

Изменчивость величины половых различий в популяциях полевок (*Rodentia, Cricetidae*)

В. И. ФАЛЕЕВ, Т. А. ДУПАЛ, С. А. АБРАМОВ

Институт систематики и экологии животных СО РАН
630091 Новосибирск, ул. Фрунзе, 11

АННОТАЦИЯ

На примере узкочерепной (*Microtus gregalis*) и водяной (*Arvicola terrestris*) полевок показано изменение величины половых различий в размерах и форме черепа в природных популяциях, различных по географическому положению и состоянию численности. Флуктуации половых различий сопряжены с морфологической изменчивостью обоих полов. Предполагается, что в основе изменчивости величины полового диморфизма лежит неодинаковая морфогенетическая реакция самцов и самок на действующий фактор. Это подтверждается в эксперименте на американской норке, который показал, что один и тот же вектор отбора (по поведению) способен вызвать как общие, так и противоположно направленные морфологические эффекты у самцов и самок.

Наличие полового диморфизма у млекопитающих – хорошо известный факт. В работах чаще всего обсуждаются размерные отличия самцов и самок. Большинство видов грызунов имеет мелкие размеры, и половой диморфизм, если он обнаруживается, связан с более крупными размерами самцов [1]. Однако у Chinchillidae самки массивнее, чем самцы [2]. Более крупные размеры самок отмечаются во многих популяциях бурндуков, но причины этого неизвестны [3]. Возможно, что крупные самки могут быть "лучшими матерями", имея больший выводок, более качественное молоко, обеспечивая лучшую охрану выводка и т. н. [1]. Хотя не ясно в таком случае, почему большие размеры самок скорее исключение, чем правило. Ситуация тем более усложняется при инверсиях полового диморфизма. В частности, у фруктовой мыши (*Synopterus sphinx*) самцы были в среднем крупнее на севере, а самки – на юге [4].

Согласно гипотезе Гамильтона и Зук, генетически детерминированная потенциальная устойчивость животных к паразитам коррелирует с развитием вторичных половых признаков, вовлеченных в половой отбор [5]. В некоторых случаях это, вероятно, объясняет нали-

чие выраженного полового диморфизма. Но причины ослабления половых различий и особенно их вариации остаются не вполне понятными.

Флуктуация половых различий чаще обсуждается как эволюционный феномен [6]. Однако в эксперименте выраженность полового диморфизма у мышей и американской норки удалось изменить в течение немногих поколений [Korkman, 1957, цит. по 7, 8]. По-видимому, к этому же явлению можно отнести отмеченные факты изменения величины половых различий у хомяков и полевок в зависимости от их популяционной принадлежности [9, 10] или фазы динамики численности [11, 12].

Адаптивность регистрируемых различий самцов и самок часто принимается *a priori*. Вместе с тем половые различия в росте и конечных размерах некоторых костей могут быть адаптивными, но могут быть лишь следствием действия генов, контролирующих развитие как целое [2].

Цель работы - на примере двух видов полевок разной экологической специализации исследовать причины вариации половых различий в природных популяциях, различных по географическому положению и состоянию численности.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследованы коллекции черепов взрослых сеголеток и перезимовавших особей (189 экз.) узкочерепной полевки (*Microtus gregalis* Pall.), собранные в трех географических районах: Ижморский район Кемеровской области (лесостепная зона), Восточный Хангай, Монголия (стенная зона), нижнее течение р. Оби, окр. Салехарда и Лабытнанги (лесотундровая зона). Коллекционные выборки перезимовавших особей (270 экз.) водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) получены из популяций Якутии (р. Лена, окр. г. Ленска; Намский район, окр. с. Хомустах; Лено-Вилуйское междуречье, окр. с. Баппагайцы), Таймыра (р. Пясына, окр. с. Носок), Северного Кавказа (пойма рек Терек и Кума) и Западного Казахстана (Приуральский район). Музейный материал по исследуемым видам любезно предоставлен сотрудниками Института экологии растений и животных УрО РАН, Института прикладной экологии Севера СО РАН, Института систематики и экологии животных СО РАН, Московского и Кабардино-Балкарского госуниверситетов.

