



УДК 599.323.42:591.4

ВИЗНАЧЕННЯ БІОЛОГІЧНОГО ВІКУ СІРИХ НОРИЦЬ ЗА ДОПОМОГОЮ БАГАТОВИМІРНОГО ФЕНОТИПУВАННЯ (НА ПРИКЛАДІ *MICROTUS ARVALIS* PALLAS, 1779 І *M. SOCIALIS* PALLAS, 1773)

В. М. Пєсков, І. О. Синявська

Інститут зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України
вул. Б. Хмельницького, 15, Київ 01601, Україна
e-mail: Peskov_53@mail.ru

Проведено факторний аналіз мінливості 17 морфологічних ознак і різноманіття самців звичайної та гуртової нориць за загальними розмірами та пропорціями тіла. Показано, що мінливість більшості ознак описується першими трьома головними компонентами на 85,4% у звичайної нориці та на 88,6% – у гуртової. При цьому в обох видів перша компонента характеризує вікову мінливість загальних розмірів тіла, друга і третя – його пропорції. Доведено, що біологічний вік нориць досить чітко визначається за загальними розмірами і пропорціями тіла (фізіологічна зрілість тварин), масою сім'яників (репродуктивний статус) і тимусу (здатність до подальшого росту). Запропоновано оригінальний алгоритм багатовимірного фенотипування для визначення біологічного віку нориць за сукупністю зазначених вище ознак. З використанням методу фенотипування в популяції звичайної нориці виявлено 2 групи, в популяції гуртової – 8 груп самців різного біологічного віку. Достовірно більший рівень біологічного (вікового) різноманіття самців у популяції гуртової нориці, ніж у звичайної, пояснюється більш високою фізіологічною і репродуктивною активністю *Microtus socialis* порівняно з *M. arvalis*.

Ключові слова: *Microtus socialis*, *M. arvalis*, нориці, загальні розміри та пропорції тіла, біологічний вік, метод багатовимірного фенотипування.

ВСТУП

Вік і стать є найважливішими біологічними характеристиками нориць, які обумовлюють їх біологічний (фізіологічний і репродуктивний) статус та функціональну роль у природних популяціях. Стать нориць визначається досить просто за вторинними статевими ознаками, тоді як визначення їхнього віку є складною самостійною проблемою [15]. Успішне вирішення цієї проблеми ускладнюється відсутністю однозначної залежності між хронологічним і біологічним віком у людей і тварин [5; 22]. Виходячи з цього, екологи пропонують у життєвих циклах (ЖЦ) тварин, особливо з довготривалими ЖЦ, розрізняти не вікові класи, а стадії розвитку [5], які відображають їхній біологічний вік, тобто фізіологічний стан і репродуктивний статус у даний момент онтогенезу.

У літературі, яка присвячена дослідженню проблеми віку у хребетних тварин і, зокрема, ссавців, переважають роботи, спрямовані на пошук підходів і методів визначення хронологічного (календарного) віку [2; 3; 12; 14; 15; 23; 24; 27; 30–32 тощо]. Значно менше досліджень, у яких розглядаються питання щодо визначення їхнього біологічного віку [19–21; 28; 38; 40].

Найбільших успіхів у розробці методології та методики визначення біологічного віку досягнуто антропологами і геронтологами [4; 10; 16; 18; 22; 25; 28; 37]. В антропології біологічний вік людини розглядають як відповідність індивідуального морфофункціонального рівня певній середньостатистичній нормі даної популяції, яка відображає нерівномірність розвитку, зрілості та старіння різних фізіологічних систем і темпи вікових змін адаптаційних можливостей організму [4].

На наш погляд, таке визначення біологічного віку повною мірою може бути використане в теріології. Відмінності виникатимуть у разі його практичного застосування, а саме в ознаках, які при цьому використовуються, а також у методологічних підходах і методиці опрацювання отриманих показників. Розглянемо це на прикладі визначення біологічного віку нориць із використанням методу фенотипування (визначення фенотипу).

Слід зауважити, що метод багатовимірного фенотипування за комплексом неметричних ознак – фенів, – уперше розроблено та запропоновано І.А. Васильєвою [9] для діагностики видів-двійників звичайної та східноєвропейської нориць. Згодом евристичні властивості цього методу дали змогу успішно вирішити низку важливих питань систематики та діагностики криптичних видів у складній із таксономічної точки зору групи нориць [6–8].

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Матеріали. Для дослідження зазначеного питання використано дані з морфології звичайної (*Microtus arvalis* Pallas, 1779) та гуртової (*M. socialis* Pallas, 1773) нориць. Вибірка *M. socialis* зібрана експедицією відділу популяційної екології Інституту зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАН України у жовтні 1973 року на території цілинного степу заповідника «Асканія-Нова» Чаплинського району Херсонської області налічувала 164 особини, серед них 69 самців і 95 самок, із яких 59 брали участь у розмноженні. Вибірка самців *M. arvalis*, зібрана у квітні 1973 року на яйлах Гірського Криму (Ай-Петрі яйла) налічувала 125 особин, серед них 53 самці та 72 самки, із яких 56 брали участь у розмноженні.

