

УДК 574.3:575.2:599.32

## ФЕНОМЕН НЕСТАБИЛЬНОГО ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА В ПОПУЛЯЦИЯХ ГРЫЗУНОВ: ВОЗРАСТАЕТ ЛИ ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ В ПЕССИМАЛЬНЫХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЯХ?

© 2025 г. А. Г. Васильев\*, И. А. Васильева, Ю. В. Городилова, М. В. Чибиряк

*Институт экологии растений и животных УрО РАН*

*8 Марта, 202, Екатеринбург, 620144 Россия*

*\*E-mail: vag@ipae.uran.ru*

Поступила в редакцию 17.06.2025 г.

После доработки 30.08.2025 г.

Принята в печать 12.09.2025 г.

С целью изучения явления нестабильного полового диморфизма (НПД) в синтопных популяциях симпатрических видов грызунов (рыжая полевка, малая лесная мышь) сравнили изменчивость размеров и формы нижней челюсти самцов и самок из пяти локалитетов пойменных лесов рек Сакмара, Самара и Урал (Южный Урал). В однородных по возрасту выборках сеголеток обоих полов сопоставили половой диморфизм (ПД) по центроидным размерам (ПДР) и форме мандибул (ПДФ) методами геометрической морфометрии. Благоприятность условий обитания косвенно оценили по доле видов в улове, их обилию на 100 лов.-сут. и индексу упитанности (IF, %). ПДР (SSD — size sexual dimorphism) часто, но не всегда проявлялся в благоприятных для вида условиях (высокие обилие, доля вида и индекс IF) и не был выражен в пессимальных (низкие обилие, доля вида и IF), тогда как ПДФ (ShSD — shape sexual dimorphism), напротив, в наибольшей степени был выражен в пессимальных условиях. Выявлены отрицательные регрессионные зависимости, сходные для обоих видов, а для всей совокупности выборок — значимые отрицательные коэффициенты линейной корреляции между величинами ПДФ (по дистанциям Махаланобиса,  $D$ ) и долями видов в уловах ( $r = -0.76$ ), а также их обилием ( $r = -0.78$ ) и индексами упитанности ( $r = -0.85$ ), что отражает усиление ПДФ в пессимальных для развития условиях. Поскольку ПДФ мандибул у видов грызунов регулярно высок в неблагоприятных условиях, он может быть использован для целей экологического мониторинга как косвенный показатель быстрой морфогенетической реакции на пессимальные условия и как один из признаков наступления локальных биотических кризисных явлений после воздействия климатогенных, антропогенных и/или биотических факторов.

DOI: 10.31857/S0044459625050051

Одним из основных вызовов для эволюционной экологии и синэкологии в ближайшие десятилетия станет необходимость диагностики и прогнозирования быстрых перестроек биоты, вызванных изменениями среды климатогенного, антропогенного и биотического (инвазионного) характера (Жерихин, 2003; Parmesan, 2006; Salamin et al., 2010; Ceballos et al., 2015). Наиболее восприимчивыми по отношению к влиянию факторов абиотической и биотической среды являются процессы индивидуального развития, которые могут нарушаться и отклоняться от нормы протекания морфогенеза на его пре- и постнатальных этапах (Zakharov, 1992; Palmer, 1994;

Donelan et al., 2020). Арсенал современной геометрической морфометрии (Rohlf, Slice, 1990; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011; Васильев и др., 2018), позволяющей отдельно анализировать изменчивость размеров и формы объектов, допускает прямую морфогенетическую интерпретацию выявляемых различий (Zelditch et al., 2006; Sheets, Zelditch, 2013). Поэтому геометрическая морфометрия в первую очередь может быть использована при оценке чувствительных к климатическим, антропогенным и биотическим воздействиям переключений и нарушений морфогенеза.

Известны примеры проявления хронографической и биотопической изменчивости в популяциях животных, сопровождающиеся переключением морфогенеза всех особей независимо от пола. Последнее может выражаться даже в проявлении хиатуса в морфопространстве между полигонами изменчивости выборки из одной и той же популяции, взятых в разные годы (Aguirre, Bell, 2012; Rijssel, Witte, 2013; Большаков и др., 2015; Васильев и др., 2017). В значительно меньшей степени обсуждается изменчивость степени полового диморфизма (ПД) по размерам — ПДР (SSD — size sexual dimorphism) и форме — ПДФ (ShSD — shape sexual dimorphism) в разных условиях (Васильев, 2021; Jones, Sheard, 2023).

Предложены разные гипотезы эволюционных механизмов становления ПД, начиная от представлений самого Дарвина (Darwin, 1871) о том, что половой отбор может формировать специфичные видовые особенности полов в разных направлениях, обеспечивая максимизацию их репродуктивного успеха. Другой вероятный экологически опосредованный механизм — конкуренция за ресурс между особями разных полов — может способствовать их селективному расхождению за счет усиления полового диморфизма по размерам и/или форме (например, особенностям кормодобывающего аппарата) для снижения давления конкуренции полов (Hedrick, Temeles, 1989). Еще один вероятный механизм усиления ПД может проявиться за счет разного воздействия на самцов и самок одних и тех же факторов среды и средовых градиентов (Alves, Belo, 2002; Hendry et al., 2006).

Хорошо известно правило Ренша (Rensch' rule), согласно которому у крупных видов половой диморфизм обычно выражен сильнее, причем самцы, как правило, крупнее самок, а у мелких, напротив, степень полового диморфизма проявляется слабее, и крупнее чаще становятся самки (Rensch, 1950; Fairbairn, 1997). Половой диморфизм по размерам у млекопитающих действительно чаще проявляется у крупных видов, например хищных, у которых самцы обычно больше самок, а у мелких видов, например у грызунов, либо оба пола близки по размерам, либо самки крупнее самцов (Trivers, 1972; Ralls, 1977). Последнее обычно связывают с величиной родительских вкладов полов в заботу о потомстве (Trivers, 1972): родительский вклад самцов крупных видов минимален, а у мелких преобладает вклад самок (Ralls, 1977). Хорошо известно, что половой диморфизм часто

проявляется не только в разных размерах самцов и самок, но и в различиях их формы (Gittleman, Valkenburgh, 1997; Loy et al., 2004; Gálvez-López et al., 2021). Половой диморфизм формы (ПДФ), т.е. различия между самцами и самками, касающиеся реализации в процессе развития разной формы тела и его частей и связанных с этим неодинаковых функциональных особенностей и возможностей, представляет значительно больший интерес, чем различия в их общих размерах (ПДР).

Обнаружены случаи переключения морфогенетических программ у самцов и самок в популяции рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) при различной численности и полноте состава сообществ (Васильев и др., 2017). В частности, методами геометрической морфометрии показано, что при многовидовом составе сообщества в случае высокой численности различия между полами по форме нижней челюсти у рыжей полевки (вида-доминанта) выражены слабо, тогда как при низкой численности, напротив, проявляются в высокой степени. Примеры разной степени проявления полового диморфизма по размерам и форме черепа известны даже у хищных млекопитающих, у которых, как правило, самцы крупнее самок. В частности, установлено, что в некоторых регионах Европы у европейской норки (*Mustela lutreola*) половой диморфизм размеров черепа не выражен, тогда как в других проявляется в высокой степени (Abramov, Tumanov, 2003; Gálvez-López, Cox, 2022). Обычно, однако, исследователи мало внимания обращают на флуктуации такого рода и проводят обобщенные сравнения средних половых различий между видами для разных крупных таксонов (Ralls, 1977; Fairbairn, 1997).

Нам представляется, что особое место в популяционной и эволюционной экологии занимает непостоянно выраженный уровень полового диморфизма, т.е. колеблющаяся в разные годы степень проявления половых различий по форме и/или размерам (Blackenhorn et al., 2006; Bonduriansky, 2007; Oudin et al., 2015; Васильев и др., 2017). Феномен такого непостоянства в степени проявления полового диморфизма у вида мы предлагаем назвать нестабильным половым диморфизмом (НПД). Явление НПД до настоящего времени систематически почти не изучено. В литературе, как было показано выше, лишь иногда встречаются свидетельства подобного рода. Поэтому представляет несомненный интерес на примере синтопных

(собранных в одном местообитании) и синхронно (в один и тот же сезон) изученных, а также сходных по возрасту выборок самцов и самок из популяций модельных видов оценить связь проявления ПДР и ПДФ с соотношением обилия, долей видов в улове и индексами упитанности. Более высокая доля вида в улове, его высокая относительная численность (обилие) и высокий средний индекс упитанности косвенно могут указывать на более благоприятные локальные условия для развития особей вида.

Оценка благоприятности или пессимальности условий среды для конкретного вида и его локальной популяции — сложная и до конца еще не решенная задача экологии и общей биологии. Известно, что у каждого вида есть предпочитаемые условия обитания, о чем свидетельствуют исследования экологического или биотопического фильтрования (ecological or habitat filtering) видов (Cornwell et al., 2006; Mayfield et al., 2009; Michalko, Pekár, 2015). Констатация того, что вид в данном биотопе многочислен и его доля в локальном ценозе относительно велика — это, безусловно, лишь часть такой общей оценки предпочтительности и благоприятности среды. Возможны и иные причины повышения обилия, например, приток мигрантов из соседних биотопов. Поэтому дополнительно к этим основным характеристикам для более обоснованного суждения о благоприятности или пессимальности условий можно использовать индекс упитанности.

Ранее мы установили, что усиление ПДФ мандибул может проявляться во времени и было связано с неблагоприятными погодноклиматическими условиями среды и зависящим от нее обилием вида (Васильев и др., 2020б). Если усиление ПДФ связано именно с пессимальными условиями, можно ожидать, что это явление будет обнаружено и в пространстве в контрастных биотопических условиях. Опираясь на ряд ранее полученных результатов (Большаков и др., 2015; Васильев и др., 2020а, б), мы ожидали, что разный уровень проявления полового диморфизма будет зависеть от степени благоприятности условий развития конкретных видов. Подтверждение данной гипотезы может позволить использовать уровень проявления ПДФ как косвенный индикатор неустойчивости развития особей в пессимальных условиях среды при мониторинге экологического состояния популяции.

Цель работы — методами геометрической морфометрии изучить проявление неустойчивого полового диморфизма (НПД) по размерам

и форме нижней челюсти на примере двух модельных симпатрических видов грызунов (рыжей полевки и малой лесной мыши) в пяти географически изолированных синтопных популяциях, локализованных вдоль пойменных лесов рек Сакмара, Урал и Самара в Оренбургской области. Особое внимание предполагалось обратить на сравнение синтопных популяций полевки и мыши в экологически контрастных пойменных биотопах рек Сакмары и Урала, различающихся по увлажненности и степени ксерофитной растительности. Основная задача заключалась в том, чтобы проверить гипотезу о возрастании ПДФ в популяциях грызунов в пессимальных условиях.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

### *Сравниваемые материалы и косвенная оценка благоприятности условий*

В основу работы положены коллекционные краниологические материалы, хранящиеся в Музее Института экологии растений и животных УрО РАН, собранные авторами по двум модельным видам грызунов — рыжей полевке (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) и малой лесной мыши (*Sylvaemus uralensis* Pall.). Выборки были синхронно взяты из синтопных локальных популяций обоих видов вдоль пойменных лесов рек Сакмара, Урал и Самара в Оренбургской области. Основной материал последовательно собран авторами в 2015 г. в один и тот же сезон (во второй половине лета, июль—август). Все локалитеты географически удалены: 1 — кувандыкский (окр. г. Кувандык, пос. Кашук, пойма р. Сакмары: 51°28'50" с.ш., 57°28'25" в.д.); 2 — новоуральский (окр. пос. Новоуральск, пойма р. Урал: 51°15'36" с.ш., 57°15'19" в.д.); 3 — нижнесакмарский (пос. Черный Отрог, пойма р. Сакмары: 51°53'59" с.ш., 56°01'37" в.д.); 4 — платовский (с. Платовка, пойма р. Самары: 51°56'09" с.ш., 54°00'45" в.д.); 5 — тоцкий (с. Тоцкое, пойма р. Самары: 52°31'54" с.ш., 52°47'16" в.д.). Синтопные популяции видов условно наименованы по названиям их локалитетов: кувандыкская — *K*, новоуральская — *N*, нижнесакмарская — *Ch*, платовская — *P*, тоцкая — *T*.

