

УДК 591 525

## **АНАЛИЗ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ИХ ДИНАМИКИ НА ПРОТЯЖЕНИИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ *MYODES (CLETHRIONOMYS) GLAREOLUS* SCHR. СООБЩЕНИЕ I. МАССА ТЕЛА, ИНДЕКСЫ СЕРДЦА И ПЕЧЕНИ**

**Э. В. Ивантер**

Отдел комплексных научных исследований КарНЦ РАН, ФИЦ «Карельский научный центр РАН» (ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910)

Анализируется динамика морфофизиологических признаков на протяжении жизненного цикла рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schr. в условиях северной периферии ареала. По полученным данным, принадлежащие к весенне-летним поколениям прибылые этого вида характеризуются исключительно высоким темпом генеративного развития и роста и соответствующим увеличением основных интерьерных показателей. Особям же поздних поколений свойственно медленное нарастание массы внутренних органов к осени, небольшой его спад в зимний период, а затем, уже весной, быстрое созревание и рост, сопровождающийся резким увеличением морфофизиологических индексов. Степень изменчивости интерьерных показателей, как правило, чрезвычайно высока, причем наибольшей вариабельностью отличается величина селезенки, за ней в порядке убывания следуют размеры тимуса, надпочечников, печени, сердца, почек и длины кишечника. Из-за мелких размеров тела и большой относительной величины поверхности теплоотдачи у животных изученного вида наблюдается очень высокий уровень метаболизма и сердечной деятельности. Большие энергетические потребности и связанный с ними постоянный термический дефицит они компенсируют исключительной лабильностью адаптивных реакций, проявляющейся в закономерной сезонно-возрастной динамике основных морфофизиологических (интерьерных) показателей. Установлено, в частности, что в основе приспособительных реакций, направленных на успешную перезимовку, лежит минимизация обменных процессов, снижение энергозатрат и общее торможение процессов жизнедеятельности.

Ключевые слова: динамика морфофизиологических индексов; интерьерные показатели; зимняя депрессия; возрастные поколения; степень изменчивости

Для цитирования: Ивантер Э. В. Анализ морфофизиологических показателей и их динамики на протяжении жизненного цикла рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schr. Сообщение I. Масса тела, индексы сердца и печени // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 7. С. 5–21. doi: 10.17076/eb1737

Финансирование. Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (ОКНИ КарНЦ РАН).

**E. V. Ivanter. ANALYSIS OF MORPHOPHYSIOLOGICAL PARAMETERS AND THEIR DYNAMICS DURING THE LIFE CYCLE OF THE BANK VOLE *MYODES (CLETHRIONOMYS) GLAREOLUS* SCHR. NOTE I. BODY WEIGHT, HEART AND LIVER INDICES**

*Department for Multidisciplinary Scientific Research, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences (11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia)*

The paper analyzes the dynamics of morphophysiological parameters during the life cycle of the bank vole *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schr. in the northern periphery of the species' range. The study has shown that individuals of the spring and summer generations are characterized by an exceptionally high rate of development and growth, and a corresponding increase in the main internal parameters. The pattern in later-born individuals is a slow weight gain of internal organs until autumn and its slight decrease during the winter, which in spring however is succeeded by rapid maturation and growth accompanied by a sharp increase in morphophysiological indices. The level of variability of the internal features is usually very high, being the highest for spleen size, followed in descending order by the size of thymus, adrenal glands, liver, heart, kidneys, and length of intestine. Because of the small size of the body and the large relative size of the heat transfer surface, animals of this species have very high metabolic and cardiac activity levels. Small mammals offset the high energy demand and the related constant thermal deficit by the exceptional lability of adaptive reactions, which is manifested in the regular seasonal and age-related dynamics of the main morphophysiological (internal) indices. It has been established that the adaptive reactions aimed at successful overwintering are based on minimization of metabolic processes, reduction of energy expenditure, and a general inhibition of vital processes.

**Keywords:** dynamics of morphophysiological indices; internal indicators; winter depression; age generations; variability

**For citation:** Ivanter E. V. Analysis of morphophysiological parameters and their dynamics during the life cycle of the bank vole *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schr. Note I. Body weight, heart and liver indices. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 7. P. 5–21. doi: 10.17076/eb1737

**Funding.** The study was funded from the Russian federal budget through state assignment to KarRC RAS (DMSR KarRC RAS).

## **Введение**

Разработанный академиком С. С. Шварцем [1953, 1956, 1958, 1960] метод морфофизиологических индикаторов нашел достаточно широкое применение в практике полевой и экспериментальной экологии. Не забыт он и сегодня [Малахов, 2007; Ивантер, 2018], хотя долгая и достаточно противоречивая история его становления многое расставила по своим местам и помогла избавиться от присущего ему когда-то излишнего наукообразия и псевдомодернистской привлекательности для молодежи. Вместе с тем его использование по-прежнему связано с рядом серьезных трудностей, главная из которых – адекватная экологическая интерпретация полученных данных. При этом единственным реальным путем преодоления этих трудностей продолжает оставаться дальнейшее углубленное исследование интерьерных показателей различных видов животных,

накопление большого и достоверного фактического материала, особенно по видам, экологическая изученность которых по-прежнему оставляет желать много лучшего. Все это в полной мере относится к традиционному для популяционной экологии предмету исследований – мелким млекопитающим, и в частности, к самому, пожалуй, широко распространенному и многочисленному их представителю в Палеарктике – рыжей полевке.

В настоящей работе сделана попытка расширить и углубить сведения о морфофизиологических особенностях этого вида, существующего в Восточной Фенноскандии в условиях северной периферии ареала. Подобный подход предполагает широкое экологическое освещение интерьерных показателей и соответствующий анализ морфофизиологических механизмов адаптаций животных разного пола, возраста и принадлежности к определенным внутривидовым группировкам к сезон-

ным и непериодическим изменениям внешних условий, а также рассмотрение этих процессов в развитии на протяжении полного жизненного цикла животного и в связи с закономерными колебаниями массы тела.

## Материалы и методы

Материал собирался в основном на территории Восточной Фенноскандии, куда, помимо Карелии и Восточной Финляндии, входит южная часть Кольского полуострова и Карельский перешеек Ленинградской области, в течение 1967–2010 гг. За это время методом морфофизиологических индикаторов исследовано 1210 экз. рыжих полевков. Животных отлавливали круглогодично давилками (капканчиками Геро), линии которых равномерно распределялись по всем обследуемым биотопам. Техника обработки добытых зверьков соответствовала рекомендациям С. С. Шварца с соавторами [1968]. Массу тела определяли на технических, а позднее и электронных весах с точностью до 0,1 г, а размеры внутренних органов (сердца, тимуса, почек, надпочечников, печени, селезенки, центрального жирового включения) – на торсионных с точностью до 0,001 г. Парные органы (почки, надпочечники, жировое включение) взвешивались вместе. Анализировали абсолютный и относительный размер (массу) органов. Индекс (относительный размер, вес (или массу)) вычисляли в промилле (‰), т. е. как отношение массы органа (мг) к массе тела (г). Индекс кишечника (%) определяли путем деления его длины (измеренной в расправленном, но не растянутом состоянии) на длину тела зверька. Методы статистической обработки общепринятые [Ивантер, 1979; Ивантер, Коросов, 1992, 2014].

## Результаты и обсуждение

**Масса тела** представляет собой экологически чрезвычайно емкий и при этом наиболее показательный морфофизиологический параметр мелких млекопитающих. Как и индексы органов, он испытывает весьма характерные сезонно-возрастные изменения, которые у рыжей полевки приобретают закономерный характер и зависят от времени рождения зверьков (рис. 1; табл. 1). Полевки майских и июньских выводков (ранние генерации) растут очень быстро, особенно в первые три месяца жизни. Животные летне-осеннего рождения, напротив, отличаются низким темпом весового роста. К концу осени они приобретают минимальные размеры, перезимовывают в таком

состоянии и лишь весной следующего года, образуя группу зимовавших, резко увеличивают скорость роста («весенний скачок»).

Связь полового созревания молодых полевков разного времени рождения со скоростью их роста помимо рисунка иллюстрируют следующие цифры. По многолетним данным, средние размеры (масса) тела у сеголеток ранних выводков в первый месяц их появления в уловах (в июне) составили 13,2 г, а у прибылых поздних выводков (в июле) – 13,0 г. Следовательно, скорость роста в гнезде у них приблизительно одинаковая. Однако в дальнейшем они все более различаются. На втором месяце жизни (в июле) прибылые раннего рождения имеют среднюю массу тела 19,3 г, тогда как сеголетки поздних выводков в том же календарном возрасте (в августе) – только 14,4 г. На третьем месяце жизни у прибылых ранних выводков она составляет 22,2 г, тогда как у поздних – 15,3 г. Если самцы и самки ранних генераций в первый месяц самостоятельной жизни по отношению к сходным показателям прибавляют 6,3 г (46,2 %), то прибылые ранних выводков – только 1,4 г (10,7 %). Привес за второй месяц у ранних прибылых равен 2,9 г (15 %), у поздних – 1,1 г (7,6 %). К третьему месяцу жизни масса тела прибылых ранних выводков составила по отношению к размерам при выходе из гнезда 168 % (прирост 9 г), а у прибылых позднего рождения – 116 % (2,3 г).