У роботі досліджено тільки вибірки самців, репродуктивний статус яких досить легко визначається за масою сім'яників, розвиненістю сім'яних придатків та наповненістю сім'яних міхурців. Вік нориць визначали за ступенем скульптурованості черепа – ССЧ [2; 14]. При цьому додатково використовували дані довжини і маси тіла з урахуванням стану репродуктивних органів та участі нориць у розмноженні [27; 32]. У результаті досліджувані вибірки самців звичайної та гуртової нориць були розділені на три вікові групи: juvenis, subadultus і adultus.

Ознаки. Кожна особина була описана по 4 стандартних промірах тіла (довжина тіла – L, хвоста – Ca, стопи – Pl та вуха – Au) і 13 інтер'єрних ознаках (маса тіла – W, селезінки – Lie, наднирників – Adr, нирок – Ren, кишечнику – Int, печінки – Hep, серця – Cor, легенів – Pul, тимусу – Th, сім'яників – Tes¹).

¹ Останні три білатеральні ознаки враховувались окремо з обох боків.

Під час визначення пропорцій – співмірності різних частин і органів цілісного організму – потрібно перейти від абсолютних значень різних ознак, які не співвідносяться між собою за розмірністю і масштабом (величиною), до безрозмірних їхніх значень. Для цього абсолютні значення 17 ознак у кожній особини відносили до середніх їх значень у вибірці. Після такого перетворення безрозмірні значення 17 різних ознак у кожній конкретній особини стають порівнюваними, тому що тепер їх величина варіює навколо одиниці.

Статистика. Мінливість 17 морфологічних ознак у вибірках самців звичайної та гуртової нориць вивчали за абсолютними значеннями з використанням факторного (метод головних компонент) аналізу. Для порівняння особин між собою за загальними розмірами і пропорціями тіла у вибірках застосовували кластерний аналіз. Як показник відмінностей використовували метрику (дистанцію) Евкліда (DE), розраховану за безрозмірними значеннями 17 морфологічних ознак. Матриці DE опрацьовували факторним аналізом. Фенотипування (визначення фенотипу) нориць здійснювали за величиною і знаком їх факторної кореляції з першими трьома головними компонентами (GK_1 – GK_3). До однієї групи відносили самців, які мали статистично достовірні й однакові за знаком кореляції з однією й тією ж GK.

Внутрішньопопуляційні групи самців, виділені шляхом фенотипування, порівнювали між собою за загальними розмірами та пропорціями тіла. Загальні розміри тіла оцінювали за середнім арифметичним відносних значень 17 ознак, які порівнювали за допомогою *t*-критерію Стьюдента. Подібність або відмінність самців різних груп за пропорціями тіла оцінювали шляхом їх порівняння за безрозмірними значеннями 17 ознак з використанням непараметричного коефіцієнта рангової кореляції Спірмена (R_s). Обробку даних проводили за допомогою статистичного пакету програм Statistica 6 для Windows та PAST 2.14.

РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ І ЇХНЕ ОБГОВОРЕННЯ

Мінливість ознак. Згідно з результатами факторного аналізу, мінливість самців звичайної та гуртової нориць за 17 морфологічними ознаками досить повно описується першими трьома головними компонентами. При цьому в обох випадках більшість ознак, зокрема загальні розміри тіла (довжина і маса), мають досить високі додатні значення факторних навантажень на GK_1 (табл. 1). Звідси можна зробити висновок, що в обох вибірках GK_1 характеризує вікову мінливість розмірів різних частин тіла і внутрішніх органів, які, як відомо, збільшуються з віком тварин.

Необхідно відзначити, що GK_1 описує також нерівномірність (диспропорційність) вікової мінливості різних частин тіла й органів, свідченням чого є різна величина їх факторних навантажень на GK_1 . Цю властивість, як відомо, взято за основу методики розрахунку коефіцієнтів багатовимірної алометрії [26; 33; 35; 39]. За результатами розрахунку цих коефіцієнтів на прикладі різних видів хребетних тварин показано, що в постембріональному періоді онтогенезу більшість ознак змінюється нерівномірно тобто диспропорційно [1; 11; 17; 36 та ін.]. Саме тому різні за віком тварини відрізняються не тільки за загальними розмірами тіла, але і за його пропорціями. Мінливість пропорцій тіла самців обох видів нориць характеризується також GK_2 і GK_3 .

Таким чином, загальні розміри тіла і його пропорції (GK_1 – GK_3), оцінені за безрозмірними значеннями більшості досліджених ознак, характеризують фізіологічну зрілість тварин, маса сім'яників – їх репродуктивний статус, тобто готовність до

розмноження, маса тимусу – здатність особини до подальшого росту. Сукупність досліджуваних ознак, узятя разом, – біологічний вік тварини.

Таблиця 1. Факторні навантаження 17 морфологічних ознак на ГК₁–ГК₃ у вибірках самців гуртової та звичайної нориць (1973 р.)

