

УДК 599.323.43:[591.5+591.4]

И.Г. Емельянов<sup>1,2</sup>, В.Н. Песков<sup>2</sup>, И.А. Синявская<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Национальный научно-природоведческий музей НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев, ГСП, 01601 Украина

<sup>2</sup>Институт зоологии НАН Украины,  
ул. Б. Хмельницкого, 15, Киев – 30, ГСП, 01601 Украина

---

## СЕЗОННАЯ И ЦИКЛИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СЕГОЛЕТОК *MICROTUS SOCIALIS* PALLAS, 1773 (RODENTIA, MAMMALIA) НА ЮГЕ УКРАИНЫ

*Microtus socialis*, сеголетки, морфология, сезонная и циклическая изменчивость, размеры и пропорции тела

**СЕЗОННА ТА ЦИКЛІЧНА МІНЛИВІСТЬ МОРФОЛОГІЧНИХ ОЗНАК ЦЬОГОЛІТОК *MICROTUS SOCIALIS* PALLAS, 1773 (RODENTIA, MAMMALIA) НА ПІВДНІ УКРАЇНИ.** І.Г. Ємельянов, В.М. Песков, І.О. Синявська. – Досліджено сезонну та циклічну мінливість, статеві відмінності цьоголіток гуртової нориці в популяції заповідника "Асканія-Нова" на півдні України. Доведено, що циклічна мінливість проявляється у відмінностях між цьоголітками на фазах підйому і спаду чисельності популяції за узагальненими (значення першої головної компоненти) та загальними (довжина та маса тіла) розмірами і, меншою мірою, пропорціями їх тіла, а сезонна та статеві мінливість – переважно у відмінностях тварин за пропорціями внутрішніх органів. Показано, що мінливість розмірів та пропорцій тіла досить чітко відображає умови існування цьоголіток, що дозволяє рекомендувати саме цю вікову групу тварин в якості перспективного об'єкта досліджень при проведенні моніторингу природних популяцій мишоподібних гризунів.

**СЕЗОННАЯ И ЦИКЛИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ СЕГОЛЕТОК *MICROTUS SOCIALIS* PALLAS, 1773 (RODENTIA, MAMMALIA) НА ЮГЕ УКРАИНЫ.** И.Г. Емельянов, В.Н. Песков, И.А. Синявская. – Исследованы сезонная и циклическая изменчивость, половые различия у сеголеток общественной полевки в популяции заповедника "Аскания-Нова" на юге Украины. Доказано, что циклическая изменчивость проявляется в различиях между сеголетками на фазах подъема и спада численности популяции по обобщенным (значения первой главной компоненты) и общим размерам (длина и масса тела) и, меньше, по пропорциям тела, а сезонная и половая изменчивость – преимущественно в различиях животных по пропорциям внутренних органов. Показано, что изменчивость размеров и пропорций тела довольно четко отражает условия существования сеголеток, что позволяет рекомендовать данную возрастную группу в качестве перспективного объекта исследований при мониторинге природных популяций мышевидных грызунов.

**SEASONAL AND CYCLIC VARIABILITY OF MORPHOLOGICAL FEATURES OF YEARLING IN THE POPULATION OF *MICROTUS SOCIALIS* ON THE SOUTH OF UKRAINE.** I.G. Emelyanov, V.N. Peskov, I.A. Sinyavskaya. – Seasonal and cyclic variability, and sexual differences of yearlings of *Microtus socialis* in population from Reserve "Askania Nova" in the south of Ukraine were studied. We also proved that cyclic variability shows up in differences between the yearling phases of recovery and decline of population quantity after the generalized (value of of first principal component) and general (length and mass of body) sizes and, at least, by the proportions of their body, and seasonal and sexual variability – mainly in the differences of animals by morphophysiological proportions. It is shown that variability of sizes of body proportions represents clearly enough the existence conditions of yearlings, that allows to recommend this age group of animals as a perspective object of researches in the monitoring of natural population of mouselike rodents.