Полевой материал по водяной полевке представлен перезимовавшими животными (980 экз.) двух циклов численности (1978, 1979, 1985, 1986 - годы подъема; 1980, 1987 - годы пика; 1981 и 1988 - годы спада), отловленными в Каргатском районе (окр. с. Ровенское) Новосибирской области на границе лесостепи и подтаежной зоны. В 1980 г. сборы выполнены в Убинском районе (окр. с. Крещенка) Новосибирской области. Данная точка сбора материала отстоит от предыдущей примерно на 50 км.

Использован стандартный набор краниометрических признаков [13] с незначительными поправками применительно к исследуемым видам. Количество краниальных признаков для каждого вида приведено в таблицах. Для получения интегральных характеристик фенотипа выборки обрабатывались методом главных компонент с предварительным центрированием и нормированием [14]. Одновременный анализ разных хроногеографических выборок в едином координатном пространстве признаков подразумевает формирование через центрирование каждой выборки своими средними объединенной внутривыборочной матрицы, нормировку каждой выборки среднеквадратич-

ными отклонениями объединенной внутривыборочной матрицы, вычисление ее ковариационной матрицы и собственных векторов. Затем осуществляется поворот пространства к полученным таким образом главным компонентам фенотипической изменчивости, которые отражают интегральные биологические закономерности, общие для всех выборок, входящих в рассматриваемую совокупность.

Рассматривая компоненты как новые характеристики, для каждой выборки по ним рассчитывались средние, их ошибки и достоверность различий между выборками по *t*-критерию Стьюдента.

Содержательная интерпретация главных компонент выполняется на основе оценки величины вклада признаков в компоненту. Величина вклада — мера изменчивости признака относительно других по компоненте. Положительный знак означает, что признак увеличивается в направлении компоненты, отрицательный — уменьшается. Считается, что при разложении изменчивости на главные компоненты удастся свести исходное множество признаков в относительно небольшое число схем роста, на которые и действует в первую очередь отбор [15, 16].

Примерно равный положительный вклад краниометрических признаков в первую главную компоненту дает основание интерпретировать ее у обоих видов как размерно-возрастную [16—22]. Вклады признаков во вторую главную компоненту позволяют считать ее компонентой общей формы [16, 19, 23—25]. Последующие компоненты отражают разнонаправленную изменчивость различных фрагментов черепа. Они характеризуют изменчивость частной формы и имеют неодинаковый характер у разных видов.

РЕЗУЛЬТАТЫ

В пространстве первой и второй главных компонент отчетливо проявляются морфометрические различия между географическими выборками узкочерепной полевки. В направлении от лесостепи к северной и южной границам ареала наблюдается (рис. 1) увеличение общих размеров черепа (по первой компоненте). Подобные результаты известны и для других видов [26, 27], когда размеры тела и черепа достоверно коррелировали с расстоянием от потенциального центра расселения [28]. Увели-

чение размеров самцов и самок к периферии ареала выражено в неодинаковой степени, тем не менее во всех анализируемых популяциях регистрируются достоверные половые различия ($P < 0,001$). Устойчивый половой диморфизм в размерах не дает оснований говорить о популяционной специфике полового отбора у узкочерепной полевки. Скорее, он свидетельствует о сохранении различий в темпах и продолжительности роста самцов и самок [29—31] в различных географических условиях.

Половые различия данного вида в форме черепа (на фоне межпопуляционной дифференциации) не столь однозначны. В направлении второй главной компоненты (см. рис. 1), характеризующей общую форму черепа, и третьей, отражающей соотносительное развитие тканей, слагающих зубы и челюсти (табл. 1), отличия выражены лишь в монгольской популяции ($P < 0,01$ и $P < 0,05$ соответственно). В этой же популяции, а также в ижморской зарегистрирован половой диморфизм ($P < 0,05$) по признакам, связанным с мозговым отделом черепа (четвертая главная компонента). В северной (нижнеобской) популяции различий в форме черепа самцов и самок нет.

