной для живущих здесь зверьков (Башенина, 1977).

В осеннем сезоне выделяют также три фазы:

1. Становление осени
2. Поздняя осень
3. Предзимье.

Граница между первой и второй определяется по устойчивому переходу средней суточной температуры через 5 °С, а между второй и третьей – по дате появления первого неустойчивого снежного покрова, устойчивый в южной части области устанавливается 30–31 октября и удерживается 176–182 дня (Климат Томска, 1982). При этом имеет значение, на какую землю падает снег: если на незамерзшую, то при его таянии воды проходят в глубину, тогда как на мерзлой почве образуется ледяная корка, лишаящая грызунов доступа к корму (Башенина, 1977).

Из всего выше сказанного ясно, что выживание полёвок зависит прежде всего, от длительности весны и осени, но свои коррективы может вносить растительность, изменяя микроклимат среды обитания грызунов, а также являясь основным кормом.

Поскольку Томская обл. входит в состав двух природных зон – тайги и лесостепи-флора её весьма разнообразна. Для этих зон описано 920 видов растений, принадлежащих к 406 родам и 99 семействам. По количеству видов самыми крупными являются следующие (Евсеева, 2001):

Сем. Сложноцветные 32 вида

Сем. Злаки 36 видов

Сем. Осоковые 40 видов

Сем. Розоцветные 40 видов

Сем. Лютиковые 43 вида

Сем. Гвоздичные 55 вида

Сем. Крестоцветные 65 видов

Сем. Норичниковые 78 видов

Сем. Губоцветные 94 вида

Сем. Бобовые 28 видов

Виды перечисленных семейств составляют 56,5 % всей флоры области.

Зональным типом растительности является равнинная полидоминантная тайга с доминированием в южных районах области пихты сибирской. В большинстве лесных сообществ присутствует осина и берёза. На песчаных отложениях распространены сосновые леса, нередко с присутствием лиственницы сибирской.

Положение области на стыке лесостепи и тайги Западно-Сибирской равнины с горно-таёжными лесами Кузнецкого Алатау определяет также богатство и разнообразие животного мира. На территории Томской области зарегистрировано (Евсеева, 2001):

1420 видов насекомых

89 видов паукообразных

32 вида рыб

62 вида млекопитающих

322 вида птиц

5 видов земноводных

4 вида пресмыкающихся.

Биология исследуемых видов

Род Лесные полевки – *Myodes*

Класс Млекопитающие – Mammalia

Отряд Грызуны – Rodentia

Подотряд Мышеобразные – Myomorpha

Надсемейство Мышиные – Muroidea

Семейство Хомякообразные – Cricetidae

Подсемейство Полевки – Microtinae

Род Лесные полевки – *Myodes*

Размеры лесных полевок средние. Длина тела мелких видов до 115 мм, крупных – до 130 мм. Глаза и наружное ухо сравнительно крупные, заметно крупнее, чем у большинства серых полевок. Губы не обрастают резцовый отдел черепа, и резцы не изолированы от ротовой полости. Хвост округлый в сечении; длина его если и превышает половину длины туловища, то незначительно. Чаше он покрыт сравнительно редкими волосами, через которые видны одевающие его роговые чешуйки. Третий палец передней конечности длиннее четвертого; на задней эта разница меньше, и они примерно равновелики. Задняя ступня и пальцы без окаймления из щетинистых волос. Подошвы голые или слабо обволосенные в их пяточном отделе; подошвенные бугорки развиты. Окраска верхней поверхности однотонная, буровато-рыжая, иногда особенно у зверьков в зимнем меху, довольно ярких, ржаво-красных тонов. Остевые волосы сравнительно тонкие, и дифференциация волосяного покрова на ость и подшерсток слабо выражена.

Строение скелета задней конечности и ее пояса как у мало специализированных представителей полевок. В передней конечности предплечье относительно длиннее, а локтевой отросток короче, чем у других наших Microtinae; кисть сравнительно длинная (отличие от серых полевок).

Череп со сравнительно коротким лицевым отделом и широким межглазничным промежутком, уплощенным или в различной степени желобообразно углубленным в продольном направлении. Лобно-теменные и затылочный гребни не развиты, черепная капсула широкая, уплощенная. Выросты височных костей на заднем крае глазницы имеют вид небольших бугорков, направленных вперед; очертания мозговой капсулы в ее переднем отделе угловатые. Слуховые барабаны умеренной величины или несколько

увеличенные, тонкостенные, губчатая костная ткань в их полости не развита. Расстояние от задних краев резцовых отверстий до передних краев альвеол переднего верхнего коренного зуба (M^1) изменчиво. Задний край костного нёба заканчивается крышеобразно над боковыми нёбными ямками и отверстием хоанального прохода; он выпрямленный, ровный или с небольшой срединной вырезкой. Задний конец нижнего резца не заходит вверх за нижний край зубного отверстия; сочленовный отросток нижней челюсти уплощенный или слабо выпуклый в направлении наружу. Венечный отросток относительно короче, а угловой длиннее, чем у ондатры. Коренные зубы, как правило, с корнями (по крайней мере у взрослых особей), с хорошо развитыми отложениями цемента во входящих углах; строение зубов в общих чертах как у *Ondatra*. Корни M^2 у взрослых зверьков могут располагаться своими концами на ребре альвеолярной части нижнего резца, а с возрастом задний из них может сдвигаться внутрь от последней; в более слабой степени это отмечается и для переднего зуба (M^1). Коронарная длина M^1 значительно меньше таковой $M^2 - M^3$, передняя непарная петля его обычно выше, чем у ондатры, от грибовидной (чаще несколько асимметричной) до неправильно четырехугольной, вытянутой в продольном направлении.

Распространены лесные полевки в лесах умеренного и частью субтропического пояса Старого и Нового Света; достигают северных пределов лесной растительности, а также ее верхней границы; в горах Евразии от Пиренеев и западного Закавказья на западе до хребтов системы Хингана на востоке. Населяют лесные участки лесо- и луго-степи, а также пойменные леса степной зоны. В Евразии распространены к югу до северной части Пиренейского и южной Аппенинского полуостровов, в Передней Азии, западном Закавказье, Монголии, на п-ове Корея, в Японии, а также в Восточном Китае, где распространение, по-видимому, прерывистое. В Америке – к югу до Колорадо и Северной Каролины.

Лесные полевки достигают высокой численности, особенно в широколиственных и хвойно-широколиственных лесах и играют существенную роль в уничтожении и растаскивании семян деревьев и кустарников. Служат объектом питания ряда важных пушных видов хищных млекопитающих. Вредят молодым лесным посадкам и естественному подросту. Являются природными носителями возбудителей туляремии, лептоспироза, весеннее-летнего энцефалита и некоторых других трансмиссивных болезней.

Рыжая полевка – *Myodes (Clethrionomys) glareolus* (Schreber)

Рыжая полевка – мелкий грызун плотного сложения. Длина 80 – 115 мм, хвост более 50 % длины тела (4 – 6 см), длина задней ступни 16 – 18 мм. Глаза и уши мелкие. Вес 15 – 40 г.

Окраска верха ржаво-коричневая, различных оттенков, брюхо темно-серое, хвост резко двухцветный (темный сверху и беловатый снизу), покрыт короткими редкими волосами, между которыми видна чешуйчатая поверхность кожи. Бока темно-серые, светлеющие на брюшной стороне тела. Лапы и уши – серые. От красной и красно-серой полевок отличается сравнительно длинным, резко двухцветным хвостом.

Череп округлый, со слабо выраженными гребнями, межглазничное пространство не бывает на всем его протяжении желобчато углубленным. Задний верхний коренной зуб чаще всего с четырьмя зубцами с внутренней стороны. Длина верхних коренных зубов обычно менее 6 мм. 3–й верхний коренной зуб с внутренней стороны с 2, или чаще, с 3 входящими углами.

Распространение. Лесная зона от Шотландии до Турции на западе и низовьев р. Енисея и Саян на востоке. В России на север до центральных районов Кольского п-ова, Соловецких о-вов, Архангельска, и низовьев р. Печоры; в Зауралье приблизительно от 65° с. ш. граница следует к юго-востоку вдоль правобережья р. Оби и низовьев ее правых притоков. Северная граница в области Обь–Енисейского водораздела не выяснена. На востоке ареала найдена по среднему течению р. Енисея, в западной части Средне-Сибирской возвышенности, на Салаирском кряже, Алтае и Саянах. Южная граница проходит по Карпатам, островным и пойменным лесам Украины, Воронежской, Саратовской и Куйбышевской областей, через район Уральска, а в Западной Сибири совпадает с северной границей лесостепи; наиболее южные из известных сейчас местонахождений – Самарский лес на р. Днепре (Днепропетровская область), крайние западные районы Ростовской области на границе с Донецкой. Изолированное местонахождение имеется в юго-западном Закавказье (Аджаро-Имеретинский хребет).

Обитатель лесной зоны. Проникает по лесным островам в степи. Населяет все типы лесов. Зимой часто живет в скирдах, стогах и постройках человека. Вблизи границ ареала при совместном обитании с обоими следующими видами обитает на гарях, вырубках, по лесным опушкам и в лиственных лесах, особенно с богатым травяным покровом. В горных лесах найдена до высоты 1600 м над ур. м. (Саяны, Советские Карпаты). Чаще всего рыжая полевка селится в различных естественных, сравнительно открытых

убежищах в корнях пней и кочках, под выворотнями, в пустотах поваленных стволов и пр. Норы, как правило, короткие; обычно полевки чаще «минируют» толщу мха или лесной подстилки.

Питается рыжая полевка семенами кустарников, корой, почками деревьев, грибами, лишайниками и травянистыми растениями, осенью также ягодами и грибами. Если пищи недостаточно (обычно зимой) обгладывает кору молодых деревьев и кустарников. Иногда поедаются насекомые и другие беспозвоночные. На зиму может делать небольшие запасы пищи.

Активна рыжая полевка ночью и в сумерках. Ведет уединенный образ жизни.

Период размножения с марта по октябрь. Беременность длится 18 – 21 день. В течение года бывает три – четыре помета, в выводке от двух до восьми голых и слепых детенышей; в благоприятные для зимовки годы размножение может начинаться еще до стаивания снегового покрова. Уже через 2 месяца они становятся половозрелыми. Продолжительность жизни до 18 месяцев.

Рыжая полевка повреждает посадки леса, плодовые деревья, запасы овощей в складах, носитель геморрагической лихорадки. Мешает возобновлению хвойных и других пород, поедая их семена. Природный носитель возбудителей значительного числа паразитарных заболеваний, в том числе одной из форм клещевых сыпнотифозных лихорадок, весенне-летнего энцефалита, лептоспирозных заболеваний, рожистой инфекции и др.

Внутри лесных массивов может считаться полезной, так как является кормом для многих промысловых хищников: лис, куниц, горностаев, хищных птиц и других.

Географическая изменчивость и подвиды. Наблюдается развитие более ярких рыжих тонов в окраске в направлении с запада на восток и ее общее посветлетье к югу. Размеры полевок увеличиваются к востоку (на равнине) и с высотой (в Западной Европе). На востоке ареала горные формы мельче равнинных и темнее окрашены. Относительная длина зубного ряда уменьшается с севера на юг.

Описано до 15 подвидов, из них в России – 5–6.

Подвиды рыжей полевки:

1) *Clethrionomys glareolus glareolus* Schreber (1780) – окраска относительно яркая со значительной примесью красновато-рыжих тонов на спине; от Белоруссии и Смоленской области до Татарской АССР.

2) *C. g. suecicus* Miller (1909) – окраска более темная, чем у предыдущей формы, размеры несколько крупнее, чем у других подвидов; от Прибалтики по северным областям России (Мурманская, Архангельская, Ленинградская, Вологодская) до Уральского хребта и равнинной части Западной Сибири включительно.

3) *C. g. islericus* Miller (1909) – окраска верха ржаво-желтая, более светлая, чем у предыдущих форм; Молдавия, Украина, Курская, Воронежская, Саратовская, Куйбышевская области, Южный Урал и др.

4) *C. g. devius* Stroganov (1948) – окраска летнего меха спины дымчато-серая с палево-ржавым оттенком; найдена в низовьях р. Печоры.

5) *C. g. saianicus* Thomas (1911) – окраска верха относительно темная, сходная с *C. g. suecicus* Mill.; размеры несколько меньше, чем у последнего подвида; Саяны, Алтай, Салаирский кряж.

6) *C. g. ponticus* Thomas (1906) – окраска рыжей полевки верха интенсивная, серо-бурая, с коричневато-ржавым оттенком; найдена в Гурийско–Аджарском хребте к югу от г. Кутаиси; ранее была известна из нескольких пунктов Турции (Трапезунд и др.).

