

УДК 591 525

АНАЛИЗ МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ И ИХ ДИНАМИКИ НА ПРОТЯЖЕНИИ ЖИЗНЕННОГО ЦИКЛА РЫЖЕЙ ПОЛЕВКИ *MYODES (CLETHRIONOMYS) GLAREOLUS* SCHR. СООБЩЕНИЕ II. ИНДЕКСЫ ПОЧЕК, СЕЛЕЗЕНКИ, НАДПОЧЕЧНИКОВ, ТИМУСА, ДЛИНЫ КИШЕЧНИКА

Э. В. Ивантер

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

Установлено, что почки более, чем какие-либо другие внутренние органы полевок, чувствительны к изменению обмена веществ и все условия, вызывающие интенсификацию метаболизма, сопровождаются увеличением индекса почек. В этой связи данный признак можно рассматривать в качестве адекватного показателя масштаба обмена веществ и использовать как своеобразный индикатор уровня популяционной напряженности метаболических процессов. Индекс же селезенки может считаться специфическим показателем физиологического состояния организма, связанного с участием органа в кровообразовании (эритропоэзе), ряде специфических биохимических процессов (связанных с обменом жирных кислот и частично аминокислот), а также с тем, что она выполняет защитную роль и является депо крови. Отсюда прямая зависимость индекса селезенки от интенсивности обмена веществ организма. Выявлена достоверная прямая связь между размерами надпочечников и интенсивностью их гормональной деятельности. При этом любые условия, требующие резкой интенсификации обмена в ответ на самые различные раздражители (стресс-факторы), вызывают гиперфункцию надпочечников и в конце концов могут приводить к адаптивному стресс-синдрому – гормональному истощению, ослаблению и гибели животного. С этих позиций величину надпочечников можно использовать в качестве индикатора степени напряженности организма, вызванной как социальными факторами и плотностью популяции, так и условиями внешней среды. Существование прямой зависимости между размерами тимуса и жизнеспособностью молодых животных и специфический ход сезонно-возрастной динамики размеров этого органа позволяет связывать его роль со стимуляцией энергетических процессов в растущем организме и считать объективным показателем биологического возраста полевок. В свою очередь, длина кишечника и его отделов служит индикатором пищевых потребностей и особенностей питания животных. Анализ сезонно-возрастных изменений веса изученных внутренних органов рыжей полевки позволяет выделить в постнатальном периоде ее полного жизненного цикла шесть достаточно четко выраженных фаз, характеризующихся своеобразным «поведением» основных морфофизиологических показателей, специфическим уровнем обменных процессов и особенностями сезонной экологии отдельных внутривидовых групп животных.

Ключевые слова: популяция; морфофизиологические индикаторы; адаптивные реакции; рост и развитие; метаболизм; индексы органов; эколого-физиологические фазы

Для цитирования: Ивантер Э. В. Анализ морфофизиологических показателей и их динамики на протяжении жизненного цикла рыжей полевки *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schr. Сообщение II. Индексы почек, селезенки, надпочечников, тимуса, длины кишечника // Труды Карельского научного центра РАН. 2023. № 7. С. 22–41. doi: 10.17076/eb1776

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 II. INDICES OF KIDNEYS, SPLEEN, ADRENAL GLANDS, THYMUS, INTESTINAL LENGTH

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

The analysis of long-term research data shows that kidneys are most sensitive among all organs to changes in metabolism and that any circumstances causing a metabolic intensification are accompanied by a rise in the kidney index. In effect, this trait can be regarded as an adequate indicator of the scale of metabolism and be used as a kind of indicator of the population's metabolic intensity level. The spleen index can be considered a specific indicator of the physiological condition of the organism since this organ is involved in red blood cell production and in specific biochemical processes associated with the metabolism of fatty acid and certain amino acids. The spleen also plays an important protective role and acts as a blood depot and as a blood filter. Hence the direct dependence of the spleen index on the body's metabolic rate. A reliable direct relationship was detected between the size of adrenal glands and the rate of their hormonal activity. Any circumstances that require a sharp intensification of the metabolism in response to all sorts of stimuli (stress factors) induce adrenal gland hyperfunction and may ultimately lead to a stress adaptation syndrome – hormonal exhaustion, weakening, and even death of the animal. In view of this, the size of adrenal glands can be used as an indicator of the level of stress in the organism, caused by social factors, population density, or environmental conditions. The fact that there is a direct correlation between thymus size and the viability of young animals, as well as the specific seasonal and age-related patterns in thymus size are reasons to associate its role with the stimulation of energy processes in a growing organism and to regard it as an objective indicator of the biological age of voles. The length of the intestine and its segments serves as an indicator of the nutritional demands and dietary characteristics of the animals. Based on the analysis of seasonal and age-related changes in the weight of the internal organs of *Myodes glareolus*, six distinct phases can be distinguished in the postnatal period of its life cycle. These phases differ in the "behavior" of the main morphophysiological indices, the level of metabolic processes, and the seasonal ecology of individual intra-population groups of animals.

Keywords: population; morphophysiological indicators; adaptive responses; growth and development; metabolism; organ indices; eco-physiological phases

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 II. Indices of kidneys, spleen, adrenal glands, thymus, intestinal length. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS*. 2023. No. 7. P. 22–41. doi: 10.17076/eb1776

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

Введение

Выявление общих тенденций и закономерностей приспособления животных к условиям существования – одна из важнейших и вместе с тем недостаточно разработанных проблем современной биологии. При этом одним из наиболее эффективных и проверенных путей ее решения вот уже не один десяток лет успешно служит предложенный академиком С. С. Шварцем метод морфофизиологических индикаторов. Однако реальные результаты его применения всецело зависят как от опыта его использования в практике полевой зооэкологии, так и от умелой и адекватной экологической интерпретации получаемых данных. Все это в полной мере относится и к предмету нашего рассмотрения – морфофизиологическим особенностям обитающей близ северных границ распространения европейской рыжей полевки – *Myodes (Clethrionomys) glareolus* Schreb. Настоящее сообщение служит естественным продолжением работы [Ивантер, 2023] и посвящено экологическому анализу таких морфофизиологических показателей рыжей полевки, как индексы почек, селезенки, надпочечников, тимуса и длины кишечника.

Результаты и обсуждение

Почки. По индексу почек рыжая полевка занимает в ряду изученных грызунов второе место (после лесной мышовки), принадлежащее ей и по размерам тела. Это соответствует правилу обратной зависимости данного интерьерного показателя от величины животного [Welcker, Brandt, 1903; Rensh, 1948; Шварц, 1960; Башенина, 1969] и характеризует рассматриваемый вид как один из наиболее подвижных и отличающихся высокой интенсивностью обменных процессов.

Размеры почек считаются хорошим показателем масштаба обмена веществ [Warburton, 1955] и используются поэтому в качестве своеобразного индикатора уровня популяционной напряженности метаболизма [Оленев, 1964; Шварц и др., 1968; Чернявский, Ткачев, 1982]. При сопоставлении по этому признаку весенних и осенних генераций полевок указанная закономерность достаточно хорошо вырисовывается: относительная масса почек у зверьков ранних выводков, обладающих в связи с быстрым ростом и развитием более высоким уровнем метаболизма, во все летние месяцы превышает соответствующие показатели у полевок позднего рождения (табл.; рис. 1). Разница

достигает 1,5–2,1 %, что составляет 9,7–12,8 % от средних величин. Это подтверждает отмеченную С. С. Шварцем [1960] прямую зависимость между размерами почек и интенсивностью роста животного.

Что же касается конкретного хода сезонно-возрастных изменений абсолютной и относительной массы почек, то у полевок ранних генераций он также достаточно специфичен. Если у прибылых ранних выводков после небольшого июльского подъема наблюдается неуклонное снижение абсолютных и относительных показателей, особенно резкое в осенние месяцы (очевидно, это связано с процессами раннего старения), то у медленно развивающихся летне-осенних поколений индекс и общая масса почек стабилизируются или демонстрируют неопределенные колебания, отражающие взаимную асинхронность процессов роста органа и массы тела.

В первые месяцы жизни у полевок позднего рождения наблюдается непрерывное уменьшение индекса почек, отражающее обратную зависимость размеров органа от массы тела. У самцов этот показатель падает с 16,4 % в июне до 13,9 % в октябре (на 15,2 % относительно исходных цифр), у самок – с 17,0 до 14,8 % (на 12,9 %). В дальнейшем в середине осени происходит некоторое повышение абсолютных и относительных размеров почек, а во второй половине зимы и в начале весны – снижение. У самцов ноябрьский подъем составил по отношению к октябрьскому минимуму 16,4 % по абсолютным и 29,5 % по относительным величинам, у самок – 8,5 и 4,1 %; мартовское падение имеет несколько меньшую амплитуду – 16,7 и 6,3 % у самцов и 7,2 и 3,3 % у самок. Ранневесеннее (мартовское) уменьшение массы и индекса почек у рыжих полевок Урала, связанное с соответствующим снижением уровня обмена веществ у животных в этот период, отмечено В. Г. Оленевым [1964] и позднее подтверждено В. А. Яскиным и Н. А. Лобановой [1979]. В марте полевки имеют наименьший индекс почек (14,4 % у самцов и 14,6 % у самок), в апреле он заметно увеличивается и достигает максимума в июне – 17,8 %. Последнее объясняется активным участием зверьков в размножении, требующем интенсификации обмена веществ и вызывающем увеличение размеров почек. И хотя по индексу органа это прослеживается лишь у самцов, раннелетнее увеличение размеров почек характерно и для самок. Только у них это явление затушевывается резким увеличением массы тела в связи с беременностью, отчего индекс, несмотря на рост абсолютных показателей, не только не возрастает, но даже падает.