Общественная полевка (*Microtus socialis*, Pallas, 1773) на юге Украины представлена на самостоятельным подвидом *M. s. nikolajevi* Ognev, 1950 (Громов, Ербаева, 1995). Ши-

рокое распространение и высокая численность в природных биотопах и агроценозах (Емельянов, 1979, 1988) позволяют рассматривать этот фоновый вид полевок в качестве перспективной модели для проведения многолетних мониторинговых исследований природных популяций мышевидных грызунов.

Мониторинг популяции *M. socialis* с территории заповедника "Аскания-Нова" и прилегающих агроценозов Чаплинского района Херсонской области проводился на протяжении 20 лет (с 1971 по 1991 гг.) сотрудниками отдела популяционной экологии Института зоологии им. И. И. Шмальгаузена НАН Украины. В результате этого были изучены многие вопросы популяционной биологии и экологии общественной полевки (Емельянов, 1976, 1979, 1988; Емельянов и др., 1986; Межжерин и др., 1991), в том числе динамика численности (Емельянов, Полищук, 1990; Межжерин и др., 1991), пространственная структура популяции (Золотухина, 1988), особенности сезонной и циклической изменчивости возрастной и половой структуры (Емельянов, 1979).

Наряду с этим остаются практически совершенно не изученными различные аспекты изменчивости самой молодой группы сеголеток общественной полевки, со степенью зрелости черепа 0% (возраст 2–3 недели), которые только начинают выходить из гнезда и самостоятельно питаться. Поскольку это весьма критический этап в постэмбриональном развитии полевок, вполне логично ожидать чуткого неспецифического реагирования молодых зверьков на воздействие самых различных факторов внешней среды, что и подтверждается результатами некоторых исследований (Григорьев, 2007). Кроме этого, в популяции это обычно самая многочисленная возрастная группа особей, что облегчает составление репрезентативных выборок. Не менее важна также возможность четкой привязки получаемых результатов к определенному сезону, что затруднительно при работе с полувзрослыми (subadultus) и взрослыми (adultus) полевками из-за сложности точного определения их календарного возраста.

Исходя из всего вышесказанного, представляется весьма актуальным изучение выраженности и характера проявления половых различий, сезонной и циклической изменчивости у сеголеток общественной полевки по совокупности экстерьерных и интерьерных признаков.

## Материал и методы

Основу работы составили данные по морфологии сеголеток *Microtus socialis*, выборки которых были взяты в разные сезоны на фазе пика (1973 г.), спада (1975 г.) и депрессии (1976 г.) численности той части популяции, которая населяет целинную степь заповедника "Аскания-Нова". Возраст полевок определяли по степени скульптурированности черепа (Башенина, 1953; Емельянов, Золотухина, 1975). В работе использованы материалы лишь по самым молодым полевкам со степенью скульптурированности черепа, равной 0%, что соответствует их 2–3-недельному возрасту (Емельянов, 1988). В этом возрасте сеголетки общественной полевки свободно бегают вне гнезда и питаются растительной пищей и молоком матери (Поляков, Пегельман, 1953).

Каждая особь описана по значениям 4-х стандартных промеров тела (L, Cd, Pl, Au), массы тела и 10 интерьерных признаков: кишечника, печени, сердца, легких, селезенки, тимуса, почек и надпочечников<sup>1</sup>. Краткая характеристика материала приведена в таблице 1.

Таблица 1. Объём изученных выборок и размерно-весовые характеристики сеголеток общественной полевки

Выборка	Самцы			Самки		
	n	L, мм	W, г	n	L, мм	W, г
1	2	3	4	5	6	7
Февраль 1973 г.	8	72,8±1,481 67,5–80,5	12,1±0,71 10,0–15,8	5	71,3±1,23 68,0–75,5	11,6±0,46 10,2–13,1
Апрель 1973 г.	36	73,2±0,95 61,5–84,0	12,3±0,42 6,8–17,7	17	70,4±0,86 65,0–79,5	11,2±0,34 9,7–15,4

<sup>1</sup> Для почек и надпочечников масса левого и правого органов учитывалась отдельно.