Красная полевка – *Myodes (Clethrionomys) rutilus*

Длина тела до 120 мм, хвоста – до 27–50 мм, обычно не более 40 мм, т. е. он значительно короче, чем у других видов лесных полевок нашей фауны. Окраска верха изменчива, но, как правило, яркая, с преобладанием красноватых или ржавых, коричнево-красных тонов, часто обособленная от серой окраски боков в виде "мантии". Хвост большей частью отчетливо, реже слабо двуцветный, на всем его протяжении густо покрыт волосами (особенно зимой), и чешуйчатый покров его кожи сквозь них не виден; на конце хвоста может образовываться подобие "кисточки".

Череп в существенных чертах сходен с черепом рыжей полевки, но имеет менее ювенильный облик. Носовые кости слабее сужены в их среднем отделе и менее крышеобразно изогнуты в переднем. Слуховые барабаны заметно менее вздуты, отчего затылочная высота черепа меньше. На коренных зубах слой эмали значительно толще, чем у рыжей полевки; их наружные и внутренние зубцы более противолежат, чем чередуются, отчего слияние противолежащих дентиновых полей выражено сильнее. Все коренные более сжаты в передне-заднем направлении.

Распространение. Лесная зона северной Евразии (от Швеции и Норвегии на западе) до западных частей Северной Америки. Вместе с древесной растительностью проникает в зону тундры и поднимается в горы до верхнего предела леса. К югу – до лесостепных районов Казахстана и Западной Сибири, горных лесов северной Монголии, Северо-Восточного Китая, п-ова Корея и северной Японии. В России – от Кольского п-ова до Чукотского и Камчатки, побережий Охотского и Японского морей и некоторых островов (Командорские, Курильские, Шантарские, Сахалин). К югу и западу – до Сортавальского района Карелии, верховьев р. Волги (окрестностей г. Ржева), оз. Ильмень, северной части Мордовской, северо-восточных частей Татарской АССР, Южного Урала, Кустаная и Целинограда. Южная граница охватывает Казахское нагорье (к югу до гор Отрау), поднимается к Семипалатинску и следует по р. Иртышу до р. Курчума, Курчумского хребта и далее к востоку до государственной границы России. Изолированное местонахождение известно на территории Жигулей.

Биология и хозяйственное значение. Наиболее многочисленна красная полевка в хвойных и хвойно-широколиственных лесах Сибири, но встречается также и в лиственных лесах пойм и мелколиственных лесах водораздельных пространств Западной Сибири, включая и островные леса лесостепи. Селится также на приусадебных землях,

среди зеленых массивов городов (в Сибири), в хозяйственных и жилых постройках, включая и городские (Якутск).

Образ жизни сходен с таковым европейской лесной полевки. Активны в основном ночью, но иногда и днем, особенно весной и осенью. Очень подвижны, регулярно обходят свой индивидуальный участок, проходя за ночь от 60 до 150 м. Строят гнезда в неглубоких норах, трухлявых пнях, под корнями.

Зимой обгрызает кору, порой забираясь выше поверхности снега. Предпочитает кору осин, обгладывая иногда за зиму крупные упавшие деревья. Иногда забираются на деревья, где поедают бородастые лишайники. Местами делает большие запасы ягод.

Период размножения сильно растянут, порой начинается еще до схода снега и продолжается до поздней осени. В год до четырех выводков (на севере и в высокогорьях обычно один–два), в одном выводке может быть до одиннадцати детенышей, чаще по пять–шесть.

На приусадебных землях приносит вред огородным и другим сельскохозяйственным культурам; в постройках повреждает различные продукты. Вместе с бурундуком и азиатской лесной мышью является основным истребителем кедровых орехов в лесной подстилке. Природный носитель вируса весенне–летнего энцефалита. Один из важных источников питания промысловых хищников семейства куньих. В некоторых районах – носители геморрагической лихорадки.

Географическая изменчивость и подвиды. Географическая изменчивость красной полевки особенно отчетливо выражена в окраске: в направлении с запада на восток в ней появляются более яркие, ржаво–красные тона, особенно в окраске более пышного и густого, чем у западных зверьков, зимнего меха. В то же время по направлению к востоку и северо–востоку эта окраска занимает более узкую зону спины («мантия»); те же ржаво–красные тона распространяются на верхнюю поверхность хвоста, а нижняя приобретает желтоватый оттенок. Наиболее темно и тускло окрашены полевки из южных районов области распространения (Казахстан). Хвост у восточных форм короче, чем у западных.

Известно до 15 подвидов, из них для фауны России – 10.

1. *C. r. rossicus* Dukelsky, 1928 (*C. r. uralensis* Koljushev, 1936 et Vinogradov, 1928). Один из некрупных, но наиболее темноокрашенных подвидов; окраска верха с преобладанием красно–коричневых тонов. Распространение: Кольский п–ов, европейский и приобский Север, включая Гыданский п–ов и низовья р. Таз, Уральский хр.

2. *C. r. rutilus* Pallas, 1779. Окраска сравнительно светлая, ржаво–коричневая. Распространение: Зап. Сибирь, включая Салаирский кряж, Кузнецкий хр., Приалтайскую степь и Алтай до Прибайкалья, Вост. Казахстан; Сев.–Зап. Монголия.

3. *C. r. lategriseus* Argyropulo et Afanassiev, 1939. Крупный, темноокрашенный подвид; "мантия" узкая, рыжевато–коричневая, серый цвет боков далеко заходит на спину; хвост резко двуцветный. Распространение: Сев. Казахстан, Казахский мелкосопочник.

4. *C. r. vinogradovi* Naumov, 1933. Окраска яркая, ржаво–рыжевато–красная; хвост относительно короткий. Распространение: долина р. Таз, часть среднего и нижнего течения Енисея, долины рек Нижняя Тунгуска, Хатанга, район верховьев р. Вилуй.

5. *C. r. jacutensis* Vinogradov, 1927. Крупнее предыдущего подвида, также короткохвостый, окраска верха ярче, с более насыщенными красноватыми тонами, бока огненно–желтые. Череп широкоскулый, с глубокими вдавлениями на лобных костях. Распространение: центральные районы Якутии к западу и югу от Верхоянского хр., низовья р. Лена.

6. *C. r. jochelsoni* J. Allen, 1903. "Мантия" ржаво–коричневато–охристая, бока и щеки серо–охристо–желтоватые; хвост короче, чем у других подвидов; зимняя шерсть чрезвычайно длинная. Вдавления на лобных костях слабее, чем у предыдущего. Распространение: долины рек Колыма, Индигирка, Анадырский р–н, возможно, Камчатка и о. Медный.

7. *C. r. amurensis* Schrenck, 1859 (*C. r. rjabovi* Beljaeva, 1953). Окраска верха либо интенсивно темно–бурая (у темноокрашенных особей), либо более ржаво–красноватая (у светлоокрашенных), чем у предыдущего подвида. Хвост покрыт более короткими, чем у других подвидов, волосами. На лингвальной стороне заднего верхнего коренного зуба (М3) часто имеется пятый зубец. Распространение: Амурская обл., Хабаровский и Приморский края, Шантарские о–ва; Сев.–Вост. Китай, п–ов Корея.

8. *C. r. baicalensis* Ognev, 1924. Окраска сходна с таковой номинативного подвида, но размеры существенно крупнее. Распространение: Прибайкалье, Забайкалье; Сев.–Вост. Монголия.

9. *C. r. mikado* Thomas, 1905. Мелкий, темноокрашенный. Распространение: о. Сахалин; Япония (о. Хоккайдо).

Красно-серая полевка – *Myodes (Clethrionomys) rufocanus*

Длина тела до 130 мм, хвоста – до 44 мм, у островных форм, соответственно, до 202 мм и 65 мм. Окраска верха, боков и щек темная, буровато–серая, и ржаво–коричневый цвет в виде узкой "мантии" занимает лишь среднюю часть спины и верхнюю поверхность головы. У зверьков из Вост. Сибири и Дальнего Востока рыжие тона более яркие. На о. Кунашир встречаются зверьки с очень темной, почти черной окраской верха. Хвост покрыт сравнительно короткими волосами. Граница ржавого и серого цветов очень резкая, причем на морде рыжий цвет образует четкий треугольник.

Череп крупный, угловатый, с хорошо выраженными продольными возвышениями на межглазничном промежутке и желобообразным углублением между ними. Толщина эмалевого слоя сравнительно невелика (как у рыжей полевки), зубцы заостренные, корни закладываются сравнительно поздно (в 7–8 месяцев, позднее только у *C. sikotanensis Tokuda*). На лингвальной стороне заднего верхнего коренного зуба 3, в редких случаях 4 зубца. В кариотипе, в отличие от рыжей и красной полевки, Y–хромосома не метацентрическая, а тело– или субтелоцентрическая.

Распространение – преимущественно горнотаежные районы, от Норвегии и Кольского п–ова до побережья дальневосточных морей (близкие виды – на севере Северной Америки). К югу до Курильских о–вов, Сахалина, Восточного и Юго–Восточного Китая, п–ова Корея и Японии (от Хоккайдо до Кюсю). В равнинной тайге центральных областей Сибири редка, придерживается в основном хорошо дренированных береговых районов, и, возможно, распространение здесь в ряде мест является прерывистым. Южная граница в пределах европейской части России и Западной Сибири выяснена недостаточно: от Кольского п–ова она резко опускается на юго–восток, достигая Сортавальского района Карелии, Горьковской области и Южного Урала. Широко распространена в Алтайско–Саянской горной стране, центральной Якутии, на крайнем северо–востоке Сибири и в южных частях Дальнего Востока.

Наиболее высокой численности красно–серая полевка достигает в горнотаежной зоне, где на значительных пространствах Южной Сибири вместе с красной полевкой является массовым видом грызунов. Охотно заселяет заросшие и зарастающие каменные россыпи. Глубоко проникает в равнинную и горную тундры. Предпочитает пользоваться естественными убежищами, но иногда роет норы, в частности на болотистых участках, где обитает вместе с полевкой–экономкой. Строят гнезда в трухлявых пнях, под корнями. Способность к лазанью выражена не сильнее, чем у красной полевки.

В отношении питания наиболее зеленоядный вид из числа рыжих полевых нашей фауны. В зимнее время основу питания составляют веточки и почки ягодных кустарничков (особенно черники) и некоторых лиственных пород (рябина, осина, ивы, полярная березка), а мхи и лишайники играют подчиненную роль. С началом вегетации в пищу начинают преобладать зеленые части растений, осенью и в начале зимы – ягоды.

Активны в основном ночью, но иногда и днем, особенно весной и осенью. Очень подвижны, регулярно обходят свой индивидуальный участок.

Взрослые самки начинают размножаться с апреля (после депрессии численности – с мая); весь период размножения продолжается 5–5.5 месяцев. За это время они успевают принести 3–4, а зверьки первого и, отчасти, второго пометов в благоприятные годы также могут дать 1–2 выводка. У старых самок число молодых в первом помете чаще всего 4–8, во втором – 3–7.

Значение в жизни леса то же, что и других видов лесных полевых. Красно-серая полевка – природный носитель вируса японского энцефалита, один из основных объектов питания промысловых хищных.

Географическая изменчивость проявляется в расширении области, занятой рыжей спинной «мантией», а также в укорочении хвоста в направлении с запада на восток; островные дальневосточные формы более длиннохвосты, чем обитающие на континенте. Изменчивость в строении черепа не изучена. Описано до 10 подвидов, из них в России – 4.

1. *C. r. rufocanus* Sundevall, 1846. Бока и щеки аспидно-серые, рыжая "мантия" на спине узкая. Распространение: Кольский п-ов, северо-восток европейской части России; Норвегия, Швеция, Сев. Финляндия.

2. *C. r. ircutensis* Ognev, 1924 (*C. r. arsenjevi* Dukelsky, 1928). Рыжая "мантия" заходит на бока и щеки, где заметна примесь желтоватого цвета. Распространение: Алтай, Саяны, Прибайкалье и Забайкалье, Амурская обл., Хабаровский кр., Приморье.

3. *C. r. smithi* Thomas, 1905 (*C. r. bromleyi* Kostenko – *nomen nudum*). Окраска верха несколько темнее, чем у предыдущего подвида, хвост длиннее. Встречаются меланистические особи. Распространение: острова Шантарские, Южн.

Курильские, Сахалин, Япония.

4. *C. r. wosnessenkii* Poljakov, 1881 (*C. r. kolyomensis* Ognev, 1922). Окраска верха светлее, чем у предыдущих, бока и щеки серые, хвост короче и гуще покрыт волосами. Распространение: долина Колымы, Анадырский р-н, Камчатка, Сев. Курилы.