Абсолютные и относительные весовые показатели почек, селезенки, надпочечников, тимуса и длины кишечника рыжей полевки разного времени рождения

Absolute and relative weight indicators of the kidneys, spleen, adrenal glands, thymus and the length of the intestines of bank voles of different birth time

Исследованная группа Studied group	Сезон Season	n	Абсолютный показатель, мг Absolute indicator, mg				Индекс, ‰ Index, ‰			
			lim	M + m	σ	C_v	lim	M + m	σ	C_v

**Почки
Kidneys**

Самцы Males Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	133	159–950	328,7 ± 7,5	86,5	26,3	10,3–60,0	17,8 ± 0,4	4,5	21,5
Поздние Late	Лето Summer	91	156–480	250,8 ± 5,1	49,1	19,6	12,5–24,0	16,0 ± 0,2	2,1	13,2
	Осень Autumn	57	171–334	245,2 ± 4,8	36,3	14,8	10,3–19,1	14,8 ± 0,3	2,0	13,9
	Зима Winter	6	177–363	243,2 ± 11,5	28,3	11,6	12,0–22,4	15,7 ± 0,6	1,4	8,9
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	25	255–422	364,6 ± 8,9	44,6	12,2	13,0–19,4	15,9 ± 0,3	1,3	8,4
	Лето Summer	72	153–500	380,9 ± 9,3	78,6	20,6	12,6–27,8	16,6 ± 0,3	2,3	14,1
	Осень Autumn	2	266–280	273,0	-	-	12,2–12,3	12,3	-	-
Самки Females Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	52	144–480	332,3 ± 8,5	60,9	18,3	8,9–23,0	16,3 ± 0,4	3,0	18,1
	Осень Autumn	4	272–506	354 ± 63,1	109,2	54,0	12,1–20,3	15,4 ± 2,2	3,8	15,4
Поздние Late	Лето Summer	79	103–391	248,2 ± 7,2	63,9	25,8	6,1–22,8	16,5 ± 0,4	3,3	20,0
	Осень Autumn	34	165–368	247,2 ± 7,1	43,1	17,4	10,9–24,4	15,4 ± 0,4	2,6	16,9
	Зима Winter	7	175–272	233,4 ± 14,8	39,1	16,7	12,2–20,0	15,3 ± 1,2	3,2	20,7
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	15	227–448	345,3 ± 12,3	47,7	13,9	11,7–18,8	15,5 ± 0,6	2,3	15,1
	Лето Summer	54	141–545	349,8 ± 11,6	85,4	21,9	9,5–20,2	14,4 ± 0,8	3,3	23,0
	Осень Autumn	3	339–392	357,0 ± 21,6	30,3	8,5	14,2–18,9	16,0 ± 1,8	2,5	15,8

**Селезенка
Spleen**

Самцы Males Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	135	5,5–950	129,1 ± 17,7	205,0	128,7	0,3–46,6	6,5 ± 0,7	8,4	129,6
Поздние Late	Лето Summer	92	41–600	76,9 ± 12,2	117,3	152,6	0,6–30,0	4,5 ± 0,6	5,8	129,0
	Осень Autumn	58	15–500	65,4 ± 10,8	82,0	125,4	1,1–27,3	3,8 ± 0,6	4,4	117,1
	Зима Winter	6	10–37	19,1 ± 1,1	2,6	13,6	0,6–2,3	1,2 ± 0,1	0,2	16,7

Продолжение табл.
Table (continued)

Исследованная группа Studied group	Сезон Season	n	Абсолютный показатель, мг Absolute indicator, mg				Индекс, ‰ Index, ‰			
			lim	M + m	σ	C_v	lim	M + m	σ	C_v
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	19	7,5–303	77,7 ± 15,5	67,5	86,9	0,4–14,6	3,2 ± 0,8	3,3	103,4
	Лето Summer	75	6,2–1470	182,3 ± 28,4	246,2	135,0	0,3–37,4	7,4 ± 1,0	8,8	119,1
	Осень Autumn	2	77; 348	212,5	-	-	3,4; 15,9	9,6	-	-
Самки Females Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	56	22–1000	148,8 ± 29,0	217,3	146,0	1,5–36,0	6,2 ± 1,0	7,8	125,4
	Осень Autumn	4	26–124	67,0 ± 24,9	43,1	64,3	1,4–5,0	2,9 ± 0,9	1,6	55,2
Поздние Late	Лето Summer	74	20–463	69,8 ± 9,3	80,2	114,9	1,5–27,9	4,5 ± 0,5	4,4	97,0
	Осень Autumn	38	14–144	42,4 ± 4,3	26,5	62,5	0,8–8,3	22,7 ± 0,3	1,7	62,9
	Зима Winter	8	9–39	22,9 ± 2,8	8,0	34,9	0,6–2,5	1,5 ± 0,2	0,5	31,3
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	11	13–258	87,8 ± 23,2	76,7	87,4	0,1–7,6	3,1 ± 0,6	2,1	68,3
	Лето Summer	54	39–900	131,6 ± 25,7	187,7	142,6	1,1–28,6	4,8 ± 0,8	6,0	124,6
	Осень Autumn	3	64–114	83,3 ± 19,0	26,9	32,3	2,3–4,8	3,7 ± 0,9	1,3	34,5
Надпочечники Adrenal glands										
Самцы Males Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	133	2–21	7,1 ± 0,2	2,9	40,5	6,1–0,9	0,38 ± 0,01	0,14	37,2
	Поздние Late	89	2–9	5,2 ± 0,2	1,8	34,9	0,1–0,7	0,31 ± 0,01	0,10	34,1
	Осень Autumn	58	3,12	6,0 ± 0,3	1,9	32,4	0,2–1,8	0,40 ± 0,02	0,22	55,3
	Зима Winter	6	2–6	4,6 ± 0,7	1,8	41,9	0,14–0,41	0,30 ± 0,05	0,14	46,7
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	25	4–12	8,2 ± 0,4	1,9	23,9	0,19–0,5	0,35 ± 0,02	0,08	24,9
	Лето Summer	75	3–40	9,2 ± 0,6	4,3	46,7	0,1–0,6	0,37 ± 0,02	0,17	45,4
	Осень Autumn	2	4; 5	4,5	-	-	0,18; 0,23	0,41	-	-
Самки Females Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	54	2,5–33	15,4 ± 0,7	5,0	32,5	0,21–7,4	0,86 ± 0,12	0,90	111,1
	Осень Autumn	4	9–12	10,5 ± 0,8	1,3	25,8	0,4–0,7	0,55 ± 0,07	0,13	23,6
Поздние Late	Лето Summer	78	2–25	6,9 ± 0,5	4,8	69,0	0,1–3,8	0,48 ± 0,05	0,43	89,6

Продолжение табл.
Table (continued)

Исследованная группа Studied group	Сезон Season	n	Абсолютный показатель, мг Absolute indicator, mg				Индекс, ‰ Index, ‰			
			lim	M + m	σ	C_v	lim	M + m	σ	C_v
	Осень Autumn	38	3–11	5,4 ± 0,2	1,5	27,9	0,16–0,5	0,33 ± 0,01	0,09	26,4
	Зима Winter	7	3–5	3,8 ± 0,2	0,6	15,8	0,18–0,3	0,26 ± 0,01	0,03	11,5
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	15	5–21	13,5 ± 1,0	3,9	25,8	0,3–0,92	0,58 ± 0,04	0,15	26,5
	Лето Summer	57	8–28	17,1 ± 0,7	5,2	30,5	0,2–1,34	0,65 ± 0,03	0,20	20,8
	Осень Autumn	3	8–9	8,7 ± 1,4	0,6	6,7	0,32–0,44	0,38 ± 0,04	0,06	15,8

**Тимус
Thymus**

Самцы Males Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	92	2–73	29,3 ± 1,6	15,2	51,7	0,2–3,7	1,7 ± 0,1	0,8	48,5
Поздние Late	Лето Summer	58	12–78	41,3 ± 1,9	14,3	34,7	0,6–5,1	2,7 ± 0,1	1,0	37,9
	Осень Autumn	52	5–90	28,0 ± 1,8	13,2	47,3	0,3–5,1	1,7 ± 0,1	0,4	47,4
	Зима Winter	3	3–7	44,7 ± 1,5	2,1	44,7	0,20,5	0,4 ± 0,1	0,2	42,5
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	4	1–13	6,4 ± 2,1	3,6	56,3	0,1–0,7	0,6 ± 0,2	0,3	43,5
	Лето Summer	40	0–11	2,9 ± 0,3	2,3	78,9	0,0–0,7	0,1 ± 0,01	0,1	100,0
Самки Females Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	45	3–90	20,8 ± 2,5	16,5	53,5	0,1–3,6	1,6 ± 0,1	0,9	57,4
Поздние Late	Лето Summer	54	3–81	44,5 ± 2,2	16,3	36,6	1,4–7,0	3,2 ± 0,1	1,0	31,1
	Осень Autumn	40	6–52	29,8 ± 1,4	8,7	29,1	0,3–3,4	1,9 ± 0,1	0,6	30,7
	Зима Winter	4	4–10	7,0 ± 1,7	2,9	42,1	0,3–0,7	0,5 ± 0,1	0,2	45,1
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	6	3–8	9,7 ± 1,6	3,5	36,1	0,1–0,8	0,6 ± 0,1	0,3	46,7
	Лето Summer	36	0–11	3,0 ± 0,4	2,2	72,7	0,0–0,8	0,1 ± 0,02	0,1	120,0

**Кишечник (общая длина в см)
Intestine (total length, cm)**

Самцы Males Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	96	52,5–109,0	74,8 ± 1,0	10,2	13,7	601–1166	845,5 ± 8,7	85,1	10,1
Поздние Late	Лето Summer	53	55,0–100,4	73,5 ± 1,4	10,6	14,4	638–1187	889,6 ± 17,2	125,2	14,2
	Осень Autumn	43	51,0–98,0	80,5 ± 1,4	9,4	11,7	611–1225	957,5 ± 19,3	126,7	13,2

Окончание табл.
Table (continued)