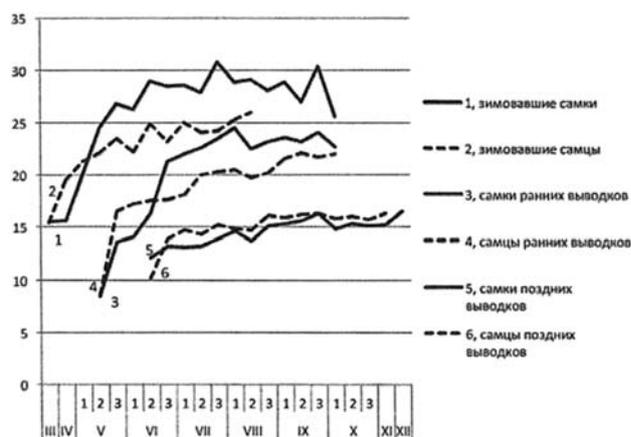


Рис. 1. Весовой рост зимовавших и прибылых рыжих полевков разного времени рождения.

По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат – масса тела, г

Fig. 1. Weight growth of overwintered and young bank voles of different birth time:

1, 2 – wintered males and females; 3, 4 – females and males of early broods; 5, 6 – females and males of late broods. X-axis – months, Y-axis – bodyweight, g

Непосредственной причиной показанных в табл. 1 различий в темпах роста и развития зверьков разных генераций может быть прямое воздействие среды [Ивантер, 1975, 1978]. У полевок, родившихся весной, период роста падает на наиболее благоприятное время, отсюда и высокая скорость их роста и созревания. Полевки же из поздних выводков развиваются на фоне менее благоприятных условий (низкие температуры, ненастье, дефицит кормов), поэтому рост их замедлен. Косвенным подтверждением этого служит тот факт, что при изменении экологических условий (например, в ситуациях высокой и низкой численности) интенсивность роста и развития сеголеток меняется. В годы депрессии численности она минимальна, а в годы пика – максимальна. К тому же и упитанность (а не только темпы роста и развития) оказывается у зверьков осенней генерации заметно ниже, чем у зимовавших и прибылых ранних выводков. С другой стороны, нельзя совершенно исключить роль генетических факторов, поскольку ранние и поздние генерации

имеют разное происхождение и неодинаковый генофонд.

В 1950–1970-е годы в зоологической литературе появилось достаточно много сообщений о наличии у мелких лесных грызунов явления зимней регрессии массы тела [Chitty, 1952; Wasilewski, 1952, 1956a, b; Крыльцов, 1957; Reichstein, 1962, 1964; Покровский, 1963, 1966; Ильенко, Зубчанинова, 1963; Оленев, 1964; Haitlinger, 1965; Покровский, Большаков, 1969, 1979; Овчинникова, 1970; Бойкова, Бойков, 1972; Kaikusalo, 1972; Sawicka-Kapusta, 1974; Fedyk, 1977; Пантелеев, Терехина, 1980; Пантелеев, 1983]. Однако в отличие от знаменитого эффекта Денеля, описанного у землероек [Ивантер и др., 1972], у грызунов зимняя регрессия затрагивает лишь общие размеры (массу) тела и к тому же проявляется не так отчетливо, как у бурозубок.

Изучение сезонных колебаний массы тела у рыжих полевок Карелии (рис. 1) позволяет выявить два сезонных минимума, соответствующих критическим периодам в жизни прибылых

Таблица 1. Сезонно-возрастные изменения веса тела рыжей полевки (г)

Table 1. Seasonal and age-related changes in the body weight of the bank vole (g)

Исследованная группа Studied group	Сезон Season	Количество Number	lim	M ± m	σ	с <sub>p</sub>	
Самцы Males							
Прибылые Young	Ранние Early	Лето Summer	249	8,5–35,1	18,6 ± 0,2	3,6	19,2
		Осень Autumn	4	12,6–17,7	15,9 ± 1,1	2,3	14,5
	Поздние Late	Лето Summer	227	6,4–24,1	15,6 ± 0,2	3,0	19,0
		Осень Autumn	118	10,0–23,9	15,9 ± 0,2	2,3	14,2
		Зима Winter	5	14,4–16,3	15,3 ± 0,2	0,5	3,3
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	12	13,8–27,3	21,9 ± 0,8	2,9	13,2	
	Лето Summer	135	18,6–33,7	24,9 ± 0,3	3,1	12,3	
	Осень Autumn	3	21,5–23,3	22,9		–	
Самки Females							
Прибылые Young	Ранние Early	Лето Summer	153	9,0–39,0	20,7 ± 0,4	5,5	26,8
		Осень Autumn	26	11,1–26,4	20,8 ± 0,8	4,1	19,7
	Поздние Late	Лето Summer	118	8,6–26,9	14,8 ± 0,3	3,1	21,1
		Осень Autumn	71	11,1–24,3	16,1 ± 0,3	2,5	15,6
		Зима Winter	10	13,6–18,5	15,6 ± 0,2	0,8	5,1

зверьков. Первый – осенний (вторая половина октября), когда снежный покров еще не установился, плохо защищает животных и энергетические траты их вследствие холодной погоды возрастают, и второй – среднезимний (в декабре-январе), связанный с наступлением сильных и длительных холодов, но менее выраженный, очевидно, из-за надежной снежной защиты и завершения перестройки терморегуляции зверьков на зимний вариант.

Как известно, наиболее распространенным объяснением предзимнего и зимнего снижения массы тела у мелких млекопитающих является «энергетическая гипотеза». По В. А. Межжерину [1968], «уменьшение размеров тела к зиме и зимой, которое отмечается у ряда видов птиц и млекопитающих, можно рассматривать как движение системы к ее энергетическому оптимуму, что в условиях недостатка пищи и низких температур следует признать целесообразным» (с. 109). С этой точки зрения мелкие размеры и связанная с ними незрелость, очевидно, способствуют более успешной перезимовке зверьков, так как потребности у них меньше, а устойчивость к неблагоприятным воздействиям выше.

На адаптивный характер явления зимней регрессии массы тела указывают, в частности, закономерные географические изменения ее величины и выраженности. По данным Я. Зейды [Zejda, 1971], в Центральной Европе рыжие полевки наиболее приспособлены к перенесению неблагоприятных условий зимы при массе 20 г, в Польше – 18 г, в Швеции – 16 г. Если присовокупить к этому наши данные по Карелии (15–16 г) и В. Г. Оленева [1964] по Уралу (14–17 г), то вырисовывается достаточно четкая географическая закономерность, согласно которой вес тела, благоприятный для зимовки, постепенно снижается. Аналогичный феномен мы обнаружили и у землероек [Ивантер и др., 1972; Ивантер, 1974]: выраженность и амплитуда предзимнего и зимнего падения массы, сокращения длины тела и уплощения черепной коробки, т. е. всего, что составляет явление Денеля, также заметно возрастает и проявляется более отчетливо при продвижении с юга на север.

На нашем материале прослеживается достаточно четкая связь размеров тела полевок с фазами популяционного цикла. В периоды спада численности и депрессии (1967-1968, 1971-1972, 1974-1975, 1987-1988, 1991-1992, 2002, 2007-2008, 2010-2012 гг.) средняя масса тела грызунов была достоверно ниже, чем при нарастании плотности максимальной численности (1966, 1969-1970, 1973, 1989, 2003,

2013-2014). Это прослеживается по всем возрастным и половым группам, но в разной степени. У зимовавших и особенно прибылых ранних генераций увеличение темпов весового роста в годы подъема численности полевок и соответствующее снижение весовых показателей в фазе депрессии проявляется наиболее четко. В то же время у полевок позднего рождения эта связь выражена слабее.

Коэффициенты вариации массы тела рыжей полевки свидетельствуют о наличии годовой, сезонно-возрастной и половой индивидуальной изменчивости данного показателя. Наиболее вариабельна масса тела в годы подъема численности зверьков. У самцов диапазон индивидуальной изменчивости ниже, чем у самок (коэффициенты вариации в среднем по всем возрастным группам составляют 16,5 и 21,8 %), а у зимовавших – ниже, чем у молодых (14,9 против 19,2 %). В общем изменчивость размеров тела колеблется у рыжей полевки от 4–6 % (у поздних прибылых зимой) до 21–27 % (сеголетки ранних выводков летом). Это говорит о сравнительно небольшом диапазоне индивидуальной изменчивости рыжих полевок по массе тела и противоречит традиционным представлениям о крайней вариабельности этого показателя, препятствующей его использованию в качестве одного из показательных морфофизиологических индикаторов.

**Сердце.** Согласно многочисленным исследованиям [Hesse, 1921; Rensch, 1948; Шварц, 1958, 1960; Большаков, 1970], размеры сердца млекопитающих находятся в основном под контролем двух факторов: общей величины тела (обуславливающей интенсивность обмена веществ) и моторной активности животного (определяющей энергетические затраты при движении). С этих позиций по относительной величине сердца, колеблющейся от 5,9 до 7,8 % (табл. 2), рыжая полевка по праву занимает промежуточное положение между более подвижными землеройками (у которых индекс сердца находится в пределах 10–13 ‰) и отличающимися сравнительно небольшой двигательной активностью серыми полемками (около 5 ‰). Это соответствует и «правилу величины» Гессе: при расположении мелких млекопитающих по массе тела и индексу сердца место рыжей полевки в последовательных рядах видов в обоих случаях неизменно сохраняется в центре. Таким образом, показатели величины сердца характеризуют рыжую полевку как вид со средней скоростью передвижения и относительно невысокой интенсивностью обмена веществ. Известно, что у большинства млекопитающих рост сопровождается уменьшением

относительной массы (индекса) сердца, что может быть истолковано как следствие падения интенсивности обмена веществ с возрастом [Шварц, 1958, 1960; Шварц и др., 1968; Шварц, Башенина, 1969, 1977]. Однако, как показывают наши данные по рыжим полевкам (табл. 2; рис. 2), указанная закономерность у этого вида часто нарушается из-за периодического отставания весового роста органа от роста всего тела. Кроме того, конкретный ход развития сердечного индекса не тождествен у зверьков разных генераций. У прибылых полевок весенне-летнего рождения относительные размеры органа изменяются асинхронно с абсолютными (табл. 2; рис. 2).