Половые различия в размерах черепа водяной полевки менее выражены, чем узкочерепной. Из восьми исследуемых популяций (рис. 2) лишь в двух - кумской (Северный Кавказ) и ровенской (Новосибирская обл.) — самцы оказались достоверно крупнее ($P < 0,01$). В остальных выборках значимых половых отличий в

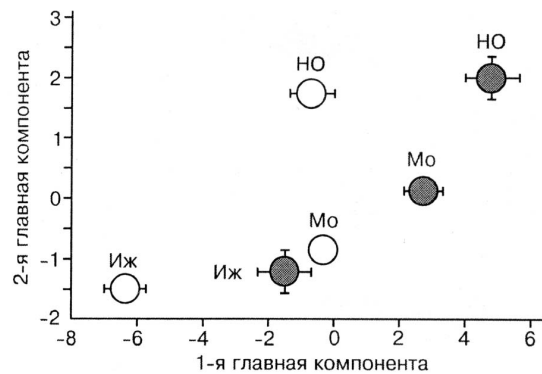


Рис. 1. Половые различия в размерах и форме черепа географически разобщенных популяций узкочерепной полевки в пространстве первой и второй главных компонент. Иж – ижморская, Мо – монгольская, НО – нижнеобская. Заштриховано здесь и далее – самцы.

размерах черепа не обнаружено. Полученные данные не показывают зависимости величины полового диморфизма от географического положения популяции (северного или южного) и размеров особей.

Достоверных различий в общей форме черепа водяной полевки (вторая главная компонента) не выявлено ни в одной из исследуемых выборок. Незначительные половые различия прослеживаются в кавказских и якутской (ленская) популяциях по параметрам частной формы, отражающей развитие затылочной области черепа (третья главная компонента), но лишь в ленской популяции эти отличия достоверны ($P < 0,01$). Более отчетливо различаются самцы и самки в

Таблица 1
Вклады (x1000) краниометрических признаков географических популяций узкочерепной полевки в первые четыре главные компоненты

Признак	Компонента			
	I	II	III	IV
Кондилобазальная длина черепа	357	-103	-002	-195
Скуловая ширина	329	019	-131	318
Ширина лобной кости	218	422	306	196
Межглазничная ширина	-065	786	-167	-392
Длина лицевой части	339	-147	0	052
Длина мозговой части	283	022	-003	-570
Затылочная ширина	313	168	015	137
Максилярная высота	277	325	-116	480
Длина верхней диастемы	337	-105	202	-023
Длина верхнего зубного ряда	314	-062	-358	-163
Длина нижней диастемы	182	-057	704	-231
Длина нижнего зубного ряда	311	-141	-399	-109
$\lambda, \%$	58,3	10,1	9,8	5,5

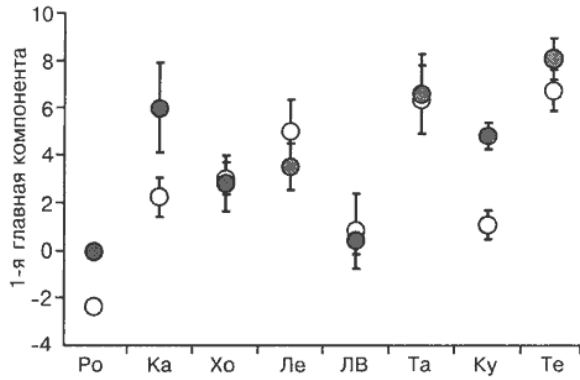


Рис. 2. Половой диморфизм размеров черепа (первая главная компонента) в популяциях водяной полевки. Ро – ровенская; Ка – казахстанская; Хо – хомустакская, Ле – ленская, ЛВ – лено-вилуйская (Якутия); Та – таймырская; Ку – кумская, Те – терская (Сев. Кавказ).