1. Видовые и половые различия краниометрических показателей

Согласно описаниям видов, приведенных в определителях, где виды описываются на основе экземпляров с типовых территорий, красная и рыжая полевки характеризуются примерно одинаковыми размерами тела и черепа, тогда как красно-серая – это более крупное животное (Громов, 1977; Громов, Ербаева, 1995). Наличие полового диморфизма в размерах тела, а соответственно и черепа, у грызунов, как правило, связывают с видовыми особенностями репродуктивной стратегии. Считается, что наиболее сильно половой диморфизм (с более крупными самцами) выражен у видов с полигинией или факультативной моногамией, затем в порядке убывания различий следуют виды с промискуитетной системой спаривания и облигатной моногамией (Boonstra, Gilbert, Krebs, 1993). Исследования, проведенные на двух видах беличьих (*Sciurus vulgaris* и *Marmota flaviventris*) не выявили полового диморфизма в размерах и пропорциях черепа (Cardini, Tongiorgi, 2003; Canady et al., 2015). Авторы объясняют это наличием индивидуальных участков и необходимостью их защиты у животных обоего пола. Вместе с тем, у полевки экономки (*Microtus oeconomus*) был выявлен половой диморфизм в размерах черепа, который появляется и усиливается в старших возрастных группах животных (Balciuskas, Balciauskiene, 2011).

Для оценки видовых и половых различий в размерах и пропорциях черепа использовали двухфакторный дисперсионный анализ с факторами «вид» и «пол особи». Исследование рассматриваемых краниометрических признаков показало наличие значимых межвидовых различий ($F_{(2,919)} = 21.6 - 2284.7, p < 0.001$) по всем рассматриваемым показателям. Влияние пола особи, а также совместное влияние этих факторов так же было значимым для большей части признаков: ($F_{(1,919)} = 4.5 - 13.2, p < 0.03 - 0.001$), кроме ИДЛЧ, ИМП, СШ и ДВЗР и ($F_{(2,919)} = 4.7 - 10.4, p < 0.01$), кроме ИДЛЧ, МШ, ВЧ, ДВЗР, соответственно. Более детальный анализ с использованием LSD-теста показал, что все оцениваемые показатели, кроме ДВЗР были минимальны ($p < 0.01$) у рыжей полевки (табл. 1). Длина верхнего зубного ряда и у самцов и у самок рыжей полевки значительно превосходила аналогичный параметр красной ($p < 0.01$). Несомненно, полученные результаты связаны с различиями в характере питания этих видов. Зависимость ряда краниометрических показателей от характера питания животных была показана ранее и для других видов (Koyabu et al., 2009). Большая по сравнению с красной полевкой длина зубного ряда была обнаружена в ходе анализа краниометрических данных из 14 различных точек ареалов этих двух видов (Андреева, 2008). Автор также связывает эти различия с большей зеленоядностью рыжей полевки. Интересно отметить, что автор,

на основе анализа своих данных, говорит о значимо более крупных размерах черепа у рыжей полевки по сравнению с красной. Можно предположить, что различия

Таблица 1. Средневидовые размеры краниометрических признаков трех видов лесных полевок

признак	Красная полевка		Рыжая полевка		Красно-серая полевка	
	самцы	самки	самцы	самки	самцы	самки
Кондилобазальная длина черепа	21,73#	21,66#	21,0#	21,14#	24,23*	23,69*
Длина лицевой части	12,43#	12,37#	11,95#	12,03#	14,94*	13,91*
Длина мозговой части	9,35#	9,29#	9,05#	9,09#	10,13*	9,83*
Скуловая ширина	11,88#	11,87#	11,53#	11,62#	13,47*	13,24*
Межглазничная ширина	3,79#	3,77#	3,45#	3,42#	3,75	3,72
Ширина мозговой капсулы	10,66#	10,61#	10,23#	10,3#	11,81*	11,63*
Высота черепа	6,86#	6,81#	6,5#	6,49#	7,26*	7,16*
Длина верхнего зубного ряда	4,69#	4,68#	4,95#	5,0#	5,98	5,96

* - наличие межполовых различий

- наличие межвидовых различий между красной и рыжей полемками

в полученных результатах связаны с тем, что у автора подавляющая часть материала была собрана на территории Европейской части России, являющейся зоной оптимума для рыжей полевки и периферией ареала красной. Это предположение подтверждается выявленной географической изменчивостью абсолютных размеров черепа рыжей полевки, проявляющейся в уменьшении этого показателя с запада на восток (Андреева, 2008). В целом наличие географической изменчивости в размерах тела у животных это широко распространенное явление, обычно хорошо объясняемое с точки зрения правила Бергмана. В частности, увеличение размера особей северных популяций по сравнению с южными описано для рыжей полевки (Yoccoz, Hansson, Ims, 2000) и темной (Hansson, Jaarola, 1989) в европейской части континента. В то же время считается, что размеры тела грызунов зависят также от степени оптимальности условий среды (Башенина, 1977). Выявленные нами видовые различия между рыжей и красной полемкой, несомненно обусловленные уменьшением размеров тела первого вида на восточной периферии ареала подтверждают это правило.

Как и следовало ожидать, все размерные показатели (кроме межглазничной ширины) черепа красно-серых полевок, как в целом более крупного вида (Громов, 1977; Громов, Ербаева, 1995), значительно превышали аналогичные показатели двух других видов ($p < 0.01$). Кроме того, проведенное для каждого вида межполовое сравнение выявило различия в размерах и пропорциях черепа самцов и самок только у красно-серой полевки, у которой самцы характеризовались большими по сравнению с самками ($p < 0.01$) размерами КБДЧ, ДЛЧ, ДМЧ, СШ, ШМК и ВЧ (табл. 1). Наличие межполовых различий большей части промеров черепа при отсутствии различий в индексированных показателях

– ИДЛЧ, ИМП, говорит о том, что увеличение размеров черепа самцов красно–серой полевки происходит с сохранением основных пропорций черепа.

Наличие полового диморфизма, выявленного нами у красно-серой полевки и показанного для полевки-экономки (Balčiauskas, Balčiauskiene, 2011), на наш взгляд, может быть обусловлено сходством пространственно-этологической структуры их популяций, представленной системой матрикластеров – сильно перекрывающихся индивидуальных участков близкородственных самок, в то время, как структура популяции рыжей и, особенно, красной полевок носит иной характер, представляя собой систему слабо перекрывающихся индивидуальных участков (Кравченко, 2008; Громов, 2008).

1.1 Возрастная динамика видовых различий

Выявленные в ходе наших исследований межвидовые, а у красно-серой полевки межполовые различия, полученные при использовании средневидовых данных, оставляют открытым вопрос – на каком этапе онтогенеза формируются эти различия. Литературные данные говорят о том, что возрастные изменения краниометрических показателей не всегда обусловлены только увеличением размеров черепа. Так у сурков (*Marmota flaviventris*), было показано, что в ходе онтогенеза происходит изменение пропорций черепа, связанное с этолого-экологическими особенностями отдельных возрастных групп (Cardini, Tongiorgi, 2003). Возрастное изменение пропорций черепа связано с тем, что различные его структуры формируются на разных этапах онтогенеза и могут иметь разные продолжительность и скорость роста, зависящие от многих факторов (Рэфф, Кофмен, 1986). На мелких мышевидных грызунах, имеющих сезонные генерации, отличающиеся скоростью роста, было показано, что большие значения высоты черепа, межглазничной ширины и меньшие – длины зубного ряда и скуловой ширины это результат быстрого роста полевок, тогда как у медленно растущих особей формируются обратные пропорции (Шварц, 1980; Фалеев, 1982; Ковалева, Фалеев, 1994).

В ходе анализа нашего материала, особый интерес представляло сравнение возрастной динамики размеров и пропорций черепа у красной и рыжей полевок. Этот интерес обусловлен территориальными особенностями изменчивости их краниометрических показателей, описанными выше. Сравнение размеров и пропорций черепа у этих видов в отдельных возрастных группах показало, что в наименьшей степени межвидовые различия выражены в 20-ти дневном возрасте (табл. 2). Несмотря на наличие различий по большинству промеров черепа, отсутствие их по всем индексированным показателям говорит о том, что, отличаясь от красной полевки в целом более мелкими размерами, детеныши рыжей полевки при окончании молочного вскармливания имеют практически такие же пропорции черепа. Вместе с тем, отсутствие различий по ширине мозговой камеры и длине верхнего зубного ряда свидетельствует о том, что череп рыжей полевки характеризуется несколько большими относительными размерами этих показателей. В возрасте 40-ка дней видовые особенности становятся более заметны (табл. 3): появляются различия по индексу межглазничной ширины, ширине мозговой капсулы и длине верхнего зубного ряда. Появление этих различий после выхода из гнезда, вероятно обусловлено с одной стороны ускоренным ростом в ширину мозговой камеры и межглазничного промежутка у красной полевки, с другой – быстрым увеличением длины зубного ряда у рыжей полевки. В ходе дальнейшего развития межвидовые различия становятся еще более заметными: после 40-ка дней у красной полевки ускоряется рост

Таблица 2. Значение краниометрических показателей лесных полевок в возрасте 20 дней (КП – красная полевка, РП – рыжая, КСП – красно-серая)

признаки	виды	Месяц рождения			
		Май M±SE, (мм)	Июнь M±SE, (мм)	Июль M±SE, (мм)	Август M±SE, (мм)
Кондилобазальная длина черепа	КП	20,99±0,20 (4) *	20,66±0,15 (3,4)	20,74±0,11 (4)	20,96±0,22 (4)
	РП	20,16±0,25 (2,3)	19,44±0,25 (1)	19,43±0,25 (1)	20,00±0,21 (1,2)
	КСП♂♂	22,73±0,27 (6)	22,40±0,37 (5,6)	22,00±0,46 (5,6)	21,80±0,32 (5)
	КСП♀♀	22,81±0,25 (6)	22,80±0,65 (5,6)	22,54±0,20 (5,6)	22,50±0,65 (5,6)
Индекс черепа	КП	0,25±0,003 (3,4)	0,25±0,002 (4)	0,25±0,001 (4)	0,25±0,003 (4)
	РП	0,25±0,003 (4)	0,25±0,003 (4)	0,25±0,003 (3,4)	0,26±0,003 (4,5)
	КСП♂♂	0,23±0,004 (1)	0,25±0,005 (2,3,4)	0,27±0,006 (5)	0,25±0,004 (4,5)
	КСП♀♀	0,24±0,003 (1,2)	0,25±0,009 (2,3,4,5)	0,25±0,003 (4,5)	0,23±0,009 (1,2,3)
Длина лицевой части	КП	11,96±0,11 (3)	11,91±0,09 (3)	11,87±0,06 (3)	11,89±0,13 (3)
	РП	11,47±0,14 (2)	11,07±0,14 (1)	11,27±0,14 (1,2)	11,49±0,12 (2)
	КСП♂♂	13,33±0,15 (4)	13,10±0,27 (4)	12,85±0,27 (4)	12,92±0,19 (4)
	КСП♀♀	13,39±0,14 (4)	13,40±0,38 (4)	13,20±0,11 (4)	13,50±0,38 (4)
Индекс ДЛЧ	КП	0,57±0,003 (1)	0,58±0,002 (2,3,4)	0,57±0,001 (1,2,4)	0,57±0,003 (1)
	РП	0,57±0,003 (1,2)	0,57±0,003 (1,2)	0,58±0,003 (3,5)	0,58±0,003 (1,2,3,4)
	КСП♂♂	0,59±0,004 (5,6)	0,59±0,006 (6)	0,58±0,006 (3,4,5,6)	0,59±0,004 (6)
	КСП♀♀	0,59±0,003 (5,6)	0,59±0,008 (3,4,5,6)	0,59±0,003 (5,6)	0,66±0,008 (7)
Длина мозговой части	КП	9,05±0,11 (4,5)	8,75±0,09 (2,3,6)	8,89±0,06 (3,4,6)	9,15±0,12 (4,5)
	РП	8,61±0,14 (1,2,3)	8,36±0,14 (1)	8,29±0,14 (1)	8,48±0,12 (1,2)
	КСП♂♂	9,53±0,15 (7)	9,33±0,21 (5,7)	9,15±0,26 (3,4,5,6,7)	9,05±0,19 (3,4,5,6)
	КСП♀♀	9,53±0,14 (7)	9,04±0,37 (4,5,6,7)	9,35±0,11 (5,7)	9,00±0,37 (1,2,3,4,5,6,7)
Скуловая ширина	КП	11,82±0,11 (4)	11,54±0,08 (3)	11,48±0,06 (3)	11,49±0,12 (3)
	РП	11,41±0,14 (2,3)	11,04±0,14 (1,2)	10,81±0,14 (1)	10,90±0,12 (1)
	КСП♂♂	12,88±0,15 (6,7)	12,97±0,21 (6,7)	12,20±0,26 (4,5)	12,18±0,18 (4)
	КСП♀♀	13,01±0,14 (7)	13,30±0,36 (6,7)	12,63±0,11 (5,6)	12,50±0,36 (4,5,6,7)
Межглазничная ширина	КП	3,89±0,05 (3,5)	3,70±0,04 (2,4)	3,76±0,03 (2,4)	3,78±0,05 (2,3,4)
	РП	3,37±0,06 (1)	3,41±0,06 (1)	3,41±0,06 (1)	3,44±0,05 (1)
	КСП♂♂	3,68±0,07 (2,4)	4,00±0,09 (5)	3,60±0,11 (1,2)	3,68±0,08 (2,4)
	КСП♀♀	3,76±0,06 (2,3,4)	4,00±0,16 (3,4,5)	3,76±0,05 (2,3,4)	3,60±0,16 (1,2,3,4)
Индекс МШ	КП	0,19±0,002 (5)	0,18±0,002 (4)	0,18±0,001 (4,5)	0,18±0,003 (4,5)
	РП	0,17±0,003 (1,2)	0,18±0,003 (3,4)	0,18±0,003 (3,4)	0,17±0,002 (2,3)
	КСП♂♂	0,16±0,003 (1)	0,18±0,004 (3,4,5)	0,16±0,005 (1,2)	0,17±0,004 (1,2,3)
	КСП♀♀	0,17±0,003 (1,2)	0,18±0,008 (1,2,3,4,5)	0,17±0,002 (1,2)	0,18±0,008 (1,2,3,4,5)
Ширина мозговой капсулы	КП	10,49±0,10 (1)	10,37±0,07 (1)	10,41±0,05 (1)	10,52±0,11 (1,2)
	РП	9,97±0,12 (1)	9,81±0,12 (1)	9,74±0,12 (1)	9,82±0,10 (1)
	КСП♂♂	11,37±0,13 (4,5)	11,37±0,18 (4,5)	11,00±0,23 (3,4,5)	11,00±0,16 (4)
	КСП♀♀	11,41±0,12 (5)	11,30±0,32 (4,5)	11,29±0,10 (4,5)	11,50±0,32 (4)
Высота черепа	КП	7,01±0,08 (4,5,6,8)	7,01±0,06 (5,6,8)	6,85±0,04 (4)	6,82±0,08 (3,4,5)
	РП	6,30±0,09 (1)	6,63±0,09 (2,3)	6,51±0,09 (1,2)	6,57±0,08 (2)
	КСП♂♂	7,58±0,10 (9)	6,9±0,14 (3,4,5,6)	7,35±0,18 (7,8,9)	7,37±0,12 (7,9)
	КСП♀♀	7,21±0,09 (6,7,8)	7,00±0,25 (2,3,4,5,6,7,8)	7,30±0,08 (7)	7,50±0,25 (7,8,9)
Индекс ВЧ	РП	0,33±0,005 (3,4,5)	0,34±0,003 (4,6)	0,33±0,002 (3,5)	0,33±0,005 (1,2,3)
		0,31±0,006 (1)	0,34±0,006 (4,5,6)	0,34±0,006 (3,4,5,6)	0,33±0,006 (2,3,4,5)
	КСП♂♂	0,34±0,006 (3,4,5)	0,31±0,009 (1)	0,33±0,010 (1,2,3,4,5,6)	0,34±0,007 (3,4,5,6)
	КСП♀♀	0,32±0,006 (1,2)	0,31±0,014 (1,2,3)	0,32±0,005 (1,2,3)	0,37±0,015 (6)
Длина верхнего зубного ряда	КП	4,63±0,10 (1,2)	4,56±0,07 (1)	4,63±0,05 (1)	4,65±0,11 (1,2)
	РП	4,91±0,12 (2,3)	4,61±0,12 (1,2)	4,80±0,12 (1,2,3)	5,00±0,10 (3)
	КСП♂♂	5,80±0,13 (4,5)	5,63±0,18 (4,5)	5,75±0,23 (4,5)	5,45±0,16 (4)
	КСП♀♀	5,86±0,12 (5)	5,70±0,32 (4,5)	5,87±0,10 (5)	6,00±0,32 (4,5)
Индекс ДВЗР	КП	0,22±0,004 (1,3)	0,22±0,003 (1)	0,22±0,002 (1,3)	0,22±0,005 (1,3)
	РП	0,24±0,005 (2,4)	0,24±0,005 (2)	0,25±0,005 (2,4,5)	0,25±0,005 (2,4,5)
	КСП♂♂	0,26±0,006 (4,5)	0,25±0,008 (2,4,5)	0,26±0,010 (4,5,6)	0,25±0,007 (2,4,5)
	КСП♀♀	0,26±0,005 (4,5)	0,25±0,014 (2,3,4,5)	0,26±0,004 (5)	0,29±0,014 (6)

