



SKULL VARIABILITY OF STEPPE AND DESERT VOLE GROUPS *SUMERIOMYS–MICROTUS–BLANFORDIMYS* (CRICETIDAE)

Volodymyr Peskov¹, Iryna Syniavska²

Key words

voles, variability and differentiation, craniometry, *Sumeriomys*, *Microtus*

doi

<http://doi.org/10.53452/TU3005>

Article info

submitted 21.07.2025

revised 12.12.2025

accepted 30.12.2025

Language

Ukrainian, English summary

Abstract

The morphological variability of the skull of 28 samples of 14 species of Eurasian voles of the subgenera *Microtus* s. str., *Sumeriomys* and *Blanfordimys* was studied. According to principal component analyses, 95% of the total variance was explained by the first three components. The distribution of samples along PC1 shows an increase in the size of craniometric characters in the direction from the smallest Ukrainian *Microtus socialis nikolaevi* and *M. obscurus iphigeniae* to the largest *Blanfordimys afghanus* and *M. transcasicus*. Statistically significant taxonomic differences were found between the mean values of Cbl, HCr, CW, LBull, M1-3, and DL ($t = 2.96–6.23$ $p < 0.05$). The level of differentiation of samples by linear skull dimensions is higher among voles of the ‘socialis’ group compared to voles of the ‘guenterii’ group. In the ‘socialis’ group, there is a clear division between small voles with a relatively narrow skull (*M. socialis*, *M. irani shidlovskii*) and voles that have a large, wide skull with massive auditory bullae (*M. paradoxus*, some *M. irani*). The Armenian *M. i. shidlovskii* are smaller than other subspecies of *M. irani* and occupy an intermediate position between the Caucasian and Central Asian subspecies of *M. socialis*. In voles of the ‘guenterii’ group, the linear dimensions of the skull increase in the direction from the smallest Turkish *M. elbeyli* and *M. dogramacii* to the largest *M. hartingi* from Western Anatolia. An increase in the size of the auditory bulla is observed in the direction from *M. hartingi* to *M. qazvinensis* and *M. anatolicus*, while an increase in the size of the dentition and upper diastema is observed in the opposite direction, from *M. qazvinensis* to the Bulgarian samples of *M. hartingi*. According to the proportions of the skull, an increase in the relative width of the interorbital space with a decrease in the condylobasal length in the direction from *M. hartingi* to *M. irani* from the localities of Khorasan and Tehran. The main factors that influenced the emergence of craniometric differentiation were geographical isolation, in particular the presence of natural barriers, different levels of physiological adaptations to high temperature and humidity of the environment.

Affiliations

¹ National Museum of Natural History, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine); ² Institute of Zoology, NAS of Ukraine (Kyiv, Ukraine)

Correspondence

Iryna Syniavska; Institute of Zoology, NAS of Ukraine; 15 Bogdan Khmelnytsky Street, Kyiv, 01054, Ukraine;
Email: syniavska@ua.fm;
orcid: 0000-0002-7778-6254

Cite as

Peskov, V., I. Syniavska. 2025. Skull variability of steppe and desert vole groups *Sumeriomys–Microtus–Blanfordimys* (Cricetidae). *Theriologia Ukrainica*, **30**: 31–42. [In Ukrainian, with English summary]

Мінливість черепа степових та пустельних полівок групи *Sumeriomys–Microtus–Blanfordimys* (Cricetidae)

Володимир Песков, Ірина Синявська

Резюме. Вивчено морфологічну мінливість черепа 28 вибірок, 14 видів євразійських полівок підродів *Microtus* s. str., *Sumeriomys* та *Blanfordimys*. Згідно з результатами аналізу головних компонент 95% загальної дисперсії описуються першими трьома компонентами. Розподіл вибірок у просторі значень ГК1 показує збільшення величини краніометричних ознак у напрямі від найменших українських вибірок *Microtus. socialis nikolaevi* до найбільших *Blanfordimys afghanus* та *M. transcaspicus*. Статистично достовірні міжвидові відмінності виявлені за середніми значеннями Cbl, HCr, CW, LBull, M1-3, DL ($t = 2,96-6,23$ $p < 0,05$). За результатами факторного аналізу 22 вибірок гуртових полівок встановлено, що рівень диференціації вибірок за лінійними розмірами черепа вищий серед полівок групи 'socialis' у порівнянні з полівками групи 'guenterii'. У групі видів 'socialis' спостерігається чіткий розподіл між дрібними полівками з порівняно вузьким черепом (*M. socialis*, *M. irani shidlovskii*) та тваринками з крупним широким черепом з добре розвиненими масивними слуховими капсулами (*M. paradoxus*, деякі *M. irani*). Бірменські *M. i. shidlovskii* менші за інші підвиди *M. irani* займають проміжне положення між кавказькими та центрально-азійськими підвидами *M. socialis*. У полівок групи 'guenterii' лінійні розміри черепа зростають в напрямі від найменших турецьких *M. elbeyli* та *M. dogramacii* до найбільших *M. hartingi* із Західної Анатолії. Збільшення величини слухової капсули спостерігається у напрямку від *M. hartingi* до *M. qazvinensis* та *M. anatolicus*, натомість збільшення величини зубного ряду та верхньої діастеми — у протилежному напрямку, від *M. qazvinensis* до болгарських вибірок *M. hartingi*. За пропорціями черепа спостерігається збільшення відносної ширини міжжорбитального проміжку при зменшенні кондиллобазальної довжини у напрямі від *M. hartingi* до *M. irani*. з локалітетів Khorasan & Tehran. Основними факторами, які вплинули на виникнення краніометричної диференціації були географічна ізоляція зокрема наявність природних бар'єрів, різний рівень фізіологічних пристосувань до високої температури та вологості середовища.

Ключові слова: полівки, мінливість, краніометрія, *Sumeriomys*, *Microtus*.

Вступ

Сірі полівки (триба Arvicolini) завдяки високому рівню фенотипової мінливості є вдалим об'єктами різноманітних екологічних досліджень, зокрема й вивчення пристосувань організму тварин до різноманітних факторів середовища [Mammology... 2020].

Основними адаптаціями черепа гризунів до високих температур та аридного клімату є гіпертрофія слухових барабанів, видовження та ускладнення носових ходів, квадратна форма нижніх різців [Schmidt-Nielsen & Schmidt-Nielsen 1950; Ojeda *et al.* 1999]. Збільшення лінійних та відносних розмірів слухових барабанів забезпечує краще сприйняття низькочастотних звуків у відкритому середовищі [Alhajeri & Stepan 2018].