Если последние, изменяясь пропорционально массе тела, сначала демонстрируют быстрое увеличение показателей (на 18,1 % у самцов и 68,6 % у самок), а затем, после кратковременной стабилизации, небольшое их снижение (на 1,5–8,7 %), то индекс сердца почти не изменяется, демонстрируя тенденцию к снижению лишь в самые последние месяцы жизни.

Иначе, и при этом параллельно по абсолютным и относительным показателям, изменяются размеры сердца у прибылых поздних выводков. С июля по сентябрь, при почти неизменной массе тела, величина органа постоянно увеличивается (на 6,0–12,8 % абсолютная масса и на 10,4–16,2 % относительная), в октябре падает (возможно, это реакция на резкое изменение температурных условий), а затем, начиная с ноября, снова возрастает, достигая максимума в середине зимы. В дальнейшем (в группе зимовавших полевок) абсолютные и относительные размеры сердца сначала снижаются, а потом наблюдается отчетливый весенне-летний подъем и наконец последнее осеннее снижение. Масштабы этих изменений не столь значительны, как у землероек, однако не менее закономерны и имеют, очевидно, аналогичную природу. Зимнее увеличение размеров сердца (по абсолютным показателям – 10,0–20,0 %, а по индексу – 11,1–19,7 % от осенних цифр), вероятнее всего, объясняется метаболической акклимацией к сезонным условиям [Слоним, 1961, 1962; Оленев, 1964; Sakai, 1976; Оленев и др., 1979, 1980] и отчасти увеличением динамической нагрузки в связи с возрастанием моторной активности [Becker, 1954; Velten, 1954; Ивантер и др., 1985]. Таким образом, по рассматриваемому признаку различия между зверьками разных возрастных групп проявляются довольно отчетливо, что, безусловно, связано как с особенностями весового роста, так и со спецификой образа жизни полевок разного

времени рождения. Аналогичную картину, как мы увидим ниже, демонстрируют и другие интерьерные показатели.

Половые отличия по размерам сердца носят у рассматриваемого вида несколько противоречивый характер. У взрослых зверьков во все месяцы, кроме апреля и августа, самцы имеют в общем несколько большую относительную величину органа, однако по абсолютным показателям в ряде случаев (например, в июле)

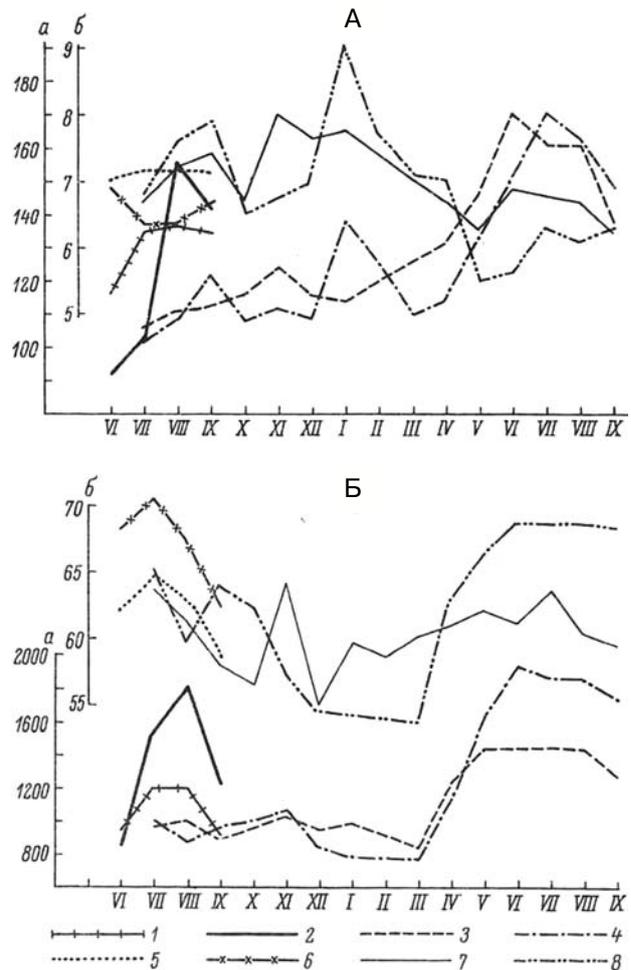


Рис. 2. Сезонно-возрастные изменения массы сердца (А) и печени (Б) рыжих полевок разного времени рождения.

Абсолютные показатели: 1, 2 – самцы и самки ранних выводков; 3, 4 – самцы и самки поздних выводков; относительные показатели (индексы): 5, 6 – самцы и самки ранних выводков, 7, 8 – поздних выводков. По оси абсцисс – месяцы; по оси ординат: а – масса органа, мг; б – индекс, %

Fig. 2. Seasonal and age-related changes in the mass of the heart (A) and liver (B) of bank voles of different birth time.

Absolute indicators: 1, 2 – males and females of early broods; 3, 4 – males and females of late broods; relative indicators (indices): 5, 6 – males and females of early broods, 7, 8 – late broods. X-axis – months; Y-axis: a – organ mass, mg; б – index, %

Таблица 2. Сезонно-возрастные изменения абсолютных и относительных размеров сердца и печени у рыжей полевки Карелии

Table 2. Seasonal and age-related changes in the absolute and relative sizes of the heart and liver of the bank vole in Karelia

Исследованная группа Studied group	Сезон Season	n	Абсолютный показатель, мг Absolute indicator, mg				Индекс, ‰ Index, ‰			
			lim	M ± m	σ	C <sub>v</sub>	lim	M ± m	σ	C <sub>v</sub>
<b>Сердце Heart</b>										
Самцы Males Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	130	78–302	134,0 ± 2,8	31,9	23,8	4,3–11,9	7,1 ± 0,1	1,1	15,7
	Осень Autumn	2	127; 143	135,0	–	–	7,0; 7,2	7,1	–	–
Поздние Late	Лето Summer	90	62–189	108,0 ± 2,0	20,5	19,0	5,1–12,3	6,9 ± 0,1	1,1	16,5
	Осень Autumn	59	85–170	115,2 ± 1,9	14,6	12,7	5,5–11,1	7,0 ± 0,1	1,0	14,8
	Зима Winter	4	102–153	117,2 ± 13,1	22,3	19,0	6,6–9,4	7,6 ± 0,5	1,0	13,1
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	24	100–257	144,3 ± 6,2	30,2	20,9	5,1–10,8	6,4 ± 0,2	1,2	18,7
	Лето Summer	70	99–248	162,6 ± 3,6	29,9	18,4	5,1–12,8	6,8 ± 0,2	1,4	20,3
	Осень Autumn	2	131; 145	138,0	–	–	6,0; 6,4	6,2	–	–
Самки Females Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	56	59–205	132,4 ± 3,5	26,3	13,9	4,2–8,9	6,4 ± 0,2	1,2	18,5
	Осень Autumn	4	126–171	142,5 ± 7,0	21,1	14,8	6,0–6,9	6,7 ± 0,1	0,3	3,7
Поздние Late	Лето Summer	78	75–157	105,3 ± 2,1	18,8	17,9	4,3–10,5	7,1 ± 0,1	1,3	18,1
	Осень Autumn	38	84–152	110,9 ± 2,7	16,6	15,0	5,3–10,5	6,8 ± 0,1	0,9	13,5
	Зима Winter	8	100–160	119,1 ± 4,9	13,9	11,6	6,0–11,8	7,8 ± 0,5	1,5	19,2
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	14	9,7–164	127,4 ± 4,5	16,8	13,2	4,2–9,5	5,9 ± 0,3	1,1	19,5
	Лето Summer	55	100–297	164,0 ± 6,2	46,0	27,6	3,4–12,6	6,2 ± 0,2	2,7	27,4
	Осень Autumn	3	120–176	148,3 ± 20,0	28,0	18,8	6,3–6,6	6,4 ± 0,2	0,2	3,1
<b>Печень Liver</b>										
Самцы Males Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	131	440–2100	1176 ± 25	284	24,1	27,4–93,3	63,6 ± 1,0	11,4	18,0
Поздние Late	Лето Summer	83	395–1700	993 ± 31	281	28,3	20,6–89,4	62,3 ± 1,2	10,8	17,4
	Осень Autumn	55	657–1640	963 ± 14	106	11,0	40,5–76,5	57,8 ± 0,6	4,8	8,3
	Зима Winter	3	650–1300	1050 ± 248	350	33,3	44,0–81,7	66,4 ± 14,1	19,9	30,0

Окончание табл. 2  
Table 2 (continued)

Исследованная группа Studied group	Сезон Season	n	Абсолютный показатель, мг Absolute indicator, mg				Индекс, ‰ Index, ‰			
			lim	M ± m	σ	C <sub>v</sub>	lim	M ± m	σ	C <sub>v</sub>
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	23	750–1900	1416 ± 42	203	14,4	45,2–73,7	61,7 ± 1,5	7,1	11,6
	Лето Summer	75	908–2000	1449 ± 31	269	18,6	38,7–80,5	62,1 ± 1,0	8,8	14,1
Самки Females Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	53	700–3500	1525 ± 35	256	16,8	41,6–106,0	71,4 ± 1,8	12,8	17,9
	Осень Autumn	4	1000–1500	1237 ± 124	214	17,3	51,0–66,0	15,7 ± 3,6	6,2	10,8
Поздние Late	Лето Summer	77	520–2050	953 ± 30	26,0	27,3	31,4–80,6	62,6 ± 0,9	8,0	12,8
	Осень Autumn	36	740–1800	996 ± 30	181	18,1	48,9–114,9	62,9 ± 2,2	13,3	21,2
	Зима Winter	8	820–1100	860 ± 57	162	18,8	49,0–59,5	55,9 ± 2,8	7,8	13,9
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	15	800–2050	1504 ± 72	279	18,6	53,9–77,7	65,1 ± 1,7	6,7	10,3
	Лето Summer	54	960–2700	1889 ± 59	434	22,9	42,9–95,0	68,4 ± 1,5	10,8	15,8
	Осень Autumn	3	1289–1870	1666 ± 232	328	19,7	67,6–77,2	72,1 ± 2,8	4,8	6,7

наблюдаются обратные соотношения. У прибылых ранних выводков и по абсолютной массе, и по индексу сердца лидируют самцы, а у поздних – в одни месяцы самцы, в другие – самки.