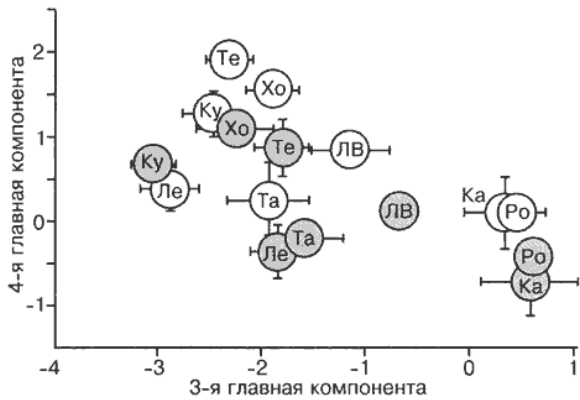


Рис. 3. Половые различия формы черепа (третья и четвертая главные компоненты) в популяциях водяной полевки. Обозначения см. рис. 2.

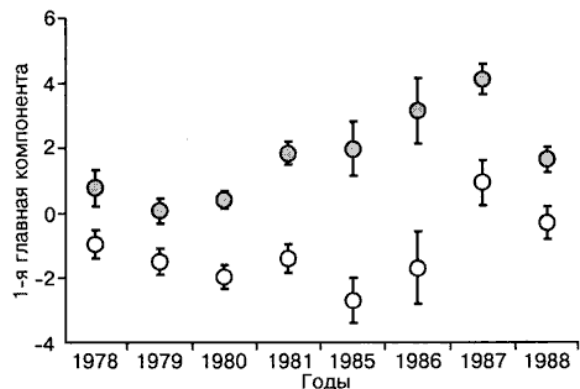


Рис. 4. Динамика половых различий размеров черепа (первая главная компонента) ровенской популяции водяной полевки в ходе динамики численности.

большинстве популяций по четвертой главной компоненте, характеризующей соотносительное развитие зубных рядов и мозговой части черепа (рис. 3). У всех самок относительно больше длина зубных рядов и ширина между ними, но относительно меньше длина мозгового отдела черепа и межглазничная ширина (табл. 2).

Подобные различия иногда связывают с разной специализацией полов в популяции [32]. Самки, например, способны питаться более крупными частями растений, что сопряжено с размерами челюсти [2]. В свою очередь, относительное увеличение мозгового отдела самок связывают с селективными процессами, определяемыми социальными взаимодействиями особей [33]. Эти объяснения выглядят достаточно привлекательно, но вряд ли их можно считать исчерпывающими для исследуемых видов, тем более что в северных популяциях узкочерепной и водяной полевки (нижнеобская и таймырская соответственно) различия в форме черепа отсутствуют. Обращают на себя внимание большие, наряду с зубным рядом, значения мозгового отдела черепа (четвертая главная компонента) у самок узкочерепной полевки в ижморской и монгольской популяциях (см. табл.1). По логике авторов [33], следовало бы полагать для данного вида большую напряженность социальных отношений у самок.

Таким образом, сравнение географических популяций исследуемых видов показывает изменчивость величины половых различий, неоднозначно проявляющуюся на разных системах признаков.

В настоящее время понятно, что существенным источником морфологического разнообразия могут быть внутривидовые динамические процессы, например, в связи с изменениями численности [25, 34-36]. Для того чтобы оценить возможное влияние таких факторов на величину полового диморфизма, исследована краниометрическая изменчивость водяной полевки на протяжении двух циклов динамики численности популяции (Новосибирская обл.).

Половой диморфизм в размерах черепа сохраняется во все анализируемые годы ($P < 0,01$), хотя его величина меняется во времени (рис. 4). Во втором цикле, когда размеры животных обоих полов, в отличие от первого цикла, увеличивались к пику, половые различия были несколько больше ($P < 0,001$). Изменение размеров полевки обоих полов в ходе динамики

Таблица 2
Вклады (x1000) краниометрических признаков географических популяций водяной полевки в первые четыре главные компоненты