Отлов грызунов обоих видов проводился в пойменных лесных биотопах с помощью линий деревянных ловушек-плашек, расставленных на расстоянии 5 м, на стандартную приманку — хлеб, смоченный в растительном масле,

**Таблица 1.** Сравнение средних центроидных размеров (CS) нижней челюсти самцов и самок в синтопных популяциях рыжей полевки и малой лесной мыши Оренбургской области, значений индекса полового диморфизма по размерам (SSD, %) и индекса упитанности (IF, %)

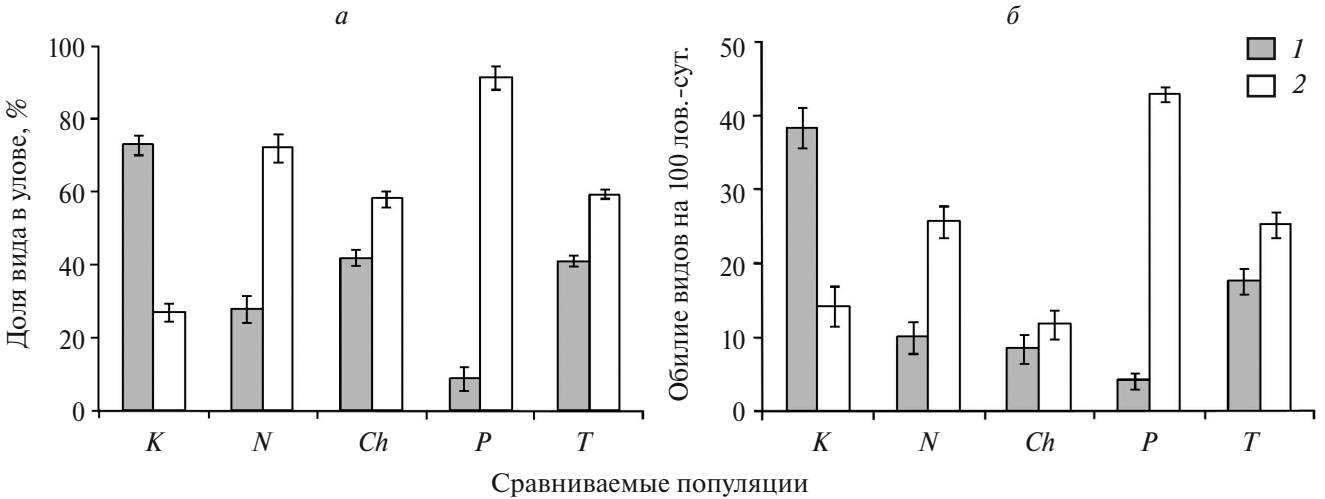
**Table 1.** Comparison of the average centroid sizes (CS) of the mandible of males and females in syntopic populations of the Bank vole and the Pigmy wood mouse of the Orenburg region, the values of the index of sexual size dimorphism (SSD, %) and the index of fatness (IF, %)

Популяция	Самцы	Самки	Индекс SSD, %	Индекс упитанности, %
	CS ± SE (n)	CS ± SE (n)		IF ± SE
Рыжая полевка				
Кувандыкская	1066.1 ± 5.2 (18)	1110.0 ± 6.1 (21)	4.12	3.067 ± 0.024*
Новоуральская	1075.6 ± 8.1 (12)	1101.7 ± 6.6 (7)	2.43	2.736 ± 0.018
Нижнесакмарская	1060.0 ± 6.0 (13)	1118.2 ± 8.3 (10)	5.49	2.790 ± 0.016
Платовская	1066.7 ± 9.1 (12)	1088.5 ± 10.2 (11)	2.05	2.753 ± 0.019
Тоцкая	1056.8 ± 7.1 (20)	1072.7 ± 7.3 (21)	1.50	2.884 ± 0.017
Малая лесная мышь				
Кувандыкская	1020.4 ± 9.9 (9)	1017.1 ± 8.6 (15)	0.32	2.860 ± 0.027
Новоуральская	1004.7 ± 6.8 (14)	1046.3 ± 6.2 (14)	4.14	2.968 ± 0.025
Нижнесакмарская	999.7 ± 7.6 (19)	1027.9 ± 8.2 (16)	2.82	2.921 ± 0.021
Платовская	1020.3 ± 5.5 (23)	1009.8 ± 7.4 (23)	1.03	2.995 ± 0.022
Тоцкая	1011.6 ± 5.0 (27)	1002.3 ± 6.2 (17)	0.92	2.999 ± 0.018

**Примечание:** \* – индекс упитанности вычислен по объединенным по полу выборкам.

в течение 5 суток экспозиции с ежедневной утренней проверкой и перезарядкой ловушек. Сравнивались синтопные выборки самцов и самок взрослых сеголеток обоих видов (ювенильные и сенильные (зимовавшие) особи из анализа исключены).

Общий объем основного изученного материала составил 322 экз. (численное соотношение выборок, включая самцов и самок, указано в табл. 1). Соотношение долей видов в уловах и их обилия на 100 лов.-сут. в сравниваемых локалитетах представлено на рис. 1. В работе



**Рис. 1.** Соотношение долей видов в уловах (а) и их обилие на 100 лов.-сут. (б) с учетом ошибок выборочных долей (±SE) в синтопных популяциях рыжей полевки (1) и малой лесной мыши (2) в Оренбургской области (июль–август 2015 г.): K – кувандыкская, N – новоуральская, Ch – нижнесакмарская, P – платовская, T – тоцкая.

**Fig. 1.** The ratio of species shares in catches (a) and their abundance per 100 catches per day (b) taking into account sampling errors (±SE) in the syntopic populations of Bank vole (1) and Pigmy wood mouse (2) in the Orenburg region (July–August 2015): K – Kuvandyksky, N – Novouralsky, Ch – Nizhnesakmarsky, P – Platovsky, T – Totsky.



также частично использованы материалы и неопубликованные результаты проведенного ранее исследования (Васильев и др., 2020б), основанного на сравнении самцов и самок обоих видов (120 экз.) в нижнесакмарском локалитете (п. Черный Отрог) в разобщенные по времени сбора и контрастные по экологическим условиям 1986 и 2016 гг. Уточним, что 1986 г. был для данного локалитета самым холодным и дождливым за 30-летний период метеонаблюдений, а 2016 г., напротив, — одним из наиболее теплых с умеренным увлажнением (Васильев и др., 2020б).

Дополнительно, наряду с оценкой обилия и доли вида при косвенной оценке благоприятности условий биотопа для протекания развития и существования грызунов, применили индекс упитанности IF (index of fatness) — отношение кубического корня из массы тела к длине тела, в процентах (Правдин, 1966; Шварц и др., 1968). Предварительно из массы тела вычитали массу заполненного желудка, что позволило корректнее оценить индекс IF. Условия года и локалитета, при которых обилие и доля вида высоки, а индексы упитанности больше по величине (табл. 1), рассматривали как относительно более благоприятные для развития и существования особей локальной популяции.

#### *Сравнительная характеристика местообитаний в локалитетах*

Описания биотопических условий пяти сравниваемых локалитетов частично приведены в предыдущих публикациях (Васильев и др., 2017, 2020б). Поясним, что условия пойменного широколиственного леса р. Сакмары (окр. г. Кувандык) с мезофитной растительностью и высокой увлажненностью более благоприятны для рыжей полевки, где ее относительная численность, доля в уловах и индекс упитанности значимо выше, чем у малой лесной мыши (рис. 1, табл. 1). В частности, у рыжей полевки  $IF = 3.067 \pm 0.024$ , а у малой лесной мыши  $IF = 2.860 \pm 0.027$  ( $t = 5.72$ ;  $p < 0.0001$ ). Пойменный лес р. Сакмары западнее г. Кувандык тянется по ее левобережью сплошной полосой, достигая в ширину 300–450 м. В лесу преобладают черный (осокорь) и серебристый тополя, ива белая (ветла), вязы гладкий и шершавый, клен американский. Вдоль нижней части пойменной террасы и в центре пойменного леса встречаются заросли черемухи и липняки мертвопокровные, а также на опушках, под покровом леса и в понижениях распространены ежевичники, где плотность населения

рыжей полевки особенно высока. Лесные поляны по краям зарастают кленом американским, вязом шершавым, жимолостью татарской, шиповником и постоянно уменьшаются по площади. Здесь выше плотность населения малой лесной мыши.

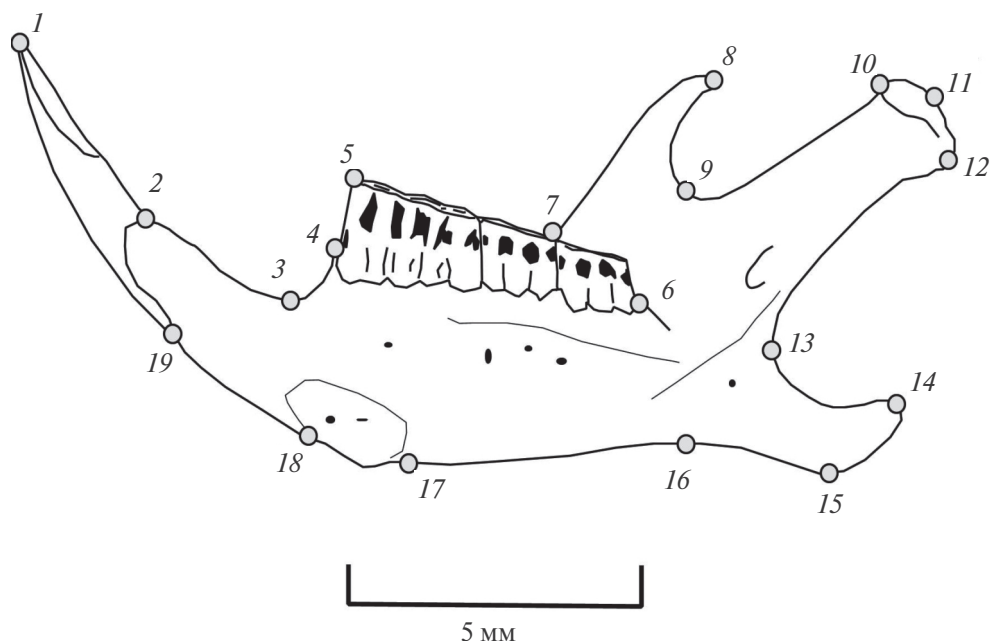
В более ксерофитных условиях расположенного южнее пойменного леса р. Урал (окр. пос. Новоуральск) и верховий р. Самары (окр. с. Платовка), напротив, биотопы более благоприятны для малой лесной мыши, где ее относительная численность, доля в улове и индексы упитанности были значимо выше, чем у рыжей полевки (рис. 1, табл. 1). В новоуральском локалитете пойменный лес разрежен, представлен кленом американским, ивой белой и кустарниками: шиповником, жимолостью татарской, степной карагаей (чилигой) и ежевикой. Пойменный лес узкой полосой 50–70 м тянется вдоль левого берега р. Урал, а основная растительность правого берега представлена карагаей древовидной (акация желтая) и кустарниками, в том числе шиповником, жимолостью татарской, степной вишней. Здесь условия более благоприятны для малой лесной мыши: индекс упитанности у рыжей полевки ниже, чем у малой лесной мыши ( $t = 7.45$ ;  $p < 0.0001$ ) (табл. 1). В окрестностях с. Платовка пойменный лес р. Самары полосой 20–50 м тянется в основном вдоль правого берега. Вдоль реки, как на левом, так и на правом берегах, узкой лентой произрастают отдельные деревья ольхи черной с редким подлеском из ивы козьей и жимолости татарской. В центральной части растут липа, вяз шершавый и карагана древовидная, но на опушках и полянах преобладают шиповник, жимолость татарская, степная карагана, изредка в понижениях и на опушках встречаются кусты ежевики. В 2015 г. условия обитания в этом биотопе были более пригодны для малой лесной мыши, о чем можно было судить по величине индекса упитанности ( $t = 8.36$ ;  $p < 0.0001$ ) (табл. 1), обилию и доле вида.