Окончание таблицы 1

1	2	3	4	5	6	7
Июнь–июль 1973 г.	10	71,0±2,02 62,5–83,0	10,7±0,93 7,7–17,6	19	68,0±1,59 57,0–88,5	9,9±0,72 6,4–20,4
Октябрь 1973 г.	17	71,4±1,42 57,0–80,5	10,7±0,52 6,6–15,1	12	71,7±1,86 57,0–80,0	11,5±0,81 6,4–15,7
Апрель 1975 г.	9	61,6±1,96 52,0–71,0	7,3±0,60 4,4–9,9	11	63,5±1,64 55,0–75,0	7,9±0,51 5,1–11,1
Июнь–июль 1975 г.	8	65,1±3,20 55,5–80,0	8,2±0,82 5,9–11,5	8	69,9±3,11 58,0–82,5	9,9±0,97 6,3–13,8
Октябрь 1976 г.	5	68,4±1,57 65,5–74,5	9,9±0,68 8,5–12,4	8	65,3±2,17 60,0–79,0	9,0±0,67 6,9–13,1

Примечание: <sup>1</sup> верхняя строка –  $M \pm m$ , нижняя – min–max.

Для каждой выборки по всем анализируемым признакам рассчитывали среднее значение ( $M$ ) и ошибку среднего ( $m$ ), а также пределы варьирования признака (min – max). При изучении сезонной и циклической изменчивости использовали факторный анализ, который проводили не по индивидуальным, а по средним значениям 15 абсолютных признаков. Выборки также сравнивали между собой по средним значениям абсолютных (длина и масса тела) и относительных (все остальные) признаков с использованием LSD-теста. Расчеты выполнены с помощью статистического пакета Statistica для Windows, версия 6.0.

### Результаты исследований и их обсуждение

Согласно результатам факторного анализа (табл. 2), на первые три главных компоненты (ГК) приходится 92,1% от общей дисперсии, что свидетельствует о достаточно высоком уровне сопряженности в изменчивости 15 морфологических признаков у сеголеток общественной полевки. Рассмотрим последовательно факторную структуру морфологической изменчивости сеголеток.

Таблица 2. Факторные нагрузки морфологических признаков на первые три главные компоненты

Признак	ГК <sub>1</sub>	ГК <sub>2</sub>	ГК <sub>3</sub>
Длина тела, мм	-0,960	-0,107	-0,076
Длина хвоста, мм	-0,811	-0,134	-0,180
Длина стопы, мм	-0,926	-0,261	-0,182
Длина уха, мм	-0,864	-0,056	-0,113
Масса кишечника, г	-0,903	0,356	0,027
Масса тела, г	-0,985	0,060	-0,081
Масса тимуса, мг	-0,940	-0,265	-0,036
Масса сердца, мг	-0,880	0,357	0,203
Масса печени, мг	-0,866	-0,042	-0,422
Масса селезенки, мг	-0,595	-0,710	0,334
Масса левой почки, мг	-0,963	-0,084	0,080
Масса правой почки, мг	-0,963	-0,148	0,064
Масса левого надпочечника, мг	-0,801	0,510	0,145
Масса правого надпочечника, мг	-0,830	0,512	0,038
Масса легких, мг	-0,927	-0,102	0,297
Вклад ГК в общую дисперсию в %	78,5	10,0	3,6

**Первая ГК**, как обычно, несет максимальную информацию об изменчивости этих признаков (78,5%) и, согласно величине и знаку факторных нагрузок, является размерной компонентой. В первую очередь, она характеризует изменчивость общих размеров тела (длина и масса имеют самые высокие значения факторных нагрузок на ГК<sub>1</sub>), а также изменчивость размеров стопы, тимуса, левой и правой почек, легких и кишечника и, в

меньшей мере, других органов. Столь высокий уровень согласованности в изменчивости всего комплекса изученных признаков, несомненно, определяется высокими темпами роста и развития организма ювенильных полевок (Башенина, 1977). В меньшей мере это касается массы селезенки, которая у мышевидных грызунов является одним из самых изменчивых органов (Ивантер и др., 1985).