Признак	Компонента			
	I	II	III	IV
Высота от барабанных камер до затылочного гребня	243	180	292	-0,05
Общая длина черепа	295	-126	-084	-066
Кондилобазальная длина	295	-147	-089	-093
Длина лицевой части	279	-004	-189	186
Длина мозговой части	220	-279	066	-413
Межглазничная ширина	-034	622	-174	-501
Длина верхней диастемы	262	-152	-073	-099
Длина верхнего ряда зубов	198	142	-301	496
Скуловая ширина	265	0,94	-015	-011
Ширина затылочной кости	260	120	-019	-119
Ширина мозговой камеры	183	413	-100	-221
Высота мозговой камеры	205	188	478	185
Высота от затылочного отверстия до гребня	168	149	582	168
Основная длина черепа	270	-186	-088	-110
Длина носовых костей	234	-209	017	-074
Длина небной кости	257	-103	-168	-012
Ширина между верхними зубами	177	284	-309	361
Высота от небной кости до затылочного гребня	255	050	155	-031
$\lambda, \%$	58,7	6,9	5,9	5,4

численности привело к тому, что размеры черепов самок выборки 1987 г. (фаза пика) оказались статистически неотличимыми от таковых самцов первого цикла (1978-1980 гг.).

Половые различия в форме черепа проявились главным образом по четвертой главной компоненте (рис. 5), отражающей морфогенез сред-

ней его части (табл. 3). На внутривидовом уровне во все фазы цикла регистрируется та же закономерность, отмеченная в разных географических популяциях: череп самок характеризуется относительно большими значениями зубных рядов и меньшими - мозгового отдела. Однако и в данном случае величина половых фенотипиче-

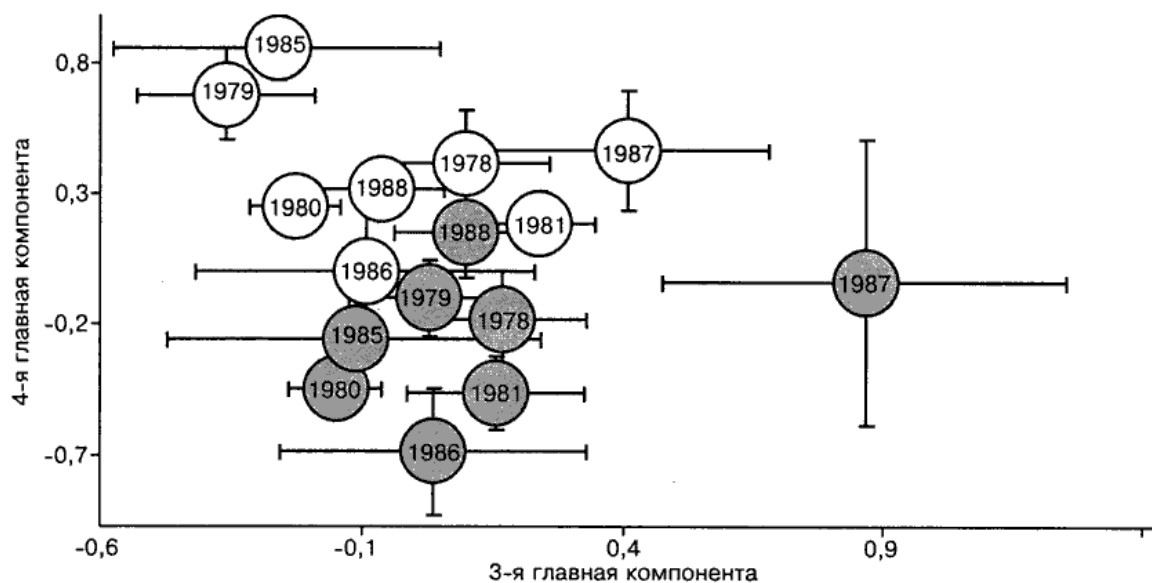


Рис. 5. Половые различия формы черепа (третья и четвертая главные компоненты) ровенской популяции водяной полевки в ходе динамики численности.