Исследованная группа Studied group	Сезон Season	n	Абсолютный показатель, мг Absolute indicator, mg				Индекс, ‰ Index, ‰			
			lim	M + m	σ	C_v	lim	M + m	σ	C_v
	Зима Winter	6	64,5–80,0	72,9 ± 1,7	4,1	5,6	780–989	863,8 ± 35,3	86,5	10,0
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	18	58,5–95,0	77,5 ± 3,4	14,3	18,4	626–1012	828,7 ± 32,4	127,5	16,6
	Лето Summer	41	49,5–128,0	79,5 ± 2,7	17,4	21,8	511–1287	837,6 ± 24,5	156,9	18,7
Самки Females Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	64	60,0–105,0	85,8 ± 1,2	10,0	11,7	659–1259	914,7 ± 14,3	114,4	12,5
Поздние Late	Лето Summer	54	44,0–96,7	71,6 ± 1,5	10,8	15,1	582–1231	916,7 ± 18,4	135,6	14,8
	Осень Autumn	31	61,4–94,0	79,1 ± 1,5	8,4	10,6	710–1195	970,7 ± 20,5	114,5	11,8
	Зима Winter	7	64,0–93,0	73,5 ± 3,7	9,8	13,3	764–1065	911,3 ± 31,9	84,2	9,2
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	6	46,0–94,5	70,7 ± 3,1	1,5	10,6	562–937	818,5 ± 36,8	88,5	10,8
	Лето Summer	19	60,0–101,0	87,9 ± 3,6	15,8	18,0	597–191	890,0 ± 52,3	228,0	25,6
Слепая кишка (общая длина в см) Cecum (total length, cm)										
Самцы Males Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	88	7,0–115,2	10,3 ± 0,2	1,9	18,7	9,1–20,3	13,7 ± 0,2	1,8	13,4
Поздние Late	Лето Summer	41	7,0–13,0	9,9 ± 0,2	1,5	14,8	9,7–18,3	13,6 ± 0,3	1,7	12,5
	Осень Autumn	30	8,0–16,0	10,8 ± 0,3	1,8	16,9	10,9–18,8	13,7 ± 0,3	1,6	11,6
	Зима Winter	3	8,0–9,5	8,8 ± 0,4	0,8	8,6	11,9–13,0	12,2 ± 0,4	0,6	4,9
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	10	8,0–12,0	10,1 ± 0,6	1,9	18,6	10,6–16,7	13,4 ± 0,6	1,9	14,2
	Лето Summer	22	7,1–16,0	12 ± 0,4	2,1	17,2	8,8–17,5	15,2 ± 0,4	2,1	13,5
Самки Females Прибылые Young										
Ранние Early	Лето Summer	38	7,0–13,0	11,5 ± 0,3	1,7	14,8	11,1–16,7	13,8 ± 0,3	1,8	12,9
Поздние Late	Лето Summer	30	6,0–14,5	9,7 ± 0,3	1,6	16,2	9,2–18,4	13,8 ± 0,4	2,0	14,5
	Осень Autumn	19	7,0–14,0	10,7 ± 0,5	2,0	18,6	10,1–17,7	13,5 ± 0,4	1,6	11,7
	Зима Winter	5	8,7–12,9	10,9 ± 0,9	2,2	20,2	12,3–17,7	14,6 ± 0,6	1,3	8,9
Зимовавшие Overwintered	Весна Spring	6	10,0–14,5	11,7 ± 0,7	1,6	13,7	10,0–14,5	16,5 ± 0,6	1,4	8,5
	Лето Summer	7	6,0–17,0	13,7 ± 1,4	3,7	29,3	10,0–16,8	14,9 ± 1,1	2,8	18,5

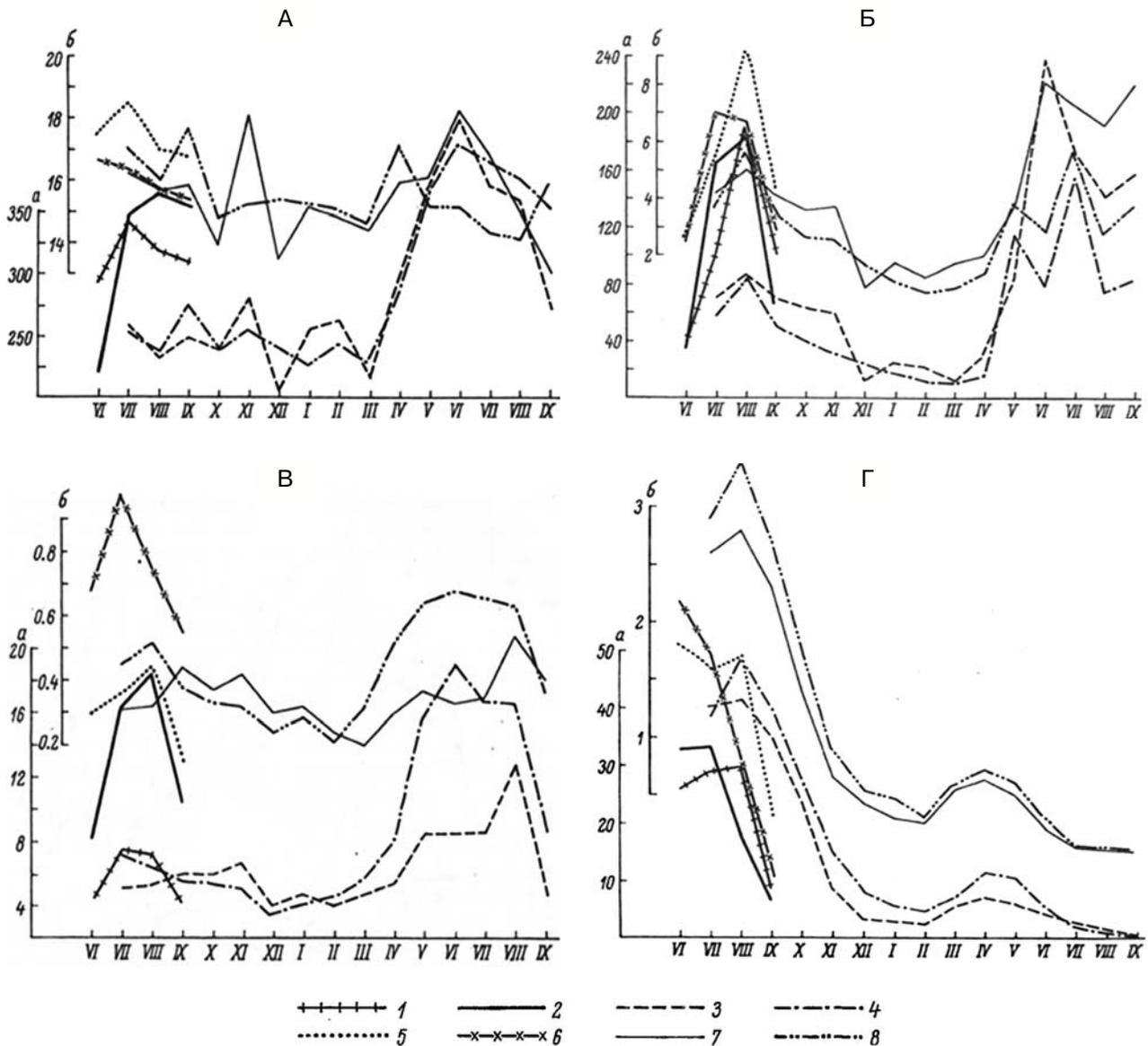


Рис. 1. Сезонно-возрастные изменения массы почек (А), селезенки (Б), надпочечников (В) и тимуса (Г) рыжих полевков разного времени рождения.

Здесь и на рис. 2 абсолютный показатель: 1, 2 – самцы и самки ранних выводков; 3, 4 – самцы и самки поздних выводков; относительный показатель (индекс): 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. 1. Seasonal and age-related changes in the mass of the kidneys (А), spleen (Б), adrenal glands (В) and thymus (Г) of bank voles of different birth time.

Here and in Fig. 2 the absolute indicator: 1, 2 – males and females of early broods; 3, 4 – males and females of late broods; relative indicator (index): 5, 6 – males and females of early broods, 7, 8 – late broods. X-axis – months; Y-axis – a – organ mass, mg; б – index, %

Начиная с конца июля регрессия массы почек наблюдается и у самцов, и в августе-сентябре все размножавшиеся полевки, независимо от пола и времени рождения, демонстрируют резкое снижение размеров органа, обусловленное процессами старения организма.

Половой диморфизм по абсолютной и относительной массе почек достаточно существен,

но характер отличий между самцами и самками в разных возрастных группах неодинаков (табл.; рис. 1). Так, у прибылых ранних выводков при довольно неопределенных отличиях по абсолютному показателю (в июне он выше у самцов, в августе – у самок, а в июле одинаков у обоих полов) индекс почек во всех сериях достоверно выше у самцов (17,0–18,5 %

против 15,8–16,7 % у самок). Аналогичная картина наблюдается и у зимовавших полевков: абсолютная масса в одни месяцы больше у самцов, в другие – у самок, а относительная – во всех случаях (кроме ранней весны, когда имеются обратные соотношения) выше у самцов (15,1–17,8 % против 14,1–15,1 % у самок). В то же время в группе поздних прибылых и по абсолютным, и особенно по относительным показателям лидируют самки (14,8–17,6 % против 13,5–16,4 % у самцов).

Биотопические отличия [см. Ивантер, 2023, рис. 3] настолько невелики, что на нашем в общем немало по объему материале достоверность их остается недоказанной. К тому же в разных возрастных (и половых) группах характер отличий нередко противоположен. У зимовавших наибольший индекс имеют зверьки культурных участков. Далее, по мере снижения, следуют полевки из ельников и лиственных лесов, и на последнем месте – грызуны соснового леса. В группе прибылых соотношения совершенно иные, и по этому признаку биотопы выстраиваются в обратном порядке: сосняки, культурные участки, ельники, лиственные леса.

Более характерны и существенны по масштабам годовые отличия. За 20 сравниваемых лет средний показатель относительной массы печени изменялся в пределах от 14,4 до 17,1 % (зимовавшие самцы) и от 15,7 до 18,9 % (прибылые). Абсолютная амплитуда составила 18,8 и 20,4 %. При этом в отличие от индекса печени относительные размеры почек изменяются по годам в обратной зависимости от массы тела, а значит, и в связи с уровнем размножения и численностью популяции. Так, наименьшей относительной величиной почек отличались полевки, добытые в 1966, 1969–1970, 1972, 1979, 1982, 1986 гг. Характеризовавшие одновременно более высокой массой тела полевки и, наоборот, наибольшие относительные показатели органа получены в 1967–1968, 1971–1972, 1974 и 1980 гг. при минимальных общих размерах тела. Таким образом, наблюдающиеся по годам обратные соотношения между численностью полевков и величиной почечного индекса отражают, скорее всего, не столько изменения уровня метаболических процессов в популяции, сколько годовые различия по массе тела. Последние, впрочем, тоже могут служить хорошим индикатором состояния популяции.