Исходя из сказанного выше, значения  $ГК_1$ , рассчитанные для каждой выборки, характеризуют усредненную величину обобщенных размеров тела у особей исследованных выборок (табл. 3). Учитывая отрицательный знак факторных нагрузок всех признаков на первую ГК (табл. 2) и характер распределения 14 изученных выборок в соответствии с величиной ее значений (рис. 1), увеличение обобщенных размеров тела у полевок отмечается справа налево – от самых мелких самцов весенней генерации 1975 г. (выборка 3) до самых крупных самцов весенней генерации 1973 г. (выборка 9).

Таблица 3. Средние значения главных компонент ( $ГК_1$ – $ГК_3$ ), рассчитанные для сеголеток общественной полевки по абсолютным значениям 15 морфологических признаков

№ выборки	Сезон, год	Пол	$ГК_1$	$ГК_2$	$ГК_3$
1	февраль 1973 г.	М	-1,01	1,24	0,48
2	февраль 1973 г.	Ф	-0,99	1,62	-0,10
3	апрель 1973 г.	М	-1,12	0,07	-1,63
4	апрель 1973 г.	Ф	-0,67	0,12	-0,96
5	июнь 1973 г.	М	-0,57	-1,31	-0,80
6	июнь 1973 г.	Ф	-0,04	-1,14	-0,30
7	октябрь 1973 г.	М	-0,66	-1,85	1,87
8	октябрь 1973 г.	Ф	-0,96	0,34	1,42
9	апрель 1975 г.	М	1,85	0,68	-0,11
10	апрель 1975 г.	Ф	1,35	0,74	-0,01
11	июнь 1975 г.	М	1,53	-0,77	-0,18
12	июнь 1975 г.	Ф	0,32	-0,66	-0,93
13	октябрь 1976 г.	М	0,28	0,36	0,00
14	октябрь 1976 г.	Ф	0,67	0,56	1,25

Анализируя картину распределения выборок вдоль значений  $ГК_1$  в целом, необходимо отметить, что в левой части спектра изменчивости значений этой ГК сосредоточены сеголетки всех четырех сезонных генераций 1973 г. (выборки 1–8), которые значительно крупнее сеголеток 1975 и 1976 гг. (выборки 9–14, правая часть спектра значений  $ГК_1$ ). Максимальным различиям в величине обобщенных размеров тела, отмечаемым между самцами весенней генерации 1975 и 1973 гг., соответствуют статистически достоверные различия между ними по средним значениям длины ( $p < 0,001$ ) и массы ( $p < 0,001$ ) тела (табл. 1).

Таким образом, различия в средних значениях  $ГК_1$ , столь четко выраженные между животными, отловленными в фазе подъема и спада численности популяции, отражают циклическую изменчивость обобщенных и общих (длина и масса) размеров тела у сеголеток *M. socialis*. Эти данные в полной мере согласуются с точкой зрения о том, что у большинства видов мышевидных грызунов особи достигают максимальных размеров тела в фазе пика численности популяции (Chitty, 1960; Krebs, Myers, 1974; Кошкина, Коротков, 1975 и др.).

Сезонная изменчивость по обобщенным размерам тела у сеголеток *M. socialis* выражена в меньшей степени, чем циклическая, и максимально проявляется в различиях между самками весенней и летней генераций 1975 г. (выборки 10 и 12). При этом вторые имеют большее значение обобщенных размеров тела по сравнению с первыми (см. рис. 1), в то время как по длине и массе тела, наоборот, самки весенней генерации достоверно крупнее самок летней ( $p < 0,05$ ).

Половые различия по обобщенным и общим размерам тела у сеголеток общественной полевки проявляются еще меньше по сравнению с циклической и сезонной изменчивостью. Максимальные различия отмечены между самцами и самками летней генерации 1975 г., при этом самки по обобщенным размерам тела в среднем крупнее самцов (табл. 3, рис. 1).