* - в скобках указаны гомогенные группы по LSD-тесту. Одинаковыми цифрами обозначены средние значения признака, не различающиеся по критерию LSD ($p < 0.05$).

Таблица 3. Значение краниометрических показателей лесных полевок в возрасте 40 дней (КП – красная полевка, РП – рыжая, КСП – красно-серая)

признаки	виды	Месяц рождения			
		Май M±SE, (мм)	Июнь M±SE, (мм)	Июль M±SE, (мм)	Август M±SE, (мм)
Кондилобазальная длина черепа	КП	21.67+0.13(3,4)	21.82+0.10(4)	21.78+0.08(4)	21.44+0.14(2,3)
	РП	21.08+0.21(1,2)	20.85+0.11(1)	20.92+0.12(1)	21.04+0.13(1)
	КСП ♂	24.83+0.20(8)	24.69+0.13(7,8)	23.99+0.13(6)	24.15+0.26(6,7)
	КСП ♀	24.04+0.24(5,6)	24.18+0.12(6)	23.59+0.12(5)	23.72+0.28(5,6)
Индекс черепа	КП	0.24+0.002(2,3)	0.24+0.001(2,3,4)	0.25+0.001(5)	0.24+0.002(2,3,4,5)
	РП	0.24+0.003(2,3,4,5)	0.24+0.002(2,3)	0.25+0.002(5,6)	0.25+0.002(4,5)
	КСП ♂	0.23+0.003(1)	0.24+0.002(1,2)	0.24+0.002(3,4,5)	0.24+0.003(2,3,4,5)
	КСП ♀	0.25+0.003(6)	0.25+0.002(4,5)	0.24+0.002(4,5)	0.25+0.004(5,6)
Длина лицевой части	КП	12.38+0.08(3,4)	12.42+0.06(4)	12.46+0.05(4)	12.18+0.09(2,3)
	РП	11.93+0.13(1,2)	11.87+0.07(1)	11.87+0.08(1)	12.04+0.08(1,2)
	КСП ♂	14.54+0.12(7)	14.57+0.08(7)	14.07+0.08(6)	14.33+0.16(6,7)
	КСП ♀	14.10+0.15(5,6)	14.17+0.07(6)	13.83+0.08(5)	13.93+0.20(5,6)
Индекс ДЛЧ	КП	0.57+0.002(1,2)	0.57+0.001(1,2)	0.57+0.001(2)	0.57+0.002(1,2)
	РП	0.57+0.003(1,2)	0.57+0.002(1,2)	0.57+0.002(1)	0.57+0.002(1,2)
	КСП ♂	0.59+0.003(3,4)	0.59+0.002(3,4)	0.59+0.002(3,4)	0.59+0.004(4)
	КСП ♀	0.59+0.003(3,4)	0.59+0.002(3)	0.59+0.002(3,4)	0.59+0.004(3,4)
Длина мозговой части	КП	9.32+0.07(2)	9.38+0.05(2)	9.34+0.04(2)	9.30+0.07(2)
	РП	9.19+0.11(1)	8.97+0.06(1)	9.02+0.06(1)	8.99+0.07(1)
	КСП ♂	10.39+0.10(7)	10.21+0.07(5,7)	10.00+0.07(5,6,7)	10.22+0.13(5,6,7)
	КСП ♀	9.84+0.12(3,4)	10.05+0.06(4,5,6)	9.79+0.06(3,4,5,6)	10.04+0.14(3,4,5,6)
Скуловая ширина	КП	12.03+0.07(2)	11.94+0.06(2)	11.94+0.05(2)	11.48+0.08(1)
	РП	11.57+0.12(1)	11.50+0.06(1)	11.49+0.07(1)	11.57+0.08(1)
	КСП ♂	13.88+0.11(6)	13.60+0.08(5)	13.28+0.07(3,4)	13.50+0.14(4,5)
	КСП ♀	13.41+0.13(3,4,5)	13.54+0.07(5)	13.17+0.07(3)	13.20+0.16(3,4)
Межглазничная ширина	КП	3.81+0.04(5,6,7)	3.86+0.03(6)	3.84+0.02(6)	3.69+0.04(3,4)
	РП	3.53+0.06(1,2)	3.48+0.03(1)	3.53+0.03(1)	3.47+0.04(1)
	КСП ♂	3.88+0.06(6)	3.74+0.04(3,4,5,7)	3.67+0.04(2,3)	3.72+0.07(2,3,4,5,6,7)
	КСП ♀	3.87+0.07(6,7)	3.78+0.03(4,5,6,7)	3.71+0.03(3,4,5)	3.64+0.08(1,2,3,4,5)
Индекс МШ	КП	0.18+0.002(7)	0.18+0.001(7)	0.18+0.001(7)	0.17+0.002(6,7)
	РП	0.17+0.003(4,5,6)	0.17+0.002(4,5,6)	0.17+0.002(5,6)	0.17+0.002(4,5)
	КСП ♂	0.16+0.003(1,2,3)	0.15+0.002(1)	0.15+0.002(1,2)	0.15+0.004(1,2,3)
	КСП ♀	0.16+0.003(3,4)	0.16+0.002(1,2,3)	0.16+0.002(2,3)	0.15+0.004(1,2,3)
Ширина мозговой капсулы	КП	10.70+0.06(2)	10.64+0.05(2)	10.70+0.04(2)	10.32+0.07(1)
	РП	10.23+0.10(1)	10.26+0.06(1)	10.30+0.06(1)	10.24+0.07(1)
	КСП ♂	12.10+0.10(6)	11.92+0.07(5,6)	11.83+0.07(4,5)	11.78+0.13(3,4,5,6)
	КСП ♀	11.74+0.12(3,4,5)	11.73+0.06(3,4)	11.68+0.06(3,4)	11.50+0.14(3)
Высота черепа	КП	6.81+0.05(2,3)	6.83+0.04(2,3)	6.89+0.03(3)	6.77+0.05(2)
	РП	6.52+0.08(1)	6.52+0.04(1)	6.47+0.04(1)	6.50+0.05(1)
	КСП ♂	7.30+0.07(5)	7.32+0.05(5)	7.26+0.05(5)	7.33+0.09(5)
	КСП ♀	7.20+0.09(4,5)	7.24+0.04(5)	7.10+0.04(4)	7.26+0.10(4,5)
Индекс ВЧ	КП	0.31+0.002(6,7)	0.31+0.002(4,6,7)	0.32+0.001(7)	0.32+0.003(6,7)
	РП	0.31+0.004(3,4,5,6,7)	0.31+0.002(4,6,7)	0.31+0.002(4,6)	0.31+0.002(3,4,6)
	КСП ♂	0.29+0.003(1)	0.30+0.002(1,2)	0.30+0.002(2,3,5)	0.30+0.004(1,2,3,4,5)
	КСП ♀	0.30+0.004(1,2)	0.30+0.002(1,2)	0.30+0.002(1,2)	0.31+0.005(2,3,4,5,6)
Длина верхнего зубного ряда	КП	4.71+0.04(1,2)	4.72+0.03(2)	4.63+0.02(1)	4.62+0.04(1,2)
	РП	4.87+0.04(3,4)	4.89+0.03(3)	4.92+0.04(3,4)	5.01+0.04(4)
	КСП ♂	6.07+0.06(6)	6.16+0.04(6)	5.93+0.04(5,7)	6.03+0.08(5,6,7)
	КСП ♀	6.07+0.07(6,7)	6.09+0.03(6)	5.88+0.04(5)	5.84+0.08(5)
Индекс ДВЗР	КП	0.22+0.001(2)	0.22+0.001(2)	0.21+0.001(1)	0.22+0.002(1,2)
	РП	0.23+0.002(3)	0.23+0.001(3,4)	0.24+0.001(3,4)	0.24+0.002(4)
	КСП ♂	0.24+0.002(5)	0.25+0.002(5,6,7)	0.25+0.002(5,7)	0.25+0.003(5,6,7)
	КСП ♀	0.25+0.003(6,7)	0.25+0.001(6)	0.25+0.001(5,6,7)	0.25+0.003(5,6,7)

* - в скобках указаны гомогенные группы по LSD-тесту. Одинаковыми цифрами обозначены средние значения признака, не различающиеся по критерию LSD ($p < 0.05$).