Еще неопределеннее биотопические различия. Они не только статистически недостоверны (что можно было бы отнести на счет небольших масштабов и относительно небольшого объема материала), но и не совпадают у полевок разного возраста. Так, если у зимовавших зверьков наибольшим индексом сердца характеризуются особи из лиственных и сосновых лесов, а наименьшим – из ельников, то в группе прибылых, напротив, на первом месте по величине индекса стоят полевки из ельников и культурных участков, а на последнем – зверьки из лиственных и сосновых лесов.

Годовые изменения относительных размеров сердца более существенны и закономерны, причем как у молодых, так и у взрослых полевок, однако, судя по тому, что они демонстрируют четкую обратную связь с годовыми изменениями массы тела, зависимость их от экологических условий отдельных лет вряд ли имеет место. Так, наименьшим индексом сердца отличались полевки, добытые в 1966, 1969–1971, 1973, 1989, 2003 и 2013–2014 гг., отличавшиеся

самым высоким уровнем численности зверьков и максимальными показателями их массы тела, тогда как наибольшие значения индексов получены в 1967–1968, 1972, 1987–1988, 1991–1992, 2007–2008 гг. при стойкой депрессии численности животных и соответствующем снижении показателей их массы тела.

Отрицательная корреляция относительной массы сердца с размерами тела прослеживается и при внутригрупповом сравнении. При этом, как и у обыкновенной бурозубки [Ивантер, 1974; Ивантер и др., 1985], наиболее тесная связь рассматриваемых показателей наблюдается в период приостановки или завершения весового роста животных – у молодых осенью и зимой, а у зимовавших – летом. Величина коэффициента корреляции составила для этих групп соответственно  $0,58 \pm 0,10$ ,  $-0,46 \pm 0,13$  и  $-0,51 \pm 0,1$ . В то же время в отдельные периоды в связи с неравномерностью весового роста тела и органа, а также из-за вмешательства различных экологических, в том числе и внутривидовых факторов корреляция нарушается: у молодых летом  $r = -0,11 \pm 0,07$ , у зимовавших весной  $r = -0,20 \pm 0,06$ .

Индивидуальная изменчивость абсолютных и относительных размеров сердца сравни-

тельно невелика (табл. 3): коэффициент вариации этих показателей по всем возрастным и половым группам находится в пределах от 3,1–3,7 % (сентябрьские серии размножающихся самок) до 21,3–30,0 % (половозрелые самцы и самки в июле). Хотя в большинстве случаев изменчивость относительных размеров органов несколько больше, чем абсолютных, имеются и обратные соотношения (например, в группах поздних прибылых в сентябре, зимовавших самок в июне и августе, молодых самок в августе и сентябре и зимовавших самок в течение всего сезона). Четких возрастных и половых отличий по уровню изменчивости величины сердца не выявлено. Тем не менее у зимовавших полевков коэффициент вариации во всех случаях выше, чем у прибылых ранних и поздних выводков (в среднем по летним сериям 23,3 % против 15,2 и 17,3 %), а у самцов ниже, чем у самок (соответственно 17,1 и 20,5 %). В общем изменчивость абсолютной величины сердца колеблется у рыжей полевки от 12,7 % (у поздних прибылых осенью) до 20,9 и 23,8 % (зимовавшие весной и ранние прибылые летом), а относительной – от 13,1–14,8 до 18,7–20,3 %. Таким образом, в целом наши материалы, причем по изменчивости размеров сердца как рыжей полевки, так и обыкновенной бурозубки [Ивантер, 1974], противоречат представлению о том, что изменчивость относительного размера

сердца во всех случаях несколько ниже изменчивости абсолютных [Яблоков, 1966].

Корреляция между относительными размерами сердца и массой тела довольно отчетлива и устойчива в большинстве половых и сезонно-возрастных групп. Вместе с тем вычисленные коэффициенты корреляции и регрессии, а также уравнения регрессии и построенные по ним линии показывают непрямолинейность и неоднородность этой связи на протяжении жизненного цикла животного. Знаменитое «правило рядов», согласно которому относительные размеры внутренних органов, в том числе и сердца млекопитающих, достигают у мелких видов большего развития [Rensch, Rensch, 1956], хотя и проявляется здесь, но более или менее затушевывается зависимостью интерьерных признаков от экологических особенностей животных и специфики вида.

Сопоставление данных из разных пунктов видового ареала (табл. 4) подтверждает установленную рядом авторов [Rensch, Rensch, 1956; Morrison, 1964; Большаков, 1965; Башенина, 1969, 1977; Варшавский, 1980] тенденцию к повышению индекса сердца в направлении с юга на север и северо-восток. Аналогичная закономерность прослеживается и при сравнении равнинных и горных популяций рыжих полевков: по мере продвижения в горы (с возрастанием высот) относительные размеры

Таблица 3. Изменчивость ( $C_v$ ) абсолютных и относительных морфофизиологических показателей рыжей полевки

Table 3. Variability ( $C_v$ ) of absolute and relative morphophysiological parameters of the bank vole

Исследованная группа Studied group	n	Масса тела Body mass	Сердце Heart	Печень Liver	Почки Kidneys	Селезенка Spleen	Надпочечники Adrenal glands	Тимус Thymus	Кишечник Intestines
Ранние прибылые Young (Early)									
Самцы Males	249	17,6	14,2	19,7	10,8	107,8	39,1	50,1	11,4
Самки Females	153	26,4	16,2	16,4	18,2	91,4	71,8	55,1	12,4
Поздние прибылые Young (Late)									
Самцы Males	290	18,1	17,1	16,8	13,2	127,6	31,5	38,7	14,9
Самки Females	118	21,1	17,6	12,9	19,4	95,0	86,8	32,4	14,7
Зимовавшие Overwintered									
Самцы Males	135	11,5	22,0	14,1	14,2	127,0	46,5	80,4	15,2
Самки Females	66	18,3	26,6	16,2	21,7	83,9	34,6	74,6	26,1

Таблица 4. Относительные размеры внутренних органов (весовой индекс, ‰) рыжей полевки в разных пунктах ареала (сравниваются взрослые самцы)

Table 4. Relative sizes of internal organs (weight index, ‰) of the bank vole at different points of the range (adult males are compared)

Место исследований Place of research	Масса тела, г Body weight, g	n	Сердце Heart	Печень Liver	Почки Kidneys	Источник Source
Карелия / Karelia	24,9	94	6,7 ± 0,1	62,2 ± 0,9	8,2 ± 0,1	Наши данные Author's data
Эстония / Estonia	25,3	26	7,9 ± 0,3	72,1 ± 0,9	9,8 ± 0,4	Башенина и др., 1981 Bashenina et al., 1981
Латвия / Latvia	24,6	42	6,3 ± 0,5	60,6 ± 1,2	7,6 ± 0,2	
Брестская обл. Белоруссии Brest Region of Belarus	23,8	47	7,1 ± 0,1	64,9 ± 0,7	7,7 ± 0,1	
Московская обл. Moscow Region	20,9	46	6,9 ± 0,1	55,5 ± 1,5	6,9 ± 0,2	
Приокско-Тerrasный заповедник Prioksko-Terrasny Reserve	22,5	15	6,6 ± 0,2	58,6 ± 3,8	6,8 ± 0,2	
Чувашия / Chuvashia	28,2	14	7,0 ± 1,6	57,2 ± 3,2	6,8 ± 0,3	
Кузнецкий Алатау Kuznetsk Alatau	21,8	80	7,6 ± 0,2	78,3 ± 1,5	8,9 ± 0,2	
Томская обл. Tomsk Region	22,8	9	7,2 ± 0,2	82,9 ± 5,2	7,7 ± 0,4	
Горная Шория Gornaya Shoria	23,9	54	7,4 ± 0,1	77,7 ± 0,4	6,7 ± 0,2	
Коми АССР / Komi AССР	-	17	6,3 ± 0,1	65,8 ± 1,4	8,2 ± 0,2	
Тюменская обл. Tyumen Region	-	5	6,4 ± 0,2	63,7 ± 2,2	7,4 ± 0,4	
Свердловская обл. Sverdlovsk Region	17,6	-	6,8 ± 0,2	61,2 ± 1,4	7,2 ± 0,2	Маринина, 1976 Marinina, 1976
северная часть northern part	-	9	6,9 ± 0,2	60,4 ± 2,2	7,0 ± 0,3	Большаков, 1965 Bol'shakov, 1965
южная часть southern part	-	15	5,0 ± 0,1	69,2 ± 1,7	7,0 ± 0,2	
Урал Ural	23,4	81	6,7 ± 0,3	50,8 ± 2,3	7,1 ± 0,2	Яскин, Лобанова, 1979 Yaskin, Lobanova, 1979
Башкирия / Bashkiria	-	14	5,5 ± 0,1	69,1 ± 2,8	6,6 ± 0,4	Большаков, 1965 Bol'shakov, 1965
	-	28	5,4 ± 0,1	66,5 ± 1,1	7,0 ± 0,2	
Оренбургская обл. Orenburg Region	20,3	121	7,2 ± 0,2	69,2 ± 1,1	-	Большаков, Васильев, 1975 Bol'shakov, Vasil'ev, 1975
Челябинская обл. Chelyabinsk Region	-	3	5,6 ± 0,5	73,4 ± 2,3	6,9 ± 0,4	Большаков, 1965 Bol'shakov, 1965
Пермская обл. Perm Region	24,9	22	7,0 ± 0,3	61,6 ± 2,7	7,6 ± 0,3	Башенина и др., 1981 Bashenina et al., 1981
Южный Урал Southern Urals	24,4	22	5,9 ± 0,1	63,6 ± 1,6	7,0 ± 0,2	Садыков, 1980 Sadykov, 1980
Удмуртия / Udmurtia	25,6	21	8,3 ± 0,2	70,5 ± 3,0	9,9 ± 0,3	Евдокимов, 1979 Evdokimov, 1979
Саратовская обл. Saratov Region						
Правобережье Right bank	21,0	44	7,2 ± 0,2	60,3 ± 0,3	-	Голикова, 1970 Golikova, 1970
Левобережье Left bank	25,6	51	7,8 ± 0,2	67,4 ± 0,2	-	
Чехия / Czech Republic						
Высокие Татры High Tatra	30,8	-	7,7 ± 0,2	65,0 ± 2,0	9,0 ± 0,2	Башенина и др., 1981 Bashenina et al., 1981
Южная Моравия South Moravia	24,9	-	6,8 ± 0,2	67,5 ± 3,2	8,7 ± 0,2	