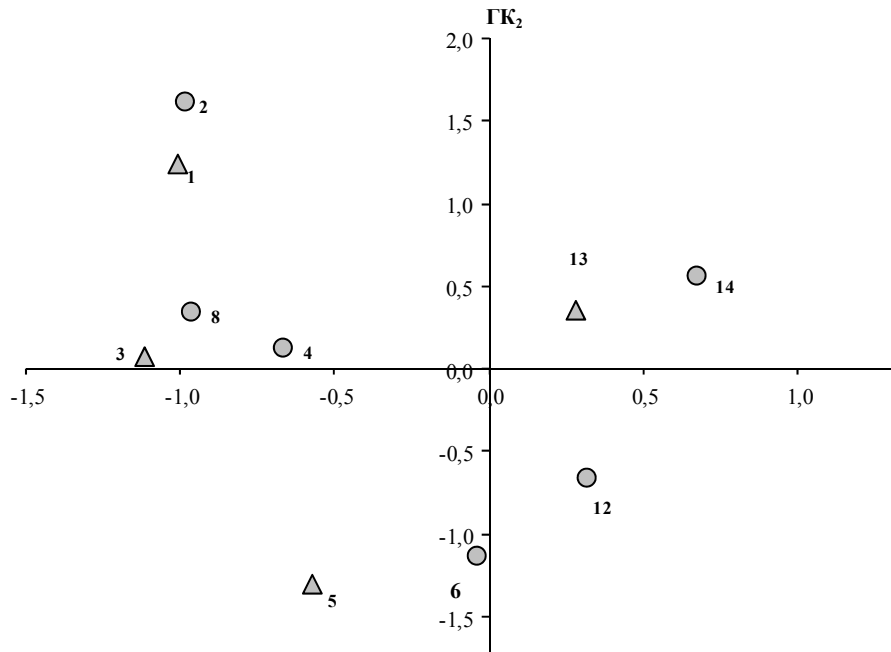


Рис. 1. Распределение центроидов выборок самцов и самок сеголеток *M. socialis* в пространстве значений  $GK_1$  и  $GK_2$  (номера выборок соответствуют таковым в табл. 3; самцы отмечены треугольником, самки – кругом)

По средним значениям длины и массы тела, напротив, самцы крупнее самок (табл. 1), однако различия статистически не достоверны ( $p > 0,05$ ). В 13 других выборках половые различия по значениям  $GK_1$ , длине и массе тела проявляются в меньшей мере. При этом минимальные различия отмечены между самцами и самками зимней генерации 1973 г., что, по всей видимости, определяется одинаковой реакцией животных обоих полов на достаточно суровые зимние условия роста и развития.

**Вторая ГК** (10% от общей дисперсии) характеризует изменчивость относительных значений (морфофизиологических индексов) массы селезенки и надпочечников и, в меньшей степени, массы сердца, тимуса, кишечника и длины стопы, поскольку величина факторных нагрузок длины и массы тела на эту  $GK_2$  незначительна (табл. 2). Важно подчеркнуть, что весь спектр изменчивости значений  $GK_2$  определяется различиями между сеголетками сезонных выборок 1973 г. В границах этого спектра выборки фаз спада (1975 г.) и депрессии (1976 г.) численности занимают промежуточное положение, что свидетельствует о значительно меньшем уровне их морфологической дифференциации. Из этого можно сделать вывод о том, что фенотипическое разнообразие сеголеток общественной полевки в фазе подъема численности значительно больше, чем на фазе ее спада и депрессии. В этом плане наши данные полностью совпадают с данными других авторов (Chitty, 1960; Евсиков, Мошкин, 1994; Hansson, 1995; Ефимов и др., 2001).

Исходя из знака факторных нагрузок признаков на  $GK_2$  (табл. 2) и характера распределения выборок вдоль нее (рис. 1), максимальные значения индексов селезенки, тимуса и длины стопы, наряду с минимальными значениями надпочечников, сердца и кишечника отмечены у самцов и самок летней (выборки 5 и 6 соответственно) и самцов осенней (выборка 7) генераций 1973 г. Это характеризует их как сильно стрессированных животных со сниженным уровнем подвижности и обменных процессов, но, в то же время, сохранивших определенные потенции к росту и развитию – феномен "консервации молодости" (Шварц, 1980). Совершенно противоположную морфофизиологическую характеристику имеют самцы и самки зимней генерации 1973 г. (выборки 1 и 2 соответственно). Это более подвижные (максимальные значения индекса сердца) животные с относительно высоким уровнем обменных процессов (большие значения индексов надпочечников и кишечника) с минимальными показателями стрессированности (селезенка) и ростовых потенций (тимус).