Гуртові полівки *Sumeriomys* Argyropulo, 1933 поширені переважно у степових, напівпустельних та пустельних біотопах південно-східної Європи та центральної Азії характеризуються добре розвиненими масивними слуховими барабанами відносно широким черепом. Це може вважатися преадаптаціями до існування в умовах посушливого клімату, а з іншого боку за іншими морфологічними ознаками (малюнок жувальної поверхні, форма різців, розмір носових кісток) *Sumeriomys* не мають суттєвих відмінностей від *Microtus* s. str. [Zorenko 2012]. Яким чином вказані краніометричні ознаки варіюють в межах ареалу виду та у близьких видів? На сьогодні є велика кількість праць, присвячених таксономії та морфологічній мінливості гуртових полівок з Туреччини, Болгарії, Ірану [Kefelioğlu & Kryštufek 1999; Kryštufek & Kefelioğlu 2001; Yavuz *et al.* 2008; Yiğit *et al.* 2012; Mahmoudi *et al.* 2017] (цитовані далі), проте у них майже відсутні порівняння досліджених вибірок з ізолюваними підвидами з території України, центральної Азії, Кавказу, а також видами підродів *Microtus* s. str. та *Blanfordimys*, що мають подібні екологічні вимоги до середовища існування.

Метою роботи став аналіз мінливості краніометричних ознак у видів підроду *Sumeriomys* та екологічно близьких до них видів *Microtus* s. str. та *Blandfordimys*, з'ясування особливостей морфологічної диференціації степових і напівпустельних полівок.

Особливості складу групи

Полівкові, або щурові (Arvicolinae) є однією з найбільш різноманітних за таксономічним складом груп гризунів, систематика яких до теперішнього часу залишається предметом дискусій [Ellerman & Morrison-Scott 1966; Gromov & Polyakov 1977; Chaline *et al.* 1999; Musser & Carleton 2005]. Зокрема це стосується таксономічного статусу *Microtus* і зокрема *Sumeriomys* [Zagorodniuk 1990, 1993; Gromov & Erbaeva 1995; Chaline *et al.* 1999].

Наразі більшість дослідників розглядає гуртових полівок в межах роду *Microtus*, виділяючи їх в якості підроду [Zagorodniuk 1990, 1993; Musser & Carleton 2005]. Частина теріологів в розглядає видові групи 'socialis' та 'guentheri' в межах роду *Microtus*, без виокремлення їх в окремий підрід [Golenishchev *et al.* 2002; Jaarola *et al.* 2004; Stepan & Schenk 2017; Kryštufek & Shenbrot 2022].

До групи 'socialis' належать *M. socialis* Pallas, 1773, *M. irani* Thomas, 1921, *M. paradoxus* (Ognev & Heptner, 1928) та *Microtus anatolicus* Kryštufek & Kefelioğlu, 2001, а до групи 'gunteri' — *M. guentheri* (Danford et Alston, 1880), *M. elbeyli* Yiğit *et al.* 2016, *M. qazvinensis* Golenishchev *et al.* 2003, *M. haringi* Barrett-Hamilton, 1903 [Kryštufek & Shenbrot 2022].

Матеріал і методи

Для статистичної обробки використано власні дані, отримані при вимірюванні черепів та дані з опублікованих джерел (табл. 1). Назву підвиду дано лише для тих вибірок де вона точно прописано дослідниками, в інших випадках (якщо не вказано автором публікації) — видова назва. Дані для дослідження отримано при обробці колекцій ННПМ НАНУ, ІЗ НАНУ, ЗМ КНУ та ЗІН РАН та матеріалів з інших музеїв, наданих О. Зиковим (колекція Музею природної історії ім. Філда, Чикаго США — FMNH, збори іранської експедиції Д. Лея [Lay 1967]). Проаналізовано мінливість черепа за вісьмома краніометричними ознаками:

CbL — конділобазальна довжина черепа, IW — ширина міжорбітального проміжку, HCr — найбільша висота черепа, ZW — вилична ширина черепа, CW — базальна ширина черепа (без слухових барабанів), LBull — довжина слухового барабана, M1-3 — довжина верхнього ряду корінних зубів, Dia — довжина діастеми.

Схема вимірів представлена на рисунку (рис. 1).

На першому етапі отримано матрицю абсолютних та трансформованих значень 8 ознак для 22 вибірок підроду *Sumeriomys*, 2 вибірок підроду *Blandfordimys* та 5 вибірок (видів) номінативного підроду *Microtus* s. str. (*M. obscurus*, *M. transcaspicus*, *M. mystacinus*). Нормування даних (ділення на середнє, логарифмування) є надійним способом нормалізації розподілу та усунення питання «різних вимірювачів», бо отримані матриці значень мають однакову розмірність.

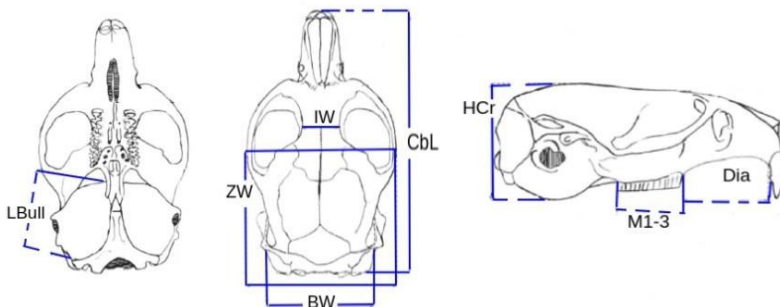


Рис. 1. Схема промірів черепа полівок, використана в цьому дослідженні.

Fig. 1. Scheme of cranial measurements of voles used in this study.