сердца и некоторых других внутренних органов достоверно увеличиваются [Hesse, 1921, 1924; Мошковцев, 1935; Большаков, 1965, 1967, 1970; Башенина, 1981]. Тот факт, что увеличение индекса сердца с подъемом в горы соответствует его возрастанию при продвижении на север, говорит о связи рассматриваемого показателя с энергетической напряженностью организма, зависящей от теплопродуктивности. Интенсификация обмена веществ, одинаково необходимая и в более суровых горных, и в северных условиях, ведет к усилению нагрузки на сердце, нарастанию сердечной мышцы и увеличению весового индекса органа.

Итак, как показывают наши исследования, относительные размеры сердца являются довольно хорошим морфофизиологическим индикатором, четко улавливающим половые, возрастные, годовые и географические отличия в двигательной активности и связанной с нею и температурой среды способности к интенсификации обменных процессов. Тем не менее экологическая интерпретация его сезонных изменений представляет немалые трудности и требует осторожного подхода. Поскольку рост животного должен, очевидно, сопровождаться значительной энергетической напряженностью, можно полагать, что размеры сердца в первую очередь характеризуют зависящую от теплопродуктивности организма степень напряженности энергетического баланса в ответ на изменения температуры среды. Сезонные изменения относительной массы сердца можно, следовательно, объяснить реакцией на изменение температурных условий и особенностями роста полевок. Большое значение имеет, кроме того, изменение моторной активности животных, зависящей от условий среды и генеративного состояния [Оленев, 1964; Межжерин, Мельникова, 1966]. С этой позиции становится понятным увеличение размеров сердца соответственно снижению месячных температур. Последнее обстоятельство, как считает С. С. Шварц [1960], свидетельствует о том, что зимой у зверьков отмечается повышение двигательной активности, сопряженное с обеднением кормовой базы, и связанное с этим резкое усиление обменных процессов (затрат на движение и т. д.).

**Печень.** Как было показано нами ранее [Ивантер, 1976, 1978], для рыжих полевок Карелии характерны довольно крупные размеры печени, что обусловлено как разнообразием питания этого вида, так и повышенной способностью депонировать запасные питательные вещества перед размножением и на случай нарушения нормальных условий кормления

при резких изменениях погоды и доступности пищи. Ход сезонно-возрастных изменений абсолютной и относительной величины печени подтверждает этот вывод (табл. 2; рис. 1, Б). У прибылых полевок поздних выводков, не принимающих участие в размножении, изменения индекса можно объяснить только влиянием внешних факторов и процессами роста. У этой группы животных в течение всего лета и осени наблюдается равномерное снижение величины индекса печени с 63–65 ‰ в июле до 53–57 ‰ в декабре-январе (на 13–15 % от исходных цифр). Летнее падение относительной массы печени объясняется бурным ростом молодых животных, обгоняющих темпы увеличения размеров органа (абсолютные показатели с июля по ноябрь держатся на постоянном уровне). Лишь в конце осени происходит истинное снижение размеров печени, что влечет за собой падение индекса, несколько смягченное одновременным уменьшением массы тела. Это обусловлено ухудшением экологической обстановки (падение температуры воздуха, холодные дожди, заморозки на почве), вследствие чего нарушается нормальный ритм питания, повышается теплопродукция и усиливаются обменные процессы, связанные с перестройкой физиологических механизмов на зимний вариант. Все это вызывает увеличение расхода запасных питательных веществ, в том числе гликогена печени, и приводит к снижению размеров органа, достигающих минимума в середине зимы.

Весенне-летнее увеличение абсолютной и относительной массы печени у зимовавших и прибылых полевок ранних выводков связано с повышенной способностью создавать резервы питательных веществ в наиболее быстро мобилизуемой форме для обеспечения предстоящих больших энергетических затрат на размножение. В дальнейшем же, в связи с быстрым расходом запасенного в печени энергетического «топлива», величина органа у весенних размножающихся поколений резко снижается, и в сентябре-октябре они по этому показателю уже не отличаются от поздних прибылых.

Половые различия наиболее существенны в группе размножающихся зверьков, причем во всех случаях и абсолютные, и относительные показатели выше у самок (табл. 1). У прибылых ранних выводков в июне различия между полами по индексу печени (%) достигают 5,9, в июле – 8,0, в августе – 8,3, а у зимовавших – 6,1 (март-апрель), 3,8 (май), 8,7 (июнь), 5,3 (июль) и 8,1 (август). В то же время у прибылых поздних выводков четких половых отличий не обнаружено: в одни месяцы (например,

в августе, ноябре и декабре-январе) более высокий индекс наблюдается у самцов, в другие (июль, сентябрь-октябрь) – у самок. Значительное увеличение размеров печени у размножающихся самок по сравнению с самцами и неполовозрелыми особями объясняется способностью беременных самок создавать в печени запас гликогена даже при отрицательном энергетическом балансе, нередко в ущерб собственному организму [Шварц, 1959].

Различия по индексу печени между животными, добытыми в разных биотопах, статистически недостоверны и к тому же проявляются несогласованно у зверьков разного возраста. Годовые изменения более отчетливы, но они, как уже говорилось выше, объясняются в основном соответствующим варьированием веса тела. Однако наименьшие значения индекса печени совпадают с годами интенсивной репродукции полевок (1966, 1970, 1973, 1978, 1990, 2003, 2006), тогда как наиболее высокие индексы найдены в периоды слабой репродуктивной активности (1968, 1972, 1991, 1992, 2002, 2004, 2007). Возможно, это связано с вынужденным повышением энергетических затрат в первом случае.

Индивидуальная изменчивость относительных размеров печени на нашем материале более значительна у самцов, чем у самок, и выше у размножающихся зверьков по сравнению с неполовозрелыми (табл. 4). Так, в июне-августе коэффициент вариации индекса печени (%) у молодых ранних выводков составил 19,7, а у самок – 16,1; в группе прибылых поздних выводков разница столь же существенна – 16,8 и 12,9, сохраняется она и у зимовавших – 14,2 и 12,8. При этом изменчивость абсолютных показателей массы печени характеризуется такими же половыми и возрастными особенностями, но общий размах варьирования значительно шире: в среднем по всем сериям 22,4 % против 15,0 у индекса.

Выявление географических различий массы печени у рыжих полевок (табл. 4) представляет достаточно сложную задачу из-за крайней лабильности этого показателя и отсутствия у большинства авторов четких указаний на время сбора материала, возраст, пол и репродуктивное состояние изученных животных. И все же удается подметить некоторое увеличение размеров печени в северных популяциях вида по сравнению с южными, что объясняется филогенетически закрепленным свойством повышенного накопления гликогена в связи с изменчивостью северных экологических условий, приводящей к нарушению нормального режима кормления [Шварц, 1960; Большаков,

1965, 1970]. Наши данные по Карелии в целом подтверждают это правило: индекс печени у добытых здесь полевок (в среднем по всему материалу 65,4 ‰) оказался достоверно выше соответствующих показателей для более южных популяций и близким к данным, полученным в других среднетаежных регионах (табл. 3). Тем не менее, по справедливому замечанию Н. В. Башениной [1969], размеры печени, в отличие от некоторых других интерьерных показателей (например, индекса сердца), изменяются незакономерно как в пределах одного региона, так и в разных пунктах ареала. Сказанное подтверждает сделанные этим автором предположения о преобладающем влиянии кормовых условий. Последние затушевают географические различия, в том числе обусловленные изменениями общих размеров тела и связанной с ними интенсивности метаболизма, и приводят к нарушению «правила величины» в его географической модификации. Об отсутствии прямой связи относительных размеров печени с общей интенсивностью обмена веществ свидетельствуют также низкие значения коэффициента корреляции между индексом печени и массой тела (ни в одной из групп достоверной связи не обнаружено). Таким образом, и при внутривидовом сопоставлении по массе печени мы получаем исключение из «правила рядов» Гессе, свидетельствующее о накоплении углеводного «топлива» и энергетических тратах, обусловленных не величиной поверхности тела, а характером питания, потребностью в корме и обеспеченностью им в данных экологических условиях.