Таблица 4. Значение краниометрических показателей лесных полевок в возрасте 60 дней (КП – красная полевка, РП – рыжая, КСП – красно-серая

признаки	виды	Месяц рождения			
		Май M±SE, (мм)	Июнь M±SE, (мм)	Июль M±SE, (мм)	Август M±SE, (мм)
Кондилобазальная длина черепа	КП	22.46+0.21(3,4)	22.31+0.12(3,4)	22.03+0.09(3)	21.55+0.16(1,2)
	РП	21.96+0.25(2,3)	21.35+0.10(2,3)	21.31+0.13(1)	21.13+0.22(1)
	КСП ♂	23.89+0.30(6,7)	24.57+0.16(8,9)	24.56+0.20(7,8,9)	24.98+0.35(9)
	КСП ♀	22.95+0.32(4,5)	24.24+0.25(6,7,8,9)	24.09+0.16(6,7)	23.60+0.39(5,6)
Индекс черепа	КП	0.24+0.002(1,2,3,5)	0.25+0.001(4,6)	0.25+0.001(4,6)	0.25+0.002(6)
	РП	0.24+0.003(1,2,3)	0.25+0.001(4)	0.25+0.001(4)	0.25+0.002(3,4,5,6)
	КСП ♂	0.23+0.003(1)	0.24+0.002(1,2)	0.24+0.002(2,3,4,5)	0.25+0.004(4,6)
	КСП ♀	0.24+0.003(2,3,4,5,6)	0.25+0.003(4,5,6)	0.25+0.002(4,6)	0.24+0.004(2,3,4,5,6)
Длина лицевой части	КП	12.73+0.13(3,4)	12.82+0.07(4)	12.60+0.06(2,3)	12.42+0.10(2,3)
	РП	12.32+0.16(1,2)	12.16+0.06(1)	12.08+0.08(1)	12.05+0.14(1)
	КСП ♂	13.77+0.19(5,6)	14.40+0.10(7,8)	14.42+0.13(7,8)	14.68+0.22(8)
	КСП ♀	13.37+0.20(5)	14.23+0.16(6,7,8)	14.18+0.10(6,7)	13.80+0.25(5,6)
Индекс ДЛЧ	КП	0.57+0.002(1,2)	0.57+0.001(4,5)	0.57+0.001(3,4)	0.58+0.002(5,6)
	РП	0.56+0.003(1)	0.57+0.001(2,3)	0.57+0.001(1,2)	0.57+0.002(2,3,4)
	КСП ♂	0.58+0.003(3,4,5,6)	0.59+0.002(7)	0.59+0.002(7)	0.59+0.004(7)
	КСП ♀	0.58+0.004(5,6,7)	0.59+0.003(7)	0.59+0.002(7)	0.58+0.004(6,7)
Длина мозговой части	КП	9.68+0.10(2,5)	9.53+0.06(2)	9.50+0.04(2)	9.19+0.07(1)
	РП	9.66+0.12(2)	9.18+0.05(1)	9.20+0.06(1)	9.09+0.10(1)
	КСП ♂	10.50+0.15(8)	10.31+0.08(7,8)	10.19+0.10(6,7,8)	10.34+0.17(7,8)
	КСП ♀	9.67+0.15(2,3,5)	10.06+0.12(4,6,7)	9.93+0.07(3,4)	9.83+0.19(2,3,4,5,6)
Скуловая ширина	КП	12.24+0.13(3)	11.98+0.07(2,3)	12.04+0.06(3)	11.73+0.10(1)
	РП	12.14+0.15(3)	11.64+0.06(1)	11.66+0.08(1)	11.70+0.13(1,2)
	КСП ♂	13.20+0.18(4,5)	13.67+0.10(6)	13.59+0.12(5,6)	13.86+0.21(6)
	КСП ♀	12.82+0.20(4)	13.25+0.15(4,5)	13.36+0.10(5)	13.40+0.24(4,5,6)
Межглазничная ширина	КП	3.76+0.04(7,8,9,10)	3.77+0.03(8,9,10)	3.74+0.02(7,8,9)	3.81+0.03(9,10)
	РП	3.41+0.05(1,2,3)	3.36+0.02(1)	3.42+0.03(1,2)	3.49+0.05(2,3)
	КСП ♂	3.70+0.06(4,6,7,8,9,10)	3.70+0.03(4,7,8)	3.85+0.04(10)	3.80+0.07(7,8,9,10)
	КСП ♀	3.55+0.07(2,3,4,5,6)	3.54+0.05(3,5,6)	3.67+0.03(4,7)	3.68+0.08(4,5,6,7,8,9,10)
Индекс МШ	КП	0.17+0.002(8,9)	0.17+0.001(9)	0.17+0.001(9)	0.18+0.002(10)
	РП	0.16+0.002(2,3,4,5,6)	0.16+0.001(4,6)	0.16+0.001(5,7)	0.17+0.002(7,8,9)
	КСП ♂	0.16+0.003(2,3,4,5,6)	0.15+0.002(1,2)	0.16+0.002(3,4,5,6)	0.15+0.004(1,2,3,4)
	КСП ♀	0.16+0.003(2,3,4,5,6)	0.15+0.002(1)	0.15+0.002(2,3)	0.16+0.004(2,3,4,5,6)
Ширина мозговой капсулы	КП	10.76+0.10(4,5)	10.76+0.06(4,5)	10.75+0.04(4,5)	10.59+0.07(3,4)
	РП	10.59+0.12(2,3,4,5)	10.28+0.05(1)	10.33+0.06(1,2)	10.43+0.10(1,2,3)
	КСП ♂	11.20+0.14(6)	11.79+0.08(7,8)	12.01+0.10(8,9,10)	12.24+0.17(9)
	КСП ♀	10.95+0.15(5,6)	11.63+0.12(7)	11.75+0.07(7)	11.73+0.19(7,8,10)
Высота черепа	КП	6.94+0.07(5,6)	6.78+0.04(3)	6.81+0.03(3,5)	6.74+0.05(2,3)
	РП	6.59+0.08(1,2,4)	6.46+0.03(1)	6.43+0.04(1)	6.55+0.07(1,4)
	КСП ♂	7.09+0.10(6,7)	7.21+0.05(7)	7.15+0.07(7)	7.26+0.11(7)
	КСП ♀	6.78+0.10(2,3,4,5)	7.13+0.08(6,7)	7.08+0.05(6,7)	7.15+0.13(6,7)
Индекс ВЧ	КП	0.31+0.003(4,5,7)	0.30+0.002(3,4,6,7)	0.31+0.001(5)	0.31+0.002(5)
	РП	0.30+0.004(1,2,3,4,6)	0.30+0.001(3,4,6)	0.30+0.002(2,3,4,6)	0.31+0.003(5,7)
	КСП ♂	0.30+0.004(1,2,3,6)	0.29+0.002(1)	0.29+0.003(1)	0.29+0.005(1)
	КСП ♀	0.30+0.005(1,2,3,6)	0.29+0.004(1,2)	0.29+0.002(1)	0.30+0.006(1,2,3,4,5,6,7)
Длина верхнего зубного ряда	КП	4.74+0.06(1,2)	4.81+0.03(2)	4.69+0.03(1)	4.75+0.05(1,2)
	РП	5.01+0.07(3)	5.03+0.03(3)	5.01+0.04(3)	5.05+0.06(3)
	КСП ♂	5.79+0.09(4,5)	5.92+0.05(5)	6.07+0.06(6,7)	6.26+0.10(7)
	КСП ♀	5.55+0.09(4)	5.96+0.07(5,6)	6.06+0.05(6,7)	6.05+0.11(5,6,7)
Индекс ДВЗР	КП	0.21+0.002(1)	0.22+0.001(1)	0.21+0.001(1)	0.22+0.002(2)
	РП	0.23+0.003(3)	0.24+0.001(4)	0.24+0.001(4)	0.24+0.002(4,5,6)
	КСП ♂	0.24+0.003(4,5,6,7,8)	0.24+0.002(5,6,8)	0.25+0.002(7,9,10)	0.25+0.004(7,9,10)
	КСП ♀	0.24+0.004(4,5,6,7,8)	0.25+0.003(6,7,8,9)	0.25+0.002(9,10)	0.26+0.004(10)

* - в скобках указаны гомогенные группы по LSD-тесту. Одинаковыми цифрами обозначены средние значения признака, не различающиеся по критерию LSD ($p < 0.05$).

лицевой части черепа. В итоге к двухмесячному возрасту появляются различия даже в индексированном значении данного промера.

Таким образом, в возрасте 60–ти дней красные полевки в Томской области отличаются от рыжей более крупными размерами тела, однако пропорции: размер тела/размер черепа при этом сохраняются (табл. 4). Вместе с тем, пропорции черепа имеют видовые особенности: красная полевка отличается более длинным роstralным отделом черепа при меньшей длине зубного ряда и большей ширине межглазничного промежутка.

Результаты сравнения возрастных изменений пропорций черепа у красной и красно–серой полевки показали, что во всех возрастных группах череп красно–серой полевки крупнее (табл. 2, 3, 4), отличается более выраженным роstralным отделом, меньшей относительной шириной межглазничного промежутка и меньшей относительной высотой черепа. Выявленные различия хорошо согласуются с литературными данными (Громов, 1977; Громов, Ербаева, 1995). Различия в пропорциях черепа не стабильны в возрастном плане, они увеличиваются в ходе онтогенеза. В частности, относительная длина роstralного отдела в 20-ти дневном возрасте имеет видовые отличия только в мае и августе, а в старших возрастных группах эти различия характерны уже для всех животных, независимо от сроков рождения. По ширине межглазничного промежутка видовая специфика также отсутствует при выходе из гнезда и появляется в более старших возрастных группах. Обращает на себя внимание тот факт, что возрастная изменчивость выраженности видовых различий характерна не только для пропорций черепа, но и для относительных размеров черепа. В частности, в возрастных группах 20 и 40 дней красные полевки, родившиеся в мае, отличаются от красно-серых большим индексом черепа. Согласно мнению С.С. Шварца с соавторами (1968), это свидетельствует о более высокой скорости роста красно-серой полевки по сравнению с красной в раннем возрасте. Однако после 40-ка дней скорость роста красно-серой полевки снижается и в двухмесячном возрасте индекс черепа у этих видов уже не имеет отличий.

Сравнение возрастных изменений пропорций черепа рыжей и красно-серой полевки показало, что для этой пары видов характерны все те закономерности, которые были выявлены при сравнении красной и красно-серой полевок (табл. 2, 3, 4). Однако для этой пары видов характерна определенная специфика. Большая по сравнению с красной полевкой длина зубного ряда у рыжей полевки, определила отсутствие различий этого вида с красно–серой полевкой по индексу длины зубного ряда в возрасте 20-ти дней. В

более старших возрастных группах интенсивное увеличение этого показателя у красно-серой полевки определяет формирование видовых различий аналогично паре красная / красно–серая.

1.2 Возрастная динамика половых различий

Анализ возрастной динамики половых различий у красно-серой полевки показал, что этот вид изменчивости также минимально проявляется при окончании молочного вскармливания и увеличивается в старших возрастных группах. В возрасте 20-ти дней самцы и самки этого вида не отличаются ни абсолютными, ни относительными размерами черепа, ни его пропорциями (табл. 2). Только в отдельные месяцы появляются различия по некоторым показателям. Начиная с 40-ка дневного возраста, самцы этого вида уже отличаются от самок более крупными черепами (табл. 3). Самцы характеризуются большей кондиллобазальной длиной черепа, причем увеличение длины черепа связано с ростом как лицевой, так и мозговой его части, большей скуловой шириной и шириной мозговой капсулы. Отсутствие различий по индексированным показателям говорит о том, что половые различия формируются за счет увеличения размеров черепа самцов при сохранении его пропорций. Более низкие значения индекса черепа у самцов, родившихся в первой половине сезона, свидетельствуют о том, что они в это время значительно опережают самок в скорости роста.

На наш взгляд такая сезонная динамика выраженности различий определяется особенностями гормональной обеспеченности животных, родившихся в первую и вторую половину сезона. Ранее показано, что у этого вида в текущем репродуктивном сезоне созревают только особи, родившиеся в первой половине лета (Кравченко и др., 2011). Животные, родившиеся в июле-августе, не созревают в текущем году, поэтому имеют гораздо более низкий уровень половых гормонов. Вместе с тем, из литературы известно, что именно высокий уровень тестостерона у самцов обеспечивает более интенсивный по сравнению с самками рост скелета и мышечной массы (Науменко, 1979).

2. Сезонная изменчивость краниометрических показателей

Ярко выраженная сезонная динамика факторов внешней среды в условиях умеренного климата определяет сезонные различия морфо-физиологических характеристик у обитающих в этом климате мышевидных грызунов. Было показано, что животные, родившиеся в начале и в конце репродуктивного сезона, и выполняющие в популяции различные функции, отличаются по целому ряду экстерьерных и интерьерных показателей, в том числе – по скорости роста (Оленев, 2002). В условиях вивария на примере нескольких видов полевков (узкочерепная (*M. gregalis*), полевка Миддендорфа (*M. Middendorffii*)) были выявлены закономерные различия в пропорциях черепа у быстро и медленно растущих животных, что позволяет использовать эти различия, как показатели скорости роста (Шварц и др., 1968). С целью оценить скорость роста особей трех видов лесных полевков, родившихся в различные календарные сроки, был проведен анализ сезонной динамики их краниометрических признаков. Чтобы проследить возможную возрастную изменчивость пропорций черепа, анализ проводился отдельно для каждой возрастной группы полевков. В связи с отсутствием межполовых различий у красной и рыжей полевков, эти виды анализировались без учета половых групп. У красно-серой полевки сезонная динамика показателей была оценена отдельно у самцов и самок.