Таблиця 1. Стисла характеристика досліджених вибірок

Table 1. Brief description of the samples studied

Вибірка (таксон, за абеткою)	Код	N	Місцезнаходження	Джерело даних
<i>Sumeriomys</i> (= група '<i>socialis</i>')				
<i>M. anatolicus</i> Kryštufek & Kefelioğlu, 2001	an	8	Туреччина: Konya Province, Konya, Cihanbeyli, Yapalı köyü	Kryštufek & Kefelioğlu 2001
<i>M. dogramacii</i> (Kefelioğlu & Kryštufek, 1999)	d	19	Туреччина: Amasya, Suluova, Boyalı köyü	Kefelioğlu & Kryštufek 1999
<i>M. irani karamani</i> Kryštufek <i>et al.</i> 2010	i.k	13	Туреччина: Konya Province, 2 km south of Balkusan	Kryštufek <i>et al.</i> 2010
<i>M. irani</i> Thomas, 1921	i.1	9	Іран: Isfahan	вимірювання В. Пескова, О. Зикова, І. Загороднюка, кол. FMNH
<i>M. irani</i> Thomas, 1921	i.2	9	Іран: Khorasan & Tehran)	вимірювання В. Пескова, О. Зикова, І. Загороднюка, кол. FMNH
<i>M. irani</i> Thomas, 1921	i.3	25	Іран: Mamasani & Bamo Park	Mahmoudi <i>et al.</i> 2017
<i>M. irani schidlovskii</i> Argyropulo, 1933	i.sh	6	Вірменія: Vedi, Урцький хребет	вимірювання В. Пескова, кол. ННПМ
<i>M. paradoxus</i> (Ognev et Heptner, 1928)	p.k	10	Туркменістан: Western Kopet Dag	матеріали О. Зикова, вимірювання В. Пескова, кол. ЗМКУ
<i>M. paradoxus</i> (Ognev et Heptner, 1928)	p.i	29	Іран: Tandore, Shirvan, Dasht, Darkesh, Gorgan	Mahmoudi <i>et al.</i> 2017
<i>M. socialis</i> Pallas, 1773	s.t	12	Туреччина: Eastern Anatolia	Kefelioğlu & Kryštufek 1999
<i>M. socialis</i> Pallas, 1773	s.i	21	Іран: Marand, Soltanieh 1, Zanjan, Qeydar 1	Mahmoudi <i>et al.</i> 2017
<i>M. socialis gravesi</i> Goodwin, 1934	s.g	4	Казахстан: Ulytau region, Jetisu near lake Alakol	вимірювання В. Пескова, кол. ЗІН
<i>M. socialis nikolajevi</i> Ognev 1950	s.n	60	Україна: Біосферний заповідник Асканія-Нова	вимірювання В. Пескова, кол. ІЗАН
<i>M. socialis parvus</i> Satunin, 1901	s.p	8	РФ: Північний Кавказ	вимірювання В. Пескова, кол. ЗІН
<i>M. socialis satunini</i> (Ognev, 1924) = <i>M. s. binominatus</i> Ellerman, 1941	s.s	7	Азербайджан: Baku, Jebrayil District, Lerik District, Highland Karabakh	вимірювання В. Пескова, кол. ЗІН
<i>Sumeriomys</i> (= група '<i>guentheri</i>')				
<i>M. elbeyli</i> Yiğit <i>et al.</i> 2016	elb	14	Туреччина: пд.-сх. провінції, Karacaören village of Kilis	Yiğit <i>et al.</i> 2016
<i>M. guentheri</i> (Danford et Alston, 1880)	gue	50	Туреччина: Yazır, Korkuteli, Sülekler, Alibeli, Taşkesiği, Akpınar	Yavuz <i>et al.</i> 2008
<i>M. hartingi</i> Barrett-Hamilton, 1903	h. a	17	Туреччина: Central Anatolia	Yiğit <i>et al.</i> 2012
<i>M. hartingi</i> Barrett-Hamilton, 1903	h.l	20	Туреччина: Izmir	Yiğit <i>et al.</i> 2012
<i>M. hartingi</i> Barrett-Hamilton, 1903 = <i>M. guentheri strandzensis</i> Markov, 1960	g.s	32	Болгарія: Strandzha Mountain Region	Yiğit <i>et al.</i> 2012
<i>M. qazvinensis</i> Golenishchev <i>et al.</i> 2003	q	41	Іран: Qeydar 2, Arak, Buin-Zahra, Sanandaj, Hamedan, Dandi 1, Kermanshah	Mahmoudi <i>et al.</i> 2017
<i>Blanfordimys</i> (=група '<i>afghanus</i>')				
<i>M. afghanus</i> Thomas, 1912	B.a	3	Туркменістан: Центральний Копетдаг	вимірювання В. Пескова, кол. ННПМ
<i>M. buharensis</i> Vinogradov, 1930	B.b	2	Узбекистан	вимірювання В. Пескова, кол. ННПМ

Вибірка (таксон, за абеткою)	Код	N	Місцезнаходження	Джерело даних
<i>Microtus</i> (=група '<i>arvalis</i>')				
<i>M. mystacinus</i> De Filippi, 1865	m	30	Іран: Lar, Golestan, Soltanieh 2, Dandi 2, Semnan	Mahmoudi <i>et al.</i> 2017
<i>M. obscurus</i> Eversmann, 1840	o.i	19	Іран: East Azerbaijan province	Mahmoudi <i>et al.</i> 2017
<i>M. obscurus iphigeniae</i> Ognev, 1950	o.c	14	Україна, Крим, Карабі-яйла	вимірювання В. Пескова, кол. ІЗАН
<i>M. o. obscurus</i> Eversmann, 1840	o.b	5	РФ: Башкирія	вимірювання В. Пескова, кол. ІЗАН
<i>M. transcasicus</i> Satunin, 1905	tr	7	Іран: Chenaran, Zoshk, Fariman	Mahmoudi <i>et al.</i> 2017

Другий етап передбачав статистичну обробку матриць вибірових значень краніометричних ознак методом головних компонент. Розрахунки здійснено у програмі Past 3.0 [Hammer *et al.* 2001].

Мінливість ознак степових та напівпустельних видів

Згідно з результатами факторного аналізу абсолютних розмірів черепа, 95 % загальної дисперсії досліджених ознак описується першими трьома головними компонентами (табл. 2). Отримані результати свідчать про високий рівень скорельованості морфометричних ознак черепа у досліджуваній вибірці полівок. Величину і знак факторних навантажень кожної компоненти подано у табл. 2. Всі морфологічні ознаки характеризуються достовірно високою позитивною кореляцією із ГК1, Кондилобазальна довжина черепа, найбільша висота черепа та вилісна ширина мають сильну достовірну кореляцію в інтервалі від 0,88 до 0,93 і лише за шириною міжорбітального проміжку не виявлено достовірної кореляції з першою компонентою. Таким чином, ГК1 описує мінливість розмірів черепа, а ГК2-4 — його пропорцій.

Враховуючи величину залишкової дисперсії проаналізуємо детальніше розміщення вибірок вздовж значень першої та другої компонент. Розподіл вибірок у просторі значень першої компоненти показує головним чином міжвидові та міжродові відмінності за сукупністю досліджуваних ознак. У напрямі від найменших кримських *M. obscurus* південноукраїнських *M. socialis nikolaevi*, вибірок турецьких та іранських *M. socialis* до найбільших афганських полівок підроду *Blanfordimys* спостерігається збільшення довжини, ширини та висоти черепа. Статистично достовірні відмінності виявлені за середніми значеннями ознак CbL, HCr, CW, LBull, M1-3, DL ($t = 2,96-6,23$, $p < 0,05$). Ширина міжорбітального проміжку зростає напрямі від кримських та башкірських *M. obscurus* до *M. irani* з локалітетів Хорасан і Тегеран та туркменських *M. paradoxus* (вибірки o.i, o.b, i.2, p.k; рис. 2).

Вибірки *M. irani* з різних локалітетів розрізняються за розмірами черепа: найменші з території провінції Ісфаган (CbL > 26 мм, довжина верхніх кутніх зубів менше 6 мм). Від найбільших *M. irani* зі Східного Ірану, які за величиною основних краніометричних ознак близькі до *M. paradoxus*. Вірменські *M. i. shidlovskii* є дещо менші за інші підвиди *M. irani* займають проміжне положення між кавказькими та центрально-азійськими підвидами *M. socialis*. Тобто у групі видів '*socialis*' спостерігається чіткий розподіл між дрібними полівками з порівняно вузьким черепом (*M. socialis*, *M. irani shidlovskii*) та тваринками з крупним широким черепом з добре розвиненими масивними слуховими капсулами (*M. paradoxus*, деякі *M. irani*).