В мезофитных условиях пойменных лесов низовий р. Сакмары (окр. пос. Черный Отрог) и среднего течения р. Самары (окр. с. Тоцкое) относительная численность обоих видов, их доли в уловах и индексы упитанности по величине несколько выше в популяциях мыши (табл. 1). В нижнесакмарском локалитете пойменный лес р. Сакмары полосой до 300–400 м протянулся вдоль правого берега. В древостое здесь преобладает клен американский, но встречаются также

вяз шершавый, черемуха, ива белая, липа сердцелистная, изредка дуб черешчатый. Подлесок представлен шиповником, караганой древовидной, ежевикой. Лесорастительные условия вполне пригодны для обоих видов, но судя по индексу упитанности, они более благоприятны для мыши ( $t = 4.88$ ;  $p < 0.0001$ ). В тощем локалитете пойменный лес р. Самары в ее среднем течении широкой полосой до 300 м протянулся вдоль левого берега и напоминает таковой в нижнесакмарском локалитете. Здесь также доминирует клен американский, но встречается дуб черешчатый, липа сердцелистная и черемуха. В понижениях и на опушках обычны ежевичники, а на более открытых участках и опушках леса — карагана древовидная, шиповник, степная вишня, жимолость татарская. В данном локалитете биотопические условия почти в равной степени пригодны для обоих сравниваемых видов, но по величине индекса упитанности они более благоприятны для мыши ( $t = 3.71$ ;  $p = 0.0006$ ) (табл. 1). В целом в 2015 г. во всех изученных локалитетах, за исключением кувандыкского, условия были несколько более благоприятны для малой лесной мыши, о чем можно было, в том числе косвенно, судить по величинам средних индексов упитанности (табл. 1).

#### *Методы анализа, использованные программы и общий дизайн исследований*

В качестве основного морфологического объекта исследования использовали нижнюю челюсть как орган, связанный с кормодобывающей функцией и трофической ролью вида в ценозе. В то же время мандибула является относительно плоским объектом, который хорошо пригоден для анализа методами геометрической морфометрии (ГМ) по цифровым 2D-фотографиям. Изменчивость размеров и формы нижней челюсти оценили методами ГМ (Rohlf, Slice, 1990; Zelditch et al., 2004; Klingenberg, 2011; Васильев и др., 2018) на сериях изображений внутренней (лингвальной) стороны правых нижнечелюстных ветвей, полученных на планшетном сканере Epson. Оцифровку фотографий мандибулы провели при разрешении 1200 dpi с помощью программ Рольфа tpsUtil и tpsDig2 (Rohlf, 2017a, b). При характеристике изменчивости формы нижней челюсти обоих видов применили одну и ту же конфигурацию из 19 гомологичных ландмарков (landmarks) (рис. 2). Размеры мандибул в выборках грызунов косвенно сравнивали по величине ее центроидных размеров (CS — centroid size) (Rohlf, Slice, 1990). Суперимпозицию конфигураций ландмарков



**Рис. 2.** Схема размещения меток-ландмарков (1–19) на лингвальной стороне нижней челюсти на примере рыжей полевки.

**Fig. 2.** The layout of the landmarks (1–19) on the lingual side of the mandible using the example of the Bank vole.

провели с помощью обобщенного Прокрустова анализа (GPA — Generalized Procrustes analysis; Rohlf, 1999) с применением метода наименьших квадратов и расчетом Прокрустовых координат (Procrustes coordinates), характеризующих изменчивость формы объектов.

При множественном сравнении выборок одного пола по CS использовали однофакторный дисперсионный анализ (One-way ANOVA). Однородность выборочных дисперсий определяли с помощью теста Левена (Levene's test), основанного на медианах. Соответствие распределения переменных нормальному закону оценивали на основе W-теста Шапиро–Уилка (Shapiro–Wilk's W-test). Множественные парные сравнения провели на основе апостериорного Q-теста Тьюки (post-hoc Tukey's Q-test). Значимость межгрупповых различий CS по факторам “вид” (S), “локалитет” (L) и “пол” (G) с учетом их взаимодействий вычислили на основе трехфакторного дисперсионного анализа (Three-way ANOVA). Межгрупповые различия формы нижней челюсти оценили с помощью канонического анализа Прокрустовых координат и по матрице обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D$ ). Индекс полового диморфизма по центроидным размерам (CS) рассчитали по формуле  $SSD = |(Xf/Xm) - 1| \times 100$ , где  $Xf$  — среднее значение показателя у самок, а  $Xm$  — у самцов (по: Lovich, Gibbons, 1992). При многомерном анализе формы для этой цели использовали обобщенные расстояния Махаланобиса ( $D$ ) с оценкой уровней их значимости по критерию  $T^2$  Хотеллинга.

Общий дизайн работы предполагал изучение трех аспектов. Во-первых, оценка феномена нестабильного полового диморфизма по форме мандибул — ПДФ (ShSD — shape sexual dimorphism) на примере нижнесакмарских синтопных популяций рыжей полевки и малой лесной мыши в экологически контрастные годы (1986, 2016 гг.), разделенные 30-летним промежутком времени. Во-вторых, параллельное сравнение изменчивости CS и формы мандибул самцов и самок синтопных популяций рыжей полевки и малой лесной мыши из пространственно изолированных степным ландшафтом экологически контрастных пойменных биотопов рек Сакмара (окр. г. Кувандык) и Урал (окр. пос. Новоуральск). Уточним, что в этом случае мы параллельно сравнили синтопные популяции обоих видов, имеющих противоположные требования к предпочитаемым биотопам. У рыжей полевки неблагоприятные условия (низкие

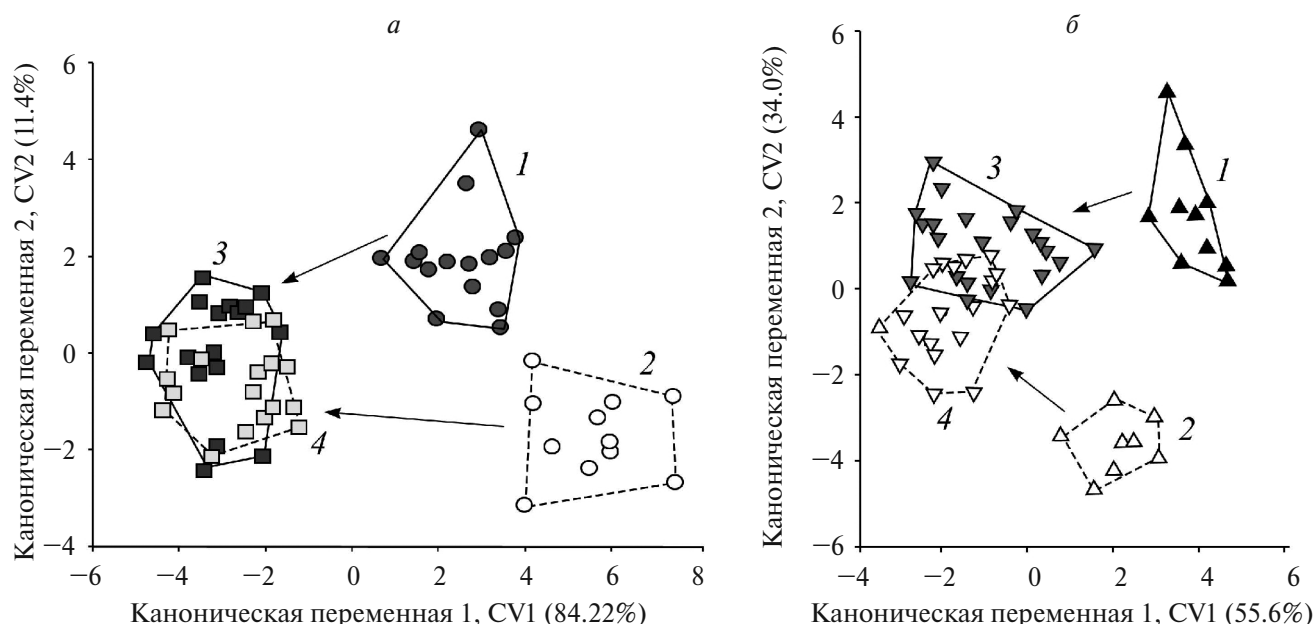
обилие, доля вида и значения индекса упитанности; см. рис. 1, табл. 1) проявились в более благоприятных для малой лесной мыши ксерофитных условиях поймы р. Урал, и наоборот, пессимальные для мыши мезофитные условия уремы в пойме р. Сакмары были более благоприятны для полевки. В-третьих, оценка линейной регрессии и корреляции значений ПДР (SSD — size sexual dimorphism) и ПДФ (ShSD) — обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D$ ) между выборками разного пола обоих видов с показателями обилия, долями видов в уловах и средними индексами упитанности в соответствующих пяти пространственно удаленных локалитетах в один и тот же год сравнения. Указанные аспекты сравнения позволяют проверить высказанную нами гипотезу о вероятном возрастании степени полового диморфизма по форме мандибул в популяциях грызунов, обитающих в пессимальных экологических условиях.

Основные расчеты и статистический анализ материала выполнили с помощью программ TPS (Rohlf, 2017a, b), PAST 4.16 (Hammer et al., 2001) и MorphoJ 1.7a (Klingenberg, 2011).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

### 1. Сравнение формы мандибул самцов и самок рыжей полевки и малой лесной мыши в одном локалитете в отдаленные экологически контрастные годы

В итоге канонического анализа Прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти, при сравнении выборок самцов и самок рыжей полевки и малой лесной мыши, собранных в нижнесакмарском локалитете в конце XX в. (в холодном и дождливом 1986 г.) и начале XXI в. (в жарком и умеренно влажном 2016 г.), выявлены сходные межгодовые эффекты (рис. 3). Предварительно уточним, что индекс упитанности (IF), косвенно отражающий благоприятность сезонных условий развития, у рыжей полевки в 1986 г. ( $2.824 \pm 0.021$ ) был значимо меньше по величине, чем в 2016 г. ( $2.947 \pm 0.014$ ):  $t = 4.87$ ,  $p < 0.0001$ , как и у малой лесной мыши (соответственно  $2.850 \pm 0.020$ ,  $2.989 \pm 0.021$ ;  $t = 4.84$ ,  $p < 0.0001$ ). Однако при межвидовом сравнении полевки и мыши как в 1986, так и в 2016 г. различия по индексу упитанности были крайне малы и статистически незначимы (соответственно  $t = -0.89$ ,  $p = 0.381$ ;  $t = -1.70$ ,  $p = 0.097$ ). Пессимальность условий развития для видов в 1986 г. также подтверждается значимо более высокой, чем в 2016 г.



**Рис. 3.** Канонические анализы Прокрустовых координат конфигураций нижней челюсти самцов (нечетные номера) и самок (четные номера) в аллохронных выборках нижнесакмарских синтопных популяций рыжей полевки (а) и малой лесной мыши (б) в 1986 г. (1, 2) и 2016 г. (3, 4). Стрелками указаны хронографические смещения полигонов изменчивости в общем морфопространстве для выборок самцов и самок обоих видов от конца XX к началу XXI в.

**Fig. 3.** Canonical analyses of the Procrustes coordinates of the mandible configurations of males (odd numbers) and females (even numbers) in the allochronic samples of the Nizhnesakmarsky syntopic populations of the Bank vole (a) and the Pigmy wood mouse (b) in 1986 (1, 2) and 2016 (3, 4). The arrows indicate the chronographic shifts of the polygons of variation in the general morphospace of males and females samples of both species from the end of the XX to the beginning of the XXI century.

(Васильев и др., 2020б), величиной показателя внутригруппового разнообразия (MNND — mean nearest neighbour distance) у обоих видов, косвенно характеризующего степень дестабилизации развития (Hammer, 2009; Васильев и др., 2018; Васильев, 2021).

Из рис. 3 следует, что половой диморфизм по форме мандибул (ShSD) значимо проявился у обоих видов в относительно неблагоприятном (холодном и дождливом) 1986 г.: обобщенные расстояния Махаланобиса ( $D$ ) между выборками самцов и самок соответственно для полевки составили 4.771 ( $p = 0.0001$ ), а для мыши — 5.761 ( $p = 0.0001$ ). В относительно благоприятном для обоих видов (жарком и умеренно влажном) 2016 г. ПДФ мандибул у них проявился значительно слабее: у полевки  $D = 2.227$  ( $p = 0.0049$ ), у мыши — 2.577 ( $p = 0.0001$ ).