Отмеченные выше сезонные различия по значениям  $GK_2$  подтверждаются результатами сравнения средних значений отдельных индексов. Так, статистически достоверные

различия отмечены между самцами летней и зимней генераций 1973 г. по индексу кишечника ( $p < 0,01$ ), сердца ( $p < 0,001$ ), печени ( $p < 0,001$ ) и правой почки ( $p < 0,05$ ); между самками — по индексам кишечника ( $p < 0,01$ ), сердца ( $p < 0,01$ ), печени ( $p < 0,05$ ), левой и правой почек ( $p < 0,01$ ), левого ( $p < 0,01$ ) и правого ( $p < 0,05$ ) надпочечников. Между самцами осенней и зимней генераций 1973 г. достоверные различия отмечены по средним значениям индексов селезенки ( $p < 0,001$ ), правого надпочечника ( $p < 0,05$ ) и легких ( $p < 0,01$ ).

Половой диморфизм по значениям этой компоненты в наибольшей степени проявляется в различиях между самцами и самками осенней генерации 1973 г. В этом случае самцы по сравнению с самками имеют достоверно большие значения индексов селезенки ( $p < 0,05$ ), но меньшие — левого ( $p < 0,01$ ) и правого ( $p < 0,05$ ) надпочечников. Иными словами, самцы стрессированы в большей степени, чем самки, у них также меньше уровень обменных процессов.

Как видно из приведенных данных, практически весь спектр изменчивости значений  $ГК_2$  определяется сезонной изменчивостью и, в меньшей степени, различиями между самцами и самками сеголеток общественной полевки, отловленными в разные сезоны 1973 г. В фазе спада (1975 г.) и депрессии (1976 г.) численности популяции сеголетки фенотипически более однородны, поэтому сезонная изменчивость и половой диморфизм у них проявляются в значительно меньшей степени, чем у сеголеток в фазе подъема численности (1973 г.).

**Третья ГК** (3,6% от общей дисперсии) описывает сопряженную изменчивость массы селезенки, легких, сердца и печени. Согласно знаку факторных нагрузок этих признаков на  $ГК_3$  и характера распределения выборок вдоль нее (рис. 2), самцы и самки осенней

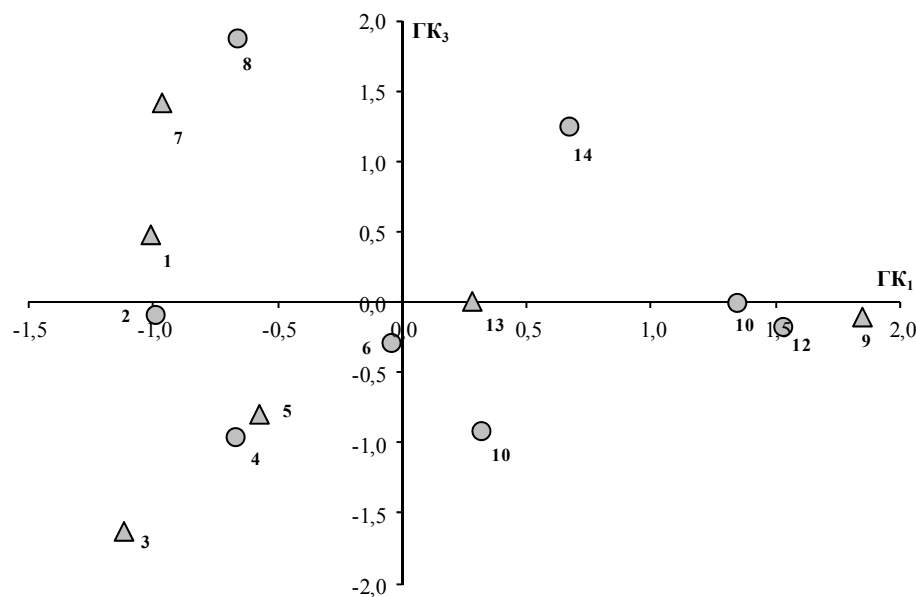


Рис. 2. Распределение центроидов выборок самцов и самок сеголеток *M. socialis* в пространстве значений  $ГК_1$  и  $ГК_3$  (номера выборок соответствуют таковым в табл. 3; самцы отмечены треугольником, самки – кругом)