Таблица 3

Вклады (x 1000) краниометрических признаков ровенской популяции водяной полевки разных фаз численности в первые четыре главные компоненты

Признак	Компонента			
	I	II	III	IV
Высота от барабанных камер до затылочного гребня	254	187	300	-052
Общая длина черепа	235	-177	-112	-118
Кондилобазальная длина	301	-169	-096	-051
Длина лицевой части	285	005	-174	223
Длина мозговой части	222	-329	033	-372
Межглазничная ширина	026	511	-181	-544
Длина верхней диастемы	269	-182	-069	-028
Длина верхнего ряда зубов	191	194	-267	505
Скуловая ширина	268	105	-005	-033
Ширина затылочной кости	259	121	-039	-179
Ширина мозговой камеры	182	381	-224	-272
Высота мозговой камеры	213	195	496	082
Высота от затылочного отверстия до гребня	177	141	569	108
Основная длина черепа	280	-204	-092	-056
Длина носовых костей	237	-199	015	-031
Длина небной кости	264	-121	-185	054
Ширина между верхними зубами	170	365	-236	328
Высота от небной кости до затылочного гребня	261	079	165	-025
$\lambda, \%$	55,4	7,6	6,0	5,9

ских различий существенно варьирует. В конце фазы подъема второго цикла половой диморфизм уменьшается ($P < 0,05$), а в фазе пика и спада исчезает.

ОБСУЖДЕНИЕ

Несмотря на обнаруженную видоспецифичность половых различий, можно видеть некоторые общие закономерности. Они выражаются в больших размерах самцов всякий раз, когда половые различия имеют место, в отсутствии различий в размерах (водяная полевка) и форме черепа у самцов и самок в северных популяциях, сходных отделах черепа, подверженных половой изменчивости.

Устойчивый половой диморфизм узкочерепной полевки, выраженный в более крупных размерах самцов, - явление достаточно распространенное [1]. Обычно это приводит к неизбежному выводу об определенном селективном преимуществе особей крупных размеров в условиях конкуренции за самку [37]. Однако приспособленность, измеряемая вкладом в генофонд следующего поколения, определяется, прежде всего, успехом размножения [38]. В

этом случае крупные размеры не обязательно дают самцам выигрыш в приспособленности [39], например, по сравнению с половой активностью. Прямые исследования Паттона с соавторами [24] показывают, что и мелкие, и крупные самцы имеют одинаковую вероятность стать отцом потомства. Объяснение крупных размеров особей длительными воздействиями условий, благоприятных для роста и выживания [40], вполне справедливо, но мало что дает для понимания величины половых различий и ее динамики.

Поиск преимуществ крупных размеров особей того пола, у которого они регистрируются, - обычный путь интерпретации половых различий. Но адаптивность крупных размеров самок выглядит в этом случае не менее убедительной, чем самцов [1]. У водяной полевки северных популяций, самцы и самки которых имеют наиболее крупные размеры [19], размерные половые различия отсутствуют. Следовательно, можно говорить о том, что крупные размеры самок здесь также благоприятны, например, в связи с более крупным выводком [41]. Возможный аргумент, что правило Бергмана способно маскировать половой ди-

орфизм, не подтверждается нашими исследованиями северной популяции узкочерепной полевки [42], где сохраняется высокий уровень половых различий ($P < 0,001$). В случае, когда характер полового диморфизма меняется в разных частях ареала на противоположный [4], объяснение становится еще более затруднительным.

Размеры и форма черепа — признаки с высокой фенотипической пластичностью [7, 16, 24], реагирующие на множество различных факторов. При этом селективные преимущества могут быть независимы друг от друга и строго аддитивны [38]. Разнообразие вариантов среднего влияния на фенооблик популяции позволяет при наличии половых различий более или менее успешно объяснять преимущество данного морфооблика в данных условиях. В некоторых случаях можно попытаться также понять и причины стойкого отсутствия половых различий. В частности, предполагаемая селективная обусловленность полового диморфизма резистентностью к паразитам, при обедненности паразитическими организмами регионов с экстремальными климатическими условиями, что обсуждается в обзоре [5], позволяет считать возможным отсутствие половых различий у полевок северных популяций.

Однако флуктуации половых различий, регистрируемые у видов со слабо выраженным половым диморфизмом — явление менее определенное. Обнаруженная в работе неодинаковая выраженность половых различий на разных системах признаков, а также сходство отделов черепа, вовлекаемых в изменчивость, позволяет предполагать морфогенетическую природу вариации половых различий. В таком случае флуктуации половых различий должны быть сопряжены с фенотипической изменчивостью обоих полов. При этом вероятны противоположно направленные морфологические эффекты у самцов и самок в ответ на действие одного и того же фактора.