2.1 Сезонная изменчивость краниометрических показателей в возрасте 20 дней

Анализ сезонной изменчивости размеров и пропорции черепа лесных полевков показал, что этот вид изменчивости, также как рассмотренные выше видовая и половая изменчивость при окончании молочного вскармливания выражен в минимальной степени. У красной полевки в этом возрасте зверьки не отличались по абсолютным и относительным размерам черепа, длине его лицевой части, длине верхнего зубного ряда и ширине мозговой камеры. Вместе с тем, некоторые отличия в пропорциях черепа были выявлены у зверьков, родившихся в мае. Эти особи, не отличаясь от других одновозрастных полевков по кондилобазальной длине черепа и длине его лицевой части, имели более крупную мозговую камеру. Они характеризовались большей длиной мозговой части черепа, скуловой шириной, межглазничной шириной и высотой черепа (табл. 2). Согласно современным представлениям (Шварц и др., 1968), подобные изменения пропорций черепа – относительное укорочение лицевой части и увеличение ширины межглазничного промежутка, свидетельствуют о более высокой скорости роста майских особей по сравнению с полевками, родившимися в более поздние сроки.

Так же, как у предыдущего вида, у рыжей полевки в возрасте 20-ти дней больше всего выделялись детеныши, родившиеся в самом начале репродуктивного сезона. Майские полевки у этого вида отличались от зверьков, родившихся в другие месяцы, большей кондилобазальной длиной черепа и скуловой шириной, что в целом характеризует общие размеры черепа. Вместе с тем, отсутствие сезонной динамики по индексу черепа говорит о том, что майские детеныши отличаются от остальных более крупными размерами тела с сохранением пропорций – размер черепа/размер тела. Увеличение размеров черепа у майских полевков было связано с изменением его пропорций. В отличие от майских детенышей красной полевки, череп у рыжей полевки в мае, напротив, характеризовался более длинной лицевой частью (табл. 2), более узким межглазничным промежутком и меньшей высотой черепа по сравнению с полевками, родившимися в более поздние сроки.

У самцов красно-серой полевки, также как у предыдущего вида, родившиеся в мае особи отличались от остальных большими значениями кондилобазальной длины черепа, длины мозговой его части и высоты. Отсутствие сезонных различий по длине лицевого отдела говорит о том, что увеличение размеров черепа у майских особей происходит за счет мозговой его части. В отличие от двух других видов, у 20-ти дневных самцов красно-серой полевки была выявлена сезонная динамика индекса черепа. Майские животные

отличались минимальными значениями показателя, что говорит о более высокой скорости роста этих животных по сравнению с полевками, родившимися в более поздние сроки.

Самки красно-серой полевки в этом возрасте по сравнению с другими видами и самцами своего вида выделялись минимальной степенью выраженности сезонной изменчивости. Различия между особями, родившимися в различные календарные сроки, были обнаружены только по скуловой ширине. Этот параметр был достоверно выше (табл. 2) у полевок, родившихся в первой половине репродуктивного сезона (май, июнь). Незначительное снижение кондилобазальной длины черепа у августовских особей при отсутствии различий других показателей определило более высокие значения индексов длины лицевой части, высоты черепа и длины верхнего зубного ряда у этих полевок.

Таким образом, у всех видов при окончании молочного вскармливания размерами и пропорциями черепа наиболее сильно выделяются особи, родившиеся в самом начале репродуктивного сезона. Характеризуясь в целом максимальной скоростью роста, весенние полевки, в то же время, демонстрируют видовую специфику пропорций черепа, обусловленную видовыми, а у красно-серой полевки и половыми особенностями возрастной динамики ростовых процессов.

2.2 Сезонная изменчивость краниометрических показателей в возрасте 40 дней

Спустя 20 дней после выхода из гнезда картина сезонной изменчивости размеров и пропорций черепа у красной полевки меняется (табл. 3). Резко выраженные в предыдущей возрастной группе различия пропорций черепа между весенними особями и животными, родившимися в июне и июле, исчезают. В то же время, появляются заметные особенности в размерах и пропорциях черепа у особей, родившихся в самом конце репродуктивного сезона. Августовские зверьки, не отличаясь от полевков, родившихся в более ранние сроки, индексом черепа, характеризуются уменьшением его кондилобазальной длины, что связано с общим уменьшением размеров тела этих животных. Родившиеся в августе красные полевки выделяются меньшей длиной лицевой части черепа, меньшей скуловой и межглазничной шириной, а также меньшей шириной мозговой части и высотой черепа (табл. 3). Все это говорит о том, что августовские зверьки растут с минимальной скоростью, причем снижение скорости роста в большей мере затрагивает роstralный отдел черепа, в результате чего полевки, родившиеся в августе, в возрасте 40-ка дней имеют более «ювенильный» тип черепа.

У рыжей полевки, так же, как у красной, в возрасте 40-ка дней картина сезонной изменчивости размеров и пропорций черепа меняется по сравнению с предыдущей возрастной группой. При окончании молочного вскармливания майские особи рыжей полевки выделялись более крупными размерами тела и черепа и удлиненной роstralной частью его. К 40-ка дневному возрасту эти различия сглаживаются и полевки, родившиеся в различные сроки, практически не отличаются размерами и пропорциями черепа (табл. 3). На наш взгляд это определяется тем, что во вторые 20 дней жизни у майских особей скорость роста несколько снижается, тогда как у полевков, родившихся в более поздние сроки, этот показатель, напротив, увеличивается и они догоняют весенних полевков.

У самцов красно-серой полевки в возрасте 40-ка дней выявляются значимые различия в размерах и пропорциях черепа между животными, родившимися в первую (май, июнь) и вторую (июль, август) половину репродуктивного сезона (табл. 3). Полевки, родившиеся в начале сезона, характеризуются более крупным черепом при меньшем значении его индекса, что говорит о более высокой скорости роста этих зверьков (Шварц, 1968). Увеличение размеров черепа у животных в первой половине сезона сопряжено с увеличением длины его роstralной части (ДЛЧ, ДВЗР) без удлинения мозговой камеры. Вместе с тем, мозговая часть черепа несколько увеличивается в ширину (СШ, ШМК). Таким образом, череп самцов красно-серой полевки в первой половине сезона отличается более выраженной роstralной частью и большей шириной. Сопоставление сезонной

изменчивости в возрасте 20 и 40 дней позволяет предполагать, что в первые 20 дней после выхода из гнезда максимальной скоростью роста отличаются июньские животные, которые за этот период догоняют по основным параметрам майских полевков, характеризующихся самым быстрым ростом в период молочного вскармливания.

У самок красно-серой полевки в возрасте 40 дней закономерности сезонной динамики размеров и пропорций черепа во многом сходны с теми, что были описаны для самцов этого вида. Так же, как у самцов, кондилобазальная длина черепа самок, родившихся в первую половину сезона, имеет большие значения. Увеличение размеров черепа также связано с удлинением его лицевого отдела (ДЛЧ и ДВЗР) при отсутствии сезонных различий в длине мозговой камеры. Так же, как у самцов, скуловая ширина черепа увеличивается в ширину, однако сама мозговая камера при этом не увеличивается (табл. 3). Наличие столь сходной картины сезонной динамики краниологических показателей, несмотря на описанные выше межполовые различия в размерах черепа, позволяет говорить, с одной стороны, о высокой значимости внешнесредовых факторов, а именно динамики фотопериода, и для самцов и для самок этого вида. С другой стороны, анализ краниометрических показателей у красно-серой полевки демонстрирует значительные различия между раннелетними (май, июнь) и позднелетними (июль, август) животными.

2.3 Сезонная изменчивость краниометрических показателей в возрасте 60 дней

У двухмесячных особей красной полевки характер сезонной динамики размеров и пропорций черепа в целом сохраняется такой же, как в 40-ка дневном возрасте (табл. 3, 4). Наблюдается уменьшение основных показателей, характеризующих размеры черепа у зверьков, родившихся в самом конце репродуктивного сезона (КБДЧ, ДМЧ, СШ). Интересно отметить, что в этом возрасте у августовских животных уменьшается мозговая часть черепа, что, вероятно отражает сезонное уменьшение размеров головного мозга. Подобное предзимнее снижение массы мозга неоднократно отмечали у полёвок в природных популяциях. Это явление носит адаптивный характер, снижая энергетические потребности организмов в условиях дефицита ресурсов (Яскин, 2003).

У рыжей полевки в двухмесячном возрасте вновь выявляются сезонные различия животных в размерах черепа. Более крупными размерами черепа характеризуются майские животные – для них характерны большие значения кондиллобазальной длины черепа, длины мозговой его части, скуловой ширины и ширины мозговой капсулы (табл. 4). Высокие значения индекса черепа у полевок, родившихся в мае, говорит о том, что у этих животных до двухмесячного возраста сохраняется высокая скорость роста, которая и определяет эти различия. Сопоставление размерных показателей 40-ка дневных и двухмесячных рыжих полевок показывает, что, действительно, увеличение размеров черепа после 40-ка дневного возраста происходит только у майских особей этого вида.

Сезонная динамика размеров черепа у двухмесячных самцов красно-серой полевки резко отличается от динамики, демонстрируемой этим видом в 40-ка дневном возрасте и от сезонной динамики одновозрастных особей других видов. Среди 60-ти дневных самцов красно-серой полевки наиболее сильно выделяются майские особи. Они характеризуются минимальной кондиллобазальной длиной черепа, уменьшение которой связано с укорочением длины его лицевой части. У майских полевок также меньше скуловая ширина черепа и ширина его мозговой камеры.

У двухмесячных самок красно-серой полевки, как и в 40-ка дневном возрасте, общая картина сезонной динамики краниометрических показателей носит такой же характер, как у самцов этого вида: минимальными размерами черепа выделяются раннелетние животные. Вместе с тем, в предыдущей возрастной группе раннелетние самцы и самки этого вида, напротив, отличались более крупными черепами. Столь резкие различия сезонной динамики размеров и пропорций черепа у 40-ка и 60-ти дневных животных связаны с сезонной динамикой возрастных изменений черепа. В целом анализ краниометрических данных позволяет говорить о том, что полевки этого вида,

родившиеся в начале репродуктивного сезона, отличаются высокой скоростью роста, который, однако, после 40-ка дней прекращается. Полевки, родившиеся во второй половине лета, напротив, растут медленно, но их рост продолжается до двухмесячного возраста, вследствие чего эти животные вырастают более крупными по сравнению с раннелетними.

Таким образом, сезонная динамика краниометрических показателей у лесных полевок, как и видовые различия, минимальна при окончании молочного вскармливания. У всех видов в это время наиболее сильно выделяются особи, родившиеся в мае и характеризующиеся максимальной скоростью роста. В целом, характер сезонной динамики скорости роста лесных полевок, оцененный по изменению краниометрических показателей, хорошо согласуется с литературными данными, отмечающими минимальную скорость роста в осеннее-зимний период и максимальную – весной (Яскин, 1989; Balciauskiene, Balciauskas, Cepukiene, 2009¹; Balciauskiene, Balciauskas, Cepukiene, 2009²). С возрастом сезонная динамика становится видоспецифичной, определяясь видовыми особенностями возрастных изменений краниометрических показателей.

3. Влияние на краниометрические признаки лесных полевок социальных условий

Существование морфологической изменчивости грызунов, сопровождающей колебания численности популяций, известно уже давно (Chitty, 1952; Krebs, Myers, 1974; Mallory et al., 1981; Smith, Patton, 1984; Галактионов и др., 1988; Ковалева и др., 1996). В ходе многочисленных исследований были получены данные как подтверждающие «эффект Читти», заключающийся в увеличении размеров тела, а соответственно, и размеров черепа на пиках численности (LeDuc, Krebs, 1975; Mallory et al., 1981; Lidicer, 1991; Wolff, 1993), так и противоречащие ему (Ward, 1972; Giege, 1977; Desjardins, Lorez, 1980; Seibel, Taymor, 1982; Fuller, 1985; Drost, Fellers, 1991). В отдельных случаях в ходе динамики численности отмечается случайная, ненаправленная изменчивость (Smith, Patton, 1984; Глотов и др., 1986; Истомин, 2008).

Кроме изменения общих размеров черепа, вариации плотности населения грызунов могут приводить и к изменению его пропорций. В частности, было показано, что при увеличении численности популяции водяных полевок от минимума к максимуму форма черепа сеголеток менялась, определяясь изменением скорости роста животных на разных фазах цикла (Krebs, Wingate, 1985).

Для оценки силы влияния социального окружения на размер и пропорции черепа у лесных полевок использовали ограниченный набор параметров, характеризующих внешние относительный и абсолютные размеры черепа и соотношение лицевой и мозговой его части. Использовали только двухмесячных особей, на которых действие контрастных условий выращивания было максимально длительным.