Table 1. Factor loadings of 17 morphological characters on the PC₁–PC₃ in the males samples of social and common voles

Ознака	<i>M. socialis</i>			<i>M. arvalis obscurus</i>		
	ГК ₁	ГК ₂	ГК ₃	ГК ₁	ГК ₂	ГК ₃
L	0,97	0,03	0,09	0,91	0,14	0,20
CA	0,79	-0,06	0,32	0,79	-0,04	0,07
PL	0,79	0,07	0,47	0,54	0,62	-0,26
AU	0,84	0,22	0,16	0,67	0,45	-0,07
W	0,99	-0,02	0,05	0,98	0,05	0,12
LIE	0,69	0,34	-0,51	0,61	-0,44	-0,59
ADR _s	0,94	-0,06	-0,04	0,89	-0,18	-0,22
ADR _p	0,95	-0,07	-0,01	0,90	0,02	-0,15
REN _s	0,96	0,09	-0,05	0,98	-0,03	0,01
REN _p	0,96	0,09	-0,06	0,97	0,00	0,03
INT	0,84	-0,15	0,14	0,79	0,17	-0,19
HEP	0,98	0,08	-0,03	0,97	-0,02	0,04
TES _s	0,91	-0,21	-0,15	0,94	-0,08	0,21
TES _p	0,91	-0,21	-0,14	0,95	-0,09	0,16
TH	-0,40	0,87	0,17	-0,77	0,23	-0,33
COR	0,98	0,06	0,01	0,96	-0,03	0,06
PUL	0,85	0,27	-0,20	0,95	-0,10	-0,06
Залишкова дисперсія, %	77,4	6,7	4,5	75,3	5,6	4,5

Примітка: напівжирним шрифтом виділено статистично достовірні коефіцієнти факторних навантажень.

Comment: statistically significant factor loadings coefficients are marked in bold.

Мінливість нориць. У результаті порівняння особин між собою за загальними розмірами і пропорціями тіла у вибірках звичайної та гуртової нориць було отримано матриці DE, які містять інформацію про індивідуальні відмінності самців за зазначеними показниками в досліджених вибірках обох видів. Враховуючи значний розмір матриць (47×47 у гуртової та 59×59 у звичайної нориць), у тексті статті вони не наводяться. Для «згортання» інформації, яку містять таблиці, було використано факторний аналіз. У даному випадку це зроблено з метою дослідження структурованості морфологічної мінливості самців у кожній із двох вибірок і виявлення внутрішньопопуляційних груп методом фенотипування кожної особини.

Фенотипування особин у вибірці *M. arvalis*. За результатами факторного аналізу матриці DE, розрахованої для вибірки нориці звичайної, встановлено, що, незалежно від віку, визначеного за ССЧ, вибірка поділяється на juvenis (маркуються високими від'ємними факторними кореляціями з ГК₁) і adultus (мають достовірні додатні факторні кореляції з ГК₁). При цьому залишкова дисперсія ГК₁ становить 91,4%, тобто мінливість DE достатньо повно описується першою компонентою. Розглянемо результати, представлені в табл. 2, більш детально.

Таблиця 2. Факторні навантаження на GK_1 – GK_2 у вибірці самців звичайної нориці різного віку (квітень 1973 року, $n = 59$)Table 2. Factor loadings on the PC_1 – PC_2 in sample of common voles males of different age (April 1973, $n = 59$)

№	Вік за ССЧ, %	Вік біологічний	n	GK_1	GK_2
Вік біологічний :juvenis					
1	10–30	juv	29	-0,91 – -0,99	-0,05–0,33
Вік біологічний :subadultus					
2	40 та 60	juv	5	-0,95 – -0,99	0,0,5–0,25
3	30–60	ad	11	0,74 – 0,98	-0,01–0,62
Вік біологічний :adultus					
4	70	juv	1	-0,96	0,23
5	60–100	ad	13	0,91 – 0,99	-0,01–0,37

Примітки: juv. – juvenis, sub. – subadultus, ad. – adultus; напівжирним шрифтом виділено статистично достовірні коефіцієнти факторних навантажень.

Comments: DSS – Degree of skull sculpturing; juv. – juvenis, sub. – subadultus, ad. – adultus; statistically significant factor loadings coefficients are marked in bold.

Як видно з табл. 2, 29 ювенільних самців звичайної нориці мають високо достовірну від'ємну кореляцію з GK_1 , тобто всі вони фенотипуються як молоді статевонезрілі особини. До цієї ж групи слід віднести 1 дорослого і 5 напівдорослих самців. У всіх перелічених особин сім'яні придатки не розвинені або розвинені слабо, а маса сім'яників не перевищує 10 мг, тобто вони не беруть участі в розмноженні (частка таких самців у популяції становить 59,32%). Інша частина вибірки – 11 напівдорослих і 13 дорослих самців, які мають високі додатні значення факторної кореляції з GK_1 , визначаються як дорослі статевозрілі особини. У самців цієї групи маса сім'яників варіює від 150 до 169 мг, сім'яні придатки добре розвинені, а сім'яні міхурці наповнені (частка таких самців у популяції – 40,68%).

Результати порівняння самців виділених груп за загальними розмірами і пропорціями тіла також свідчать про те, що у дослідженій вибірці звичайної нориці за біологічним віком визначаються 2 групи самців. При цьому самці кожної з цих груп подібні між собою і достовірно відрізняються від самців іншої групи за обома інтегральними показниками (рис. 1, табл. 3).