Географические изменения рассматриваемого показателя [см. Ивантер, 2023, табл. 4] не очень отчетливы. Тем не менее они подтверждают отмеченное рядом авторов [Шварц, 1960; Большаков, 1965, 1972] повышение

индекса почки у рыжих полевков на севере. По мнению Большакова, обитание вида в суровых северных условиях ведет к интенсификации обмена веществ, что и сопровождается увеличением размеров почек.

Индивидуальная изменчивость индекса почек у рыжей полевки Карелии сравнительно невелика, по некоторым сериям она даже ниже, чем вариабельность индекса сердца. В целом коэффициент вариации относительной массы почек молодых зверьков несколько выше, чем взрослых (в среднем по всем летним сериям 19 и 15 %), а у самок больше, чем у самцов (в группе поздних прибылых – 17,7 и 11,6 %, зимовавших – 17,9 и 10,7 %). Исключение составляют лишь зверьки ранних выводков, демонстрирующие обратные соотношения: 20,8 % у самцов и 18,2 % у самок. Обнаруживаются также различия по степени вариабельности абсолютного и относительного показателей (индекс, как всегда, стабильнее абсолютной величины), однако в данном случае эти различия гораздо меньше, чем по другим интерьерным признакам [см. Ивантер, 2023, табл. 3].

Выявленная при межвидовом сопоставлении обратная зависимость размеров почек от массы тела обнаруживается и внутривидовым корреляционным анализом. В отношении почек корреляция выражена особенно четко, что подтверждает тесную связь индекса данного органа с интенсивностью метаболизма, определяемого площадью теплоотдачи на единицу массы тела [Шварц и др., 1968]. Наиболее отчетливая обратная корреляция между индексом почек и размерами тела наблюдается у рыжей полевки в группе зимовавших весной ($r = -0,62 \pm 11$) и у прибылых раннего рождения летом ($r = -0,71 \pm 0,09$). В остальных случаях связь менее тесная, но, как правило, также статистически достоверна.

Селезенка. Как депо эритроцитов, регулятор кровотока и один из факторов резистентности организма, селезенка может служить хорошим индикатором физиологического состояния животных. При этом в отличие от большинства других интерьерных показателей индекс селезенки, по-видимому, непосредственно не зависит от массы тела и представляет в этом плане своеобразное исключение из «правила рядов» Гессе. Это видно и при межвидовом сравнении, и по отсутствию достоверной корреляции между величиной органа и размерами тела. Отсутствие такой связи объясняется не только общим исключительно высоким уровнем индивидуальной изменчивости селезенки, но и большой чувствительностью этого органа к экологическим воздействиям.

Последнее определяет значение селезенки как специфического индикатора физиологического состояния организма и привлекает интерес к изучению динамики ее размеров на протяжении полного жизненного цикла вида.

Ход сезонно-возрастных изменений абсолютной и относительной массы селезенки рыжих полевок разного времени рождения (табл.; рис. 1) подтверждает закономерный характер этих колебаний, отражающих популяционную ритмику обменных процессов, связанную с половым созреванием, ростом и размножением животных. Прежде всего обращает на себя внимание сходство в динамике абсолютных и относительных показателей и параллелизм их изменений у самцов и самок. У прибылых ранних выводков абсолютные размеры селезенки сначала резко увеличиваются (у самцов – с 36,9 мг в июне до 191,5 мг в августе, т. е. на 419 %, у самок – с 34 до 183,6 мг, или на 440 %). А затем, после окончания размножения, столь же резко падают. Приблизительно так же ведет себя и индекс органа: с июня по август возрастает у самцов с 2,7 до 9,2 % (на 241 %), у самок – с 2,6 до 7,0 % (на 169 %), а в сентябре снижается почти до июньских величин (2,9 %).

Иной характер имеют сезонно-возрастные изменения размеров селезенки у зверьков позднего рождения. Сначала, от июля к августу, наблюдается небольшой рост показателей, после чего наступает длительный период неуклонного снижения, двух-трехмесячная фаза зимней депрессии и наконец стадия резкого весенне-летнего подъема, сменяющаяся осенним падением. При этом и абсолютные, и относительные показатели как у самцов, так и у самок испытывают аналогичные изменения, сходные не только по темпам и направлению, но и по масштабам. Например, величина августовского подъема составила по отношению к июльским цифрам по абсолютным показателям у самцов 59,4 %, у самок – 36,0 %, а по относительным – соответственно 19,0 и 51,4 %. Амплитуды осенне-зимнего падения также близки: по абсолютной массе – 84,1 % у самцов и 81,2 % у самок, по относительной – 82,0 и 82,1 %. Параллельно происходит и весенне-летний подъем. С февраля-марта по июнь масса селезенки увеличивается у самцов на 1631 %, у самок на 1448 %, индекс соответственно на 800 и 714,3 %.

Анализируя сезонно-возрастные колебания размеров селезенки, нельзя не видеть отчетливую связь этого показателя как с общим репродуктивным состоянием популяции, так и с половым созреванием и участием в размножении отдельных групп животных. Это проявляется и в сезонных (в разгар размножения индекс

селезенки самцов и самок всегда в 2–3 раза выше, чем в другие периоды), и в возрастных (у прибылых ранних и поздних генераций и зимовавших индекс органа в один и тот же месяц, например в июле, составил у самцов 5,3; 4,2 и 7,3 %, у самок – 7,0; 3,7 и 5,7 %), и в годовых отличиях. Правда, последние из-за огромной индивидуальной изменчивости весового показателя не всегда статистически достоверны. Тем не менее общая тенденция проявляется достаточно четко: в годы интенсивного размножения популяции (1966, 1969–1970, 1973, 1979, 1982, 1985–1986, 1989 гг.) средняя величина индекса селезенки характеризовалась значительно более высокими цифрами (6,4–12,3 ‰), чем при низком уровне репродукции (2,1–6,6 % в 1968, 1972, 1974–1975 и 1980 гг.). Важно подчеркнуть, что эта зависимость не связана с годовой динамикой массы тела и, следовательно, отражает реальные процессы, протекающие в организме грызунов как реакция на изменение состояния популяции и общую экологическую обстановку.

Биотопические отличия имеют неопределенный характер: практически каждый из выделенных биотопов хотя бы для одной из возрастных или половых групп оказывается по индексу селезенки на первом или на последнем месте.

Гораздо отчетливее половые различия, но и они неоднозначны. Если в группе зимовавших на всех сериях индекс селезенки выше у самцов, то у прибылых ранних выводков это характерно лишь для августа, а в остальные месяцы лидируют самки.

Известный по ряду более ранних исследований [Rensch, 1948; Шварц, 1963; Яблоков, 1966 и др.] исключительно высокий уровень индивидуальной изменчивости размеров селезенки находит подтверждение и на наших материалах. Коэффициенты вариации этого признака колеблются в изученных карельских сериях рыжей полевки по абсолютным показателям от 30,3 до 170,5 %, по относительным – от 26,9 до 144,3 %, что в несколько раз выше, чем у любых других внутренних органов. О высокой чувствительности селезенки к самым разнообразным экологическим воздействиям (отсюда и широкая вариабельность ее размеров) говорит также нарушение установленной для большинства других интерьерных признаков обратной связи между величиной и степенью изменчивости. Более того, по отношению к индексу селезенки отчетливо прослеживается прямая связь: наибольшее варьирование показателя приходится на те месяцы, когда индекс выше, и наоборот, при уменьшении относительной массы органа уровень его изменчивости также снижается [Ивантер, 2023, табл. 3].

Надпочечники. Как показывают многочисленные исследования [см. обзор: Краснощек, 1975], в процессе приспособления животных к сезонным изменениям среды большую роль играет изменение гормональной активности коры надпочечников, что находит отражение в динамике абсолютной и относительной массы железы. С этих позиций сезонные изменения индекса надпочечников можно рассматривать как индикатор физиологической напряженности организма и ритмики обменных процессов на протяжении жизненного цикла вида [Warburton, 1955].

При этом размеры надпочечников четче, чем любые другие анатомические показатели, демонстрируют закономерные видовые отличия, соответствующие «правилу величины» Гессе: в ряду изученных видов мелких млекопитающих индекс органов изменяется обратно пропорционально общим размерам тела. Это подтверждает связь величины надпочечников с уровнем обмена веществ и характеризует рыжую полевку как вид со средней скоростью передвижения и умеренной напряженностью метаболических процессов.

Связь размеров надпочечников (как показателя их функциональной активности) с общим физиологическим состоянием и степенью энергонапряженности организма полевок (что в свою очередь отражает изменения, происходящие и в популяции, и в окружающей среде) выявляется и в своеобразной сезонно-возрастной динамике абсолютной и относительной массы органа (табл.; рис. 1). А то, что сезонные колебания абсолютного и относительного показателей идут почти параллельно, свидетельствует о реальности весовых изменений самих надпочечников, а не только соотношений между их величиной и массой тела. По нашим данным, особенно четко проявляется связь размеров этих желез с процессами полового созревания и размножения зверьков, что приводит к характерным половым и возрастным различиям, в частности обуславливает своеобразие хода сезонных изменений рассматриваемого признака у представителей разных сезонных генераций рыжей полевки.

У полевок ранних (весенних) выводков уже в первый месяц самостоятельной жизни (в июне-июле) абсолютные и относительные размеры надпочечников довольно высоки, что говорит о большой физиологической напряженности организма в период интенсивного развития и роста, протекающих к тому же на фоне приспособления молодых животных к новым для них экологическим условиям. Тем не менее и во второй половине лета, в связи с бурным раз-

множением зверьков ранних генераций, масса железы продолжает возрастать, достигая максимума в конце июля – августе. Величина летнего подъема составляет по отношению к июню для абсолютных показателей у самцов 68,9 % (4,5–7,6 мг), у самок – 125,6 % (8,2–18,5 мг), для относительных – 46,7 % (0,30–0,44 ‰) и 44,1 % (0,68–0,98 ‰). После окончания размножения напряженность метаболизма в организме полевок спадает, соответственно снижаются и размеры надпочечников (рис. 1).