Особенно тесно связаны размеры печени с характером питания зверьков. Причем наиболее четко эта связь прослеживается в своеобразных сезонно-возрастных изменениях относительной величины органа, отражающих динамику накопления запасных питательных веществ на случай нарушения нормального режима питания. У неполовозрелых прибылых полевок на протяжении всего лета и осени происходит непрерывное снижение индекса печени (см. рис. 2), что указывает на значительный расход резервного гликогена в связи с процессами интенсивного роста, ухудшением экологических условий, повышением теплопродукции и перестройкой терморегуляции на зимний вариант. Весной начинается бурное увеличение размеров печени, обусловленное накоплением питательных веществ для обеспечения предстоящего размножения, а летом – новое падение индекса в связи с быстрым расходом резерва.

## Заключение

Таким образом, сопоставление на популяционном уровне размеров тела и индексов сердца и печени рыжей полевки показывает, что все изученные интерьерные показатели имеют экологическую специфичность и в той или иной мере подчиняются «правилу величины» Гессе, то есть закономерно увеличиваются с уменьшением общих размеров полевки. Тем самым подтверждается известное положение о зависимости уровня основного обмена от теплоотдающей поверхности животного, находящейся в обратных соотношениях с массой тела. В то же время следует еще раз подчеркнуть, что прямая связь между интенсивностью метаболизма и величиной индексов, как правило, непропорциональна и неабсолютна. Более того, изученные внутренние органы демонстрируют разную степень, а нередко и разный характер такой связи. Например, если индекс сердца отражает в основном степень энергетических затрат на движение и поэтому в большей степени связан с моторной активностью и сложностью движений животных, то относительные размеры печени характеризуют ведущую роль этого органа в накоплении запасных питательных веществ и, следовательно, лишь косвенно связаны с общей интенсивностью обменных процессов [Ивантер и др., 1985].

Кроме того, как уже указывалось, сопряженность интерьерных показателей с уровнем основного обмена и теплопродукцией в значительной степени затушевывается в условиях Севера влиянием внешних и внутривидовых факторов. Тем не менее это ни в коей мере не обесценивает использованный нами метод морфофизиологических индикаторов, а напротив, расширяет сферу его применения, включая в нее экологический анализ подобных отклонений для выявления специфических реакций видов на разнообразные воздействия.

## Литература

*Башенина Н. В.* Интерьерные показатели мелких грызунов и их связь с уровнем энергетического обмена // Уч. зап. Пермск. пед. ин-та. 1969. Т. 79. С. 75–116.

*Башенина Н. В.* Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977. 355 с.

*Башенина Н. В.* Внутренние органы и их пропорции // Европейская рыжая полевка. М.: Наука, 1981. С. 98–117.

*Бойкова Ф. И., Бойков В. Н.* Динамика изменений веса тела и основных морфофизиологических показателей у красной полевки в осенне-зимний период в Субарктике // Экология. 1972. № 2. С. 44–51.

*Большаков В. Н.* Материалы по сравнительному изучению близких видов полевки // Материалы по сравнительному изучению географической изменчивости интерьерных признаков. Тр. Ин-та биологии УФ АН СССР. Свердловск, 1965. Вып. 38. С. 53–60.

*Большаков В. Н.* О путях приспособления мелких млекопитающих к горным условиям // Бюл. МОИП. Отдел. биол. 1967. Т. 22, вып. 5. С. 151–157.

*Большаков В. Н.* Экологическая обусловленность некоторых интерьерных признаков мелких млекопитающих гор в связи с характером питания // Экология. 1970. № 6. С. 70–79.

*Большаков В. Н., Васильев А. Г.* Пространственная структура и изменчивость популяций рыжей полевки на южной границе ареала // Популяционная изменчивость животных. Свердловск: УНЦ СССР, 1975. С. 3–31.

*Варшавский А. А.* К изучению географической изменчивости интерьерных признаков грызунов // Грызуны: Матер. V Всесоюзн. совещ. М., 1980. С. 52–53.

*Голикова В. Л.* Популяционная изменчивость рыжей полевки в степном и лесостепном Поволжье // Вопросы физиологической и популяционной экологии. Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1970. Вып. 1. С. 112–115.

*Евдокимов Н. Г.* Исследования механизмов восстановления численности искусственно разреженной популяции грызунов лесного биоценоза // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 84–95.

*Ивантер Э. В.* Морфофизиологические особенности обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus* L.) в свете ее сезонной и возрастной экологии // Вопросы экологии животных. Петрозаводск: Карел. кн. изд-во, 1974. С. 36–94.

*Ивантер Э. В.* Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 247 с.

*Ивантер Э. В.* Питание и некоторые морфофизиологические особенности мышевидных грызунов Карелии // Экология птиц и млекопитающих Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1976. С. 68–95.

*Ивантер Э. В.* Возрастная структура популяций грызунов и ее адаптивное значение (на примере рыжей полевки Карелии) // Фауна и экология птиц и млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Петрозаводск: Карел. фил. АН СССР, 1978. С. 93–119.

*Ивантер Э. В.* Основы практической биометрии. Петрозаводск: Карелия, 1979. 94 с.

*Ивантер Э. В.* Очерки популяционной экологии мелких млекопитающих на северной периферии ареала. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2018. 770 с.

*Ивантер Э. В., Коросов А. В.* Основы биометрии. Учебное пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 1992. 168 с.

*Ивантер Э. В., Коросов А. В.* Введение в количественную биологию: учебное пособие. 3-е изд., испр. и доп. Петрозаводск: ПетрГУ, 2003.

*Ивантер Э. В., Коросов А. В.* Введение в количественную биологию. 3-е изд., испр. и доп. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 296 с.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Колода Н. И. Явление Денеля у землероек Карелии // Научная конференция биологов Карелии, посвященная 50-летию образования СССР: тезисы докладов. Петрозаводск, 1972. С. 182–183.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука, 1985. 318 с.

Ильенко А. И., Зубчанинова Е. В. Круглогодичные наблюдения за мечеными рыжими полевками и лесными мышами в Подмоскowie // Зоологический журнал. 1963. Т. 42, вып. 4. С. 609–617.

Крыльцов А. И. Изменение веса степных пеструшек в зависимости от их пола и возраста // Зоологический журнал. 1957. Т. 36, вып. 8. С. 1239–1250.

Малахов В. В. Эволюционная морфология в России оживает. Размышления после конференции // Природа. 2007. № 8. С. 11–17.

Маринина Л. С. Зависимость между размерами тела и относительным весом сердца у хомякообразных и тушканчиков // Экология. 1976. № 6. С. 91–92.

Машковцев А. А. Влияние горного климата на конституцию млекопитающих // Тр. Лаб. эвол. морфол. М., 1935. Т. 2, вып. 3. С. 5–30.

Межжерин В. А. Энергетический оптимум и оптимальные размеры тела животных // Оптимальная плотность и оптимальная структура популяции животных. Свердловск, 1968. С. 108–109.

Межжерин В. А., Мельникова Г. Л. Адаптивное значение сезонных изменений некоторых морфофизиологических показателей землероек-бурозубок // Acta Theriol. 1966. Vol. 11, no. 25. P. 503–521.

Овчинникова Н. А. Экспериментальные исследования биологических особенностей некоторых видов серых полевок и их гибридов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1970. 23 с.

Оленев В. Г. Сезонные изменения некоторых морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1964. 26 с.

Оленев В. Г., Покровский А. В., Оленев Г. В. Особенности зимующих генераций мелких грызунов // Популяционная экология и изменчивость животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 48–53.

Оленев В. Г., Покровский А. В., Оленев Г. В. Анализ особенностей зимующих генераций мышевидных грызунов // Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980. С. 64–69.

Пантелеев А. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. М.: Наука, 1983. 271 с.

Пантелеев П. А., Терехина А. Н. Зимняя регрессия массы тела у грызунов как адаптивное явление // Адаптация животных к зимним условиям. М.: Наука, 1980. С. 75–83.

Покровский А. В. Некоторые вопросы экспериментальной экологии полевок: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1963. 18 с.

Покровский А. В. Сезонные колебания веса тела у полевок // Тр. Ин-та биол. УФ АН СССР. 1966. Т. 51. С. 95–106.

Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальные исследования сезонных изменений веса тела, роста и развития горных полевок (*Clethrionomys, Alticola*) // Acta Theriol. 1969. Vol. 14. P. 11–21.

Покровский А. В., Большаков В. Н. Экспериментальная экология полевок. М.: Наука, 1979. 147 с.

Садиков О. Ф. Экологические особенности полевок рода *Clethrionomys* Ирмельского горного массива // Внутри- и межпопуляционная изменчивость млекопитающих на Урале. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. С. 65–81.

Слоним А. Д. Основы общей экологической физиологии млекопитающих. М.; Л.: АН СССР, 1961. 432 с.

Слоним А. Д. Частная экологическая физиология млекопитающих. М.; Л.: АН СССР, 1962. 498 с.

Шварц С. С. Опыт экологического анализа некоторых морфофизиологических признаков наземных позвоночных: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1953. 35 с.

Шварц С. С. К вопросу о развитии интерьерных признаков у позвоночных животных // Зоологический журнал. 1956. Т. 35, вып. 6. С. 804–819.

Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных // Зоологический журнал. 1958. Т. 37, вып. 2. С. 161–173.

Шварц С. С. О некоторых путях приспособления млекопитающих (преимущественно *Micromammalia*) к условиям существования в Субарктике // Материалы по фауне Приобского Севера и ее использованию. Тюмень: Тюменск. кн. изд-во, 1959. С. 177–219.