Види групи '*guenterii*' менше диференційовані за розмірами черепа, і дещо більше за його пропорціями (рис. 2). Для більшості видів і підвидів величина кондилобазальної довжини черепа перевищує 26 мм. Відмінності за цією ознакою статистично достовірні ($p < 0,01$). Найменше значення кондилобазальної довжини відмічено у турецьких *M. elbeyli* та *M. dogramacii*, причому другий вид за величиною краніометричних ознак подібний до дрібних *M. irani*. Але, слід зазначити, що вказані види добре диференціюються молекулярно-генетичними (та етологічними методами [Zorenko 2013]). У всіх інших видів групи '*guenterii*' величина кондилобазальної довжини черепа варіює в межах 27–28 мм, і за цією ознакою вони не відрізняються від великорозмірних *M. paradoxus* ($t < 2,97$; $p > 0,05$).

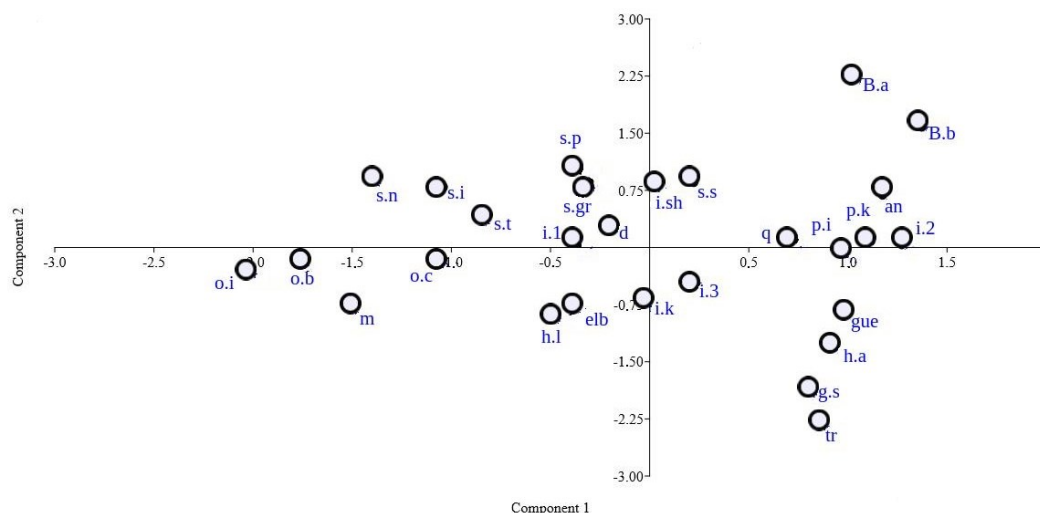


Рис. 2. Розподіл 28 вибірок євразійських полівок у просторі значень ГК1 та ГК2 (за абсолютною величиною краніометричних ознак).

Fig. 2. Distribution of 28 samples of Eurasian voles in the space of values PC1 and PC2 (by absolute value of craniometric features).

Таблиця 2. Факторні навантаження 28 вибірок євразійських полівок

Table 2. Factor loadings of the 28 samples of Eurasian voles

Ознака	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
CbL	0,9368	-0,315	-0,088	-0,113
IW	0,6779	0,2961	-0,138	0,4075
Hcr	0,8989	0,1867	0,2119	-0,050
ZW	0,8887	-0,330	0,1762	0,2453
CW	0,7901	0,5776	-0,191	0,0716
LBull	0,8423	0,4051	0,2988	-0,113
M1-3	0,7914	-0,215	-0,265	-0,161
DL	0,8173	-0,430	-0,12	0,2112
% дисперсії	76,024	15,818	3,312	2,026

Ширина міжорбітального проміжку зростає в напрямку від *M. hartingi* до *M. qazvinensis* (від 3,7 мм до 4,0 мм, $t = 3,52$, $p < 0,05$). Статистичних відмінностей за величиною цієї ознаки між іншими видами не виявлено ($IW \sim 3,7-3,9$; $p > 0,05$). Відносні розміри слухової капсули та верхнього зубного ряду змінюються у двох напрямках. Збільшення величини слухової капсули спостерігається у напрямку від *M. hartingi* до *M. qazvinensis* та *M. anatolicus*. А збільшення величини зубного ряду від *M. qazvinensis* до турецьких та болгарських *M. hartingi* (вибірки q, g.s, h.a на рис. 2).

Друга компонента чітко розділяє вибірки *M. obscurus* та *M. mystacinus* з дрібним (CbL = 23,9–25,0 мм, див. табл. 5) черепом та невеликими слуховими барабанами від крупних *M. transcaspicus* (CbL = 29 мм). Статистично достовірні відмінності виявлені за середніми значеннями ознак 7 з 8 краніометричних ознак ($t > 3,40-6,23$, $p < 0,01$).

Ширина міжорбітального проміжку, розмір слухових барабанів, ширина черепу, та довжина зубного ряду зростає у напрямі від іранських та башкирських *M. obscurus* до афганських полівок. Довжина носових кісток та діастеми змінюється від найменших значень у іранських *M. socialis* до *M. paradoxus* та *M. guentieri strandzensis* (вибірки s.i, p.i, g.s на рис. 2).

За пропорціями черепу можна виділити чотири групи полівок (див. рис. 2). До першої групи належать *M. obscurus*, *M. mystacinus*, *M. elbeyli* із невеликим вузьким черепом, слабо

розвиненими слуховими барабанами. Другу групу утворюють полівки з масивним крупним черепом, та вузьким міжорбітальним проміжком (два підвиди *M. guenterii*, *M. hartingi*. До третьої групи належать полівки з дрібним сплюсненим, відносно широким черепом та добре розвиненими слуховими барабанами (всі підвиди *M. socialis*, *M. dogramacii*, *M. shidlowskii*, частина *M. irani*) міжорбітальний проміжок може як порівняно вузьким так і відносно широким. Четверту групу утворюють полівки з широким у міжорбітальній частині черепом з масивними слуховими барабанами (*M. paradoxus*, *M. qazvinensis*, *M. anatolicus*, частково *M. irani*).

Особливе становище у морфопросторі ГК2 займають вибірки *Blanfordimys* та *M. transcaspicus* (вибірки B.a, B.b, tr на рис. 2) Афганські полівки вирізняються крупним черепом з добре розвинуеною виличною частиною — співвідношення $ZW/CbL = 0.57–0.64$ [Kryštufek & Shenbrot 2022], слухові барабани та дуже широкий міжочний проміжок. Закаспійська полівка при дуже довгому та відносно вузькому черепі має не великі слухові барабани та вузький міжорбітальний проміжок. На думку деяких дослідників [Mahmoudi et al. 2017] сукупність цих ознак характеризують череп *M. transcaspicus* як гіперморфний.