Иначе протекают сезонно-возрастные изменения железы у прибылых зверьков позднего (летнего) рождения. В начальный период жизненного цикла динамика размеров надпочечников не связана у них с размножением и всецело определяется сезонными изменениями во внешней среде. В соответствии с некоторым усилением энергонапряженности организма в связи с переходом к самостоятельной жизни и массовым расселением молодых животных индекс надпочечников сначала растет (у самцов на 0,11 % (что составляет 35,5 % от июньских показателей), у самок – на 0,07 % (15,6 %)), а затем, с прекращением роста и соответствующим снижением энергетических затрат, неуклонно, хотя и медленно, снижается вплоть до начала зимы. За этот период (с августа-сентября и по декабрь) относительные размеры железы снижаются у самцов на 0,14 % (31,8 %), а у самок – на 0,28 % (53,8 %), причем в декабре годовой минимум прослеживается и по абсолютным показателям. Зимой, после установления снежного покрова, стабилизации экологических условий и перестройки терморегуляции организма на зимний вариант, напряженность обменных процессов достигает минимального уровня, в соответствии с чем функциональная активность и размеры надпочечников низкие. Это еще одно свидетельство минимизации обменных процессов у зимующих зверьков в подснежный период, что обеспечивает их успешную перезимовку в незрелой и мелкой «вегетативной» фазе.

Весной, начиная с конца марта, у полевок наступает период быстрого роста и полового созревания, сопровождающийся резким возрастанием энергетических затрат. Это находит отражение в скачкообразном увеличении массы надпочечников, достигающей по абсолютным показателям 217,5 % (самцы) и 442,9 % (самки), по относительным – 107,9 и 183,3 % (от зимних величин). Характерные изменения, происходящие в этот период в гистологической структуре ретикулярной и клубочковой зон коры надпочечников, свидетельствуют о резкой активизации их эндокринных функций, в частности

усилении продуцирования андрогенов, эстрогенов и других гонадотропных гормонов коркового слоя [Howard-Miller, 1927; Chester, 1949; Delost, 1952; Delost, Delost, 1954; Christian, Davis, 1956; Chitty, Clarke, 1963; Siuda, 1964, 1973; Hyvarinen, 1969; Rodgers et al., 1974; Gustafsson, Andersson, 1980; Pankakoski, Tahka, 1982].

К осени, по мере снижения интенсивности размножения, когда напряженность обменных процессов спадает, соответствующую регрессию испытывают и размеры надпочечников, опускающиеся почти до зимних показателей (рис. 1).

Как показывает проведенное исследование, тесная связь размеров надпочечников с репродуктивным состоянием животных проявляется не только в характере сезонно-возрастной динамики абсолютных и относительных показателей, но и в своеобразии полового диморфизма, четко выраженного лишь у размножающихся полевок. Согласно полученным данным (табл.), и в группе половозрелых прибылых, и среди зимовавших величина надпочечников у самок во все месяцы исследований была больше, чем у самцов, причем различия отчетливо возрастали в периоды наиболее интенсивного размножения.

Относительно биотопических изменений картина получается довольно пестрая. Например, если в группе самцов ранних выводков на первом месте по индексу надпочечников стоят зверьки из лиственных лесов, а у самок этого возраста – особи из ельников и сосняков, то среди зимовавших самцов лидируют полевки из культурных участков, а среди самок – из смешанных лесов. Наконец, в группе неполовозрелых прибылых зверьки из разных биотопов по этому признаку вообще не отличаются.

Годовые изменения более существенны и демонстрируют прямую связь с интенсивностью размножения и численностью популяции. В годы, отличавшиеся активной репродукцией и быстрым нарастанием численности, относительные размеры надпочечников полевок были выше, а в периоды депрессии при слабом размножении зверьков – ниже. Однако имеются и исключения (например, низкий уровень индекса надпочечников у зимовавших полевок в отличавшийся высокой численностью 1966 г. или, наоборот, высокий – у половозрелых прибылых в депрессионный для популяции 1968 г.), не позволяющие однозначно трактовать полученные данные как подтверждение, по крайней мере у рыжих полевок, участия надпочечников в эндокринной стресс-регуляции численности грызунов. К тому же выявленная зависимость касается связи индекса железы с уровнем

размножения, а не с плотностью популяции, да и сами годовые колебания численности зверьков за двадцатилетний период применения метода морфофизиологических индикаторов были не столь велики, чтобы можно было считать их в этом плане достаточно показательными.

Индивидуальная изменчивость размеров надпочечников у рыжей полевки Карелии исключительно велика [Ивантер, 2023, табл. 3]. Пожалуй, лишь селезенка отличается еще большим уровнем варьирования, изменчивость же остальных интерьерных показателей в 2–3 раза ниже. Как и у селезенки, обратной связи между величиной и степенью изменчивости размеров органа на надпочечниках не прослеживается, во многих случаях наблюдаются даже обратные соотношения, свидетельствующие о высокой чувствительности железы к экологическим воздействиям. Несмотря на неоднородность данных, выявляются достаточно характерные и отчетливые возрастные и половые отличия. Средняя величина изменчивости индекса для всех изученных нами серий зимовавших рыжих полевок составила по самцам и самкам соответственно 36,4 и 31,5 %, для прибылых ранних выводков – 39,1 и 71,8 %, поздних – 38,9 и 47,2 %. Это вполне согласуется с известным представлением о высокой пластичности и экологической гетерогенности ранних прибылых, особенно по репродуктивному состоянию и участию в размножении, тогда как не размножающиеся молодые и особенно прошедшие жесткий отбор и элиминацию зимовавшие зверьки отличаются по данному показателю гораздо большей однородностью. Аналогичные отличия демонстрирует изменчивость абсолютных размеров надпочечников, однако общий уровень их варьирования почти во всех случаях в 1,5–2 раза выше.

Тимус (зобная или вилочковая железа) используется в морфофизиологических исследованиях в качестве показателя развития животных [Bazan, 1955; Warburton, 1955; Оленев, 1967]. Установлена также зависимость функции (и размеров) тимуса от условий окружающей среды и физиологического состояния организма [Harms, 1948; Шварц, 1960].

Между тем характер сезонно-возрастных изменений абсолютной и относительной массы тимуса у полевок разных генераций весьма своеобразен (табл.; рис. 1). У весенних поколений грызунов процесс инволюции зобной железы проходит чрезвычайно быстро и к сентябрю в возрасте 3–4 мес. полностью завершается. До конца июля (у самок) или середины августа (у самцов) при продолжающемся интенсивном росте молодых полевок ранних генераций

абсолютные размеры тимуса демонстрируют небольшое увеличение, параллельное изменениям массы тела, после чего наблюдается быстрая регрессия железы, приводящая к почти полному ее исчезновению в сентябре. В то же время относительная величина тимуса и у самцов, и у самок непрерывно уменьшается начиная с июня, и лишь на последней стадии (с августа по сентябрь) совпадает с характером изменений абсолютных показателей. В итоге инволюции абсолютные и относительные размеры железы сокращаются почти в 5 раз: с 26 мг (1,8–2,2 %) в июне до 6–7 мг (0,3–0,5 %) в сентябре.

Совершенно иначе проходит развитие тимуса у зверьков, родившихся летом (поздние генерации). До конца августа размеры тимуса изменяются у них незначительно, лишь осенью происходит его уменьшение, но весной после зимнего минимума параллельно возобновлению роста наблюдается и увеличение размеров зубной железы (рис. 1). Полную инволюцию этот орган испытывает у полевок поздней генерации лишь к июлю-августу второго года жизни, когда зверьки достигают возраста 10–12 мес. В этом мы видим еще одно подтверждение нетождественности календарного и физиологического возраста полевок разных сезонных генераций. По достижении одного и того же календарного возраста весенние и летне-осенние зверьки находятся на разных стадиях возрастного развития. В возрасте 3–4 мес. первые уже завершают свой жизненный путь и демонстрируют явные признаки старения (в том числе инволюцию тимуса), тогда как вторые – еще в полном смысле слова молодые, незрелые животные, и признаки старческого увядания появятся у них лишь 10–11 месяцев спустя.

Кроме того, в отличие от зверьков ранних генераций у полевок позднего рождения сезонно-возрастные изменения абсолютных и относительных показателей имеют аналогичный характер и протекают синхронно у самцов и самок. После небольшого августовского подъема, обусловленного, вероятно, некоторым «омоложением» популяции за счет появления особей самых младших возрастных групп с сильно развитым тимусом, наблюдается резкое, 7–9-кратное снижение размеров: с 41,7–49,0 до 4,7–7,0 мг по абсолютным и с 2,8–3,4 до 0,4–0,5 % по относительным величинам. Вторичное увеличение тимуса, наступающее после осенне-зимней регрессии, соответствует началу весеннего роста полевок, но по темпу и масштабам значительно уступает бурному нарастанию массы тела. Соответственно,

менее выражена и вторичная инволюция органа: с 6,4–9,7 мг (0,6 %) в апреле-мае до 1,3–1,5 мг (0,04–0,05 %) в августе (на 80–90 % от весеннего максимума).

Половой диморфизм по величине тимуса весьма отчетлив: почти во всех сериях абсолютные и относительные показатели больше у самок. Самки развиваются и растут обычно быстрее самцов и, вероятно, поэтому отличаются большими размерами тимуса. Четких годовых и биотопических отличий на нашем материале не обнаружено.

Величина тимуса – один из наиболее изменчивых интерьерных признаков, уступающий в этом отношении лишь селезенке. По месяцам коэффициент вариации абсолютных показателей (%) колеблется у молодых самцов от 33,5 до 58,5 (в среднем 44,3), а у зимовавших – от 56,3 до 75,4 (67,8), у самок соответственно 17,5–55,7 (38,6) и 36,1–81,8 (60,8). Изменчивость индекса (%) характеризуется близкими цифрами: у молодых самцов – 32,5–61,6, в среднем 45,5; у самок – 20,2–64,4, в среднем – 41,7; у зимовавших 43,5–85,7, в среднем 71,1 (самцы) и 46,7–84,3, в среднем 67,7 (самки). Таким образом, у самцов индивидуальная изменчивость размеров тимуса несколько больше, чем у самок, а у зимовавших выше, чем у молодых.