В первом случае полигоны изменчивости самцов и самок разобщены в морфопространстве, формируя хиатус, а во втором их полигоны в значительной степени перекрываются друг с другом. Другими словами, в неблагоприятном по погодно-климатическим условиям году у обоих видов грызунов половой диморфизм

по конфигурации нижней челюсти проявился четко, но различия не остались стабильными, и в 2016 г. при благоприятных условиях они более чем вдвое уменьшились.

## 2. Половой диморфизм размеров и формы мандибул популяций рыжей полевки и малой лесной мыши из экологически контрастных пойменных биотопов рек Сакмара и Урал

### 2.1. Сравнение изменчивости центроидных размеров мандибул

Средние значения CS мандибул в синтопных и синхронных выборках самцов и самок обоих видов в кувандыкском (пойма р. Сакмары) и новоуральском (пойма р. Урал) локалитетах представлены в табл. 1. Множественное сравнение выборок самцов и самок рыжей полевки из кувандыкской и новоуральской популяций с помощью однофакторного дисперсионного анализа выявило между ними значимые различия по величине CS:  $F = 10.7$ ; d.f. = 3, 54;  $p < 0.0001$ ; тест Левена ( $p = 0.7003$ ); W-тест Шапиро–Уилка = 0.963;  $p = 0.0741$ . При таком же сравнении синтопных кувандыкской и новоуральской популяций малой лесной мыши также обнаружены значимые различия:  $F = 4.71$ ; d.f. = 3, 55;  $p < 0.0061$ ;



**Таблица 2.** Трехфакторный дисперсионный анализ (Three-way ANOVA) центроидных размеров (CS) мандибул в выборках самцов и самок рыжей полевки и малой лесной мыши в пойменных лесах рек Сакмара и Урал в Оренбургской области

**Table 2.** Three-way ANOVA of centroid sizes (CS) of mandibles in samples of male and female Bank vole and Pigmy wood mouse in the flood plain forests of the Sakmara and Ural rivers in the Orenburg region

Источник изменчивости (фактор)	Сумма квадратов (SS)	Число степеней свободы (d.f.)	Средний квадрат (MS)	F	Уровень значимости (p)	Размер эффекта ( $\eta^2$ )
Вид (S)	104289.9	1	104289.9	117.25	< 0.0001	0.528
Локалитет (L)	153.8	1	153.8	0.17	0.6784	0.002
Пол (G)	20248.5	1	20248.5	22.77	< 0.0001	0.178
S × L	153.5	1	153.5	0.17	0.6787	0.002
S × G	1265.3	1	1265.3	1.42	0.2357	0.013
L × G	1015.1	1	1015.1	1.14	0.2878	0.011
S × L × G	5110.0	1	5110.0	5.75	0.0183	0.052
Внутригрупповая	93390.8	105	889.4			
Общая	225626.9	113				

тест Левена ( $p = 0.0972$ ); W-тест Шапиро–Уилка = 0.9786,  $p = 0.3851$ .

Половой диморфизм по величине CS (ПДР) значимо проявился у рыжей полевки в кувандыкской популяции ( $Q = 5.86$ ;  $p < 0.0008$ ), но был статистически незначим в новоуральской ( $Q = 3.49$ ;  $p = 0.0771$ ). У малой лесной мыши ПДР мандибулы, напротив, значимо выражен в новоуральской популяции ( $Q = 4.64$ ;  $p = 0.0096$ ), но не проявился в кувандыкской ( $Q = 0.37$ ;  $p = 0.9939$ ).

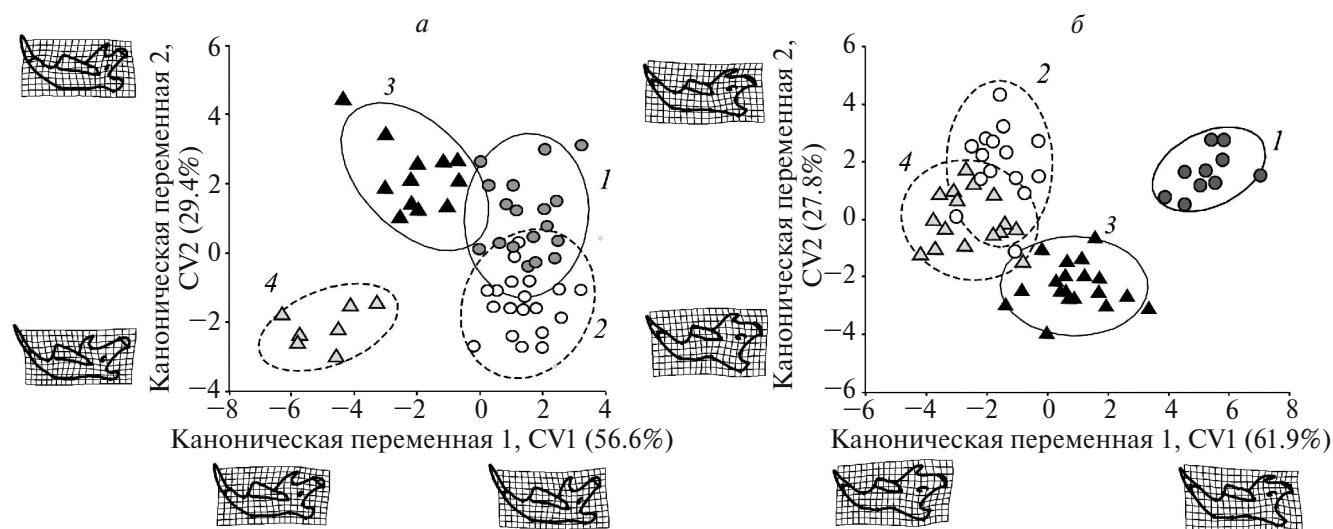
Результаты трехфакторного дисперсионного анализа центроидных размеров мандибул синтопных популяций рыжей полевки и малой лесной мыши из кувандыкского и новоуральского локалитетов представлены в табл. 2. Из таблицы следует, что наибольший вклад в межгрупповую изменчивость CS обусловлен факторами “вид” (S) и “пол” (G). Значимый размер эффекта фактора “вид” (S) превысил принятый Коэном (Cohen, 1992) уровень высоких различий ( $\eta^2 = 0.528 > 0.50$ ), а по фактору “пол” (G) он немного выше среднего уровня (соответственно  $\eta^2 = 0.178 > 0.150$ ). Интересно, что для единственного статистически значимого (см. табл. 2) взаимодействия трех факторов “вид × локалитет × пол” (S × L × G) размер эффекта выражен выше принятого минимального уровня ( $\eta^2 = 0.052 > 0.050$ ), т.е. отчетливо проявился и в целом заслуживает внимания. Данное взаимодействие отражает небольшие, но значимые различия в проявлении полового диморфизма

у разных видов по центроидным размерам в разных локалитетах.

Оценка величин индекса полового диморфизма по центроидным размерам (SSD) в целом согласуется с результатами проведенных выше сравнений CS самцов и самок в обоих локалитетах и отражает противоположное проявление степени видового ПДР в условиях разных локалитетов. Если в кувандыкской популяции рыжей полевки SSD = 4.12, а в новоуральской – 2.43, то у малой лесной мыши – соответственно 0.32 и 4.14.

## 2.2. Сопряженная изменчивость формы нижней челюсти рыжей полевки и малой лесной мыши

Результаты канонического анализа формы мандибул самцов и самок рыжей полевки из экологически контрастных локалитетов пойменных лесов рек Сакмары и Урала представлены на рис. 4а. Все три канонические переменные статистически значимы ( $p < 0.0001$ ). На долю первых двух осей (CV1, CV2) приходится 87.3% от общей межгрупповой дисперсии, что позволяет достаточно полно характеризовать основные направления изменчивости формы мандибул данного вида. Из рис. 4а и табл. 3 следует, что вдоль первой канонической оси (CV1) проявились главным образом различия между выборками разных полов из локалитета, характеризующегося пессимальными для данного вида условиями. Слева размещен эллипсоид изменчивости самок рыжей полевки из новоуральской выборки, а эллипсоид самцов смещен от него вправо, причем между ними проявился отчетливый разрыв (хиатус). При этом эллипсоиды



**Рис. 4.** Результаты канонических анализов Прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти самцов (1, 3) и самок (2, 4) рыжей полевки (а) и малой лесной мыши (б) в синтопных кувандыкских (1, 2) и новоуральских (3, 4) популяциях. Контурные изображения – аутлайны нижней челюсти, вписанные в деформационные решетки, отражают минимальные и максимальные изменения ее формы вдоль канонических осей. Эллипсоиды изменчивости ординат характеризуют 95% дисперсии каждой выборки в морфопространстве.

**Fig. 4.** The results of canonical analyses of Procrustes coordinates characterizing the variation of the shape of the mandible in males (1, 3) and females (2, 4) of the Bank vole (a) and the Pigmy wood mouse (b) in syntopic Kuvandyksky (1, 2) and Novouralsky (3, 4) populations. Contour images – outlines of the mandible, in scribed in deformation grids, reflect the minimum and maximum changes in its shape along the canonical axes. Ellipsoids of ordinate variation characterize 95% of the variance of each sample in the morphospace.

**Таблица 3.** Результаты канонических анализов Прокрустовых координат, характеризующих изменчивость формы нижней челюсти самцов и самок синтопных популяций рыжей полевки и малой лесной мыши в пойменных лесах рек Сакмары и Урала

**Table 3.** Results of canonical analyses of Procrustes coordinates characterizing the variation of the shape of the mandible in males and females of syntopic populations of Bank vole and Pigmy wood mouse in the floodplain forests of the Sakmara and Ural rivers

Выборка, пол	Сравниваемые виды					
	рыжая полевка			малая лесная мышь		
	Средние значения канонических переменных с учетом стандартных ошибок					
	CV1	CV2	CV3	CV1	CV2	CV3
КМ	1.48 ± 0.22	1.08 ± 0.26	1.33 ± 0.24	5.33 ± 0.29	1.74 ± 0.23	−0.79 ± 0.27
KF	1.52 ± 0.22	−1.47 ± 0.22	0.82 ± 0.22	−1.58 ± 0.21	1.93 ± 0.35	1.28 ± 0.22
NM	−2.07 ± 0.32	2.21 ± 0.29	1.26 ± 0.26	0.88 ± 0.26	−2.32 ± 0.18	0.57 ± 0.27
NF	−4.83 ± 0.39	−2.15 ± 0.22	−1.20 ± 0.41	−2.56 ± 0.26	−0.03 ± 0.24	−1.43 ± 0.25
Итоги независимых канонических анализов выборок двух видов						
Λ-Уилкса	0.0683	0.2399	0.5861	0.0350	0.1542	0.4983
Собственные числа	5.6050	2.9128	1.3910	7.5141	3.3756	1.2572
Дисперсия	56.57%	29.4%	14.04%	61.86%	27.79%	10.35%
χ <sup>2</sup>	120.76	64.23	24.04	140.75	78.51	29.26
d.f.	60	38	18	84	54	26
p	< 0.0001	0.0049	0.1536	< 0.0001	0.0164	0.2995

**Примечание:** К – кувандыкская и N – новоуральская популяции; М – самцы, F – самки.

выборки самцов и самок из кувандыкской популяции с благоприятными для вида условиями тоже локализованы справа, но сближены в морфопространстве, частично накладываясь друг на друга (рис. 4а). Форма мандибулы самок рыжей полевки новотроицкой популяции отличается от таковой у самцов относительно большим смещением венечного отростка в краниальном направлении и более широким основанием сочленовного отростка.

Результаты канонического анализа выборок самцов и самок малой лесной мыши из кувандыкской и новотроицкой популяций показали противоположную картину (рис. 4б). Межгрупповые различия вдоль всех трех канонических переменных также статистически значимы ( $p < 0.0001$ ). На долю первых двух осей (CV1, CV2) приходится 86.7% от общей межгрупповой дисперсии. В этом случае форма мандибул самцов и самок в пойменном лесу р. Сакмары существенно различается. Эллипсоид самцов кувандыкской популяции (в пойменном лесу р. Сакмары условия для данного вида пессималы) расположился на графике справа и отделен хиатусом от эллипсоида самок этой популяции, смещенного от него влево вверх. Напротив, оба эллипсоида изменчивости самцов и самок малой лесной мыши из новотроицкой популяции (где условия благоприятны для вида), существенно сближены, накладываясь друг на друга в морфопространстве в левой части графика. Форма нижней челюсти самцов мыши в кувандыкской популяции отличается от таковой у самок более

широким основанием и относительно более крупным размером углового отростка. В новоуральской популяции мыши форма мандибул сходна у особей обоих полов, но тенденции половых различий, выявленные в кувандыкской популяции, частично проявились и в этом случае.

