

УДК 599.323.43:[591.5+591.4]

ВНУТРІШНЬОПОПУЛЯЦІЙНА МІНЛИВІСТЬ ГУРТОВОЇ НОРИЦІ (*MICROTUS SOCIALIS* PALL.) НА РІЗНИХ ФАЗАХ ПОПУЛЯЦІЙНОГО ЦИКЛУ

Синявська І. О.

Внутрішньопопуляційна мінливість гуртової норичі (Microtus socialis Pall.) на різних фазах популяційного циклу. – Синявська І. О. – В результаті вивчення внутрішньопопуляційної мінливості статевозрілих особин гуртової норичі встановлено, що на півдні України фенотипне різноманіття цього виду визначається, в першу чергу, динамікою чисельності і щільності популяції, в другу – сезоном року і, значно менше, статтю тварин. Показано, що тварини піку чисельності характеризуються великими розмірами, більшою інтенсивністю росту і обмінних процесів, а також високим рівнем стресованості у порівнянні з норичами фаз спаду і депресії чисельності. На фазі виходу популяції з депресії (1977 р.) норичі мають середні розміри тіла і більшості органів.

Ключові слова: гуртова норича, морфологічні ознаки, циклічна і сезонна мінливість, статевий диморфізм.

Адреса: Інститут зоології НАН України, вул. Б. Хмельницького, 15, Київ – 30, ГСП, 01601 Україна e-mail: synyavska@ua.fm

Intrapopulation variation of morphological characters of social vole (Microtus socialis Pall.) on the different phases of population cycles. – I. O. Syniavska. – The morphophysiological variability of subadults and adults social vole (*Microtus socialis*) was investigated. As a result of this analysis, it was shown, that the cyclic variability prevails over the seasonal variability and sexual dimorphism. It is shown that the animals which discovered on peak phases are characterized the peak number of animals are characterized by large size, the greater intensity of growth and metabolism, as well as high levels of stressing as compared with voles recession and depression strength. During the exit phase of the population of depression (1977) has been some increase in average body size and the size of most organs of voles

Key words: Morphophysiological variability, social vole, *Microtus socialis*, cyclic variability, sexual dimorphism

Adress: Schmalhausen Institute of Zoology Bogdan Khmelnytskyi str. 15, 01601, Kyiv 30 e-mail: synyavska@ua.fm

Вступ

Залежно від фази популяційного циклу змінюється структура популяції, зокрема, співвідношення особин різних морфотипів, адаптація до дій чинників середовища, репродуктивний потенціал і особливості поведінки тварин [27, 40, 26, 4, 5, 38, 41, 19, 7, 28, 22]. Це підтверджується гіпотезою поведінкового поліморфізму Чітті, згідно якої [34, 35, 44], при високій щільності популяції виживають у більшій кількості особини, що швидко дозрівають і розмножуються, а при низькій щільності – переважають агресивні тварини, що розмножуються повільно [26]. Таким чином, основні сили популяції спрямовані на підтримку існуючого рівня популяційного гомеостазу, а зовсім не на відновлення чисельності. Отже, впродовж циклу стратегія популяцій гризунів змінюється [34, 35].

Змінюється також морфофізіологічний стан організму норич, про що свідчать достовірні відмінності у відносних значеннях різних морфологічних та фізіологічних ознак між

тваринами, що відловлені на різних стадіях популяційного циклу [2, 3, 43, 9, 6, 14, 24, 13, 15, 31, 45]. Встановлено взаємозв'язок між морфофізіологічним статусом тварин та динамікою чисельності і щільності популяції [33, 2, 23, 24, 13, 25, 16].

Багатьма авторами виявлено суттєві відмінності між сезонними генераціями гризунів. Відомо, що норичі весняної і осінньої генерації характеризуються різною швидкістю росту і статевого дозрівання, інтенсивністю обмінних процесів і теплопродукції [20, 21]. Таким чином, тварини різних генерацій неоднаково реагують на зміни умов середовища і циклічні коливання щільності популяцій [37, 45].

Гуртова норича є одним з найбільш типових видів гризунів, що населяє степову зону України, для неї відомі багаторічні коливання чисельності [8, 9, 10, 17]. Питання мінливості основних морфофізіологічних ознак, формування морфологічного різноманіття на популяційному рівні і чинники, які їх визначають, дотепер вивчені недостатньо [3, 8, 9, 10, 11]. Мета цієї

роботи проаналізувати динаміку фенотипного різноманіття гуртової нориці, оцінити вклад, який вносять різні форми мінливості у внутрішньопопуляційне різноманіття гуртової нориці на півдні України.