генерации 1973 г. характеризуются максимальными значениями индексов селезенки, легких и сердца и минимальным — индекса печени. Это характеризует их как стрессированных животных с высоким уровнем подвижности и минимальным резервированием энергетических ресурсов. Сеголетки весенней генерации 1973 г., напротив, наименее стрессированы и подвижны и, видимо, благодаря этому могут в большей степени накапливать энергетические ресурсы в печени, чему, несомненно, способствует весеннее изобилие качественного корма.

При этом у самцов весенней генерации по сравнению с самцами осенней достоверно больше масса тела ( $p < 0,05$ ) и величина индекса печени ( $p < 0,01$ ), но меньше значения ин-

дексов сердца ( $p < 0,01$ ), селезенки ( $p < 0,001$ ), обеих почек ( $p < 0,01$ ) и легкого ( $p < 0,001$ ). Самки весенней генерации по сравнению с самками осенней характеризуются большими значениями индексов хвоста ( $p < 0,05$ ) и печени ( $p < 0,05$ ). Половые различия по величине  $ГК_{III}$  выражены весьма незначительно (рис. 2, табл. 3) и поэтому рассматриваться не будут.

Результаты проведенного исследования свидетельствуют о том, что у самых молодых сеголеток *M. socialis* 2–3-недельного возраста в наибольшей степени выражена циклическая изменчивость по общим и обобщенным (значения  $ГК_I$ ) размерам тела. При этом животные на фазе пика численности (все сезоны 1973 г.) значительно крупнее особей на фазе спада (1975 г.) и депрессии (1976 г.) численности популяции. Сезонные различия и, особенно, половой диморфизм по общим и обобщенным размерам тела у сеголеток общественной полевки выражены значительно меньше. Оба эти типа изменчивости проявляются прежде всего в различиях полевок по морфофизиологическим пропорциям.

Сезонная изменчивость и половой диморфизм у сеголеток общественной полевки в наибольшей степени проявляются в фазе подъема численности популяции (1973 г.), то есть на фоне максимального фенотипического разнообразия. В фазе спада (1975 г.) и депрессии (1976 г.) численности популяции обе эти формы изменчивости, как и фенотипическое разнообразие сеголеток в целом, выражены значительно меньше.

Необходимо также отметить, что общие тенденции в морфофизиологической изменчивости, выявленные у сеголеток общественной полевки на юге Украины, в значительной степени совпадают с таковыми, описанными для полевок в целом (Шварц и др., 1968; Башенина, 1977; Ивантер и др., 1985 и др.). Поэтому можно утверждать, что адаптивное реагирование организма полевок на воздействие факторов окружающей среды отчетливо проявляется уже в самом начале их перехода к самостоятельной жизни. Об этом свидетельствуют и результаты изучения морфофизиологической изменчивости сеголеток других видов полевок (Григорьев, 2007).

## Выводы

Таким образом, исходя из результатов проведенного исследования, можно сделать вывод о том, что 2–3-недельные сеголетки могут быть использованы в качестве перспективного самостоятельного объекта изучения при организации и проведении мониторинговых исследований природных популяций мышевидных грызунов.

Башенина Н. В. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) / Н. В. Башенина // Зоол. журн. – 1953. – Том 32, вып. 4. – С. 730–743.

Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов / Н. В. Башенина. – М. : Наука, 1977. – 354 с.

Григорьев С. Г. Фауна и экология мелких млекопитающих бассейна нижнего течения реки Яна и прилегающих территорий в условиях антропогенного воздействия : автореф. дис. на соискание научн. степени канд. биол. наук : спец. 03.00.08 "Зоология" / Григорьев Семен Григорьевич. – Якутск, 2007. – 20 с.