Окремо нами проаналізовано диференціацію вибірок всередині груп видів ‘socialis’ та ‘guenterii’ за лінійними розмірами та пропорціями черепа.

Як видно з таблиці 3, перші чотири компоненти описують 94% загальної дисперсії. На ГК1 припадає 59 %, кожна з наступних компонент пояснює лише 6 до 20% загальної дисперсії, але деякі ознаки мають високу позитивну кореляцію з ГК2 та ГК3, тому їх слід розглядати окремо. Перша компонента пов’язана з лінійними розмірами CbL, Hcr, ZW, LBull, DL. Наведені ознаки характеризуються позитивною кореляцією із ГК1, в інтервалі 0,77–0,92.

Розподіл вибірок у просторі значень ГК1 та ГК2 показує збільшення довжини, ширини та висоти черепа в напрямку від *M. socialis nikolajevi* до хорасанських *M. irani*.

У підвидів *M. socialis* лінійні розміри збільшуються від у просторі значень ГК1 від найдрібніших *M. socialis nikolajevi* до найбільших *M. s. satunini*.

За лінійними розмірами черепа чітко виділяються дві групи (рис. 3).

До першої групи належать полівки з крупним черепом, широкими виличними дугами та масивним потиличним відділом з добре розвиненими слуховими капсулами (*M. guenterii*, *M. hartingi*, *M. paradoxus* та *M. qazvinensis*, *M. anatolicus*).

До другої групи відносяться більшість *M. socialis*, *M. irani*, *M. elbeyli*, *M. dogramacii* — тварини з невеликим черепом. Основні відмінності виявлені між *M. socialis* та *M. paradoxus*, останні мають більш розвинену потиличну частину за рахунок масивної і великої слухової капсули та відносно більшу довжину верхнього зубного ряду. У випадку цієї пари видів одонтологічні ознаки є добрим маркером морфологічних відмінностей, зокрема це присутність/відсутність додаткового кута на верхньому другому кутньому зубі [Ognev 1950; Zykov & Zagorodniuk 1988; Golenishchev et al. 2002].

Таблиця 3. Факторні навантаження 22 вибірок *Sumeriomys* за лінійними розмірами черепа

Table 3. Factor loadings of the 22 *Sumeriomys* samples based on linear skull measurements

Ознака	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
CbL	0,929	0,247	-0,050	0,054
IW	0,456	-0,162	0,838	0,129
Hcr	0,852	-0,102	-0,322	-0,063
ZW	0,883	0,340	0,108	-0,214
CW	0,690	-0,508	0,210	0,371
LBull	0,779	-0,575	-0,132	-0,151
M1-3	0,683	0,388	-0,316	0,506
DL	0,799	0,533	0,158	-0,179
% дисперсії	59,337	18,575	10,933	5,965

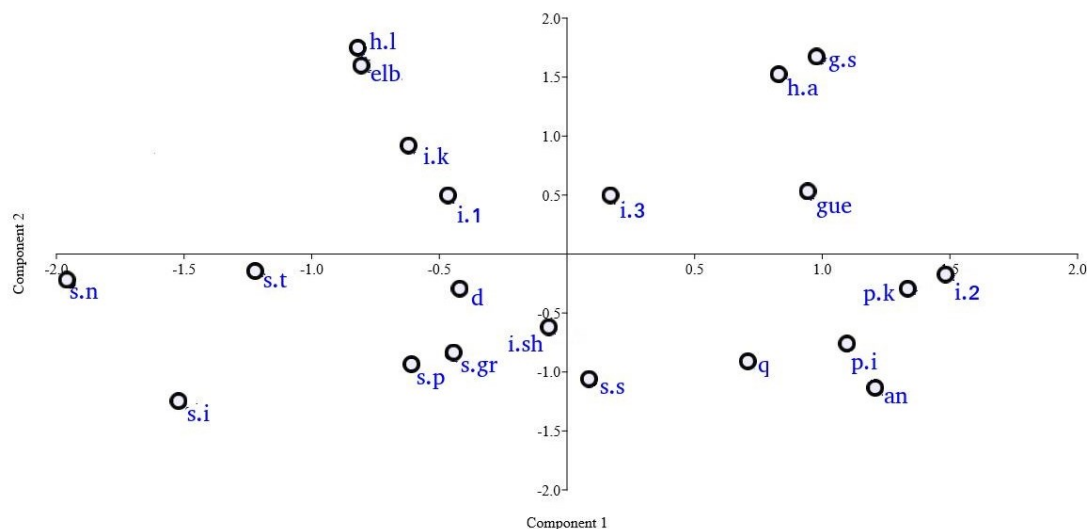


Рис. 3. Розподіл вибірок гуртових полівок у просторі першої та другої головних компонент за лінійними розмірами черепа.

Fig. 3. Distribution of samples of social voles in the space of the first and second principal components according to linear skull dimensions.

Друга головна компонента характеризується від'ємною кореляцією з лінійними розмірами слухової капсули. В напрямку від *M. s. parvus* до *M. elbeyli* та турецьких *M. hartingi* з Ізміру (вибірки s.p, elb, h.l; див. рис. 3) відмічається зменшення розмірів слухових барабанів. Лінійні розміри діастеми зростають від *M. anatolicus* до болгарських *M. hartingi* (вибірки an, g.s; див. рис. 3).

Згідно з результатами аналізу пропорцій черепа (табл. 4) перші чотири компоненти описують 93,28 % від загальної дисперсії. Основну частину загальної мінливості беруть на себе перші три компоненти.

Перша головна компонента пояснює мінливість пропорцій виличної частини черепа, мозкового відділу, діастеми та слухових барабанів (CW, ZW, LBull, DL). В області позитивних значень ГК1 знаходиться більшість вибірок полівок групи 'guenterii', а більшість вибірок групи 'socialis', навпаки, в області негативних значень.

У полівок першої групи (вибірки gue, h.a, h.l, g.s, h.l; див. рис. 4) при великому черепі добре розвинені масивні слухові барабани, а у другої групи великі слухові барабани при меншому черепі.