Шварц С. С. Некоторые закономерности экологической обусловленности интерьерных особенностей наземных позвоночных животных // Проблемы флоры и фауны Урала. Свердловск: УФ АН СССР, 1960. С. 113–177.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск: УФ АН СССР, 1968. 387 с.

Яблоков А. В. Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. 363 с.

Яскин В. А., Лобанова Н. А. Сезонные изменения головного мозга и основных морфофизиологических показателей у рыжей полевки // Популяционные механизмы динамики численности животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 33–48.

Becker K. Geschlechtsunterschiede am Becken von Mäusen (*Murinae*) und Wühlmäusen (*Microtinae*) // Zool. Jahrb. Abt. 3. 1954. Bd. 82, no. 5. S. 285–548.

Chitty D. Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at lake Vyrnwy Montgomeryshire in 1936–39 // Phil. Trans. Roy Soc. London. 1952. Vol. 13, no. 236. P. 505–552. doi: 10.1098/rstb.1952.0009

Fedyk A. Seasonal changes in the water content and level in the bank vole against the background of other gross body components // Acta Theriol. 1977. Vol. 22, no. 26. P. 355–363.

Haitlinger R. Morphological analysis of the Wrocław population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Acta Theriol. 1965. Vol. 10, no. 18. P. 243–272. doi: 10.4098/AT.ARCH.65-24

Hesse R. Des Herzgewicht der Wirbeltier // Zool. Jahrb. Abt. I. 1921. Bd. 38, H. 3. S. 243–364.

Hesse R. Tiergeographie auf ecologischer Gerundlage. Jena, 1924. 613 s.

Kaikusalo A. Population turnover and wintering of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreb.), in southern and central Finland // Ann. Zool. Fenn. 1972. Vol. 9, no. 4. P. 219–224.

Morrison P. R. Adaptation of small mammals to the arctic // Fed. Proc. 1964. Vol. 23, no. 6. P. 1202–1206.

Reichstein H. Beiträge zur Biologie eines Steppennagers, *Microtus* (*Phaeomys*) *brandti* (Radde, 1861) // Zeitschrift für Säugetierkunde. Bd. 27, H. 3. 1962. S. 146–163.

Reichstein H. Untersuchungen zum Körperwachstum und zum Reproduktionspotenzial der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall., 1779) // Z. wiss. Zool. 1964. Bd. 170, H. 1-2. S. 112–222.

Rensch B. Organproportionen und Körpergröße bei Vögeln und Säugetieren // Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol. 1948. Bd. 61, H. 4. S. 337–412.

Rensch J., Rensch B. Relative Organmasse bei tropischen Warmblutern // Zool. Anz. 1956. Bd. 156. P. 5–6.

Sakai A. Dobutsugakuzasshi // Zool. Mag. 1976. Vol. 85, no. 2. P. 118–125.

Sawicka-Kapusta K. Changes in the gross body composition and energy value of the bank voles during their postnatal development // Acta Theriol. 1974. Vol. 19, no. 3. P. 27–54.

Velten C. Altes und Neuts über die Lebensweisen der Rotelmaus // Aus Heimat, Berlin. 1954. Bd. 62, H. 5-6. S. 75–86.

Wasilewski W. Badania i morfologia *Clethrionomys glareolus* Schr. // Ann. Univ. M. Curie-Sklod., Sect. C. 1952. Vol. 7, no. 3. P. 119–211.

Wasilewski W. Untersuchungen über die morphologische Veränderlichkeit der Erdmaus (*Microtus agrestis* L.) // Ann. Univ. M. Curie-Sklod., Sect. C. 1956a. Vol. 9, no. 6. P. 261–305.

Wasilewski W. Untersuchungen über die Veränderlichkeit des *Microtus oeconomus* Bialowieza – Nationalpark // Ann. Univ. M. Curie-Sklod., Sect. C. 1956b. Vol. 9, no. 6. P. 355–386.

Zejda J. Differential growth of three cohorts of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. 1780 // Zool. Listy. 1971. Vol. 20, no. 3. P. 229–245.

## References

Bashenina N. V. Interior indicators of small rodents and their relationship with the level of energy metabolism. *Uch. zap. Permsk. ped. in-ta = Proceedings Perm Pedagogical Institute*. 1969;79:75–116. (In Russ.)

Bashenina N. V. Ways of adaptation of mouse-like rodents. Moscow: Nauka; 1977. 355 p. (In Russ.)

Bashenina N. V. Internal organs and their proportions. *Evropeiskaya ryzhaya polevka = European bank vole*. Moscow: Nauka; 1981. P. 98–117. (In Russ.)

Becker K. Geschlechtsunterschiede am Becken von Mäusen (*Murinae*) und Wühlmäusen (*Microtinae*). *Zool. Jahrb. Abt. 3*. 1954;82(5):285–548.

Boikova F. I., Boikov V. N. Dynamics of changes in body weight and main morphophysiological parameters

in the northern red-backed vole during the autumn-winter period in the Subarctic. *Ekologiya = Ecology*. 1972;2:44–51. (In Russ.)

Bol'shakov V. N. Materials on the comparative study of closely related species of voles. *Materialy po sravnitel'nomu izucheniyu geograficheskoi izmenchivosti inter'ernykh priznakov. Tr. In-ta biologii UF AN SSSR = Materials on the comparative study of geographical variation of interior characteristics. Proceed. Institute Biol. UB AS USSR*. 1965;38:53–60. (In Russ.)

Bol'shakov V. N. On the ways of adaptation of small mammals to mountain conditions. *Byul. MOIP. Otdel. biol. = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series*. 1967;22(5):151–157. (In Russ.)

Bol'shakov V. N. Ecological dependence of some interior characteristics of small mountain mammals in connection with the nature of feeding. *Ekologiya = Ecology*. 1970;6:70–79. (In Russ.)

Bol'shakov V. N., Vasil'ev A. G. Spatial structure and variation of bank vole populations at the southern boundary of the range. *Populyatsionnaya izmenchivost' zhivotnykh = Population variation of animals*. Sverdlovsk: UNTs SSSR; 1975. P. 3–37. (In Russ.)

Chitty D. Mortality among voles (*Microtus agrestis*) at lake Vynwy Montgomeryshire in 1936–39. *Phil. Trans. Roy Soc. London*. 1952;13(236):505–552. doi: 10.1098/rstb.1952.0009

Evdokimov N. G. Research on mechanisms of restoring the number of an artificially sparse population of rodents in a forest biocenosis. *Populyatsionnaya ekologiya i izmenchivost' zhivotnykh = Population ecology and variability of animals*. Sverdlovsk: UNTs AN SSSR; 1979. P. 84–95. (In Russ.)

Fedyk A. Seasonal changes in the water content and level in the bank vole against the background of other gross body components. *Acta Theriol*. 1977;22(26):355–363.

Golikova V. L. Population variation of the bank vole in the steppe and forest-steppe Volga region. *Voprosy fiziologicheskoi i populyatsionnoi ekologii = Issues of physiological and population ecology*. Saratov: Izd-vo Sarat. un-ta; 1970. Iss. 1. P. 112–115. (In Russ.)

Haitlinger R. Morphological analysis of the Wrocław population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriol*. 1965;10(18):243–272. doi: 10.4098/AT.ARCH.65-24

Hesse R. Des Herzgewicht der Wirbeltier. *Zool. Jahrb. Abt. I*. 1921;38(3):243–364.

Hesse R. Tiergeographie auf ecologischer Gerundlage. Jena; 1924. 613 p.

Il'enko A. I., Zubchaninova E. V. All-year observations of the tagged bank voles and wood mice in the Moscow Region. *Zool. Zh*. 1963;42(4):609–617. (In Russ.)

Ivanter E. V. Morphophysiological features of the common shrew (*Sorex araneus* L.) in the light of its seasonal and age-related ecology. *Voprosy ekologii zhivotnykh = Issues of animal ecology*. Petrozavodsk: Karel. kn. izd-vo; 1974. P. 36–94. (In Russ.)

Ivanter E. V. Population ecology of small mammals in the taiga of the North-West of the USSR. Leningrad: Nauka; 1975. 247 p. (In Russ.)

Ivanter E. V. Nutrition and some morphophysiological features of mouse-like rodents of Karelia.

*Ekologiya ptits i mlekopitayushchikh Severo-Zapada SSSR = Ecology of birds and mammals of the North-West of the USSR*. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1976. P. 68–95. (In Russ.)

Ivanter E. V. Age structure of rodent populations and its adaptive significance (on the example of the bank vole in Karelia). *Fauna i ekologiya ptits i mlekopitayushchikh taezhnogo Severo-Zapada SSSR = Fauna and ecology of birds and mammals of the taiga in the North-West of the USSR*. Petrozavodsk: Karel. fil. AN SSSR; 1978. P. 93–119. (In Russ.)

Ivanter E. V. Fundamentals of practical biometrics. Petrozavodsk: Kareliya; 1979. 94 p. (In Russ.)

Ivanter E. V. Outlines of the population ecology of small mammals on the northern periphery of the range. Moscow: KMK; 2018. 770 p. (In Russ.)

Ivanter E. V., Korosov A. V. Fundamentals of biometrics. A study guide. Petrozavodsk: PetrGU; 1992. 168 p. (In Russ.)

Ivanter E. V., Korosov A. V. An introduction to quantitative biology: A study guide. 3<sup>rd</sup> ed. revised and enlarged. Petrozavodsk: PetrGU; 2003. (In Russ.)