Двухфакторный ANOVA («месяц рождения», «условия выращивания») выявил видовые различия в отношении к плотности населения. У красной полевки социальные условия с учетом месяца рождения животных оказывали влияние на кондилобазальную длину черепа ($F_{(3,146)} = 6.2, p < 0.001$), длину лицевой ($F_{(3,146)} = 6.5, p < 0.0003$) и (на уровне тенденции) мозговой его части ($F_{(3,146)} = 2.2, p = 0.09$). Детальный помесечный анализ показал, что наиболее значимы социальные условия были в самом конце репродуктивного периода и, в некоторой мере, в начале сезона. У зверьков, родившихся в августе, достоверные различия выявлялись по кондилобазальной длине черепа, длине лицевой и мозговой его части, а также по скуловой ширине (табл. 5). Во всех случаях содержание животных в условиях повышенной плотности приводило к снижению размерных показателей. Интересно отметить, что в начале сезона, напротив, высокая плотность населения приводила к некоторому росту размеров черепа. Различия в скуловой ширине были значимыми.

Таблица 5. Краниометрические показатели особей красной полевки, выращенных в различных социальных условиях

признаки	условия	месяцы			
		Май M±SE, (мм)	Июнь M±SE, (мм)	Июль M±SE, (мм)	Август M±SE, (мм)
Кондилобазальная длина черепа	вместе	22,9±0,26	22,3±0,10	22,1±0,09	21,2±0,16 *
	раздельно	22,2±0,20	22,4±0,24	21,9±0,10	22,0±0,17
Индекс черепа	вместе	0,24±0,003	0,25±0,001	0,25±0,001	0,25±0,002
	раздельно	0,24±0,003	0,26±0,003	0,25±0,001	0,25±0,002
Длина лицевой части	вместе	12,8±0,17	12,8±0,06	12,7±0,06	12,2±0,10 *
	раздельно	12,7±0,12	12,8±0,15	12,5±0,07	12,7±0,10
Длина мозговой части	вместе	9,9±0,16	9,5±0,06	9,5±0,06	9,0±0,12 *
	раздельно	9,6±0,12	9,4±0,26	9,5±0,06	9,4±0,10
Скуловая ширина	вместе	12,5±0,15 *	12,0±0,06	12,1±0,05	11,3±0,11 *
	раздельно	12,1±0,11	11,9±0,23	12,0±0,06	12,1±0,10

* - здесь и в табл. 6, 7, 8 – наличие значимых ($p<0.05$) различий между животными, выращенными в контрастных социальных условиях

Сходную реакцию на условия высокой социальной плотности демонстрировали особи рыжей полевки. Дисперсионный анализ («месяц рождения», «условия выращивания») выявил влияние этих факторов на кондилобазальную ($F_{(3,122)}= 4.16$, $p<0.01$) и относительную длину черепа ($F_{(3,122)}= 2.3$, $p<0.04$), длину мозговой его части ($F_{(3,122)}= 5.7$, $p<0.001$) и скуловую ширину ($F_{(3,122)}= 3.9$, $p<0.01$). Так же, как у красной, наибольшую зависимость от плотности демонстрировали животные, родившиеся в мае и августе. У родившихся в мае рыжих полевок высокая плотность населения приводила к росту относительных размеров черепа, увеличивала длину и ширину мозговой его части (табл. 6). В отличие от них, особи, родившиеся в конце репродуктивного сезона, так же, как августовские особи красной полевки, отвечали на изолированное содержание увеличением длины как всего черепа, так и отдельных его частей.

Таблица 6. Краниометрические показатели особей рыжей полевки, выращенных в различных социальных условиях

признаки	условия	месяцы			
		Май M±SE, (мм)	Июнь M±SE, (мм)	Июль M±SE, (мм)	Август M±SE, (мм)
Кондилобазальная длина черепа	вместе	22,1±0,17	21,4±0,06	21,2±0,10	21,1±0,13 *
	раздельно	21,8±0,12	21,3±0,13	21,5±0,12	21,7±0,15
Индекс черепа	вместе	0,24±0,003 *	0,25±0,001	0,24±0,002	0,25±0,002
	раздельно	0,23±0,004	0,25±0,002	0,24±0,002	0,24±0,003
Длина лицевой части	вместе	12,3±0,11	12,2±0,04	12,1±0,05	12,0±0,08 *
	раздельно	12,4±0,13	12,1±0,08	12,1±0,07	12,3±0,09
Длина мозговой части	вместе	9,8±0,10 *	9,2±0,03	9,2±0,05	9,0±0,08 *
	раздельно	9,4±0,12	9,2±0,08	9,3±0,07	9,4±0,08
Скуловая ширина	вместе	12,3±0,13 *	11,7±0,04	11,6±0,07	11,7±0,10
	раздельно	11,9±0,16	11,5±0,10	11,8±0,09	11,9±0,11

Красно-серая полевка резко отличалась от этих двух видов своим отношением к социальным условиям. Прежде всего, обращают на себя внимание половые различия чувствительности к этому фактору (табл. 7, 8). Самки красно-серой полевки

Таблица 7. Краниометрические показатели самцов красно-серой полевки, выращенных в различных социальных условиях

признаки	условия	месяцы			
		Май M±SE, (мм)	Июнь M±SE, (мм)	Июль M±SE, (мм)	Август M±SE, (мм)
Кондилобазальная длина черепа	вместе	21,0+0,87 *	24,2+0,32 *	24,8+0,39	24,7+0,62
	раздельно	25,0+0,55	25,3+0,44	24,1+0,39	25,2+0,71
Индекс черепа	вместе	0,23+0,007	0,24+0,003	0,24+0,003	0,25+0,005
	раздельно	0,24+0,004	0,24+0,003	0,25+0,004	0,25+0,006
Длина лицевой части	вместе	11,9+0,52 *	14,2+0,19 *	14,6+0,23	14,4+0,37
	раздельно	14,5+0,33	14,8+0,26	14,0+0,33	14,9+0,43
Длина мозговой части	вместе	9,0+0,52 *	10,2+0,13	10,3+0,17	10,5+0,26
	раздельно	10,8+0,23	10,5+0,18	10,1+0,23	10,4+0,30
Скуловая ширина	вместе	11,4+0,50	13,5+0,18	13,5+0,22	13,6+0,35
	раздельно	13,9+0,32	14,0+0,25	13,8+0,32	14,0+0,41

демонстрировали абсолютно безразличное отношение к своему социальному окружению (табл. 8), тогда как чувствительность самцов к плотности населения определялась сроками рождения. Особи, родившиеся в первой половине сезона (май, июнь), реагируют на увеличение плотности населения уменьшением размеров черепа. Наиболее заметно изменяется кондилобазальная длина черепа и его лицевая часть (табл. 7). У майских

Таблица 8. Краниометрические показатели самок красно-серой полевки, выращенных в различных социальных условиях

признаки	условия	месяцы			
		Май M±SE, (мм)	Июнь M±SE, (мм)	Июль M±SE, (мм)	Август M±SE, (мм)
Кондилобазальная длина черепа	вместе	21,3+1,03	24,3+0,36	24,2+0,29	23,5+0,42
	раздельно	23,3+0,46	24,2+0,73	24,0+0,30	24,5+0,73
Индекс черепа	вместе	0,24+0,008	0,25+0,003	0,24+0,002	0,24+0,004
	раздельно	0,25+0,004	0,24+0,006	0,25+0,002	0,25+0,006
Длина лицевой части	вместе	12,3+0,70	14,3+0,25	14,2+0,19	13,8+0,29
	раздельно	13,6+0,31	14,2+0,50	14,2+0,20	14,3+0,50
Длина мозговой части	вместе	9,0+0,44	10,1+0,16	9,9+0,12	9,9+0,18
	раздельно	9,8+0,20	10,0+0,31	10,0+0,13	10,3+0,31
Скуловая ширина	вместе	11,8+0,63	13,3+0,22	13,3+0,17	13,5+0,26
	раздельно	13,0+0,28	13,1+0,44	13,5+0,18	13,5+0,44

особей также значимо укорачивается и мозговая часть. Самцы красно-серой полевки, родившиеся во второй половине сезона, так же как самки этого вида, характеризуются отсутствием изменений размеров и пропорций черепа в ответ на изменение условий социального окружения. Таким образом, у красно-серой полевки плотность населения является значимым фактором только для самцов, созревающих в текущем году. На наш

взгляд, такие сезонные различия связаны с видовой спецификой репродуктивной стратегии. Особи этого вида, родившиеся во второй половине репродуктивного сезона, в отличие от красной и рыжей полевков, полностью исключаются из размножения в текущем году. Снижение уровня половых гормонов определяет уменьшение агрессивности, возможность повышения плотности в наиболее благоприятных местообитаниях, что увеличивает успешность перезимовки этого вида.

Подводя итог, можно говорить, что роль социальной среды для исследуемых видов различна. У красной и рыжей полевков влияние высокой плотности населения на краниометрические особенности носит сходный характер и имеет большее значение для особей, родившихся в начале и конце репродуктивного сезона. Влияние социальных условий на красно-серую полевку было иным, зависело от сроков рождения и пола особей. Размеры и пропорции черепа самок этого вида и самцов, родившихся во второй половине репродуктивного сезона, не зависели от плотности населения. У самцов, родившихся в мае-июне, высокая плотность приводила к уменьшению размеров черепа.

Выводы

Таким образом, проведенные исследования позволили сделать следующие выводы:

1. Выявлены межвидовые различия краниометрических показателей трех видов лесных полевок. Красно–серая полевка выделяется максимальными размерами черепа. Рыжая полевка в районе исследований отличается от красной меньшими значениями всех краниометрических показателей, кроме длины зубного ряда. Видовые различия минимальны при переходе к самостоятельной жизни, и связаны в это время в основном с размерами черепа. С возрастом видовая специфика увеличивается, вовлекая в себя кроме размеров, пропорции черепа.
2. Половые различия, обнаруженные только у красно-серой полевки, формируются у к 40–ка дневному возрасту. Самцы характеризуются более крупными размерами черепа без изменения его пропорций.
3. Сезонная динамика краниометрических показателей минимальна при окончании молочного вскармливания, причем у всех видов в это время наиболее сильно выделяются особи, родившиеся в мае и характеризующиеся максимальной скоростью роста. С возрастом сезонная динамика приобретает видовую специфику, определяясь видовыми особенностями возрастных изменений краниометрических показателей.
4. У красной и рыжей полевок влияние высокой плотности населения на краниометрические особенности носит сходный характер и имеет большее значение для особей, родившихся в начале и конце репродуктивного сезона. У красно-серой полевки социальные условия являются значимыми только для самцов, родившихся в первой половине сезона.

Список использованной литературы

1. Андреева Т. А. Внутривидовая дифференциация европейской рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) : автореф. дис. ... канд. биол. наук / Т. А. Андреева – М., 2008. – 26 с.
2. Башенина Н.В Пути адаптации мышевидных грызунов / Н.В. Башенина. – М Наука, 1977. 355 с.
3. Виноградов Б.С. Процесс роста и возрастная изменчивость черепа Arvicolidae // Изв. Петроградск. обл. ст. защиты раст. от вредителей. Петроград, 1921. Т. 3. С. 71–81
4. Виноградов Б.С., Громов И.М. Грызуны фауны СССР. М. –Л.: Изд-во АН СССР, 1952. 297 с.
5. Галактионов Ю.К., Ефимов В.М., Николаева Н.Ф. Возможность прогноза фазы численности водяной полевки по фенотипической структуре популяции // Распространение и динамика популяций вредителей и болезней сельскохозяйственных культур: Сб. науч. тр. ВАСХНИЛ. Сиб. отд-ние. Новосибирск, 1988. С. 32–37.
6. Галактионов Ю.К. Межциклическая и внутрициклическая изменчивость непрерывных признаков черепа водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) // Докл. РАН. 1995. Т. 340. № 2. С. 279–281.
7. Глотов Н.В., Тараканов В.В., Гриценко Л.А., Рахман М.И. Анализ структуры внутривидовой изменчивости количественных признаков // Экология. 1986. № 3. С. 13–18.
8. Громов И.М., Ербаева М.А. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий (зайцеобразные и грызуны) Громов И.М., Ербаева М.А. // СПб., ЗИН РАН 1995 г.
9. Громов И.М. Полёвки (Microtinae). В серии: Фауна СССР. Млекопитающие. Т. III, вып. 8. / И. М. Громов, И. Я. Поляков – Л., Наука, 1977.
10. Громов В.С. Пространственно-этологическая структура популяций грызунов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2008. 581 с.
11. Европейская рыжая полёвка: сборник / общ. ред. и сост. д.б.н. Н.В. Башенина. – М., Наука, 1981.
12. Евсеева Н.С. География Томской области Природные условия и ресурсы. / Евсеева Н. С. – Томск: Изд-во Томского госуниверситета, 2001. – 222 с.