Кишечник. Значение длины кишечника в качестве одного из наиболее показательных индикаторов эколого-физиологических особенностей животных, и прежде всего их кормовой специализации, а также уровня обмена веществ, не вызывает сомнений. Оно подтверждается нашими данными, свидетельствующими о тесной связи размера кишечника с типом питания и метаболизмом видов [Ивантер, 1976] и имеет достаточно полное обоснование в специальной литературе [Боголюбский, 1936; Обухова, 1948; Rensch, 1948; Величко, Мокеева, 1949; Warburton, 1955; Кулаева, 1958; Марвин, 1959; Олькова, 1960; Мурча, 1964; Козлов, Тухсанова, 1966; Воронцов, 1967; Башенина, 1969; Большаков, 1970; Наумова, 1981; Халилов, 1995].

По нашим данным, по длине и соотношению отделов кишечника рыжая полевка занимает промежуточное положение между типичными насекомоядными и семеноядными видами и формами, потребляющими однообразный, богатый клетчаткой зеленый корм. При этом по сравнению с другими видами грызунов у рыжей полевки тонкий отдел кишечника отличается наибольшей относительной длиной, а толстый и особенно слепой – наименьшей. Это объясняется смешанным питанием, состоящим из таких полноценных кормов, как ягоды,

грибы, семена, сочное луговое разнотравье и насекомые.

Сезонно-возрастные изменения общей длины кишечника и его слепого отдела у обоих полов имеют в целом аналогичную направленность, но у самок они выражены рельефнее и заключаются в некотором увеличении общего индекса длины кишечника и относительной длины слепой кишки от лета первого года жизни к осени, после чего происходит почти непрерывное снижение показателей до весны, а затем новый рост индексов (табл.; рис. 2).

Такой характер возрастных изменений имеет важный приспособительный смысл и обусловлен увеличением в осеннем питании полевых грубых клетчатковых кормов, а также изменениями взаимных пропорций длины кишечника и тела зверьков в результате несинхронности этих процессов. Сначала рост кишечника обгоняет рост тела, затем, особенно во время весенне-летнего скачка, устанавливаются обратные соотношения, и наконец, когда рост животного заканчивается, индекс кишечника снова несколько увеличивается. Таким образом, в самые ответственные для жизни зверька периоды, характеризующиеся повышением энергетических потребностей (в молодом возрасте, в переходные сезоны и на время размножения), организм животного «обслуживается» кишечником максимальной длины, что позволяет полностью использовать массовые виды корма. На связь относительной длины кишечника с уровнем метаболизма полевых указывают и характерные половые отличия. Во всех возрастных группах общий индекс кишечника и относительная длина слепого отдела выше у самок. Только у зимовавших полевых весной наблюдается обратное соотношение, но и то лишь по общему индексу.

Четких географических отличий в размерах кишечника рыжей полевки обнаружить не удастся. По данным Н. В. Башениной [1969], у зверьков этого вида на Европейском Севере по сравнению со средней полосой абсолютная и относительная длина всего кишечника и слепой кишки достоверно меньше. В. Н. Большаков [1965] также приходит к выводу об уменьшении общего индекса кишечника по направлению к северу, но указывает на обратную закономерность в отношении длины слепой кишки. По нашим данным, относительные размеры всего кишечника и слепого отдела у рыжей полевки в Карелии (894 и 135 %) заметно превышают аналогичные показатели всех более южных популяций, в том числе из Кировской обл., Татарии, Нижегородской обл., Южного и Среднего Урала, Республики Коми и ряда других регионов [Кулаева, 1958;

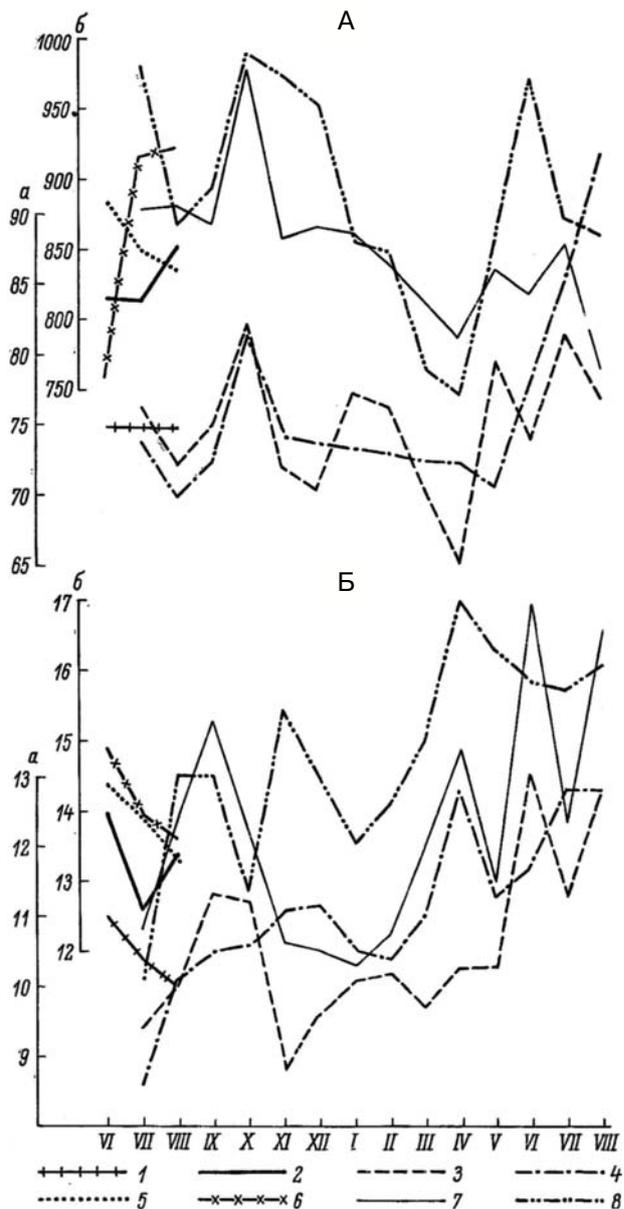


Рис. 2. Сезонно-возрастные изменения длины кишечника (А) и слепой кишки (Б) рыжих полевок разного времени рождения

По оси ординат: а – абсолютная длина, см, б – индекс, %

Fig. 2. Seasonal and age-related changes in the length of the intestines (A) and cecum (Б) of bank voles of different birth time.

Y-axis: а – absolute length, cm, б – index, %

Марвин, 1959; Шварц, 1960; Большаков, 1965, 1970, 1972; Козлов, Тухсанова, 1966; Маринина, 1966; Башенина, 1969; Большаков, Васильев, 1975]. Это связано с отмеченной нами ранее [Ивантер, 1975, 1976] характерной особенностью питания вида в условиях таежного Северо-Запада России – переходом на более однообразные, менее питательные, но массовые

виды корма (зеленые части растений, кора, почки и др.).

Диапазон индивидуальной изменчивости длины кишечника сравнительно невелик, это характерно и для индекса, и для абсолютных показателей [см. Ивантер, 2023, табл. 3]. Коэффициенты вариации общей длины кишечника (%) у молодых самцов колеблются от 4,1 до 18,4 (в среднем 10,8), у самок – от 7,6 до 16,8 (11,7), у зимовавших – соответственно 11,5–35,8 (19,4) и 10,8–18,5 (14,7). Изменчивость индекса характеризуется близкими цифрами (%): у молодых самцов – 6,9–18,4 (в среднем 11,8), у самок – 9,1–16,6 (12,1), у зимовавших самцов и самок – 10,5–19,9 и 10,4–26,1 (средние соответственно 15,5 и 18,2). Приведенные данные говорят об отсутствии половых отличий в степени варьирования длины кишечника. Тогда как возрастные отличия достаточно отчетливы: у зимовавших коэффициенты изменчивости достоверно выше, чем у молодых полевок. Эта закономерность справедлива и для размеров слепой кишки: у зимовавших они варьируют сильнее, чем у прибылых, причем у обоих полов в одинаковой степени [см. Ивантер, 2023, табл. 3]. Разница лишь в том, что изменчивость абсолютных показателей в данном случае больше, чем относительных. Что же касается биотопических и годовых отличий по длине кишечника и его отделов, то ни по величине индекса, ни по уровню его варьирования их выявить не удается.

Заключение

Рассмотренные материалы, безусловно, не исчерпывают всего многообразия проблем, связанных с изучением морфофизиологических механизмов адаптации рыжей полевки к условиям северной периферии ареала. В то же время они позволяют остановиться и на некоторых более общих аспектах, касающихся ряда затронутых в работе аутоэкологических проблем.

Совершенствование энергетически выгодных и экологически целесообразных механизмов физической терморегуляции, по мнению С. С. Шварца [1963], было одним из основных направлений в эволюции адаптаций субарктических гомойотермных животных. Однако достигалось это разными путями. Выявленную многими исследователями высокую устойчивость северных млекопитающих к холодным нагрузкам (отсюда крайне низкое положение «критической точки» энергетического обмена), их способность длительное время поддерживать оптимальную температуру тела

при низких температурах без дополнительных энергетических затрат нельзя, конечно, объяснить одним лишь повышением теплоизоляционных свойств покровов. Неменьшую роль, очевидно, играют и биохимические адаптации, заключающиеся в способности поверхностных тканей организма к нормальному обмену при температурах, значительно более низких, чем сердцевины тела. Эффективность химической терморегуляции в качестве одного из важнейших компонентов приспособления мелких млекопитающих к низким температурам среды убедительно подтверждают исследования ряда эколого-физиологических показателей этих животных, в том числе и рассмотренных в данной работе. Показано, в частности, что вопреки распространенному мнению во время линьки механизмы физической терморегуляции не только не утрачивают своего значения, а напротив, служат важным звеном в цепи гомеостатических реакций, направленных на снижение непроизводительных трат энергии и потери тепла в сложные для жизни зверьков переходные периоды. В свою очередь, это приводит к характерным изменениям эколого-физиологических реакций: понижению уровня обмена, установлению постоянной температуры тела, соответствующим сдвигам в деятельности эндокринной системы и др.

Особенности экологии мелких млекопитающих в значительной мере определяют характер эколого-физиологической активности организма. В связи с особой кормовой специализацией и своеобразным суточным ритмом жизнедеятельности зверьков важное значение приобретают разнообразные адаптивные изменения, затрагивающие различные системы органов. Из-за малых размеров тела и большой относительной величины поверхности теплоотдачи у этих животных наблюдается очень высокий уровень метаболизма и сердечной деятельности. Большие энергетические потребности и связанный с ними постоянный термический дефицит мелкие млекопитающие 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 энергетических затрат и общее торможение процессов жизнедеятельности.