Ivanter E. V., Korosov A. V. Introduction to quantitative biology. 3<sup>rd</sup> ed. revised and enlarged. Petrozavodsk: PetrGU; 2014. 296 p. (In Russ.)

Ivanter E. V., Ivanter T. V., Koloda N. I. Dehnel's phenomenon in shrews of Karelia. *Nauchnaya konferentsiya biologov Karelii, posvyashchennaya 50-letiyu obrazovaniya SSSR: tezisy dokladov = Scientific conference of biologists of Karelia, dedicated to the 50<sup>th</sup> anniversary of the formation of the USSR: Proceedings*. Petrozavodsk; 1972. P. 182–183. (In Russ.)

Ivanter E. V., Ivanter T. V., Tumanov I. L. Adaptive features of small mammals. Ecological-morphological and physiological aspects. Leningrad: Nauka; 1985. 318 p. (In Russ.)

Kaikusalo A. Population turnover and wintering of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* (Schreb.), in southern and central Finland. *Ann. Zool. Fenn.* 1972;9(4):219–224.

Kryl'tsov A. I. Changes in the weight of the steppe vole depending on their sex and age. *Zool. Zh.* 1957;36(8):1239–1250. (In Russ.)

Malakhov V. V. Evolutionary morphology is coming to life in Russia. Reflections after a conference. *Priroda = Nature*. 2007;8:11–17. (In Russ.)

Marinina L. S. Relationship between body size and relative heart weight in hamsters and jerboas. *Ekologiya = Ecology*. 1976;6:91–92. (In Russ.)

Mashkovtsev A. A. The influence of mountain climate on the constitution of mammals. *Tr. Lab. evol. morfol. = Proceedings Lab. Evolutionary Morphology*. 1935;2(3):5–30. (In Russ.)

Mezhzherin V. A. Energy optimum and optimal body size of animals. *Optimal'naya plotnost' i optimal'naya struktura populyatsii zhivotnykh = Optimal density and optimal structure of animal populations*. Sverdlovsk; 1968. P. 108–109. (In Russ.)

Mezhzherin V. A., Mel'nikova G. L. Adaptive significance of seasonal changes in some morphophysiological parameters of shrews. *Acta Theriol.* 1966;11(25):503–521. (In Russ.)

Morrison P. R. Adaptation of small mammals to the arctic. *Fed. Proc.* 1964;23(6):1202–1206.

Olenev V. G. Seasonal changes in some morphophysiological characteristics of rodents in connection with the dynamics of the age structure of populations: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Sverdlovsk; 1964. 26 p. (In Russ.)

Olenev V. G., Pokrovskii A. V., Olenev G. V. Features of wintering generations of small rodents. *Populyatsionnaya ekologiya i izmenchivost' zhivotnykh = Population ecology and variability of animals*. Sverdlovsk: UNTs AN SSSR; 1979. P. 48–53. (In Russ.)

Olenev V. G., Pokrovskii A. V., Olenev G. V. Analysis of the features of wintering generations of mouse-like rodents. *Adaptatsiya zhivotnykh k zimnim usloviyam = Adaptation of animals to winter conditions*. Moscow: Nauka; 1980. P. 64–69. (In Russ.)

Ovchinnikova N. A. Experimental studies of the biological features of some species of gray voles and their hybrids: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Sverdlovsk; 1970. 23 p. (In Russ.)

Panteleev A. A. Bioenergy of small mammals. Moscow: Nauka; 1983. 271 p. (In Russ.)

Panteleev P. A., Terekhina A. N. Winter regression of body weight in rodents as an adaptive phenomenon. *Adaptatsiya zhivotnykh k zimnim usloviyam = Adaptation of animals to winter conditions*. Moscow: Nauka; 1980. P. 75–83. (In Russ.)

Pokrovskii A. V. Some issues of experimental ecology of voles: Summary of PhD (Cand. of Biol.) thesis. Sverdlovsk; 1963. 18 p. (In Russ.)

Pokrovskii A. V. Seasonal variations in body weight in voles. *Tr. In-ta biol. UF AN SSSR = Proceed. Institute Biol. UB AS USSR*. 1966;51:95–106. (In Russ.)

Pokrovskii A. V., Bol'shakov V. N. Experimental studies of seasonal changes in body weight, growth, and development of mountain voles (*Clethrionomys, Alticola*). *Acta Theriol.* 1969;14:11–21. (In Russ.)

Pokrovskii A. V., Bol'shakov V. N. Experimental ecology of voles. Moscow: Nauka; 1979. 147 p. (In Russ.)

Reichstein H. Beiträge zur Biologie eines Steppennagers, *Microtus (Phaeomys) brandti* (Radde, 1861). *Zeitschrift für Säugetierkunde*. 1962;27(3):146–163.

Reichstein H. Untersuchungen zum Körperwachstum und zum Reproduktionspotential der Feldmaus, *Microtus arvalis* (Pall., 1779). *Z. wiss. Zool.* 1964;170(1-2):112–222.

Rensch B. Organproportionen und Körpergröße bei Vögeln und Säugetieren. *Zool. Jb., Abt. allg. Zool. u. Physiol.* 1948;61(4):337–412.

Rensch J., Rensch B. Relative Organmasse bei tropischen Warmblutern. *Zool. Anz.* 1956;156:5–6.

Sadykov O. F. Ecological features of voles of the genus *Clethrionomys* of the Iremel mountain range. *Vnutri-i mezhpopyatsionnaya izmenchivost' mlekopitayushchikh na Urale = Intra- and interpopulation variability of mammals in the Urals*. Sverdlovsk: UNTs AN SSSR; 1980. P. 65–81. (In Russ.)

Sakai A. Dobutsugakuzasshi. *Zool. Mag.* 1976;85(2): 118–125.

Sawicka-Kapusta K. Changes in the gross body composition and energy value of the bank voles during their postnatal development. *Acta Theriol.* 1974;19(3):27–54.

Shvarts S. S. Experience in ecological analysis of some morphophysiological characteristics of terrestrial vertebrates: Summary of DSc (Dr. of Biol.) thesis. Moscow; 1953. 35 p. (In Russ.)

Shvarts S. S. On the issue of the interior characteristics development in vertebrates. *Zool. Zh.* 1956;35(6): 804–819. (In Russ.)

Shvarts S. S. A method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates. *Zool. Zh.* 1958;37(2):161–173. (In Russ.)

Shvarts S. S. On some ways of adaptation of mammals (mainly Micromammalia) to living conditions in the Subarctic. *Materialy po faune Priobskogo Severa i ee ispol'zovaniyu = Materials on the fauna of the Ob North and its use.* Tyumen': Tyumensk. kn. izd-vo; 1959. P. 177–219. (In Russ.)

Shvarts S. S. Some patterns of ecological dependence of the interior characteristics of terrestrial vertebrates. *Problemy flory i fauny Urala = Problems of flora and fauna of the Urals.* Sverdlovsk: UF AN SSSR; 1960. P. 113–177. (In Russ.)

Shvarts S. S., Smirnov V. S., Dobrinskii L. N. A method of morphophysiological indicators in the ecology of terrestrial vertebrates. Sverdlovsk: UF AN SSSR; 1968. 387 p. (In Russ.)

Slonim A. D. Fundamentals of general ecological physiology of mammals. Moscow; Leningrad: AN SSSR; 1961. 432 p. (In Russ.)

Slonim A. D. Particular ecological physiology of mammals. Moscow; Leningrad: AN SSSR; 1962. 498 p. (In Russ.)

Varshavskii A. A. On the study of geographical variability of interior characteristics of rodents. *Gryzunny: Mater. V Vsesoyuzn. Soveshch. = Rodents: Proceed. V All-Union meeting.* Moscow; 1980. P. 52–53. (In Russ.)

Velten C. Altes und Neutsuber die Lebensweisen der Rotelmaus. *Aus Heimat, Berlin.* 1954;62(5-6): 75–86.

Wasilewski W. Badania and morphologia *Clethrionomys glareolus* Schr. *Ann. Univ. M. Curie-Sklod., Sect. C.* 1952;7(3):119–211.

Wasilewski W. Untersuchungenuber die morphologische Veranderlichkeit der Erdmaus (*Microtus agrestis* L.). *Ann. Univ. M. Curie-Sklod., Sect. C.* 1956;9(6):261–305.

Wasilewski W. Untersuchungenuber die Veranderlichkeit des *Microtus oeconomus* Bialowieza – National park. *Ann. Univ. M. Curie-Sklod., Sect. C.* 1956;9(6):355–386.

Yablokov A. V. Mammal variation. Moscow: Nauka; 1966. 363 p. (In Russ.)

Yaskin V. A., Lobanova N. A. Seasonal changes in the brain and main morphophysiological parameters in the bank vole *Populyatsionnye mekhanizmy dinamiki chislennosti zivotnykh = Population mechanisms of animal population dynamics.* Sverdlovsk: UNTS AN SSSR; 1979. P. 33–48. (In Russ.)

Zejda J. Differential growth of three cohorts of the bank vole, *Clethrionomys glareolus* Schreb. 1780. *Zoologické Listy = Folia Zoologica.* 1971;20(3): 229–245.

Поступила в редакцию / received: 26.12.2022; принята к публикации / accepted: 23.10.2023.  
Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов / The author declares no conflict of interest.

## СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

### Ивантер Эрнест Викторович

чл.-корр. РАН, д-р биол. наук, профессор,  
главный научный сотрудник лаборатории  
экологического мониторинга и моделирования

e-mail: [Ivanter@petsu.ru](mailto:Ivanter@petsu.ru)

## CONTRIBUTOR:

### Ivanter, Ernest

RAS Corr. Academician, Dr. Sci. (Biol.), Professor,  
Chief Researcher