Полученные ранее результаты [8, 35] подтверждают высказанные предположения. Одновременные фенотипические преобразования самцов и самок в исследуемой популяции водяной полевки регистрируются в процессе динамики численности по признакам окраски меха. В первом цикле половой диморфизм в окраске меха был хорошо выражен: мех самок темнее ($P < 0,001$), а контрастность в окраске спины и

брюха у них менее заметна ($P < 0,01$), чем у самцов. Но если в первом цикле половые различия обусловлены синхронностью фенотипических траекторий самцов и самок, то во втором цикле эта синхронность нарушилась, и самки в пик численности "приобрели самцовый фенотип".

Вероятность неодинаковой морфогенетической реакции самцов и самок на один и тот же действующий фактор подтверждена в эксперименте на американской норке — виде с выраженным половым диморфизмом (самцы значительно крупнее). Показано, что один и тот же вектор отбора (на ручной или агрессивный тип поведения) действительно способен вызвать как общие, так и противоположно направленные морфологические эффекты (в размерах и форме черепа) самцов и самок, что отражается на характере полового диморфизма [8]. В частности, у самцов как при селекции на агрессивный тип поведения, так и на доместикацию происходит уменьшение общих размеров черепа по сравнению с контрольной выборкой. У ручных самцов это выражено в большей степени ($P < 0,01$). Ручные самки мельче контрольных ($P < 0,05$). Но, в отличие от самцов, при отборе на агрессивность наблюдается тенденция увеличения размеров черепа, а по трем параметрам агрессивные самки достоверно ($P < 0,05$) превосходят контрольных.

Таким образом, причины вариации половых различий лежат в специфике морфогенетической реакции полов на действующий фактор, обусловленной, очевидно, исторически сложившимися свойствами регуляторных систем [6, 43, 44]. Различная реакция самцов и самок на один и тот же (эпигенетический или селективный) фактор повышает разнообразие фенотипических вариантов, способствуя устойчивому существованию популяции в условиях флуктуирующей среды.

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (грант 98-04-49423).

ЛИТЕРАТУРА

1. K. Ralls, *Amer. Natur.*, 1977, 111, 917-938.
2. A. R. Lammers, H. A. Dziech, R. Z. German, *J. Mammal.*, 2001, 82: 1, 179-189.
3. A. I. Schulte-Hostedde, J. S. Millar, *Can. J. Zool.*, 2000, 78, 728-733.