Результаты параллельного сравнения межгрупповых различий по результатам отдельного канонического анализа выборок двух видов представлены в соответствующих матрицах неквадратированных обобщенных расстояний Махаланобиса (табл. 4). В целом из этих матриц следует, что у видов наблюдается противоположная картина групповых различий по форме мандибул. Если у рыжей полевки наибольшие половые различия выражены в пойме р. Урал, то у малой лесной мыши — в пойме р. Сакмары.

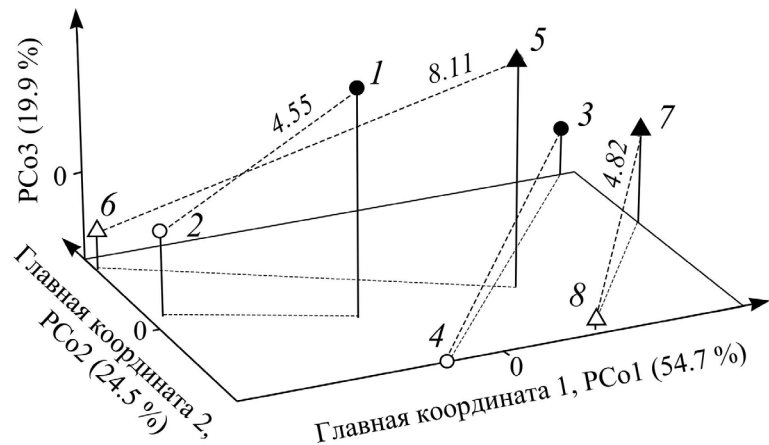
Результаты оценки сопряженности внутривидовых половых различий рыжей полевки и малой лесной мыши получены при анализе главных координат (PCoA — Principal Coordinates Analysis) обеих матриц обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D$ ). Итоги сравнения представлены на рис. 5. Из рисунка следует, что в целом расстановка одноименных ординат выборок у полевки и мыши согласуется: соответствующие ординаты самцов и самок синтопных кувандыкской и новоуральской популяций обоих видов расположены в общем морфопространстве наиболее близко друг от друга. В то же время евклидовы расстояния между ординатами самцов и самок в разных

**Таблица 4.** Обобщенные расстояния Махаланобиса ( $D$ ) между выборками самцов и самок из экологически контрастных локалитетов (пойменные леса рек Сакмара и Урал) по итогам канонических анализов для рыжей полевки и малой лесной мыши

**Table 4.** Generalized Mahalanobis distances ( $D$ ) between samples of males and females from ecologically contrasting localities (floodplain forests of the Sakmara and Ural rivers) according to the results of canonical analyses for the Bank vole and the Pigmy wood mouse

Пойма реки, пол	Кувандыкская популяция		Новоуральская популяция	
	Сакмара, самцы	Сакмара, самки	Урал, самцы	Урал, самки
Рыжая полевка				
Сакмара, самцы	0	<b>3.2369</b>	5.2529	4.0182
Сакмара, самки	3.2369	0	6.0488	3.7309
Урал, самцы	5.2529	6.0488	0	<b>5.4117</b>
Урал, самки	4.0182	3.7309	5.4117	0
Малая лесная мышь				
Сакмара, самцы	0	<b>5.1977</b>	3.2262	3.8519
Сакмара, самки	5.1977	0	6.1969	5.5538
Урал, самцы	3.2262	6.1969	0	<b>3.3936</b>
Урал, самки	3.8519	5.5538	3.3936	0

**Примечание:** Полу жирным шрифтом указаны обобщенные половые различия.



**Рис. 5.** Трехмерная ординация выборок самцов (нечетные номера) и самок (четные номера) из синтопных кувандыкских (1, 2, 5, 6) и новоуральских (3, 4, 7, 8) популяций рыжей полевки (1–4) и малой лесной мыши (5–8) по итогам анализа главных координат (РСоА) объединенных видовых матриц обобщенных расстояний Махаланобиса (*D*). Штриховые линии связывают выборки самцов и самок конкретной популяции с указанием величин евклидовых дистанций в пространстве первых трех главных координат (РСо1–РСо3).

**Fig. 5.** Three-dimensional ordination of samples of males (odd numbers) and females (even numbers) from syntopic Kuvandyksky (1, 2, 5, 6) and Novouralsky (3, 4, 7, 8) populations of the Bank vole (1–4) and the Pigmy wood mouse (5–8) based on the analysis of the Principal coordinates analysis (PCoA) of combined species matrices of generalized Mahalanobis distances (*D*). Dashed lines connect samples of males and females of a particular population with an indication of the values of Euclidean distances in the space of the first three Principal coordinates (PCo1–PCo3).

популяциях у сравниваемых видов соотносятся противоположным образом. Если дистанция между самцами и самками в кувандыкской популяции у рыжей полевки минимальна, то в новотроицкой — максимальна для вида. И наоборот, у малой лесной мыши соотношения дистанций имеют обратный характер: дистанция между полами в кувандыкской популяции максимальна, а в новоуральской — минимальна для вида.

В то же время отметим, что оценка корреляции Пирсона между одноименными ординатами главных координат двух видов (по данным табл. 5) выявила значимый положительный коэффициент  $r = 0.83$  ( $p = 0.0009$ ). Данные

**Таблица 5.** Результаты анализа главных координат объединенных матриц обобщенных расстояний Махаланобиса (*D*) между выборками самцов и самок синтопных популяций рыжей полевки и малой лесной мыши пойменных лесов рек Сакмара и Урал

**Table 5.** The results of the Principal coordinates analysis of the combined matrices of generalized Mahalanobis distances (*D*) between samples of males and females of syntopic populations of the Bank vole and the Pigmy wood mouse in the floodplain forests of the Sakmara and Ural rivers

Пойма реки, пол	Главные координаты			
	РСо1	РСо2	РСо3	РСо4
Рыжая полевка				
Сакмара, самцы	−1.5118	−0.8082	3.1460	0.2379
Сакмара, самки	−4.3513	0.5546	−0.1321	−0.7646
Урал, самцы	4.0565	3.2586	−1.0344	0.3528
Урал, самки	−0.9669	−2.9934	−2.0970	0.2116
Малая лесная мышь				
Сакмара, самцы	1.3116	−0.7406	3.1608	0.1772
Сакмара, самки	−4.5873	2.7338	−1.1808	0.3691
Урал, самцы	4.3095	0.8085	0.0108	−0.6684
Урал, самки	1.7396	−2.8132	−1.8733	0.0844
Собственные числа	82.971	37.129	30.276	1.4320
Доля дисперсии, %	54.66	24.46	19.94	0.94



результаты указывают на согласованность и сопряженность структуры внутривидовой изменчивости у двух сравниваемых симпатрических видов грызунов.

### 3. Проверка гипотезы о возрастании полового диморфизма в популяциях грызунов, обитающих в пессимальных условиях

При дальнейшей проверке нашей гипотезы были использованы данные о долях видов в уловах, обилии и индексах упитанности двух симпатрических видов — рыжей полевки и малой лесной мыши — во всех пяти обследованных локалитетах Оренбургской области (табл. 1, 6). Предварительный канонический анализ материала по выборкам самцов и самок обоих видов во всех пяти локалитетах позволил получить значения обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D$ ) между выборками самцов и самок для каждого вида и локалитета, которые служили мерой полового диморфизма по форме мандибул — ShSD (табл. 6). Параллельно были вычислены индексы проявления полового диморфизма по размерам SSD и индексы упитанности (табл. 6).

Поскольку  $W$ -тест Шапиро—Уилка не выявил значимых отклонений от нормального закона распределения в рядах значений сравниваемых

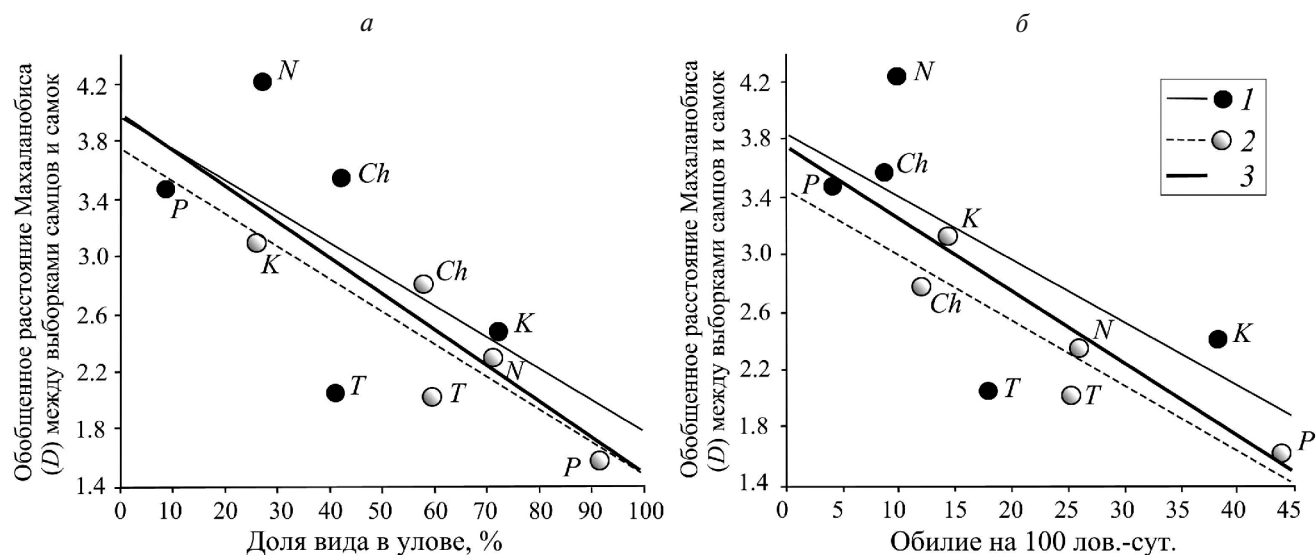
показателей (табл. 6) и индексов упитанности (табл. 1):  $W = 0.951$  ( $p = 0.6842$ ), возможно оценить линейные регрессии, а также линейные корреляции. Сначала провели анализ формы и силы связи переменных отдельно по каждому виду. На рис. 6 представлены результаты регрессионного анализа между долями видов в уловах, а также их обилием с величинами ПДФ мандибул ( $D$ ). Для рыжей полевки и для малой лесной мыши выявлены отрицательные зависимости и коэффициенты корреляции Пирсона для величин  $D$  как от доли вида в улове, так и от обилия (рис. 6, табл. 7). Тем не менее если у полевки формально не выявлены значимые коэффициенты корреляции с долей видов и обилием, то у мыши в обоих случаях связь значима. При этом хорошо видно, что линии регрессии у видов расположены почти параллельно, а значения коэффициентов регрессии близки по величине в обоих случаях. Сходство полученных результатов (табл. 7) дает возможность оценить общие для этих видов грызунов регрессионные зависимости и коэффициенты корреляции на основе выборки объединенных данных. Новый расчет позволил получить обобщенные регрессионные зависимости, которые изображены в виде

**Таблица 6.** Соотношение долей видов в уловах, их обилия и степени полового диморфизма по центроидным размерам (SSD) и по форме (ShSD) нижней челюсти рыжей полевки и малой лесной мыши в пяти локалитетах Оренбургской области

**Table 6.** The ratio of species shares in catches, their abundance, and the degree of sexual dimorphism by centroid size (SSD) and shape (ShSD) of the mandible of the Bank vole and the Pigmy wood mouse in five localities of the Orenburg region

Локалитеты	Доля вида в улове, %	Обилие на 100 лов.-сут.	Половой диморфизм по центроидным размерам (SSD)	Половой диморфизм по форме (ShSD)
Рыжая полевка				
Кувандыкский ( $K$ )	73.02	38.33	4.12	2.4139*
Новоуральский ( $N$ )	27.96	9.96	2.43	4.2406
Нижнесакмарский ( $Ch$ )	41.95	8.49	5.49	3.5661
Платовский ( $P$ )	8.62	4.05	2.05	3.5064
Тоцкий ( $T$ )	40.97	17.50	1.50	2.0474
Малая лесная мышь				
Кувандыкский ( $K$ )	26.98	14.17	0.32	3.1244
Новоуральский ( $N$ )	72.04	25.67	4.14	2.2991
Нижнесакмарский ( $Ch$ )	58.05	11.74	2.82	2.7976
Платовский ( $P$ )	91.38	42.91	1.03	1.6105
Тоцкий ( $T$ )	59.03	25.22	0.92	2.0116
$W$ -тест Шапиро—Уилка	0.977	0.916	0.923	0.959
Уровень значимости, $p$	0.946	0.326	0.643	0.780

**Примечание:** \* — для оценки меры полового диморфизма по форме мандибул (ShSD) использовали соответствующие величины  $D$  — обобщенные расстояния Махаланобиса.