Таблиця 3. Результати порівняння самців звичайної нориці різного віку за загальними розмірами (t) і пропорціями (r) тіла

Table 3. The results of compare of common vole males of all ages in total size (t) and proportions (r) of the body

r \ t	Номери внутрішньопопуляційних груп*				
	1	2	3	4	5
1	—	0,71	3,33**	0,51	3,80**
2	0,99**	—	2,74*	0,25	3,27**
3	-0,97**	0,99**	—	3,08**	0,73
4	0,90**	0,94**	-0,97**	—	3,58**
5	-0,99**	-0,99**	-0,99**	-0,95**	—

Примітки: номери внутрішньопопуляційних груп відповідають таким, що у табл. 3; рівні достовірності t і r – $P < 0,05$ (*); $P < 0,01$ (**).

Comments: the numbers of intra population groups are corresponding to such number in table 3; Confidence level t and r – $P < 0,05$ (*); $P < 0,01$ (**).

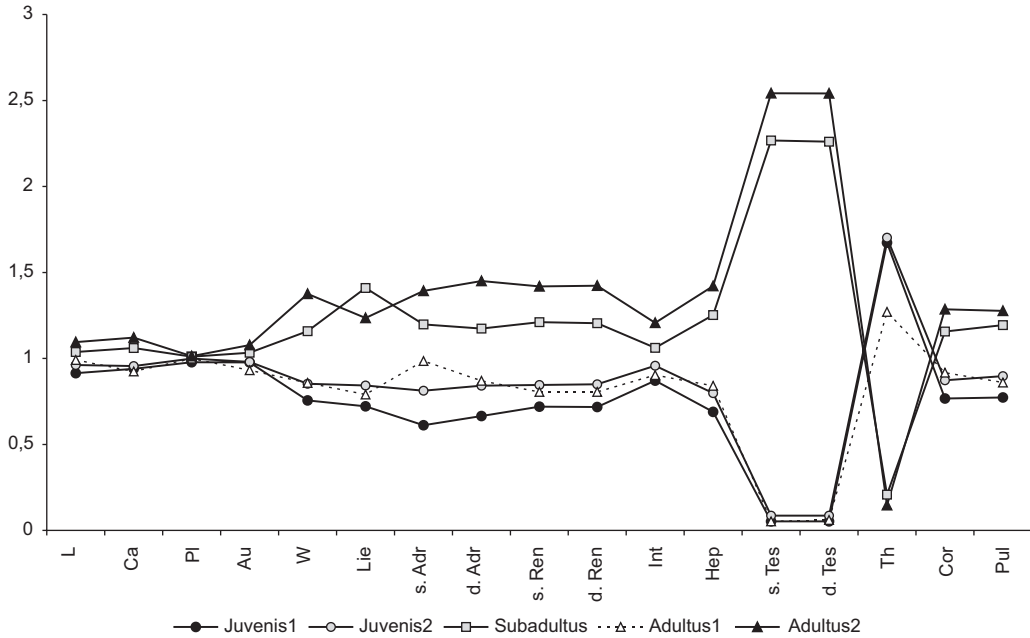


Рис. 1. Морфологічні профілі самців *M. arvalis* різного віку
 Fig. 1. Morphological profiles of the *M. arvalis* males of various age

Фенотипування особин у вибірці *M. socialis*. GK_1 (залишкова дисперсія до-рівнює 78,7%) описує мінливість DE у ювенільних (juvenis) статевонезрілих (0,71–0,99²) і дорослих (adultus) статевозрілих (-0,73– -0,99) самців. Мінливість DE у напівдорослих (subadultus) особин описується GK_2 (18,5%), з якою вони мають високі додатні коефіцієнти кореляції (0,70–0,95) (табл. 4).

За даними рис. 2 і табл. 5, ювенільні самці (група 1) достовірно менші за загальними розмірами тіла порівняно з напівдорослими і дорослими самцями. У них невелика маса сім'яників ($m_{Tes}^3 = 18,6–19,4$ мг), сім'яні придатки не розвинені, вони не беруть участі в розмноженні (частка таких самців у популяції становить 47,76%). За пропорціями тіла вони подібні до ювенільних 2 і 3 груп ($r = 0,91$ і $r = 0,73$), але достовірно відрізняються від напівдорослих і дорослих самців ($r = -0,66– -0,97$).

Напівдорослі (subadultus) самці (група 5) за розмірами тіла більші за ювенільних, але менші за дорослих. За пропорціями тіла вони відрізняються від ювенільних самців 1–3 груп і більш подібні до дорослих 7 і 8 груп (див. табл. 5). Маса сім'яників у них досить значна (158,9–160,0 мг), сім'яні придатки слабо розвинені, проте сім'яні міхурці наповнені.

Дорослі самці (група 8) характеризуються найбільшими лінійними розмірами тіла (рис. 2). За пропорціями тіла – кардинально відрізняються від молодих самців і найбільш подібні до самців 6 групи (табл. 5). У самців цієї групи найкраще розвинені сім'яники ($m_{Tes} = 286,6–276,8$ мг) та сім'яні придатки, а сім'яні міхурці наповнені.

² Показники факторних навантажень, взяті за основу для фенотипування особин, статистично достовірні ($0,05 < P < 0,01$).

³ m_{Tes} – тут і далі по тексті так позначається маса сім'яників.