Однако при всем многообразии конкретных путей и механизмов приспособления видов и популяций к среде обитания всем им, как

целостной экологической группе, свойственна единая адаптивная стратегия, реализуемая в виде уникального комплекса морфофизиологических и популяционно-экологических адаптаций, дополняющих друг друга и обеспечивающих мелким млекопитающим общий успех в борьбе за существование.

Анализ сезонно-возрастных изменений веса тела и ряда внутренних органов рыжей полевки в условиях северной периферии ареала позволяет выделить в постнатальном периоде ее полного жизненного цикла шесть достаточно четко выраженных фаз, характеризующихся конкретным «поведением» изученных морфофизиологических показателей, специфическим уровнем обменных процессов и определенными особенностями сезонной экологии отдельных внутривидовых групп животных. Первая фаза начинается с момента выхода молодых из гнезда и заканчивается в августе. В это время у неполовозрелых полевок поздних выводков завершается первый этап послегнездового роста и развития и проходит массовое расселение, в процессе которого зверьки приспособляются к новым условиям самостоятельной жизни. Все это требует высокой напряженности метаболизма и обуславливает увеличение абсолютных и относительных размеров внутренних органов. У прибылых грызунов весенней генерации первая фаза совпадает с периодом резкой интенсификации метаболизма в связи с размножением, отсюда и рост интерьерных показателей, значительно превышающий по темпам и масштабам аналогичные изменения у поздних прибылых.

Вторая фаза приходится на осень. Для нее характерна регрессия морфофизиологических индексов, сопровождающая падение уровня обмена веществ в связи с прекращением роста зверьков, снижением интенсивности расселения и завершением перестройки организма в соответствии с зимними условиями. Как показывают наши исследования, особенно резкое снижение испытывают в осенний период масса тела, размеры печени, селезенки, надпочечников и тимуса, свидетельствующие об осеннем торможении роста и подготовке выживающих зверьков к переживанию на пути адаптивной минимизации обменных процессов, неблагоприятного переходного периода. Предзимнее уменьшение веса тела и внутренних органов приводит к снижению энергетических потребностей и тем самым увеличивает стойкость зверьков к температурному фактору и недостатку пищи.

Третья фаза охватывает зимний период и характеризуется стабилизацией морфофи-

зиологических показателей на самом низком уровне, соответствующем глубокой депрессии метаболизма. В конечном итоге это ведет к снижению энергетических затрат и успешной перезимовке зверьков в мелкой и незрелой, вегетативной фазе.

Четвертая фаза – весенний скачок в росте и развитии перезимовавших зверьков, происходящий в условиях северной периферии ареала на апрель-май и характеризующийся бурным ростом всех морфофизиологических показателей, особенно веса тела, печени, селезенки, почек и надпочечников, связанным с половым созреванием и выходом животных из зимней депрессии. Весенне-летнее увеличение органов сопровождается резкой интенсификацией обмена веществ, призванной обеспечить размножение популяции, нормальное течение беременности и лактацию.

Пятая фаза – период относительной стабилизации физиологических функций на высоком уровне, определяющем интенсивное размножение взрослых и ранних прибылых особей. Шестая фаза завершает жизненный цикл животных. Она характеризуется явлениями старческой регрессии – снижением уровня метаболизма, замедлением всех физиологических процессов, прекращением половой активности, дегидратацией тканей.

Таким образом, проанализированный общий ход сезонно-возрастных изменений абсолютной и относительной массы внутренних органов рыжей полевки достаточно точно отражает соответствующую ритмику обменных процессов. Следует также подчеркнуть, что сезонно-возрастная динамика относительных показателей имеет в целом обособленный характер и в большинстве случаев не проявляет четкой обратной связи с общими размерами тела. Отсюда ясно, что определяющими в сезонно-возрастных изменениях индексов органов являются не столько простые физиологические зависимости между уровнем обмена и массой тела, сколько корректирующее действие экологических факторов, в том числе и внутривидовых.

Как показали наши исследования, одной из наиболее емких динамических характеристик популяции, отражающей всю сложность ее взаимоотношений со средой обитания и постоянную готовность к микроэволюционным преобразованиям, вполне может служить индивидуальная изменчивость морфофизиологических признаков. В связи с этим особенно важно правильно оценивать степень варьирования интерьерных показателей, что представляется отнюдь не простой задачей, особенно

в свете проходивших в конце 1960-х годов дискуссий о способах измерения и изучения изменчивости [Рогинский, 1959; Яблоков, 1966; Шварц и др., 1968; Смирнов, 1971; Башенина, 1977; Егоров, 1983]. Не затрагивая чисто методических аспектов проблемы и оставляя последнее слово за специалистами-математиками, следует тем не менее согласиться с мнением авторов, считающих коэффициент вариации вполне адекватным и объективным критерием, хорошо отражающим фактическое разнообразие совокупности независимо от абсолютной величины признака [Яблоков, 1966; Смирнов, 1971; Добринский, 1981; Егоров, 1983]. Что же касается главного возражения, выдвигаемого обычно против применения коэффициента изменчивости, чаще всего оно сводится к тому, что, представляя собой процентное отношение среднего квадратичного отношения (сигма) к среднему арифметическому, оно якобы всецело зависит от величины последнего. Вряд ли это можно признать основательным. Здесь уместно напомнить, что данный критерий как раз и был создан для унификации показателей изменчивости разных или разноразмерных признаков путем приведения их к одному масштабу. Отнесением квадратичных отклонений к соответствующим средним мы переводим их в соизмеримые показатели и тем самым освобождаем от влияния величины самого признака.

Как показано выше, из всех изученных нами морфофизиологических признаков рыжей полевки наибольшей изменчивостью отличается величина селезенки, за ней в порядке убывания следуют размеры тимуса, надпочечников, печени, сердца, почек и длина кишечника. При этом для одних и тех же органов установлены вполне значимые различия в уровне изменчивости в зависимости от пола, возраста, сезона и года исследований. Так, более широкая амплитуда изменчивости обычно наблюдается у старых (зимовавших) особей и бывает больше у самок, чем у самцов. Что же касается характера сезонно-возрастных колебаний степени изменчивости индексов, то он отражает сезонную динамику фенотипического разнообразия и морфофизиологическую неустойчивость популяции, в том числе разнокачественность и лабильность по уровню метаболизма. В наиболее ответственные («критические») периоды, требующие максимального напряжения обменных процессов, например в период размножения или линьки, индексы органов демонстрируют наибольшую стабильность, а при снижении интенсивности метаболизма (в середине зимы) изменчивость их резко увеличивается.

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.
- Боголюбский С. Н. Эволюционная морфология домашних животных // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1936. Вып. 2-3. С. 120–125.
- Большаков В. Н. Материалы по сравнительному изучению близких видов полевок // 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. Экологическая обусловленность некоторых интерьерных признаков мелких млекопитающих гор в связи с характером питания // Экология. 1970. № 6. С. 70–79.
- Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972. 199 с.
- 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.
- Величко М. А., Мокеева Г. М. О некоторых характерных особенностях строения и функции кишечника грызунов // Тр. ВИЗР. Л., 1949. Вып. 2. С. 86–89.
- Воронцов Н. Н. Эволюция пищеварительной системы грызунов (Мышеобразные). Новосибирск: Наука, 1967. 239 с.
- Добринский Л. Н. Динамика морфофизиологических особенностей птиц. М.: Наука, 1981. 124 с.
- Егоров Ю. Е. Механизмы дивергенции. М.: Наука, 1983. 173 с.
- 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. 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
- Козлов В. И., Тухсанова Н. Г. Питание мышевидных грызунов // Уч. зап. Горьковск. гос. ун-та, 1966. Вып. 75. С. 117–128.
- Краснощечков Г. П. Гипотеза эндокринной регуляции численности популяции // Материалы по экологии мелких млекопитающих Субарктики. Новосибирск: Наука, 1975. С. 34–72.
- Кулаева Т. М. Материалы по экологической морфологии рыжих полевок // Изв. Казанск. фил. АН СССР. Сер. биол. 1958. № 6. С. 7–25.

Марвин М. Я. Млекопитающие Карелии. Петрозаводск: Госиздат КАССР, 1959. 238 с.

Маринина Л. С. Предвесенние изменения морфофизиологического состояния популяции рыжих полевков (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) // Тр. Ин-та биол. УФ АН СССР. Свердловск, 1966. Вып. 51. С. 123–128.

Наумова Е. И. Функциональная морфология пищеварительной системы грызунов и зайцеобразных. М.: Наука, 1981. 262 с.

Обухова А. Д. Взаимосвязи типа питания и структуры пищеварительного тракта у различных видов животных // Вестн. животноводства. 1948. № 2. С. 68–80.

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. Сезонные и возрастные изменения веса зобной железы у грызунов // Тр. МОИП. Отд. биол. 1967. Т. 72. С. 67–77.

Олькова Н. В. Сравнительные данные о строении кишечника некоторых видов забайкальских грызунов // Изв. Иркутск. науч.-иссл. противочумн. ин-та Сибири и Дальнего Востока. 1960. Т. 23. С. 223–235.

Рогинский Я. Я. О некоторых результатах применения количественного метода к изучению морфологической изменчивости // Арх. анат., гистол. и эмбриол. 1959. Т. 326, № 1. С. 83–89.

Смирнов В. С. Изменчивость биологических явлений и коэффициент вариации // Журн. общ. биол. 1971. Т. 32, № 2. С. 152–162.

Халилов Ф. К. К сравнительной морфологии кишечника млекопитающих в связи с характером питания // Зоол. журн. 1995. Т. 34, вып. 2. С. 415–426.

Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. 162 с.

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. Пути приспособления наземных позвоночных животных к условиям существования в Субарктике. I. Млекопитающие. Свердловск: Уральский рабочий, 1963. 133 с.

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, 1977. С. 33–48.

Bazan I. Untersuchungen über die Veränderlichkeit des Geschlechtsapparates und des Thymus der Wasserspitzmaus (*Neomys fodiens* Schreb.) // Ann. Univ. M. Curie Sklod. Sect. C. 1955. Vol. 5. S. 214–259.

Chester J. I. The relationship of the mouse adrenal cortex to the pituitary // Endocrinology. 1949. No. 45. P. 514–536.