13. Истомин А. В. Влияние экологической дестабилизации среды на изменчивость и скоррелированность развития признаков // Вестн. Псковского гос. ун-та. Сер. Естественные и физико-математические науки. – 2008. – Вып. 4.
14. Ковалева В.Ю., Ефимов В.М., Фалеев В.И. Краниометрическая изменчивость сеголеток водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) в связи с факторами среды // Зоол. журн. 1996. Т. 75, № 10. С. 1551–1559.
15. Ковалева В.Ю., Фалеев В.И. Морфологическая изменчивость полевки-экономки *Microtus oeconomus* (Rodentia, Cricetidae) в различных температурных условиях среды // Зоол. журн, 1994. Т. 73. Вып. 9. С. 139–145.
16. Кравченко Л.Б., Завьялов Е.Л., Москвитина Н.С. Половое созревание и возрастная динамика кортикостерона у двух видов лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia, Cricetidae) в экспериментальных условиях // Зоологический журнал, 2011. 90, 12. С. 1522–1529.
17. Кравченко Л.Б., Москвитина Н.С., 2008. Поведенческие и физиологические особенности трех видов лесных полевок (*Clethrionomys*, Rodentia, Cricetidae) в связи с пространственной структурой их популяций // Зоологический журнал, том 87, № 12, С. 1509–1517.
18. Маклаков К.В., Оленев Г.В., Кряжмский Ф.В., 2004. Типы онтогенеза и территориальное распределение мелких грызунов // Экология. № 5. С. 366–374.
19. Наumenко Е.В., 1979. Экологическая физиология, Л., Наука, Ленингр. отд-ние. т. 2. С. 318–342.
20. Оленев В.Г., 2002. Альтернативные типы онтогенеза цикломорфных грызунов и их роль в популяционной динамике (экологический анализ) // Экология. № 5. С. 341–350.
21. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Динамическое соотношение полов в популяциях цикломорфных млекопитающих (Rodentia, Cricetidae, Muridae) // Зоологический журнал. 2011. 90. № 1. С. 45–58
22. Оленев Г.В. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты // Экология № 2. 2009. С. 103–115.

23. Оленев В.Г., Сезонные изменения морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций Автореф. дисс. к.б.н., – Свердловск, 1964,. 25 с.
24. Покровский А.В. Экспериментальная экология полёвок. / Покровский А. В., Большаков В. Н. – М. Наука, 1979. 146 с.
25. Покровский А.В. Некоторые вопросы экспериментальной экологии полевок. Автореф. дисс. к.б.н., Свердловск. 1963. 25 с.
26. Рэфф Р., Кофмен Т. Эмбрионы, гены и эволюция. М.: Мир, 1986. 402 с.
27. Тупикова, Н. В. Изучение размножения и возрастного состава популяций мелких млекопитающих /Н. В. Тупикова // Методы изучения природных очагов болезней человека. – М.: Изд-во «Медицина», 1964. – С. 154–191.
28. Фалеев В.И. К изучению географической изменчивости краниометрических показателей водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) методом главных компонент // Изв. Сиб. отд. Акад. наук СССР. Сер. биол.наук. Новосибирск: Наука, 1982. Вып. 3. С. 92–96.
29. Шварц С.С., 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. С. 1–278.
30. Шварц С.С., Ищенко В.Г., Овчинникова Н.А., Оленев В.Г., Покровский А.В., Пястолова О.А. 1964. Чередование поколений и продолжительность жизни грызунов / Журнал общей биологии Т. 25, №6.
31. Шварц С.С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных / С.С. Шварц, В.С. Смирнов, Л.Н. Добринский. – С., 1968
32. Яскин В.А., Емельченко Н.Н. Сезонная и географическая изменчивость объема мозговой капсулы красной полевки (*Clethrionomys rutilus*, Rodentia) // Зоол. журн. 2003. Т. 82, № 11. С. 1375–1380.
33. Яскин В.А. Сезонные изменения размеров головного мозга и черепа мелких млекопитающих // Журн. общ. биол. 1989. Т. 50, N 4. С. 470–481.
34. Balčiauskas L., Balčiauskiene L. Estimation of Root Vole body mass using bone measurements from prey remains // North–West. J. of Zool., 2011. V. 7. № 1. P. 143–147.
35. Balčiauskiene L., Balčiauskas L. Prediction of the body mass of the bank vole *Myodes glareolus* from skull measurements // Estonian J. of Ecol., 2009. V. 58. № 2. P. 77–85.

36. Balčiauskiene L., Balčiauskas L. Data on morphometry of the root vole (*Microtus oeconomus*) from Lithuania // *Acta Zool. Lituanica*, 2011. V. 21. № 1. P. 24–31.
37. Balčiauskiene L.A., Balčiauskas L.A., Čepukienė A.B. Growth of the bank vole *Myodes glareolus* in the non-vegetative period in Lithuania // *Estonian J. of Ecol.*, 2009. V. 58. № 2. P. 86–93.
38. Balčiauskiene L.A., Balčiauskas L.A., Čepukienė A.B. Winter growth depression of common vole (*Microtus arvalis*) // *Acta Zool. Lituanica*, 2009. V. 19. № 2. P. 85–92.
39. Balčiauskiene L., Balčiauskas L., Jasiulionis M. Skull variability of mice and voles inhabiting the territory of a great cormorant colony // *Biologia (Poland)*, 2015. V. 70. № 10. P. 1406–1414.
40. Barčiová, L.A., Macholán, M.B. Morphometric study of two species of wood mice *Apodemus sylvaticus* and *A. flavicollis* (Rodentia: Muridae): Traditional and geometric morphometric approach // *Acta Theriologica*, 2006. V. 51. № 1. P. 15–27.
41. Boonstra R., Gilbert B.S., Krebs C.J. Mating systems and sexual dimorphism in mass in microtines // *J. of Mamm.*, 1993. V. 74. № 1. P. 224–229.
42. Yoccoz N.G., Hansson L., Ims R.A. Geographical differences in size, reproduction and behaviour of bank voles in relation to density variations // *Polish J. of Ecol.*, 2000. V. 48. P. 63–72.
43. Hansson L., Jaarola M. Body size related to cyclicity in microtines: dominance behaviour or digestive efficiency? // *Oikos*, 1989. V. 55. № 3. P. 356–364.
44. Čanádý A.A., Mošanský L.B. Craniometric data of *Apodemus sylvaticus* in Slovakia // *Biologia (Poland)*, 2015. V. 70. № 7. P. 974–981.
45. Čanádý A.A., Mošanský L.B., Krišovský P.C. Cranial dimorphism in Eurasian red squirrels, *Sciurus vulgaris* from Slovakia // *Zoologischer Anzeiger*, 2015. V. 257. P. 96–102.
46. Cardini A.A., Jansson A.U., Elton S. A geometric morphometric approach to the study of ecogeographical and clinal variation in vervet monkeys // *J. of Biogeography*, 2007. V. 34. № 10. P. 1663–1678.
47. Cardini A.A., Tongiorgi. Yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*) 'in the shape space' (Rodentia, Sciuridae): Sexual dimorphism, growth and allometry of the mandible // *Zoomorphology*, 2003. V. 122. № 1. P. 11–23.

48. Chitty D. Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at Lake Vyrnwy, Montgomeryshire in 1936-39 // Phil. Trans. R. Soc. Ser. 1952. B. 236. 505–552.
49. Desjardins C., Lorez M.J. Sensory and non-sensory modulation of testis function. Testicular development, structure and function. N.Y.: Parven. Press, 1980. P. 381–388.
50. Drost Ch.A., Fellers Ja.M. Density cycles in an island population of deer mice, *Peromyscus maniculatus* // Oikos, 1991. V. 60. № 3. P. 351–364.
51. Frynta, D.A., Mikulová P.Ab, Vohralík. Skull shape in the genus *Apodemus*: Phylogenetic conservatism and/or adaptation to local conditions // Acta Theriologica, 2006. V. 51. № 2. P. 139–153.
52. Fuller W.A. *Clethrionomys gapperi*: Is there a peak syndrome? // Ann. zool. fenn. 1985. V. 22. № 3. P. 242–255.
53. Giege B. Studies of variations in weight and volume of internal organs of *Microtus agrestis* (L.) and their possible relation to fluctuations in population destiny // Bull. OEPP. 1977. V. 7. № 2. P. 359–370.
54. Koyabu D.B., Oshida T.B., Dang N.X., Can D.N., Kimura J.D., Sasaki M.E., Motokawa M.F., Son N.T., Hayashida A.A., Shintaku Y.G., Endo H.A. Craniodental mechanics and the feeding ecology of two sympatric callosciurine squirrels in Vietnam // J. of Zool., 2009. V. 279. № 4. P. 372–380.
55. Krebs C.J., Myers J.H. Population cycles in small mammals // Adv. Ecol. Res. 1974. V. 8. P. 267–399.
56. Krebs C.J., Wingate I., 1985. Population fluctuations in the small mammals of the Kluane region. Yukon territory // Canad. Field Nat. V. 99. № 1. P. 51–61.
57. LeDuc Ja., Krebs Ch.J. Dermographic consequence of artificial selection at the LAP locus in voles (*Microtus townsendii* Bachman, 1839) // Can. J. Zool. 1975. V. 53. № 12. P. 1825–1840.
58. Lidicer W.Z., Jr., Ostfeld R.S. Extralarge body size in California voles: causes and fitness consequences // Oikos. 1991. V. 61. № 1. P. 108–121.
59. Mallory F. F., Elliott J. R., Brooks R. J. Changes in body size in fluctuating populations of the collared lemming: age and photoperiod influences // Can. J. Zool. 1981. V. 59, N 2. P. 174–182.

60. Martínez J.J., Millien V.B., Simone I.A., Priotto J.W. Ecological preference between generalist and specialist rodents: Spatial and environmental correlates of phenotypic variation // Biol. J. of the Linn. Soc., 2014. V. 112. № 1. P. 180–203.
61. Pergams O.R., Byrn D.A., Lee K.L., Jackson R.A. Rapid morphological change in black rats (*Rattus rattus*) after an island introduction // Peer. J., 2015. V. 812. № 3.
62. Reutter B.A., Hausser J., Vogel P. Discriminant analysis of skull morphometric characters in *Apodemus sylvaticus*, *A. flavicollis*, and *A. alpicola* (Mammalia; Rodentia) from the Alps // Acta Theriologica, 1999. V. 44. № 3. P. 299–308.
63. Saiton T. Sexual differences in natal dispersal and philopatry of the grey-sided vole // Res. Popul. Ecol., 1995. 37. № 1. P. 49–57
64. Seibel M.M., Taymor M.L. Emotional aspects of in fertility // Fertil. and Steril., 1982. V. 37. 1-2. P. 137–145.
65. Smith M. F., Patton J. L. Dynamics of morphological differentiation: temporal impact of gene in pocket gopher populations // Evolution. 1984. V. 38, N 5. P. 1079–1087.
66. Snell R.R., Cunnison K.M. Relation of geographic variation in the skull of *Microtus pennsylvanicus* to climate // Canad. J. of Zool., 1983 V. 61. № 6. P. 1232–1241.
67. Ward I.L. Prenatal stress feminizes and demasculinizes the behavior of males // Science, 1972. V. 175. P. 82–84.
68. Wolff J. O. Does the «Chitty effect» occur in *Peromyscus*? // J. Mammal. 1993. V. 74, N 4. P. 846–851.
69. Yoccoz N.G., Hansson L., Ims R.A. Geographical differences in size, reproduction and behaviour of bank voles in relation to density variations // Polish J. of Ecol., 2000. V. 48. P.63–72.
70. Yom-Tov Y., Yom-Tov S. Climatic change and body size in two species of Japanese rodents // Biol. J. of the Linn. Soc., 2004. V. 82. № 2. P. 263–267.

Уважаемый пользователь! Обращаем ваше внимание, что система «Антиплагиат» отвечает на вопрос, является ли тот или иной фрагмент текста заимствованным или нет. Ответ на вопрос, является ли заимствованный фрагмент именно плагиатом, а не законной цитатой, система оставляет на ваше усмотрение.

Отчет о проверке № 1

дата выгрузки: 14.06.2016 17:21:02
пользователь: santiago.de@sibmail.com / ID: 3488293
отчет предоставлен сервисом «Антиплагиат»
на сайте <http://www.antiplagiat.ru>

Оригинальность: 83.99%

Заимствования: 16.01%

Цитирование: 0%

Информация о документе

№ документа: 1
Имя исходного файла: Выпускная работа Н. Ремхе _3_.doc
Размер текста: 712 кБ
Тип документа: Не указано
Символов в тексте: 100132
Слов в тексте: 11511
Число предложений: 684

Информация об отчете

Дата: Отчет от 14.06.2016 17:21:02 - Последний готовый отчет
Комментарии: не указано
Оценка оригинальности: 83.99%
Заимствования: 16.01%
Цитирование: 0%

Источники

Доля в тексте	Источник	Ссылка	Дата	Найдено в
3.77%	[1] не указано	http://zoometod.narod.ru	раньше 2011 года	Модуль поиска Интернет
2.87%	[2] не указано	http://zoometod.narod.ru	раньше 2011 года	Модуль поиска Интернет
2.37%	[3] не указано	http://zoometod.narod.ru	раньше 2011 года	Модуль поиска Интернет