Таблиця 4. Факторні навантаження на $ГК_1$ – $ГК_2$ у вибірці самців гуртової норичі різного віку (осінь 1973 року, $n = 67$)

Table 4. Factor loadings on the PC_1 – PC_2 in male samples of social vole (autumn 1973 $n = 67$)

№	Вік за ССЧ, %	Вік біологічний	n	$ГК_1$	$ГК_2$
Вік біологічний : juvenis					
1	0–30	juv	32	0,89–0,99	-0,06–0,41
2	10	juv – sub	1	0,76	0,62
3	10–30	sub	3	0,10–0,31	0,87–0,96
Вік біологічний: subadultus					
4	40–50	juv	2	0,91 и 0,82	0,39 i 0,54
5	30–50	sub	8	-0,59–0,21	0,79–0,97
6	40–50	ad	6	-0,83– -0,99	0,09–0,54
Вік біологічний :adultus					
7	70	ad – sub	1	-0,70	0,70
8	60–100	ad	14	-0,84– -0,99	-0,15–0,51

Примітки: juv. – juvenis, sub. – subadultus, ad. – adultus; напівжирним шрифтом виділено статистично достовірні коефіцієнти факторних навантажень.

Comments: DSS – Degree of skull sculpturing; juv. – juvenis, sub. – subadultus, ad. – adultus; statistically significant factor loadings coefficients are marked in bold.

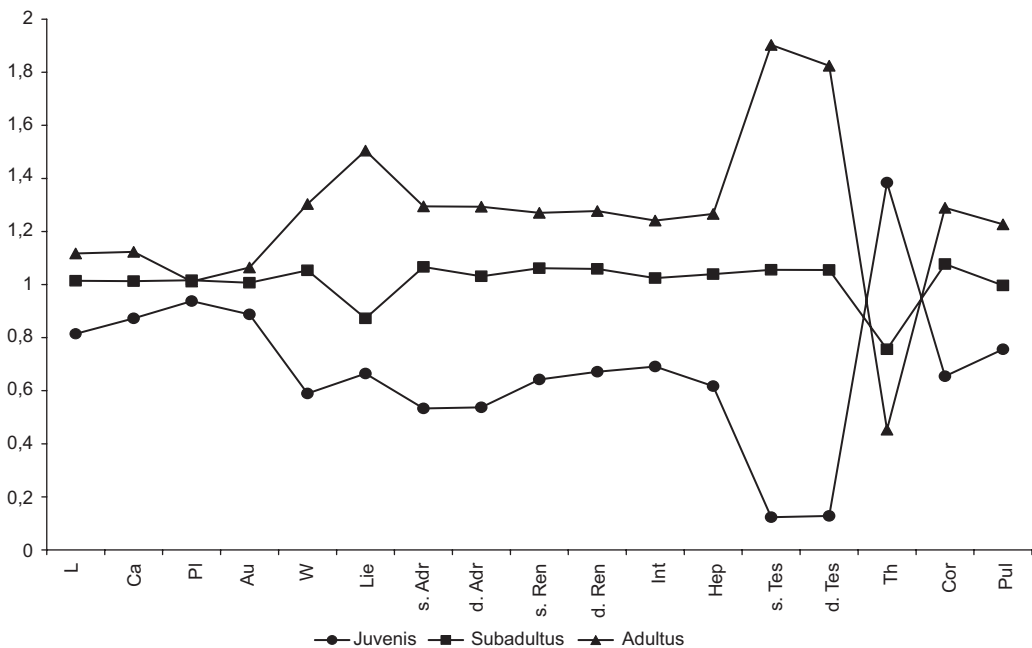


Рис. 2. Морфологічні профілі самців *M. socialis* різного біологічного віку

Fig. 2. Morphological profiles of *M. socialis* males of various biological age

Таблиця 5. Результати порівняння самців гуртової нориці різного віку за загальними розмірами (t) і пропорціями (r) тіла

Table 5. The results of comparing social vole of males of different age in total size (t) and proportions (r) of the body

r \ t	Номери внутрішньопопуляційних груп*							
	1	2	3	4	5	6	7	8
1	—	2,95**	4,19***	1,52	4,74***	5,47***	5,11***	5,82***
2	0,91**	—	1,52	1,59	1,56	3,26**	2,28*	3,73**
3	0,73**	0,75**	—	3,03**	0,48	1,91	0,45	2,44*
4	0,46	0,35	-0,18	—	3,54**	4,54***	4,02**	4,95***
5	-0,66**	-0,54*	-0,87**	0,19	—	2,72**	1,41	3,28**
6	-0,91**	-0,93**	-0,57*	-0,64**	0,38	—	1,79	0,56
7	-0,89**	-0,81**	-0,62**	-0,46	0,60*	0,76**	—	2,37*
8	-0,97**	-0,94**	-0,73**	-0,50*	0,57*	0,96**	0,82**	—

Примітки: номери внутрішньопопуляційних груп відповідають таким, що наведені у табл. 4; рівні достовірності t і r – P < 0,05 (*); P < 0,01 (**); P < 0,001 (***).