Таблиця 4. Факторні навантаження 22 вибірок *Sumeriomys* за пропорціями черепа

Table 4. Factor loadings of the 22 *Sumeriomys* samples according to skull proportions

Ознака	PC 1	PC 2	PC 3	PC 4
CbL	0,622	0,297	-0,079	-0,433
IW	-0,118	-0,968	0,030	0,130
Hcr	-0,221	0,650	-0,039	0,719
ZW	0,695	-0,005	0,487	0,061
CW	-0,688	-0,391	-0,408	-0,138
LBull	-0,880	0,339	0,259	-0,160
M1-3	0,518	0,326	-0,755	-0,114
DL	0,833	0,049	0,488	-0,106
% дисперсії	42,958	27,478	16,331	6,513

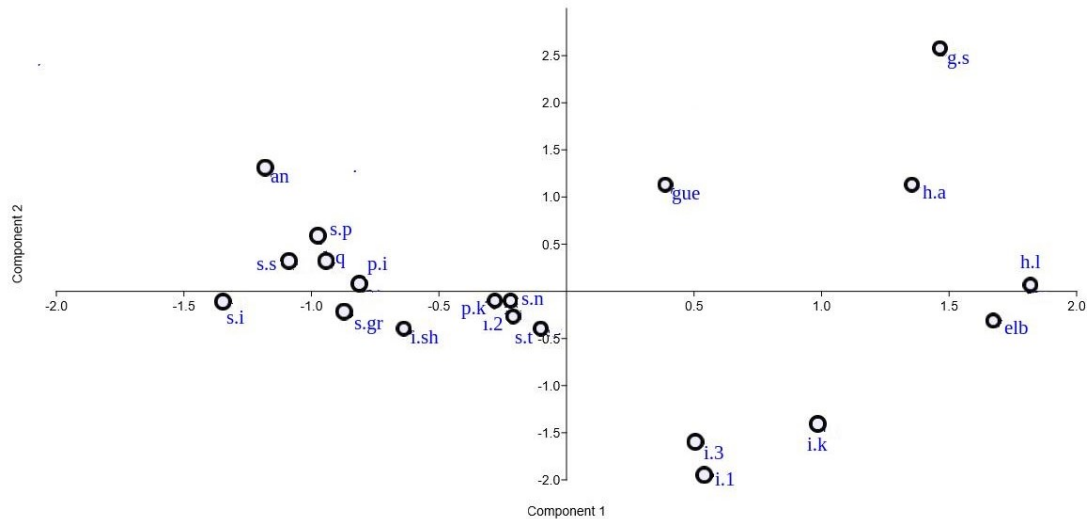


Рис. 4. Розподіл вибірок гуртових полівок у просторі першої та другої головних компонент за пропорціями черепу.

Fig. 4. Distribution of samples of social voles in the space of the first and second principal components according to skull proportions.

Таблиця 5. Середні значення краніометричних ознак у досліджених вибірках полівок

Table 5. Mean values of craniometric characters of the studied vole samples

Код	Вибірка	CbL	IW	Hcr	ZW	CW	LBull	M1-3	DL
s.p	<i>Microtus socialis parvus</i>	25,55	3,75	9,80	14,95	13,66	9,11	6,20	7,35
p.k	<i>M. paradoxus</i>	27,90	4,28	10,60	16,26	14,51	9,72	6,72	8,54
s.n	<i>M. socialis nikolajevi</i>	24,08	3,58	9,16	14,09	12,72	8,08	5,63	7,25
i.l	<i>M. irani</i>	25,58	4,27	9,57	15,60	13,23	8,37	5,81	8,34
i.2	<i>M. irani</i>	28,11	4,27	10,56	16,70	14,72	9,76	6,61	8,72
p.i	<i>M. paradoxus</i>	27,78	4,21	10,64	16,45	13,92	10,01	6,07	8,46
s.i	<i>M. socialis</i>	24,63	3,76	9,36	14,64	12,54	8,95	5,48	7,01
q	<i>M. qazvinensis</i>	27,37	4,04	10,48	16,32	13,87	9,88	5,97	8,20
i.3	<i>M. irani</i>	26,65	4,30	9,77	16,37	13,42	8,80	5,77	8,68
d	<i>M. dogramacii</i>	25,99	3,97	10,05	15,50	13,24	8,81	6,15	7,59
h.l	<i>M. hartingi</i>	26,22	3,83	9,84	15,19	12,49	7,66	6,49	8,03
h.a	<i>M. hartingi</i>	28,42	3,84	10,61	16,45	13,49	8,77	6,74	8,79
g.s	<i>M. guentheri strandzensis</i>	28,00	3,61	10,58	17,00	12,36	9,42	6,67	9,10
elb	<i>M. elbeyli</i>	25,89	3,78	9,74	16,07	12,78	7,72	5,96	8,26
an	<i>M. anatolicus</i>	27,91	3,89	11,11	16,13	14,84	10,01	6,44	8,13
gue	<i>M. guentheri</i>	28,43	3,85	10,43	16,27	13,61	9,50	6,32	8,84
i.k	<i>M. irani karamani</i>	27,21	4,02	8,64	15,60	13,45	8,26	6,29	8,04
s.t	<i>M. socialis</i>	25,07	3,88	9,71	14,72	12,75	8,30	6,00	7,32
s.gr	<i>M. socialis gravesi</i>	25,65	3,95	9,725	14,98	13,58	9,15	6,08	7,63
s.s	<i>M. socialis satunini</i>	26,41	3,89	10,07	15,46	14,10	9,54	6,04	7,87
i.sh	<i>M. irani schidlovskii</i>	26,02	4,02	9,98	15,38	14,03	9,12	6,08	7,95
B.a	<i>M. afghanus</i>	27,22	4,25	10,93	14,95	16,29	9,82	6,38	8,38
B.b	<i>M. bucharensis</i>	27,29	4,36	11,23	16,54	15,73	10,43	6,51	8,39
o.c	<i>M. obscurus</i>	25,01	3,63	8,99	14,72	12,60	7,60	6,13	7,75
o.i	<i>M. obscurus</i>	23,93	3,51	8,74	13,75	10,99	7,52	5,40	7,05
o.b	<i>M. obscurus</i>	24,36	3,57	8,34	13,62	11,73	7,46	5,7	7,63
tr	<i>M. transcaspius</i>	29,03	3,94	10,06	16,60	12,72	8,49	6,63	8,86
m	<i>M. mystacinus</i>	24,87	3,73	9,00	14,39	11,42	7,22	5,66	7,43

Друга головна компонента має високо достовірну негативну кореляцію з розмірами міжжорбитальної частини черепа. Отриманий розподіл чітко демонструє збільшення відносної ширини орбітальної ділянки при зменшенні конділобазальної довжини черепа у напрямі від *M. hartingi* до *M. irani*. Особини вірменського підвиду *M. irani* за пропорціями черепа виявились ближчими до крупних казахських *M. socialis* та *M. paradoxus* ніж до інших вибірок вказаного виду (вибірка i.sh, s.gr, p.i, p.k; див. рис. 4).

Обговорення

Гуртові полівки одні з небагатьох представників Arvicolidae, що досить чітко розрізняються за каріологічними та репродуктивними критеріями. Окрім цього види і підвиди чітко розділені географічно. Отримані результати демонструють досить високий ступень морфологічної диференціації за розмірами та пропорціями черепа всередині групи видів *Sumeriomys*.

Морфометричний аналіз полівок з різних локалітетів Ірану [Mahmoudi et al. 2017] показав значний рівень видових відмінностей між найкрупнішими *M. transcaspicus* та найменшим *M. obscurus*. Серед іранських популяцій полівок групи 'socialis' *M. socialis* характеризується найменшою величиною краніометричних ознак, порівняно з крупнішими *M. paradoxus* та *M. irani* ($p < 0,05$). Основні таксономічні відмінності між *Microtus* та *Sumeriomys* полягають у більшій довжині носової кістки та зубного ряду у сірих полівок, але величина слухових барабанів та черепної коробки достовірно більша.