Chitty H., Clarke J. R. The growth of the adrenal gland of laboratory and field voles, and changes in it during pregnancy // Can. J. Zool. 1963. Vol. 41. P. 1025–1031.

Christian J. J., Davis D. E. The relationships between adrenal weight and population status in Norway rats // J. Mammal. 1956. Vol. 37, no. 4. P. 475–486.

Delost P. Le cortex surrenal du campagnol des champs (*Microtus arvalis* L.) et ses modifications apres castration // C. R. Soc. Biol. 1952. Vol. 146. P. 27–31.

Delost P., Delost H. Existence d'une zone surrenalienne chez le campagnol roussatre (*Clethrionomys glareolus* S.) // C. R. Soc. Biol. 1954. Vol. 148. P. 1778–1793.

Gustafsson T. O., Andersson C. B. Adrenal growth during pregnancy in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*: invitation by mating // Can. J. Zool. 1980. Vol. 58. P. 1458–1461.

Harms J. W. Der Thymus bei *Xenopus laevis* // Verh. Disch. Zool. Ges. 1948. Bd. 16. S. 114–116.

Howard-Miller E. A. A transitory zone in the adrenal cortex which shows age and sex relationships // Amer. J. Anat. 1927. Vol. 40. P. 251–293.

Hyvarinen H. Seasonal variation and distribution of alkaline phosphatase and glucose-phosphatase activity in the liver of the common shrew (*Sorex araneus* L.) and the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schr.) // Aquilo. Ser. Zool. 1969. Vol. 9. P. 44–49.

Myrcha A. Variations in the length and weight of the alimentary tract of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780) // Acta Theriol. 1964. Vol. 9, no. 10. P. 1–10.

Pankakoski E., Tahka K. Relation of adrenal weight to sex, maturity and season in five species of small mammals // Ann. Zool. Fenn. 1982. Vol. 19. P. 222–232.

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

Rodgers C. H., Schwarts N. B., Nequing L. Interaction between the ovarian and adrenergic regulating systems / Occurrence of ovulation // Biol. rhythms in neuroendocrine activity. Tokyo, 1974. P. 241–252.

Siuda S. Morphology of the adrenal cortex of *Sorex araneus* L., 1758, during the life cycle // Acta Theriol. 1964. Vol. 8, no. 7. P. 115–124.

Siuda S. The occurrence of X-zone in the adrenal glands of two rodent species // Acta Theriol. 1973. Vol. 18, no. 15. P. 471–480.

Warburton F. E. Feedback in development and its evolutionary significance // Amer. Nat. 1955. Vol. 89. P. 846–858. doi: 10.1086/281872

Welcker H., Brandt A. Gewichtswerte der Körperorgane bei den Menschen und den Thieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte // Arch. f. Anthropol. 1903. Bd. 28, H. 1–2. S. 1–89.

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.)

Bazan I. Untersuchungen über die Veränderlichkeit des Geschlechtsapparates und des Thymus der Wasser- spitzmaus (*Neomysfodiensfodiens* Schreb.). *Ann. Univ. M. Curie-Sklod. Sect. C.* 1955;5:214–259.

Bogolyubskii S. N. Evolutionary morphology of domestic animals. *Izv. AN SSSR. Ser. biol. = Proceedings AS USSR. Biol. Ser.* 1936;2-3:120–125. (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. 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. Ways of adaptation of small mammals to mountain conditions. Moscow: Nauka; 1972. 199 p. (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.)

Chester J. I. The relationship of the mouse adrenal cortex to the pituitary. *Endocrinology.* 1949;45:514–536.

Chernyavskii F. B., Tkachev A. V. Population cycles of lemmings in the Arctic: Ecological and endocrine aspects. Moscow: Nauka; 1982. 162 p. (In Russ.)

Chitty H., Clarke J. R. The growth of the adrenal gland of laboratory and field voles, and changes in it during pregnancy. *Can. J. Zool.* 1963;41:1025–1031.

Christian J. J., Davis D. E. The relationships between adrenal weight and population status in Norway rats. *J. Mammal.* 1956;37(4):475–486.

Delost P. Le cortex surrenal du campagnol des champs (*Microtus arvalis* L.) et ses modifications apres castration. *C. R. Soc. Biol.* 1952;146:27–31.

Delost P., Delost H. Existence d'une zone surrenalienne chez le campagnol roussatre (*Clethrionomys glareolus* S.). *C. R. Soc. Biol.* 1954;148:1778–1793.

Dobrinskii L. N. Dynamics of morphophysiological features of birds. Moscow: Nauka; 1981. 124 p. (In Russ.)

Egorov Yu. E. The range of variation and its connection with the value of the indicator and morphogenesis processes. *Zhurn. obshch. biol. = Journal of General Biology.* 1969;30(6):658–663. (In Russ.)

Egorov Yu. E. Mechanisms of divergence. Moscow: Nauka; 1983. 173 p. (In Russ.)

Gustafsson T. O., Andersson C. B. Adrenal growth during pregnancy in the bank vole, *Clethrionomys glareolus*: invitation by mating. *Can. J. Zool.* 1980;58:1458–1461.

Harms J. W. Der Thymus bei *Xenopus laevis*. *Verh. Disch. Zool. Ges.* 1948;16:114–116.

Howard-Miller E. A. A transitory zone in the adrenal cortex which shows age and sex relationships. *Amer. J. Anat.* 1927;40:251–293.

Hyvarinen H. Seasonal variation and distribution of alkaline phosphatase and glucose-phosphatase activity in the liver of the common shrew (*Sorex araneus* L.) and the bank vole (*Clethrionomys glareolus* Schr.). *Aquilo. Ser Zool.* 1969;9:44–49.

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. 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 Kareli'skogo nauchnogo tsentra RAN = Transactions of the Karelian Research Centre RAS.* 2023;7:5–21. doi: 10.17076/eb1737 (In Russ.)

Khalilov F. K. On the comparative morphology of the intestine of mammals in connection with the nutrition nature. *Zool. Zhurn.* 1995;34(2):415–426. (In Russ.)

Kozlov V. I., Tukhsanova N. G. Nutrition of mouse-like rodents. *Uch. zap. Gor'kovsk. gos. un-ta = Proceedings Gorky State University.* 1966;75:117–128. (In Russ.)

Krasnoshchekov G. P. Hypothesis of endocrine regulation of population size. *Materialy po ekologii melkikh mlekopitayushchikh Subarktiki = Materials on the ecology of small mammals in the Subarctic.* Novosibirsk: Nauka; 1975. P. 34–72. (In Russ.)

Kulaeva T. M. Materials on the ecological morphology of the bank vole. *Izv. Kazansk. fil. AN SSSR. Ser. biol. = Proceedings of the Kazan Branch AS USSR.* 1958;6:7–25. (In Russ.)

Marinina L. S. Pre-spring changes in the morphophysiological state of the bank vole population (*Clethrionomys glareolus* Schreb.). *Tr. In-ta biol. UF AN SSSR = Proceed. Institute Biol. UB AS USSR.* 1966;51:123–128. (In Russ.)

Marvin M. Ya. Mammals in Karelia. Petrozavodsk: Gosizdat KASSR; 1959. 238 p. (In Russ.)

Myrcha A. Variations in the length and weight of the alimentary tract of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780). *Acta Theriol.* 1964;9(10):1–10.

Naumova E. I. Functional morphology of the digestive system of rodents and lagomorphs. Moscow: Nauka, 1981. 262 p. (In Russ.)

Obukhova A. D. Correlations between the nutrition type and the digestive tract structure in various animal species. *Vestn. zhivotnovodstva = Journal of Animal Husbandry.* 1948;2:68–80. (In Russ.)

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. Seasonal and age-related changes in the weight of the thymus gland in rodents. *Tr. MOIP. Otd. biol. = Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological Series.* 1967;72:67–77. (In Russ.)

Ol'kova N. V. Comparative data on the intestine structure of some species of rodents in the Transbaikal

region. *Izv. Irkutsk. nauch.-issl. protivochumn. in-ta Sibiri i Dal'nego Vostoka = Proceedings Irkutsk Antiplague Research Institute of Siberia and Far East.* 1960;23: 223–235. (In Russ.)

Pankakoski E., Tähkä K. Relation of adrenal weight to sex, maturity and season in five species of small mammals. *Ann. Zool. Fenn.* 1982;19:222–232.

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

Rodgers C. H., Schwarts N. B., Nequing L. Interaction between the ovarian and adrenocortical regulating systems. Occurrence of ovulation. *Biol. rhythms in neuroendocrine activity.* Tokyo; 1974. P. 241–252.

Roginskii Ya. Ya. On some results of applying the quantitative method to the study of morphological variability. *Arkh. anat., gistol. i embriol = Arch. anat., histol. and embriol.* 1959;326(1):83–89. (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. Ways of adaptation of terrestrial vertebrates to living conditions in the Subarctic. I. Mammals. Sverdlovsk: Ural'skii rabochii; 1963. 133 p. (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.)

Siuda S. Morphology of the adrenal cortex of *Sorex araneus* L., 1758, during the life cycle. *Acta Theriol.* 1964;8(7):115–124.

Siuda S. The occurrence of X-zone in the adrenal glands of two rodent species. *Acta Theriol.* 1973;18(15):471–480.

Smirnov V. S. Variability of biological phenomena and coefficient of variation. *Zhurn. obshch. biol. = Journal of General Biology.* 1971;32(2):152–162. (In Russ.)

Velichko M. A., Mokeeva G. M. On some features of the structure and functions of the rodents intestine. *Tr. VIZR = Proceedings All-Union Scientific-Research Institute for Plant Protection.* 1949;2:86–89. (In Russ.)

Vorontsov N. N. Evolution of the digestive system of rodents (Myomorpha). Novosibirsk: Nauka; 1967. 239 p. (In Russ.)

Warburton F. E. Feedback in development and its evolutionary significance. *Amer. Nat.* 1955;89:846–858. doi: 10.1086/281872

Welcker H., Brandt A. Gewichtswerthe der Körperorgane bei den Menschen und den Thieren. Ein Beitrag zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte. *Arch. f. Anthrop.* 1903;28(1–2):1–89.

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; 1977. P. 33–48. (In Russ.)

Поступила в редакцию / received: 02.05.2023; 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

CONTRIBUTOR:

Ivanter, Ernest

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