Comments: the numbers of intra population groups are corresponding to such numbers in table 4; Confidence level t and r – P < 0.05 (*); P < 0.01 (**); P < 0.001 (***)

Окрім особин трьох зазначених вікових груп, серед ювенільних самців виявлено одну особину, яка має статистично достовірну кореляцію з GK_1 (0,76) і досить високу, хоча й недостовірну, з GK_2 (0,62). За загальними розмірами тіла він достовірно більший порівняно з ювенільними самцями першої групи, але менший за самців 6–8 груп. За пропорціями тіла – подібний до ювенільних, але відрізняється від напівдорослих і дорослих самців (табл. 5). За станом репродуктивних органів – ближче до ювенільних ($m_{Tes} = 83–86$ мг, сім'яні придатки розвинені слабо, сім'яні міхурці не наповнені). Виходячи з наведених даних, біологічний вік цього самця слід позначити як «juvenis-subadultus».

Три ювенільних самці із ССЧ 10 і 30% (3 група), які мають достовірні додатні кореляції (0,87–0,96) з GK_2 , фенотипуються як subadultus (табл. 4). У них непогано розвинені сім'яні придатки, маса сім'яників варіює від 134,3 до 138,8 мг, сім'яні міхурці наповнені, тобто вони готові до розмноження. За загальними розмірами тіла вони достовірно більші порівняно з ювенільними першої групи та напівдорослими четвертої, але менші за дорослих самців, за пропорціями – подібні до молодих 1 і 2 груп та відрізняються від напівдорослих і дорослих особин (табл. 5).

Серед напівдорослих самців за біологічним віком також виявлено дві самостійні групи. Так, 2 самці, які мають високі додатні кореляції з GK_1 (0,82–0,91) і фенотипуються як ювенільні (група 4), за загальними розмірами тіла достовірно менші за ювенільних третьої групи та напівдорослих і дорослих самців 5–8 груп, за пропорціями – достовірно відрізняються від напівдорослих особин 6 і дорослих груп (табл. 5). За станом репродуктивних органів вони схожі на ювенільних – сім'яники невеликого розміру ($m_{Tes} = 44–48,2$ мг), сім'яні придатки не розвинені, сім'яні міхурці не наповнені.

Напівдорослі самці групи 6, які фенотипуються як дорослі, за загальними розмірами тіла крупніші за молодих 1, 2 та 4 груп і напівдорослих 5 групи. За пропорціями тіла – суттєво відрізняються від молодих і подібні до напівдорослих і дорослих

особин (табл. 5). За станом репродуктивних органів (маса сім'яників варіює від 272,2 до 270,1 мг, добре розвинені сім'яні придатки, сім'яні міхурці наповнені) – це дорослі статевозрілі особини.

Серед дорослих самців гуртової норичі одна особина (група 7) одночасно фенотипується як доросла (-0,70 з GK_1) і як напівдоросла (0,70 з GK_2), тому біологічний вік цього самця краще позначити як «adultus-subadultus». За загальними розмірами тіла він крупніший порівняно з ювенільними особинами та не відрізняється від напівдорослих і дорослих самців, за пропорціями – достовірно відрізняється від juvenis і більш схожий на дорослих самців (табл. 5). У нього непогано розвинені сім'яники ($m_{tes} = 207$ і 214 мг) та сім'яні придатки, сім'яні міхурці наповнені.

ВИСНОВОК

Таким чином, з використанням методу багатовимірного фенотипування в осінній вибірці самців гуртової норичі виявлено 8 груп особин, які мають різний фізіологічний стан організму і, відповідно, різний біологічний вік. Порівняно зі звичайною норичею, вибірка якої диференціюється на дві групи, біологічне різноманіття у вибірці гуртової норичі більше ($H_{soc} = 1,127$ проти $H_{arv} = 0,675$; $t = -4,79$; $p < 0,001$). Це обумовлено тим, що у гуртової норичі, на відміну від звичайної, спостерігається більша швидкість росту, більш високі фізіологічна активність і репродуктивний потенціал, і, як наслідок, швидша зміна генераційної структури популяції [13].

Важливо підкреслити, що використання методу багатовимірного фенотипування разом із вивченням морфологічної мінливості й морфологічного різноманіття на основі інтегрального (цілісного) підходу дає змогу в кінцевому результаті виявити й оцінити біологічне різноманіття у природних популяціях тварин. Такий результат дослідження морфологічної мінливості у природних популяціях тварин значно підносить евристичну цінність морфологічного підходу в популяційній біології.

1. Абрамов С.А. Отношения между разными формами морфологической изменчивости на примере копытных. **Сообщества и популяции животных: морфолог. и эколог. анализ:** тр. Ин-та систематики и экологии животных СО РАН. Вып. 46. Новосибирск; Москва: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. 256 с.
2. Башенина Н.В. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.). **Зоол. журнал**, 1953; 32(4): 730–743.
3. Башенина Н.В. **Европейская рыжая полевка.** М.: Наука, 1981. С. 211–226
4. Белозерова Л.М. Методология изучения возрастных изменений. **Клиническая геронтология**, 2002; 8(12): 3–7.
5. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. **Экология. Особи, популяции и сообщества.** Т. 2. М.: Мир, 1989. 477 с.
6. Васильев А.Г., Васильева И.А. **Гомологическая изменчивость морфологических структур и эпигенетическая дивергенция таксонов: Основы популяционной мериологии.** М.: Т-во науч. изданий КМК, 2009. 511 с.
7. Васильева И.А. Гомологическая изменчивость неметрических признаков как основа многомерного фенотипирования (на примере горных млекопитающих). **Млекопитающие горных территорий:** матер. международ. конф. М.: Тов-во науч. изданий КМК, 2007. С. 67–72.
8. Васильева И.А. Многомерное фенотипирование и оценка эпигенетической дивергенции спорных форм полевок (Rodentia, Arvicolinae). **Современное состояние и пути развития популяционной биологии:** матер. X Всерос. популяц. семинара. Ижевск, 2008. С. 97–99.