Згідно з нашими даними, *M. transcaspicus* та *M. obscurus* демонструють високий рівень таксономічних відмінностей ($p < 0,01$, табл. 5). Вибірки *M. obscurus* з різних частин ареалу характеризуються статистично достовірними відмінностями величини деяких ознак ($p < 0,05$, табл. 5). Зокрема особини кримського підвиду *M. obscurus iphigeniae* мають найбільшу конділобазальну довжину, виличну та базальну ширину черепа у порівнянні з башкирськими та іранськими вибірками ($p < 0,05$; табл. 5). Це свідчить про вплив тривалої географічної ізоляції та острівного ефекту.

Гуртові полівки групи 'guentheri' займають великий географічний ареал, з великою кількістю географічно ізольованих популяцій. Природніми бар'єрами, які ділять азійську та європейську частини ареалу вказаних видів є Босфор та Дарданелли, які розмежовують Балканський півострів від Туреччини [Yiğit et al. 2012]. Палеонтологічні дані свідчать про те, що ці протоки утворилися в кінці пліоцену та з'єднували Чорне море із Середземним [Tortonese 1985; Yaltirak et al. 2000].

У європейській частині ареалу мешкає кілька географічно ізольованих популяцій *M. hartingi*. Найбільші з яких знаходяться у долині Вардар у Північній Македонії, грецьких Фессалії та, Стерея Еллада, горах Странджа на території Болгарії. [Kryštufek & Shenbrot 2022]. У турецькій частині ареалу тваринки частіше обирають поля конюшини, посіви зернових культур, рідше степові біотопи з переважно трав'янистою рослинністю [Yavuz et al. 2010].

Ключовим факторів, що сприяв диференціації видів є географічна ізоляція [Zorenko 2013] внаслідок тривалої еволюції ксерофітних ландшафтів, а саме типчаково-ковилового та типчакового степу, який і зараз є оптимальним для популяцій середземноморських, причорноморських та малоазійських гуртових полівок [Vereshchagin 1959]. Поява морфо-фізіологічних адаптацій до посушливого клімату сприяла проникненню видів у зону напівпустель та пустель та зниженню конкуренції з більш вологолюбними звичайними полівками *Microtus obscurus*, *M. transcaspicus* та *M. arvalis*.

Полівки підродів *Sumeriomys*, *Microtus* та *Blandfordimys*, досить чітко розрізняються за екологічними нішами, вертикальним та біотопним розподілом, мають різну ступінь морфо-фізіологічних адаптацій до посушливого клімату. Види номінативного підроду *Microtus* надають перевагу добре зволоженим ділянкам з великою кількістю трав'янистих рослин через більшу потребу у вологих кормах та меншу сприятливість до високих температур. Гуртові полівки *Sumeriomys* добре переносять спеку завдяки зниженню потреби у кисні, та зменшенню

активності, вони найбільш чисельні у цілинному степу чи на посівах зернових культур, частіше використовують постійні нори.

Аналізуючи мінливість краніометричних ознак можна припустити наявність зв'язку — збільшення розмірів черепа зі зростанням рівня адаптації до екстремальних умов середовища. Полівки з найменшими розмірами черепа поширені або на периферії ареалу це зокрема іранські *M. obscurus*, українські *M. socialis*. Найбільш пристосовані до екстремальних умов середовища — копетдазькі *M. paradoxus*, *M. afghanus* що мають найбільші ширину міжочного проміжку та крупні добре розвинені слухові капсули з широким у вичинній зоні черепом, що сприяє кращому пристосованості на висоті (до 3500 м н. р. м.).

Прослідковується зростання лінійних розмірів у ряду *Microtus*–*Sumeriomys*–*Blanfordimys* Серед гуртових полівок *socialis-irani-paradoxus* та *anatolicus-guenteri-hartingi*. Основними факторами, які вплинули на виникнення краніометричної диференціації були географічна ізоляція, зокрема наявність природних бар'єрів (Анатолійська діагональ, проливи Босфор, Дарданели) у полівок груп 'socialis' та 'guenteri' [Kefelioğlu & Kryštufek 1999; Yiğit et al. 2016] Переміщення гуртових полівок у пустелі сприяло толерантності до високих температур середовища, знижена потреба у кисні та вологому кормі та схильність до філопатрії.

Висновки

Полівки групи 'socialis' добре диференціюються за розмірами черепа від найменших південноукраїнських *M. socialis nikolajevi* до найбільших *M. paradoxus*. За рядом краніометричних ознак виявлено чіткий розподіл між дрібними полівками з порівняно вузьким черепом (*M. socialis*, *M. irani* з провінції Ісфаган) та тваринками з крупним широким черепом з добре розвиненими масивними слуховими капсулами (*M. paradoxus*, *M. irani* зі Східного Ірану та пров. Північний Хорасан). Вірменські *M. shidlowskii* за розмірами і пропорціями черепа займають проміжне положення між *M. socialis* та *M. irani*.

Види групи 'guenteri' менше диференційовані за розмірами черепа, і дещо більше за його пропорціями. Збільшення величини слухової капсули спостерігається у напрямку від *M. hartingi* до *M. qazvinensis* та *M. anatolicus*. А збільшення величини зубного ряду у протилежному напрямку від *M. qazvinensis* до *M. hartingi*.

Декларації

Фінансування. Дослідження проведено в рамках виконання НДР «Просторово-часова організація популяцій та угруповань хребетних тварин в природних і антропогенних ландшафтах України» (№ держреєстрації 0116U003066, Інституту зоології НАНУ, 2016–2020) та теми «Аналіз зоологічних колекцій ННПМ НАН України з метою оцінки різноманіття фауністичних комплексів та їхньої стійкості за умов трансформації екосистем під впливом природних та антропогенних чинників (№ держреєстрації 0125U000218, ННПМ НАН України, 2025–2029).

Конфлікт інтересів. Автори не мають жодних конфліктів інтересів, які могли вплинути на зміст статті.

Поводження з матеріалом. Дослідження проведено з дотриманням вимог чинного законодавства України щодо роботи з колекційним матеріалом.