**Рис. 6.** Линии регрессии, характеризующие зависимость обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D$ ) между выборками самцов и самок как меры полового диморфизма по форме мандибул от доли вида в улове (а) и его обилия на 100 лов.-сут. (б) отдельно для популяций рыжей полевки (1) и малой лесной мыши (2), а также для общей группы (3), объединенных по видам выборки: К – кувандыкских, N – новоуральских, Ch – нижнесакмарских, P – платовских, T – тоцких.

**Fig. 6.** Regression lines characterizing the dependence of generalized Mahalanobis distances ( $D$ ) between samples of males and females as a measure of sexual dimorphism in the shape of mandibles on the species' share in the catch (a) and its abundance per 100 catches per day (b) separately for populations of Bank vole (1) and Pigmy wood mouse (2), as well as for the general group (3), combined by type of samples: K – Kuvandyksky, N – Novouralsky, Ch – Nizhnesakmarsky, P – Platovsky, T – Totksy.

третьей утолщенной линии на тех же рисунках (рис. 6), а также вычислить соответствующие коэффициенты корреляции, значимые в обоих вариантах расчетов – с долей видов:  $r = -0.76$ ;  $p = 0.0107$ , с обилием:  $r = -0.78$ ;  $p = 0.0070$ . Аналогичные регрессионные зависимости и корреляции были получены отдельно по каждому виду и в целом по объединенной выборке между значениями индексов упитанности (IF) и величинами  $D$  (табл. 7). Коэффициенты корреляции для рыжей полевки составили  $r = -0.77$  ( $p = 0.1237$ ), для малой лесной мыши –  $r = -0.94$  ( $p = 0.0167$ ), а для объединенной выборки –  $r = -0.85$  ( $p = 0.0020$ ). Заметим, что индекс упитанности положительно коррелирует и с долей вида в улове ( $r = 0.86$ ;  $p = 0.0015$ ) и с обилием ( $r = 0.87$ ;  $p = 0.0010$ ). В то же время индекс полового диморфизма по размерам (SSD) не проявил значимых корреляций с величинами долей видов ( $r = 0.14$ ;  $p = 0.6824$ ), их обилием ( $r = -0.09$ ;  $p = 0.8110$ ) и индексом упитанности ( $r = -0.03$ ;  $p = 0.9316$ ). Таким образом, полученные результаты регрессионного и корреляционного анализов в целом согласуются с предложенной гипотезой усиления ПДФ мандибул грызунов в пессимальных условиях. Выявленные нами ранее

случаи усиления ПДР по центроидным размерам в относительно благоприятных условиях при сравнении выборок 2015 г. формально не подтвердились, однако проявились при сравнении синтопных выборок полевки и мыши в экологически контрастных условиях кувандыкского и новоуральского локалитетов.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Анализ сопряженной изменчивости центроидных размеров и формы нижней челюсти в синтопных популяциях симпатрических видов – рыжей полевки и малой лесной мыши – продемонстрировал нестабильность проявлений полового диморфизма во времени – в одном локалитете в разные годы, а также в один и тот же год – в пространстве между локалитетами. Половой диморфизм по величине центроидного размера (ПДР) оказался выражен у обоих видов в локалитетах, которые более благоприятны для них, но не проявился в пессимальных условиях. Так, если у рыжей полевки, для которой условия пойменного леса р. Сакмары были более благоприятны (доля вида, обилие и индекс упитанности высоки), индекс ПДР (SSD) оказался

**Таблица 7.** Коэффициенты линейной регрессии и корреляции между долями вида в улове, обилием на 100 лов.-сут., индексом упитанности (IF, %) и обобщенными расстояниями Махаланобиса ( $D$ ) между выборками самцов и самок для рыжей полевки, малой лесной мыши и объединенных данных по видам из пяти локалитетов Оренбургской области в 2015 г.

**Table 7.** Coefficients of linear regression and correlation between species shares in catch, abundance per 100 catches per day, fatness index (IF, %) and generalized Mahalanobis distances ( $D$ ) between samples of males and females for Bank vole, Pigmy wood mouse and combined data on species from five localities of the Orenburg region in 2015

Показатель	Рыжая полевка	Малая лесная мышь	Объединенные данные
Регрессионная зависимость и корреляция ПД по форме ( $D$ ) с долей вида в улове			
Коэффициенты регрессии:			
$a$ (slope $a$ ) $\pm SE$	$-0.022 \pm 0.018$	$-0.023 \pm 0.007$	$-0.025 \pm 0.008$
$b$ (intercept $b$ ) $\pm SE$	$4.005 \pm 0.793$	$3.760 \pm 0.458$	$4.015 \pm 0.179$
Коэффициенты корреляции:			
$r$	-0.58	-0.88	-0.76
$r^2$	0.33	0.77	0.58
$t$	-1.22	-3.21	-3.31
Значимость, $p$	0.3094	0.0489	0.0107
Регрессионная зависимость и корреляция ПД по форме ( $D$ ) с обилием на 100 лов.-сут.			
Коэффициенты регрессии:			
$a$ (slope $a$ ) $\pm SE$	$-0.044 \pm 0.029$	$-0.045 \pm 0.011$	$-0.050 \pm 0.014$
$b$ (intercept $b$ ) $\pm SE$	$3.837 \pm 0.574$	$3.453 \pm 0.285$	$3.753 \pm 0.332$
Коэффициенты корреляции:			
$r$	-0.66	-0.92	-0.78
$r^2$	0.43	0.85	0.61
$t$	-1.50	-4.19	-3.52
Значимость, $p$	0.2296	0.0247	0.0079
Регрессионная зависимость и корреляция ПД по форме ( $D$ ) с индексом упитанности			
Коэффициенты регрессии:			
$a$ (slope $a$ ) $\pm SE$	$-5.122 \pm 2.412$	$-9.734 \pm 2.007$	$-6.259 \pm 1.393$
$b$ (intercept $b$ ) $\pm SE$	$17.732 \pm 6.870$	$31.070 \pm 5.917$	$20.897 \pm 4.040$
Коэффициенты корреляции:			
$r$	-0.77	-0.94	-0.85
$r^2$	0.60	0.89	0.72
$t$	-2.12	-4.85	4.49
Значимость, $p$	0.1237	0.0167	0.0020

статистически значимым, то в пессимальных для вида условиях лесной поймы р. Урал он был выражен слабо. В то же время у малой лесной мыши SSD оказался значимо выражен в пойме р. Урал, где условия благоприятны для данного вида, но в пессимальных для мыши условиях поймы р. Сакмары он не проявился. При этом у обоих видов в благоприятных условиях самки имеют большие размеры нижней челюсти по сравнению с самцами.

Сравнение степени ПДФ (ShSD), оцененной по величине обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D$ ) между теми же выборками самцов

и самок в тех же синтопных популяциях рыжей полевки и малой лесной мыши, показало противоположную картину. В благоприятных для вида экологических условиях величина  $D$  была минимальной, а в пессимальных — максимальной. У рыжей полевки минимальная величина  $D$  отмечена в благоприятных условиях кувандыкской популяции, а максимальная — в пессимальной среде новоуральской популяции (табл. 4). У малой лесной мыши в благоприятных для нее условиях новоуральской популяции величина  $D$  имела наименьшее значение, а в пессимальной среде кувандыкской популяции — наибольшее.

Аналогичная картина сопряженных изменений центроидных размеров мандибул и их формы у самцов и самок проявилась при сравнении выборок во времени (Васильев и др., 2020б). У обоих видов ПДР (SSD) не проявился в годы с пессимальными условиями, но был хорошо выражен в благоприятных для них условиях. При этом оказалось, что ПДФ (ShSD) у обоих видов в этих случаях был хорошо выражен в неблагоприятные годы, но не проявился в благоприятные (Васильев и др., 2020б).

Полученные ранее результаты продемонстрировали возможность изменения степени полового диморфизма как по размерам, так и по форме в экологически различающиеся годы (Васильев и др., 2020а, б) и указывают на способность видов компенсаторно переключать морфогенез при разной численности. Это согласуется с результатами недавнего исследования Хангартнера с соавт. (Hangartner et al., 2022) на основе метаанализа, которое показало, что у многих из 205 изученных видов проявились половые различия по степени фенотипической пластичности.

Расхождение формы мандибул или конфигурации жевательной поверхности щечных зубов у самцов и самок в пессимальных условиях может способствовать снижению вероятной трофической конкуренции между полами в неблагоприятных для вида условиях (Ralls, 1977; Васильев и др., 2017, 2020б). Так, по функциональным мандибулярным индексам выявлены различия во времени между синтопными выборками самцов и самок как рыжей полевки, так и малой лесной мыши в 1986 и 2016 гг. в нижнесакмарском локалитете в Оренбургской области, косвенно отражающие изменение состава диеты (Васильев и др., 2020б). Ранее методами геометрической морфометрии также обнаружены увеличение степени ПДФ, функционально связанного с первичной механической обработкой кормовых объектов, третьего верхнего щечно-зуба (M3) у красно-серой полевки (*Craseomys rufocanus*) в направлении от Южного к Полярному Уралу (Васильев и др., 2020а). Наибольший уровень ПДФ проявился в суровых условиях Полярного Урала, промежуточный — на Среднем Урале, а минимальный — на Южном Урале. На Среднем Урале при этом были обнаружены изменения формы M3 в годы с высокой и низкой численностью вида, выраженные в большей степени у самцов, которые были обусловлены переключением морфогенеза зуба. В случае благоприятных условий при избытке необходимых

ресурсов в морфогенетической дифференциации полов, вероятно, нет необходимости. В то же время наблюдающееся в благоприятных условиях усиление ПДР, если этот факт подтвердится на большем числе случаев, объяснить сложнее. Возможно, при избытке трофических ресурсов в благоприятных условиях рост животных протекает интенсивнее, что приводит к возможности реализации оптимальных размеров у обоих полов. Поскольку доля родительского вклада и заботы о потомстве у таких мелких млекопитающих, как грызуны, обычно больше у самок (Trivers, 1972; Ralls, 1977), то более крупные самки в благоприятных условиях способны в большей степени участвовать в повышении численности популяции. В неблагоприятных условиях самки, вероятно, в своем большинстве не могут достигнуть оптимальных размеров, и их репродуктивный и родительский вклады будут меньше. Однако все рассмотренные выше аспекты, несмотря на их привлекательность, требуют дальнейшей тщательной проверки на значительно большем числе объектов и ситуаций. На необходимость такой проверки указывает и отсутствие значимой положительной корреляции величины ПДР (SSD) с долей вида в улове, а также обилием и индексом упитанности. Таким образом, мы не можем, несмотря на ряд подтвержденных ситуаций, сделать однозначный вывод о регулярном проявлении положительной связи возрастания степени ПДР в благоприятных для вида условиях.

В то же время усиление степени ПДФ мандибул в пессимальных для вида экологических условиях в данном исследовании хорошо подтверждается на примере синтопных популяций полевки и мыши из пойменных лесов рек Сакмара и Урал. Такой же эффект обнаружен, как мы уже отмечали, в конце XX в. в нижнесакмарских синтопных популяциях обоих видов (Васильев и др., 2020б). Доказательством данного эффекта и еще одним прямым подтверждением высказанной нами гипотезы служат результаты регрессионных и корреляционных анализов, выявивших значимые отрицательные зависимости между обобщенными расстояниями Махаланобиса ( $D$ ), отражающими степень ПДФ (ShSD), и долями видов в уловах, а также их обилием и индексами упитанности.