9. Васильева И.А., Васильев А.Г., Гилева Э.А. Эпигенетическая дивергенция видов-двойников: *Microtus arvalis* и *Microtus rossiaemeridionalis*. **Популяции в пространстве и во времени**: сб. матер. докл. VIII Всерос. популяц. семинара. Н. Новгород, 2005. С. 47–49.
10. Войтенко В.П., Токарь А.В., Полюхов А.М. Методика определения возраста биологического возраста человека // **Геронтология и гериатрия, 1984. Ежегодник. Биологический возраст. Наследственность и старение**. Киев, 1984. С. 133–137.
11. Дзевирин И.И., Лашкова Е.И., Вклад гетерохронных трансформаций онтогенеза в формирование межвидовых различий лесных мышей, *Sylvaemus* (Rodentia) // **Журнал общ. биологии**, 2005; 66(3): 258–272.
12. Евдокимов Н.Г. Методика определения возраста обыкновенной слепушонки *Ellobius talpinus* (Rodentia, Cricetidae). **Зоол. журнал**, 1997; 76(9): 1094–1101.
13. Емельянов И.Г. **Эколого-морфологические особенности обыкновенной и общественной полевки юга Украины**: автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.08. Киев, 1975. 28 с.
14. Емельянов И.Г., Золотухина С.И. О выделении возрастных групп у полевки общественной (*Microtus socialis* Pall.). **Докл. АН УССР. Сер. Б**, 1975; 7: 661–663.
15. Клевезаль Г.А. **Принципы и методы определения возраста млекопитающих**. М.: Т-во науч. изданий, 2007. 283 с.
16. Кочеткова Н.Г. Влияние фетальных тканей на процессы эволюции тимуса в эксперименте. **Успехи геронтологии**, 2008; 21(1): 56–60.
17. Малюк А.Ю. **Формування внутрішньовидових та міжвидових відмінностей за лінійними розмірами та пропорціями тіла в постембріональному розвитку прудкої (*Lacerta agilis* Linnaeus, 1758) та зеленої (*L. viridis* Laurenti, 1768) ящірок**: автореф. дис. ... канд. біол. наук: 03.00.08. Київ: Ін-т зоології ім. І.І. Шмальгаузена НАНУ, 2010. 22 с.
18. Позднякова Н.М., Прощаев К.И., Ильницкий А.Н. и др. Современные взгляды на возможности оценки биологического возраста в клинической практике. **Успехи современного естествознания**, 2011; 2: 17–22.
19. Оленев Г.В. Функциональная детерминированность онтогенетических изменений возрастных маркеров грызунов и их практическое использование в популяционных исследованиях. **Экология**, 1989; 2: 19–31.
20. Оленев Г.В., Григоркина Е.Б. Определение возраста цикломорфных грызунов, функционально-онтогенетическая детерминированность, экологические аспекты. **Экология**, 2009; 40(2): 93–104.
21. Фролов Ю.П. Постэмбриональный рост органов у некоторых позвоночных и возможная причина старения. **Изв. АН СССР. Сер. биол.**, 1981; 5: 745–751.
22. Эмануэль Н.М., Мамаев В.Б., Наджарян Т.А., Еровиченко Л.А. Принципы определения биологического возраста и жизнеспособности человека. **Геронтология и Гериатрия. Ежегодник. Биологический возраст. Наследственность и старение**. К., 1984: 38–42.
23. Adamczewska-Andrzejewska K.A. Growth, variations and age criteria in *Apodemus agrarius* (Pallas, 1771). **Acta Theriol**, 1973; 18(19): 353–394.
24. Barker J.M., Boonstra R., Schulte-Hostedde A.I. Age determination in yellow-pine chipmunks (*Tamias amoenus*): a comparison of eye-lens masses and bone sections. **Canad. J. Zool**, 2003; 81(10): 1774–1779.
25. Benetos A., Okuda K., Lajemi M. et al. Telomere length as an indicator of biological aging. The gender effect and relation with pulse pressure and pulse wave velocity. **Hypertension**, 2001; 37: 381–385.
26. Blackstone N.W. Allometry and relative growth: pattern and process in evolutionary studies. **Syst. Zool**, 1987; 36(1): 76–78.
27. Boonstra R., Krebs C.J. Viability of large- and small-sized adults in fluctuating vole populations. **Ecology**, 1979; 60(3): 567–573.
28. Briodes T.C., Turner L.W., Gates R.S., Smith E.M. Relativity of growth in laboratory and farm animals: I. Representation of physiological age and the growth rate time constant. **Transaction of the American Society of Agricultural Engineers**, 2000; 43(6): 1803–1810.