Громов И. М. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны / И. М. Громов, М. А. Ербаева. – СПб. : Наука, 1995. – 520 с.

Евсиков В. И. Динамика и гомеостаз природных популяций животных / В. И. Евсиков, М. П. Мошкин // Сиб. экол. журн. – 1994. – Т. 1, № 4. – С. 331–346.

Емельянов И. Г. Изучение относительного роста некоторых внутренних органов общественных полевок популяции целинной степи Аскания-Нова / И. Г. Емельянов // Вестн. зоологии. – 1976. – № 3. – С. 14–19.

Емельянов И. Г. Эколого-морфологическая характеристика и особенности динамики численности общественной полевки (*Microtus socialis*) (Mammalia, Cricetidae) в степной зоне Украины / И. Г. Емельянов // Вестн. зоологии. – 1979. – № 4. – С. 55–60.

Емельянов И. Г. Особенности размножения общественной полевки в степной зоне Украины / И. Г. Емельянов // Изученность териофауны Украины, ее рац. использование и охрана. – К. : Наук. думка, 1988. – С. 68–76.

Емельянов И. Г. О выделении возрастных групп у полевки общественной (*Microtus socialis* Pall.) / И. Г. Емельянов, С. И. Золотухина // Докл. АН УССР, сер. Б. – 1975. – № 7. – С. 661–663.

Емельянов И. Г. Методы интегральной оценки организмов / И. Г. Емельянов, В. А. Межжерин,

- О. А. Михалевич // Вестн. зоологии. – 1986. – № 3. – С. 46–57.
- Емельянов И. Г. Динамика численности общественной полевки в Биосферном заповеднике "Аскания-Нова" / И. Г. Емельянов, И. К. Полищук // Экология млекопитающих в заповедниках Украины. – К., 1990. – С. 3–30. – (Препринт. / АН УССР, Ин-т зоол; 90.21).
- Ефимов В. М. Генетико-физиологические основы популяционного гомеостаза / В. М. Ефимов, Л. А. Герлинская, М. П. Мошкин и др. // П. А. Пантелеев (ред). Водяная полевка: Образ вида. – М. : Наука, 2001. – С. 386–412.
- Золотухина С. И. Характер пространственного размещения общественных полевок в биосферном заповеднике "Аскания-Нова" / С. И. Золотухина // Вестн. зоологии. – 1988. – № 3. – С. 32–35.
- Ивантер Э. В. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологический и физиологический аспекты / Э. В. Ивантер, Т. В. Ивантер, И. Л. Туманов. – Л. : Наука, 1985. – 318 с.
- Кошкина Т. В. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимуме ареала / Т. В. Кошкина, Ю. С. Коротков // Фауна и экология грызунов. – М. : МГУ, 1975. – Вып. 12. – С. 5–61.
- Межжерин В. А. Комплексный подход к изучению популяций мелких млекопитающих / В. А. Межжерин, И. Г. Емельянов, О. А. Михалевич. – К. : Наук. думка, 1991. – 204 с.
- Поляков И. Я. Некоторые изменения физиологических особенностей обыкновенной и общественной полевок в процессе индивидуального развития / И. Я. Поляков, С. Г. Пегельман // Зоол. журн. – 1953. – Том 32, № 6. – С. 1259–1266.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции / С. С. Шварц. – М., 1980. – 280 с.
- Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных / С. С. Шварц, В. С. Смирнов, Л. Н. Добринский. // Тр. Ин-та экологии растений и животных. – 1968. – Вып. 58. – 388 с.
- Chitty D. Population processes in the vole and their relevance to general theory / D. Chitty // *Canad. J. Zool.* – 1960. – Vol. 38. – P. 99–133.
- Hansson L. Size dimorphism in microtine populations: Characteristics of growth and selection against large-sized individuals / L. Hansson // *J. Mammal.* – 1995. – Vol. 76, N 3. – P. 867–872.
- Krebs C. J. Population cycles in small mammals / C. J. Krebs, J. U. Myers // *Adr. Ecol. Res.* – 1974. – Vol. 8. – P. 267–399.

Поступила 05.02.2013 г.

Рекомендует к печати  
И.К. Полищук