Поскольку мы выполнили канонические анализы между выборками отдельно для популяций рыжей полевки и малой лесной мыши, это позволило характеризовать собственно



внутривидовую изменчивость сравниваемых видов, исключив их видовые различия по форме мандибул. В данном случае для нас важнее оценить, в какой мере согласуются (сопряжены) у этих видов внутривидовые проявления межгрупповой изменчивости формы мандибул в разных природных условиях. Анализ объединенных итоговых матриц обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D$ ), отражающих структуру внутривидовой изменчивости каждого вида, проведенный методом главных координат, позволил выявить как сходство, так и особенности межгрупповых различий у сравниваемых симпатрических видов. Такой подход представляет собой особую методологию сравнительного эволюционно-экологического анализа сопряженной внутривидовой изменчивости нескольких симпатрических видов.

В недавнем исследовании Де Лисли с соавт. (De Lisle et al., 2022), посвященном анализу последствий влияния полового диморфизма видов-потребителей на экологию сообществ, подчеркивалось, что данная область, связанная с изучением эффектов полового диморфизма, практически не изучена для сообществ. В нашем исследовании мы фактически рассматриваем эволюционно-экологические последствия взаимодействия двух симпатрических видов — рыжей полевки и малой лесной мыши, формирующих основу сообщества грызунов пойменных лесов рек в Оренбургской области. Виды длительное время совместно населяют одни и те же биотопы, но из-за разных требований к условиям обитания то один, то другой из них становится видом-доминантом или сохраняет положение ближайшего субдоминанта. Конкретный пример, демонстрирующий разные экологические предпочтения этими видами характерных местообитаний в поймах рек Сакмара и Урал, и был рассмотрен нами.

В то же время выявленный нами параллелизм морфогенетической реакции обоих симпатрических видов на определенные локальные условия отражает сходство направленных изменений морфогенеза на одни и те же экологические условия (Большаков и др., 2015; Васильев и др., 2020б), несмотря на существенную филетическую удаленность видов. О нем свидетельствуют и высокие положительные значения коэффициентов линейной корреляции, полученные между одноименными ординатами главных координат обоих видов, вычисленных по тем же матрицам обобщенных расстояний Махаланобиса. Еще раз

напомним, что в данном случае мы сравнивали особенности внутривидовой изменчивости этих видов, а не особенности их видовой морфологии. Параллелизм проявлений биотопической и хронографической изменчивости у синтопных и синхронно изученных популяций этих видов может объясняться только историческим накоплением у них пула сходных модификаций морфогенеза при длительном совместном обитании в одном и том же регионе, а также способностью массово реализовать их при определенной констелляции условий. Возможность накопления и воспроизведения необходимых актуальных модификаций может опираться на механизмы стресс-индуцированных изменений эпигенетических профилей метилирования ДНК (Jablonka, Raz, 2009).

Поскольку в последние десятилетия были строго доказаны эффекты трансгенерационного наследования стресс-индуцированных эпигенетических изменений ДНК, связанных с определенными морфогенетическими перестройками (Duncan et al., 2014; Burggren, 2016; Bošković, Rando, 2018; Donelan et al., 2020), вполне вероятным представляется ускорение на этой основе микроэволюционных процессов при длительном изменении условий среды. Эти представления широко обсуждаются в рамках теории расширенного эволюционного синтеза (РЭС, EES — Extended Evolutionary Synthesis), рассматривающей эпигенетические перестройки ДНК и явление генетической аккомодации, описанное Уоддингтоном (Waddington, 1942), в качестве основных драйверов быстрой эволюции (Dickins, Rahman, 2012; Laland et al., 2015). Прямым доказательством сочетанного действия эпигенетических и генетических механизмов популяционной дифференциации является недавно обнаруженный случай эволюционного расхождения смежных популяций иглистой мыши (*Acomys cahirinus*), длительно обитающих в “Эволюционном каньоне-I” на противоположных склонах горы Кармель в Израиле в контрастных биотопических условиях (Wang et al., 2022). Если один склон каньона постоянно находится в тени, то другой — освещается солнцем и нагревается. Авторы установили, что особи смежных популяций иглистой мыши, длительно обитая в контрастных биотопических условиях, оказались существенно дифференцированы по генетическим и эпигенетическим характеристикам, а также признакам поведения.

При изменении абиотических и биотических условий на основе эпигенетических механизмов вполне осуществимо массовое накопление адаптивных модификаций особями обоих полов (Васильев, 2021). Процессы естественного отбора могут способствовать постепенной фиксации и интеграции исходных эпигенетических перестроек морфогенеза в актуальном пуле модификаций обоих полов у популяций, длительно обитающих в контрастных условиях среды (Wang et al., 2022).

В недавнем исследовании макроэволюционной динамики становления ПДР (SSD) таксонов млекопитающих было показано, что при преобладании по размерам самок эффект ПД проявляется у таких видов нестабильно (Jones, Sheard, 2023). Согласно правилу Ренша (Rensch, 1950; Fairbairn, 1997), у большинства грызунов, как мелких животных, размеры самок преобладают над размерами самцов. По нашим данным, ПДР и ПДФ у рыжей полевки и малой лесной мыши также проявляются нестабильно как на межвидовом, так и на внутривидовом уровнях.

При усилении климатогенных процессов, связанных, например, с повышением среднегодовой температуры, существующая сопряженность внутрииндивидуальной изменчивости у симпатрических видов может нарушиться из-за истощения у них сходных модификаций на определенные изменения среды. Ранее мы обнаружили (Большаков и др., 2015) случай такого истощения у малой лесной мыши в год сильной летней засухи (2010 г.) в лесных колках, окруженных степной растительностью, когда коррелятивные сопряженные изменения формы мандибул у рыжей полевки и малой лесной мыши в морфопространстве были существенно нарушены. Феномен нестабильного полового диморфизма позволяет снижать риски такого истощения пула адаптивных модификаций, формируя новые, и обеспечить за счет процессов естественного и собственноразового отбора дальнейшую адаптивную (по Томпсону (Thompson, 1994) — диффузную) коэволюцию видов в сообществе. Можно предполагать, что из года в год в синтопных популяциях грызунов происходит апробация и накопление адаптивных и коадаптивных модификаций, которые могут в последующие годы массово извлекаться в ходе индивидуального развития в ответ на конкретные погодноклиматические и биотические условия. Полученные результаты подвигают нас к выводу, что ПДР (SSD) часто проявляется в благоприятных для вида экологических

условиях и не выражен в пессимальных, тогда как ПДФ (ShSD), наоборот, в наибольшей степени проявляется в пессимальных условиях, но не выражен в благоприятных. В основе этих закономерных популяционных фенотипических явлений, скорее всего, лежит исторически накопленный спектр модификаций морфогенеза. Можно ли считать подобные феномены новым экологическим правилом, должны показать дальнейшие исследования. Однако в том, что отмеченные нами закономерности сопряженной внутривидовой изменчивости, связанные с возрастанием степени ПДФ мандибул грызунов в пессимальных условиях среды, не случайны и регулярно повторяются, сомневаться не приходится. Есть основания предполагать, что данная экоморфологическая закономерность носит общебиологический характер и касается не только грызунов. Последнее, однако, требует дальнейшего специального изучения на других видах и таксономических группах.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ изменчивости размеров и формы нижней челюсти двух симпатрических видов грызунов — рыжей полевки и малой лесной мыши — позволил подтвердить многочисленные случаи проявления нестабильного полового диморфизма (НПД) как по размерам (ПДР), так и по форме (ПДФ). Примерами проявления НПД во времени являются минимизация ПДФ мандибул у обоих модельных видов полевки и мыши в благоприятных условиях 2016 г. в начале XXI в., но увеличение уровней ПДФ в пессимальных условиях 1986 г. в конце XX в. НПД проявился и в пространственном аспекте в географически удаленных пойменных локалитетах в один и тот же 2015 год сравнения. На примере синтопных популяций обоих видов, населяющих пойменные леса рек Сакмара, Урал и Самара в Оренбургской области, выявлены как общие для обоих видов морфогенетические реакции — сходное проявление их внутривидовой изменчивости, так и специфические реакции внутривидовых групп этих видов — самцов и самок — на одни и те же условия развития. Первое явление указывает на сходство пула модификаций развития, исторически выработанных при длительном синтопном обитании этих симпатрических видов в регионе, т.е. отражает сходство морфогенетических ответов видов на определенные изменения среды, сформированное

за время их синтопного сосуществования. Второе явление отражает видовую специфичность нестабильного полового диморфизма, связанную с разными экологическими требованиями видов к среде обитания. Поскольку благоприятные для одного вида условия являются в данном случае относительно менее благоприятными для другого, проявления ПД в синтопных популяциях двух модельных видов — рыжей полевки и малой лесной мыши — выражены часто противоположно: там, где у одного вида ПД значительно выражен, у другого — он почти не проявляется.

Осуществленная нами попытка проверки гипотезы о том, возрастает ли половой диморфизм в популяциях грызунов в пессимальных условиях среды, выявила разные результаты при сравнении центроидных размеров и при сопоставлении формы мандибул. Наиболее отчетливо в пессимальных условиях среды, о которых судили по низким доле вида в улове, его обилию и индексу упитанности, проявлялся ПДФ (ShSD). Однако он не был выражен при сравнении конфигураций мандибул самцов и самок в благоприятных условиях (высокие обилие, доля вида в улове и индекс упитанности). Данный феномен также подтвердили значимые отрицательные регрессионные и корреляционные зависимости между значениями обобщенных расстояний Махаланобиса ( $D$ ) между полами и соответствующими долями видов в улове, а также их обилием и средними индексами упитанности в сравниваемых синтопных популяциях рыжей полевки и малой лесной мыши. С другой стороны, только в контрастных экологических ситуациях в пространстве (поймы рек Сакмара и Урал) и во времени (аллохронные синтопные выборки из нижнесакмарского локалитета, 1986 и 2016 гг.) обнаружено усиление ПДР (SSD) в относительно благоприятных для конкретного вида условиях, но отсутствуют значимые различия между полами в пессимальных. В то же время оценка связи между соответствующими долями видов в улове, а также их обилием и значениями индекса ПДР (SSD) не выявила значимо отличающихся от нуля коэффициентов корреляции. Последнее позволяет заключить, что полученные результаты относительно хорошо согласуются с высказанной гипотезой лишь в отношении ПДФ (ShSD), а для ПДР (SSD) они согласуются лишь частично и требуют дальнейших исследований.

Таким образом, феномен нестабильного полового диморфизма связан с проявлением адаптивных, в том числе иногда размерных,

модификаций морфогенеза. Он отражает, с одной стороны, исторически выработанные морфогенетические реакции на определенные абиотические и биотические условия, а с другой — возможные нарушения морфогенеза. В последнем случае речь идет о вызванных существенными изменениями среды нарушениях морфогенеза в форме aberrаций развития и морфозов, возникающих при невозможности нормальной регуляции развития (в понимании И.И. Шмальгаузена).

Поскольку ПД по форме мандибул у изученных нами видов грызунов регулярно высок в неблагоприятных условиях, он может быть использован при экологическом мониторинге. Таким образом, уровень полового диморфизма по форме мандибул в популяциях грызунов можно учитывать как косвенный показатель морфогенетических реакций на пессимальные местообитания и как один из признаков наступления локальных и региональных биотических кризисных явлений при воздействии неблагоприятных климатогенных, антропогенных и биотических факторов.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН (№ 122021000091-2).

## БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарят к.б.н. Е.Ю. Захарову, к.б.н. А.О. Шкурихину, к.б.н. Т.С. Ослину и Ю.М. Чибирика за неоценимую помощь в сборе и первичной обработке материала в полевых условиях. Авторы признательны анонимному рецензенту за высказанные конструктивные замечания и полезные рекомендации, что позволило улучшить статью.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы не имеют конфликта интересов.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Статья не содержит исследований с участием животных в экспериментах, выполненных авторами, что соответствует решению Комиссии по биоэтике ФГБУН ИЭРиЖ УрО РАН (протокол № 13 от 01.11.2022).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Большаков В.Н., Васильев А.Г., Васильева И.А., Гордилова Ю.В., Чибирик М.В., 2015. Сопряженная биотопическая изменчивость ценопопуляций



- симпатрических видов грызунов на Южном Урале // *Экология*. № 4. С. 265–271.
- Васильев А.Г., 2021. Концепция морфониши и эволюционная экология. М.: Т-во науч. изд. КМК. 315 с.
- Васильев А.Г., Большаков В.Н., Васильева И.А., 2020а. Внутри- и межпопуляционная одонтологическая изменчивость красно-серой полевки (*Craseomys rufocanus*) и принцип компенсации Ю.И. Чернова // *Экология*. № 1. С. 5–15.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Добринский Н.Л., 2017. Принцип компенсации Ю.И. Чернова и влияние полноты состава сообщества грызунов на изменчивость популяции рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*) на Среднем Урале // *Экология*. № 2. С. 116–125.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Городилова Ю.В., Чибряк М.В., 2020б. Сопряженная хронографическая изменчивость морфофункциональных признаков в ценопопуляциях двух симпатрических видов грызунов // *Экология*. № 4. С. 284–297.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шурухин А.О., 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Т-во науч. изд. КМК. 471 с.
- Жерихин В.В., 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филогенетике. М.: Т-во науч. изд. КМК. 542 с.
- Павлинов И.Я., Микешина Н.Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // *Журн. общ. биологии*. Т. 63. № 6. С. 473–493.
- Правдин И.Ф., 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищепромиздат. 376 с.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н., 1968. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: АН СССР. 387 с.
- Abramov A.V., Tumanov I.L., 2003. Sexual dimorphism in the skull of the European mink *Mustela lutreola* from NW part of Russia // *Acta Theriol.* V. 48. P. 239–246.
- Aguirre W.E., Bell M.A., 2012. Twenty years of body shape evolution in a threespine stickleback population adapting to a lake environment // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 105. P. 817–831.
- Alves S.M., Belo M., 2002. Morphometric variations in the house fly, *Musca domestica* (L.) with latitude // *Genetica*. V. 115. P. 243–251.
- Blackenhorn W.U., Stillwell R.C., Young K.A., Fox C., Ashton K.G., 2006. When Rensch meets Bergmann: Does sexual size dimorphism change systematically with latitude? // *Evolution*. V. 60. P. 2004–2011.
- Bonduriansky R., 2007. The evolution of condition-dependent sexual dimorphism // *Am. Nat.* V. 169. P. 9–19.
- Bošković A., Rando O.J., 2018. Transgenerational epigenetic inheritance // *Ann. Rev. Genet.* V. 52. P. 21–41.
- Burggren W., 2016. Epigenetic inheritance and its role in evolutionary biology: re-evaluation and new perspectives // *Biology*. V. 5. № 24. P. 2–22.
- Ceballos G., Ehrlich P.R., Barnosky A.D., García A., Pringle R.M., Palmer T.M., 2015. Accelerated modern human-induced species losses: Entering the sixth mass extinction // *Sci. Adv.* V. 1. № 5. <http://doi.org/10.1126/sciadv.1400253>
- Cohen J., 1992. A power primer // *Psychol. Bull.* V. 112. № 1. P. 155–159. <http://doi.org/10.1037/0033-2909.112.1.155>
- Cornwell W.K., Schwikl D.W., Ackerly D.A., 2006. A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume // *Ecology*. V. 87. P. 1465–1471.
- Darwin Ch.R., 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. V. I–II. L.: John Murray, Albemarle street. 423 p., 475 p.
- De Lisle S.P., Schrieber S.J., Bolnick D.I., 2022. Complex community-wide consequences of consumer sexual dimorphism // *J. Anim. Ecol.* V. 91. P. 958–969.
- Dickins T.E., Rahman Q., 2012. The extended evolutionary synthesis and the role of soft inheritance in evolution // *Proc. R. Soc. B.* V. 279. P. 2913–2921.
- Donelan S.C., Hellmann J.K., Bell A.M. et al., 2020. Transgenerational plasticity in human-altered environments // *Trends Ecol. Evol.* V. 35. № 2. P. 115–124.
- Duncan E.J., Gluckman P.D., Dearden P.K., 2014. Epigenetics, plasticity and evolution: How do we link epigenetic change to phenotype? // *J. Exp. Zool. B. Mol. Dev. Evol.* V. 322. P. 208–220.
- Fairbairn D.J., 1997. Allometry for sexual size dimorphism: Pattern and process in the coevolution of body size in males and females // *Ann. Rev. Ecol. Syst.* V. 28. № 1. P. 659–687.
- Gálvez-López E., Cox P.G., 2022. Mandible shape variation and feeding biomechanics in minks // *Sci. Rep.* V. 12. Art. 4997. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-08754-4>
- Gálvez-López E., Kilbourne B., Cox P.G., 2021. Cranial shape variation in mink: Separating two highly similar species // *J. Anat.* V. 240. № 2. P. 210–225.
- Gittleman J.L., Valkenburgh B., van, 1997. Sexual dimorphism in the canines and skulls of carnivores: Effects of size, phylogeny, and behavioral ecology // *J. Zool.* V. 242. P. 97–117.
- Hammer Ø., 2009. New statistical methods for detecting point alignments // *Comput. Geosci.* V. 35. P. 659–666.
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D., 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // *Palaeontol. Electron.* V. 4. № 1. P. 1–9.
- Hangartner S., Sgrò C.M., Connallon T., Bookmythe I., 2022. Sexual dimorphism in phenotypic plasticity and persistence under environmental change: An extension



- of theory and meta-analysis of current data // *Ecol. Lett.* V. 25. P. 1550–1565.
- Hedrick A.V., Temeles E.J., 1989. The evolution of sexual dimorphism in animals: Hypotheses and tests // *Trends Ecol. Evol.* V. 4. P. 136–138.
- Hendry A.P., Kelly M.L., Kinnison M.T., Reznick D.L., 2006. Parallel evolution of the sexes? Effects of predation and habitat features on the size and shape of guppies // *J. Evol. Biol.* V. 19. P. 741–754.
- Jablonska E., Raz G., 2009. Transgenerational epigenetic inheritance: Prevalence, mechanisms, and implications for the study of heredity and evolution // *Qvart. Rev. Biol.* V. 84. P. 131–176.
- Jones M.E., Sheard C., 2023. The macroevolutionary dynamics of mammalian sexual size dimorphism // *Proc. R. Soc. B.* V. 290.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2023.1211>
- Klingenberg C.P., 2011. MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics // *Mol. Ecol. Resour.* V. 11. P. 353–357.  
<https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Laland K.N., Uller T., Feldman M.W., Sterelny K., et al., 2015. The extended evolutionary synthesis: Its structure, assumptions and predictions // *Phil. Trans. R. Soc. B. Biol. Sci.* V. 282.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2015.1019>
- Lovich J.E., Gibbons J.W., 1992. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism // *Growth Dev. Aging.* V. 56. P. 269–281.
- Loy A., Spinosi O., Cardini R., 2004. Cranial morphology of *Martes foina* and *M. martes* (Mammalia, Carnivora, Mustelidae): The role of size and shape in sexual dimorphism and interspecific differentiation // *Italian J. Zool.* V. 71. P. 27–35.
- Mayfield M.M., Boni M.F., Ackerly D.D., 2009. Traits, habitats, and clades: Identifying traits of potential importance to environmental filtering // *Am. Nat.* V. 174. P. E1–E22.
- Michalko R., Pekár S., 2015. Niche partitioning and niche filtering jointly mediate the coexistence of three closely related spider species (Araneae, Philodromidae) // *Ecol. Entomol.* V. 40. P. 22–33.
- Oudin M.J., Bonduriansky R., Rundle H.D., 2015. Experimental evidence of condition-dependent sexual dimorphism in the weakly dimorphic antler fly *Protopiophilala litigata* (Diptera: Piophilidae) // *Biol. J. Linn. Soc.* V. 116. P. 211–220.
- Palmer A.R., 1994. Fluctuating asymmetry analyses: A primer // *Developmental Instability: Its Origins and Implications* / Ed. Markow T.A. Dordrecht: Kluwer. P. 335–364.
- Parmesan C., 2006. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // *Ann. Rev. Ecol. Evol. Syst.* V. 37. P. 637–669.
- Ralls K., 1977. Sexual dimorphism in mammals: Avian models and unanswered questions // *Am. Nat.* V. 111. № 981. P. 917–938.
- Rensch B., 1950. Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von Körpergrösse // *Bonn Zool. Bei. Bd. 1.* S. 58–69.
- Rijssel J.C., van, Witte F., 2013. Adaptive responses in resurgent Lake Victoria cichlids over the past 30 years // *Evol. Ecol.* V. 27. P. 251–267.
- Rohlf F.J., 1999. Shape statistics: Procrustes superimpositions and tangent spaces // *J. Classif.* V. 16. P. 197–223.
- Rohlf F.J., 2017a. TpsUtil, file utility program, version 1.74. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook (program).
- Rohlf F.J., 2017b. TpsDig2, digitize landmarks and outlines, version 2.30. Department of Ecology and Evolution, State Univ. of New York at Stony Brook (program).
- Rohlf F.J., Slice D., 1990. Extension of the Procrustes method for the optimal superimposition of landmarks // *Syst. Zool.* V. 39. № 1. P. 40–59.
- Salamin N., Wüest R.O., Lavergne S. et al., 2010. Assessing rapid evolution in a changing environment // *Trends Ecol. Evol.* V. 25. № 12. P. 692–698.
- Sheets H.D., Zelditch M.L., 2013. Studying ontogenetic trajectories using resampling methods and landmark data // *Hystrix.* V. 24. № 1. P. 67–73.
- Thompson J.N., 1994. *The Coevolutionary Process*. Chicago: Univ. Chicago Press. 376 p.
- Trivers R.L., 1972. Parental investment and sexual selection // *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871–1971* / Ed. Campbell B. Chicago: Aldine. P. 136–179.
- Waddington C.H., 1942. Canalization of development and the inheritance of acquired characters // *Nature.* V. 150. P. 563–565.
- Wang Y., Qiao Z., Mao L., Lib F., et al., 2022. Sympatric speciation of the spiny mouse from Evolution Canyon in Israel substantiated genomically and methylomically // *PNAS.* V. 119. № 13. Art. e2121822119.  
<https://doi.org/10.1073/pnas.2121822119>
- Zakharov V.M., 1992. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // *Acta Zool. Fenn.* V. 191. P. 7–30.
- Zelditch M.L., Mezey J., Sheets H.D., et al., 2006. Developmental regulation of skull morphology II: Ontogenetic dynamics of covariance // *Evol. Develop.* V. 8. № 1. P. 46–60.
- Zelditch M.L., Swiderski D.L., Sheets H.D., Fink W.L., 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer*. N.-Y.: Elsevier Acad. Press. 437 p.

## The phenomenon of unstable sexual dimorphism in rodent populations: Does sexual dimorphism increase in pessimal environmental conditions?

A. G. Vasil'ev\*, I. A. Vasil'eva, Yu. V. Gorodilova, M. V. Chibiryak

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, RAS*

*8 Marta Str., 202, Yekaterinburg, 620144 Russia*

*\*E-mail: vag@ipae.uran.ru*

In order to study the phenomenon of unstable sexual dimorphism (USD) in syntopic populations of sympatric rodent species (Bank vole, Pigmy wood mouse), the variability of the size and shape of the mandible of males and females from five localities of the floodplain forests of the Sakmara, Samara and Ural rivers (Southern Urals) was compared. In age-homogeneous samples of underyearlings of both sexes, sexual dimorphism (SD) was compared by centroid size (SSD) and mandible shape (ShSD) using geometric morphometrics. The favorable habitat conditions were indirectly assessed by the proportion of species in the catch and their abundance per 100 catches per day, and the fatness index (IF, %). SSD – size sexual dimorphism was often, but not always, manifested in favorable conditions for the species (high abundance and proportion of species, and IF) and was not expressed in pessimal conditions (low abundance and proportion of species, and IF), whereas ShSD – shape sexual dimorphism, on the contrary, was expressed to the greatest extent in pessimal conditions. Negative regression relationships were found that are similar for both species, and for the entire sample set, significant negative coefficients of linear correlation were found between the values of the ShSD (according to Mahalanobis distances,  $D$ ) and the species' shares in catches ( $r = -0.76$ ), as well as their abundance ( $r = -0.78$ ) and fatness indices ( $r = -0.85$ ), this reflects the strengthening of the ShSD in pessimal conditions for development. Since the ShSD of mandibles in rodent species is regularly high in adverse conditions, it can be used for environmental monitoring purposes as an indirect indicator of a rapid morphogenetic response to pessimal conditions and as one of the signs of the onset of local biotic crisis phenomena after exposure to climatic, anthropogenic and/or biotic factors.