29. *Bulpitt C.J.* Assessing biological age: practicality? (Review). **Gerontology**, 1995; 41: 315–316.
30. *Fedyk A.* Gross body composition in postnatal development of the bank vole. III. Estimating age. **Acta Theriol**, 1974.; 19(26): 429–440.
31. *Gliwicz J., Jancewicz E.* Aging and kohort dynamics in *Sorex* schrews. **Acta Theriol**, 2001; 46(3): 225–234.
32. *Hansson L.* Reproductive development related to age indicators in microtine rodents. **J. Wildl. Manag.**, 1983; 47(4): 1170–1172.
33. *Jolicoeur P.* Principal components, factor analysis, and multivariate allometry: a small-sample direction test. **Biometrics**, 1984; 40: 685–690.
34. *Kaneko Y.* Seasonal and sexual differences in absolute and relative growth in *Microtus montebelli*. **Acta Theriol**, 1978; 23(1–6): 75–98.
35. *Klingenberg C.P.* Individual variation of ontogenesis: a longitudinal study of growth and timing. **Evolution**, 1996; 50(6): 2412–2448
36. *Klingeberg C.P., Neuenschwander B.E., Flury B.D.* Ontogeny and individual variation: analysis of patterned covariance matrices with common principal component. **Syst. Biol**, 1996; 45(2): 135–150
37. *McClellan G.E.* Biomarkers of age and aging (Review). **Exp. Gerontol**, 1997; 32 (1-2): 87–94.
38. *Nakasagawa S., Gemmel N.J., Burke T.* Measuring vertebrate telomeres: applications and limitations. **Molecular Ecology**, 2004; 13: 2523–2533.
39. *Strauss R.E.* On allometry and relative growth in evolutionary studies. **Syst. Zool**, 1987; 36(1): 72–75.
40. *Strauss R.E.* Brain-tissue accumulation of fluorescent age pigments in four poeciliid fishes (Cyprinodontiformes) and the estimation of “biological age”. **Growth, Development & Aging**, 1999; 63: 151–170.

DETERMINATION OF THE BIOLOGICAL AGE OF GRAY VOLES BY MULTIDIMENSIONAL PHENOTYPING (WITH SPECIAL REFERENCE TO *MICROTUS ARVALIS* PALLAS, 1779 AND *M. SOCIALIS* PALLAS, 1773)

V. M. Peskov, I. O. Synyavska

*Schmalhausen Institute of Zoology, NAS of Ukraine, 15, B. Chmelnickyi St., Kiev 01601, Ukraine
e-mail: Peskov_53@mail.ru*

Factor analysis of common and social voles morphological variability was given for 17 morphological features. According to the results of such analysis in vole samples, it was found that 85.4% variability of the majority morphological features for common vole and 88.6% the same one in case of social vole have been described by three first's principal components (PC₁–PC₃). In both vole species first principal component characterizes the age variability by general size of the body, and second and third components – body proportions. A definition of voles biological age might be used of the body general size and proportions, mass of testes (reproductive status) and thymus (capacity for subsequent growth). 2 groups of males common vole and 8 groups of males of social vole of different biological age was identified by the multidimensional phenotyping. It was shown that biodiversity of social vole males is significantly higher in comparison with the common vole. This could be explained by the fact that physiological and reproductive activity was higher in *Microtus socialis* comparing with *M. arvalis*.

Keywords: *Microtus socialis*, *M. arvalis*, voles, general size and proportions of body, method of multidimensional phenotyping, biological age.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ БИОЛОГИЧЕСКОГО ВОЗРАСТА СЕРЫХ ПОЛЕВОК МЕТОДОМ МНОГОМЕРНОГО ФЕНОТИПИРОВАНИЯ (НА ПРИМЕРЕ *MICROTUS ARVALIS* PALLAS, 1779 И *M. SOCIALIS* PALLAS, 1773)**В. Н. Песков, И. А. Синявская***Институт зоологии им. И.И. Шмальгаузена НАН Украины
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев 01601, Украина
e-mail: Peskov_53@mail.ru*

Проведен факторный анализ морфологической изменчивости самцов обыкновенной и общественной полевок по 17 морфологическим признакам. Показано, что изменчивость большинства признаков описывается тремя первыми главными компонентами на 85,4% у обыкновенной полевки и на 88,6% – у общественной. При этом у обоих видов первая компонента характеризует возрастную изменчивость размеров тела, а вторая и третья – его пропорции. Биологический возраст полевок довольно четко определяется по общим размерам и пропорциям тела, массе семенников (репродуктивный статус) и тимуса (способность к дальнейшему росту). Предложен оригинальный алгоритм многомерного фенотипирования для определения биологического возраста полевок по совокупности вышеуказанных признаков. В популяции обыкновенной полевки выявлены 2 внутривидовые группы самцов, у общественной полевки найдено 8 групп самцов разного биологического возраста. Достоверно больший уровень биологического (возрастного) разнообразия самцов в популяции общественной полевки по сравнению с обыкновенной объясняется более высокой физиологической и репродуктивной активностью у *Microtus socialis*.

Ключевые слова: *Microtus socialis*, *M. arvalis*, полевки, общие размеры и пропорции тела, биологический возраст, метод многомерного фенотипирования.

Одержано: 15.04.2013