4. Y. F. Storz, J. Balasingh, H. R. Bhat et al., *Biol. J. Linn. Soc.*, 2001, **72**, 17-31.
5. Р. Л. Лохмиллер, М. П. Мошкин, *Сиб. экол. журн.*, 1994, **6**: 1, 37-58.
6. И. И. Шмальгаузен, Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора), М., Наука, 1968.
7. С. С. Шварц, Экологические закономерности эволюции, М., Наука, 1980.
8. А. В. Харламова, В. И. Фалеев, О. В. Трапезов, *Генетика*, 2000, **36**: 6, 823-828.
9. В. J. Bergstrom, *Amer. Natur.*, 1984, 112, 172-177.
10. I. Grulich, *Folia zool.*, 1987, **36**: 4, 291-306.
11. Н.Ф. Николаева, Мат. V съезда ВТО, М., 1990, 2, 184-185.
12. Ю. К. Галактионов, Агрэкология и биотехнология, Киев, НОРА-Принт, 1999, 3, 121-130.
13. Б. С. Виноградов, И. М. Громов, Грызуны фауны СССР. М.-Л., Изд-во АН СССР, 1952.
14. М. Кендалл, А. Стьюарт, Многомерный статистический анализ и временные ряды, М., Наука, 1976.
15. Р. Э. Блэкинг, Теоретическая и математическая биология, М., Мир, 1968, 247-272.
16. W. R. Atchley, J. J. Rutledge, D. E. Cowley, *Evolution*, 1981, **35**: 6, 1037-1055.
17. R. S. Thorpe, *Biol. Rev.*, 1976, 51, 407-452.
18. Ю. К. Галактионов, В. М. Ефимов, В. И. Фалеев, Н. Ф. Шушпанова, Млекопитающие Уральских гор, Свердловск, УНЦАН СССР, 1979, 15-17.
19. В. И. Фалеев, *Изв. СО АН СССР, Сер. биол. наук*, 1982, 3, 92-96.
20. A. R. Gibson, A. J. Baker, A. Moeed, *Syst. Zool.*, 1984, **33**: 4, 408-421.
21. Л. В. Косова, М. М. Пикублик, В. М. Ефимов, Ю. К. Галактионов, *Зоол. журн.*, 1992, **71**: 4, 34-44.
22. В. Krystufek, *Acta Theriol.*, 1993, **38**: 1, 67-79.
23. Ю.К. Галактионов, Вредные грызуны, фитонематоды Западной Сибири и борьба с ними, Новосибирск, 1981, 37, 17-26.
24. J. L. Patton, P. V. Brylski, *Amer. Natur.*, 1987, **130**: 4, 493-506.
25. В. И. Фалеев, Ю. К. Галактионов, *Докл. РАН*, 1997, **356**: 2, 282-284.
26. T. L. Best, *J. Mammal.*, 1983, **64**: 3, 426-436.
27. Ю.Н. Литвинов, А. А. Поздняков, *Зоол. журн.*, 1993, **72**: 2, 84-92.
28. D. J. Kitchener, L. H. Schmitt, Maharadatunkamsi, *J. Mammal.*, 1994, **58**: 3, 433-451.
29. М. В. Мина, Г. А. Клевезаль, Рост животных, М., Наука, 1976.
30. J. A. Stamps, *Biol. J. Linn. Soc.*, 1993, **50**: 2, 123-145.
31. М. Н. Мейер, Ф. Н. Голенищев, С. И. Раджабли, О. Л. Саблина, Тр. ЗИН, СПб., 1996, 232.
32. T. L. Hillis, F. F. Mallory, *Can. J. Zool.*, 1996, **74**: 4, 721-725.
33. M. C. Provencal, J. J. Polop, *Stud. Neotrop. Fauna and Environ.*, 1993, **28**: 2, 95-103.
34. Ю. К. Галактионов, *Докл. РАН*, 1995, **340**: 2, 279-281.
35. Ю. К. Галактионов, В. И. Фалеев, Там же, 2000, **372**: 2, 276-278.
36. В. И. Фалеев, Л. Ю. Епифанцева, *Изв. РАН*, 2000, 2, 213-220.
37. В. Грант, Эволюционный процесс, М., Мир, 1991.
38. Э. Майр, Зоологический вид и эволюция, М., Мир, 1968.
39. J. O. Wolff, *J. Mammal.*, 1993, **74**: 4, 846-851.
40. W. Z. Jr. Lidicker, R. S. Ostfeld, *Oikos*, 1991, **61**: 1, 108-121.
41. Н. Г. Соломонов, Экология водяной полевки в Якутии, Новосибирск, Наука, Сиб. отд-ние, 1980.
42. Т. А. Дупал, *Зоол. журн.*, 2000, **79**: 7, 851-858.
43. К. Х. Уоддингтон, Организаторы и гены, М., Гос. изд-во ИЛ, 1947.
44. Р. Рэфф, Т. Кофман, Эмбрионы, гены и эволюция, М., Мир, 1986.

Change of the Magnitude of Sexual Differences in Vole Populations

V. I. FALEEV, T. A. DUPAL, S. A. ABRAMOV

On the example of voles *Microtus gregalis* and *Arvicola terrestris*, the change of magnitude of sex differences in the size and shape of skull in natural populations differing in geographical location and the numbers has been demonstrated. Fluctuations of sex differences are associated with morphological variability in both sexes. It is supposed that the variability of the magnitude of the sexual dimorphism is based on unequal morphogenetic reaction of males and females to the acting factor. This is confirmed in experiments on the American mink where it was demonstrated that the same vector of selection (for behavior) can bring about both common and oppositely directed morphological effects in males and females.