References

- Alhajeri, B. H., S. J. Steppan. 2018. A phylogenetic test of adaptation to deserts and aridity in skull and dental morphology across rodents. *Journal of Mammalogy*, **99**: 1197–1216. [CrossRef](#)
- Chaline, J., P. Brunet-Lecomte, S. Montuire, L. Viriot, F. Courant. 1999. Anatomy of the arvicoline radiation (Rodentia): palaeogeographical, palaeoecological history and evolutionary data. *Annales Zoologici Fennici*, **36**: 239–267.
- Golenishchev, F. N., O. V. Sablina, P. M. Borodin, S. Gerasimov. 2002. Taxonomy of voles of the subgenus *Sumeriomys* Argyropulo, 1933 (Rodentia, Arvicolinae, *Microtus*). *Russian Journal of Theriology*, **245** (1): 43–55. [CrossRef](#)
- Gromov, I. M., I. Y. Polyakov. 1977. *Voles (Microtinae)*. Nauka, Leningrad, 1–504. (Series: Fauna of the USSR; Vol. 3, Is. 8). [Russian]
- Gromov, I. M., M. A. Erbaeva. 1995. *Mammals of Russia and Adjacent Territories. Lagomorphs and Rodents*. Saint Petersburg, 1–239. (Series: Trudy ZIN RAN; Vol. 167). [Russian]
- Hammer, Ø. Harper, D. A. T. Ryan, P. D. 2001. PAST: palaeontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, **4**: 1–9.
- Ellerman, J. R., T. C. S. Morrison-Scott, 1966. *Checklist of Palaearctic and Indian mammals 1758 to 1946, 2nd ed.* British Museum of Natural History, London, 1–810.

- Feldhamer, G. A., J. F. Merriitt, C. Krajewski, J. L. Rachow, K. M. Stewart. 2020. *Mammalogy. Adaptation, Diversity, Ecology*, 5th edn. Johns Hopkins University Press, Baltimore, Maryland, 1–742. e-ISBN 9781421436531.
- Jaarola, M., N. Martínková, I. Gündüz, C. Brunhoff, J. Zima, [et al.]. 2004. Molecular phylogeny of the speciose vole genus *Microtus* (Arvicolinae, Rodentia) inferred from mitochondrial DNA sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, **33**: 647–663. [CrossRef](#)
- Kefelioglu, V., Kryštufek, B. 1999. The taxonomy of *Microtus socialis* group (Rodentia: Muridae) in Turkey, with the description of a new species. *Journal of Natural History*, **33**: 289–303. [CrossRef](#)
- Kryštufek, B., V. E. Buzan, V. Vohralík, R. Zareie, B. Ozkan. 2009. Mitochondrial cytochrome *b* sequence yields new insight into the speciation of social voles in south-west Asia. *Biological Journal of the Linnean Society*, **98**: 121–128. [CrossRef](#)
- Kryštufek, B., G. Shenbrot. 2022. *Voies and Lemmings (Arvicolinae) of the Palaearctic Region*. University of Maribor, University Press, 1–449. [CrossRef](#)
- Lay, D. M., 1967. A study of the mammals of Iran, resulting from the Street Expedition of 1962–63. *Fieldiana Zoology*, **54**: 1–282.
- Musser, G. G., Carleton, M. D. 2005. Superfamily Muridae. In: Wilson, D. E., D. A. M. Reeder (eds). *Mammal species of the world. A taxonomic and geographic reference*, vol. 2, 3rd ed. John Hopkins Univ. Press, Baltimore, 894–1531.
- Ognev, S. I. 1950. *Mammals of the USSR and neighbouring countries. Volume 7. Rodents*. Published by the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad, 1–706. [Russian]
- Ojeda, R. A., C. E. Borghi, G. B. Diaz, S. M. Giannoni, M. A. Mares, J. K. Braun. 1999. Evolutionary convergence of the highly adapted desert rodent *Tympanoctomys barrerae* (Octodontidae). *Journal of Arid Environments* **41**: 443–452. [CrossRef](#)
- Schmidt-Nielsen, B., K. Schmidt-Nielsen. 1950. Pulmonary water loss in desert rodents. *American Journal of Physiology*, **162**: 31–36. [CrossRef](#)
- Şekeroğlu, Z. A., H. Kefelioglu, V. Şekeroğlu. 2009. The Comparison with several *Microtus* species of morphological features of *Microtus dogramacii* (Mammalia Rodentia). *Journal of Applied Biological Sciences*, **3** (2): 164–168. [URL](#)
- Steppan S. J., Schenk J. J. 2017. Murid rodent phylogenetics: 900-species tree reveals increasing diversification rates. *PLoS ONE*, **12** (8): e0183070. [CrossRef](#)
- Tabur, M., E. Uğur. İ. Albayrak. 2015. Taxonomical and karyological features of *Microtus hartingi* (Barrett-Hamilton, 1903) (Mammalia: Rodentia) with some biological and ecological features. *Pakistan journal of zoology*, **47**: 691–698.
- Tortorese, E. 1985. Distribution and ecology of endemic elements in the Mediterranean fauna (fishes and echinoderms). In: M. Moraitou-Apostolopoulou, V. Kiortsis (eds). *Mediterranean Marine Ecosystems*. Plenum Press, New York, 57–83. [CrossRef](#)
- Vereshchagin, N. K. 1959. *Mammals of Caucasus. History of forming of the fauna*. AN SSSR, Moscow, Leningrad, 1–704. [Russian]
- Yaltırak, C., B. Alpar, M. Sakıncı, H. Yüce. 2000. Origin of the Strait of Çanakkale (Dardanelles): regional tectonics and the Mediterranean–Marmara incursion. *Marine Geology*, **164** (3): 139–156. [CrossRef](#)
- Yigit, N., G. Markov, E. Çolak, M. Kocheva, F. Saygılı, [et al.]. 2012. Phenotypic features of the ‘guentheri’ group vole (Mammalia: Rodentia) in Turkey and Southeast Bulgaria: Evidence for its taxonomic detachment. *Acta Zoologica Bulgarica*, **64**: 23–32.
- Yigit, N., E. Çolak, M. Sözen. 2016. A new species of voles, *Microtus elbeyli* sp. nov., from Turkey with taxonomic overview of social voles distributed in southeastern Anatolia. *Turkish Journal of Zoology*, **40**: 73–79. [CrossRef](#)
- Yigit, N., Çolak, E. 2001. On the distribution and taxonomic status of *Microtus guentheri* (Danford and Alston, 1880) and *Microtus lydius* Blackler, 1916 (Mammalia: Rodentia) in Turkey. *Turkish Journal of Zoology*, **26**: 197–204.
- Zagorodniuk, I. V. 1990. Karyotypic variability and systematics of the Arvicolini (Rodentia). Communication 1. Species composition and chromosomal numbers. *Vestnik zoologii*, (2): 26–37. [Russian]
- Zagorodniuk, I. V. 1993. Taxonomy and distribution of the grey voles (Rodentiformes: Arvicolini) in Ukraine. In: Topachevsky, V. A. (ed.). *Mammals of Ukraine*. Naukova Dumka. Kyiv, 63–76. [Russian]
- Zorenko, T. A. 2013. Social Voles of the Subgenus *Sumeriomys*: Systematics, Biology, and Behaviour. *Palmarium Acad. Publ.*, Saarbrücken, 1–548. [Russian]
- Zykov, A. E., I. V. Zagorodniuk. 1988. On a systematic position of a social vole (Mammalia, Rodentia) from Kopetdagh. *Vestnik. zoologii*, (5): 46–52. [Russian] [URL](#)