Матеріали і методика

Робота заснована на даних з морфології гуртової нориці (*Microtus socialis*), зібраних експедицією відділу популяційної екології Інституту зоології ім. І. І. Шмальгаузена НАН України на території цілинного степу заповідника

«Асканія-Нова» та прилеглих агроценозів Чаплинського р-ну Херсонської області. Проаналізовано дані по 603 статевозрілим напівдорослим та дорослим особинам (260 самців і 343 самки) за 1973-1977 рр. Вік тварин визначався за ступенем скульптурованості черепа [1, 12]. Статева зрілість та репродуктивний потенціал оцінювались за розмірами і станом сім'яників у самців та наявністю плацентарних плям та ембріонів у самок. Об'єм дослідженого матеріалу подано у таблиці 1.

Таблиця 1. Об'єм дослідженого матеріалу

Сезон, рік	Самці		Самки	
	Номер Вибірки	n	Номер Вибірки	N
лютий 1973	1	36	13	51
квітень 1973	2	13	14	24
червень-липень 1973	3	35	15	41
жовтень 1973	4	35	16	52
лютий 1975	5	23	17	16
квітень 1975	6	26	18	29
червень-липень 1975	7	9	19	21
квітень 1976	8	17	20	23
жовтень 1976	9	12	21	23
квітень 1977	10	17	22	25
липень 1977	11	15	23	18
жовтень 1977	12	22	24	20

В аналізі використані стандартні екстер'єрні (довжина тіла, хвоста, стопи, вуха) та інтер'єрні (маса кишечника, маса тіла, печінки, серця, легенів, селезінки, тимуса, нирок і наднирників) ознаки. Статистичний аналіз даних з використанням критерію Колмогорова-Смірнова (K-S) показав, що більшість ознак мають розподіл, відмінний від нормального (див. табл. 2), тому при порівнянні вибірок за середнім значенням

окремих ознак нами використано непараметричний критерій Манна-Уїтні. Статевий диморфізм, сезонну і циклічну мінливість вивчали за логтрансформованими середніми значеннями 15 абсолютних ознак з використанням факторного аналізу. Всі розрахунки виконані з використанням статистичного пакету Statistica для Windows, версія 6.0.

Таблиця 2. Аналіз нормальності розподілу середніх значень морфологічних ознак у самців и самок гуртової нориці

Ознака	N	max D	K-S	Lilliefors
Довжина тіла, мм	24	0,193249	p > .20	p < ,05
довжина хвоста, мм	24	0,076816	p > .20	p > .20
довжина стопи, мм	24	0,104491	p > .20	p > .20
довжина вуха, мм	24	0,198976	p > .20	p < ,05
маса тіла, г	24	0,182155	p > .20	p < ,05
маса селезінки, мг	24	0,115005	p > .20	p > .20
маса лівого наднирника, мг	24	0,150945	p > .20	p < ,20
маса правого наднирника, мг	24	0,109320	p > .20	p > .20
маса лівої нирки, мг	24	0,175814	p > .20	p < ,10
маса правої нирки, мг	24	0,191959	p > .20	p < ,05
маса кишечника, мг	24	0,212382	p < ,20	p < ,01
маса печінки, мг	24	0,130377	p > .20	p > .20
маса тимуса, мг	24	0,095957	p > .20	p > .20
маса серця, мг	24	0,154299	p > .20	p < ,15
маса легень, мг	24	0,216257	p < ,20	p < ,01

¹ Вихідні значення ознак перетворювались з використанням десяткових логарифмів

Результати

Згідно з результатами факторного аналізу середніх значень ознак для кожної з досліджених вибірок (див. табл. 3) встановлено, що на перші три головні компоненти (ГК) припадає 84,75% від

загальної дисперсії. Це говорить про достатньо високий рівень спряженої мінливості аналізованого комплексу морфологічних ознак у гуртової нориці.

Таблиця 3. Факторні навантаження морфологічних ознак на перші три головні компоненти

Ознака	ГК ₁	ГК ₂	ГК ₃
Довжина тіла, мм	0,947	0,061	-0,081
– хвоста, мм	0,772	-0,034	0,484
– стопи, мм	0,683	0,499	-0,363
– вуха, мм	0,915	0,068	0,073
маса тіла, г	0,950	0,044	-0,195
– селезінки, мг	0,688	0,509	0,201
– лівого наднирника, мг	0,797	-0,462	0,313
– правого наднирника, мг	0,758	-0,547	0,297
– лівої нирки, мг	0,966	-0,051	-0,170
– правої нирки, мг	0,964	-0,045	-0,178
– кишечника, мг	0,753	0,048	-0,187
– печінки, мг	0,856	-0,070	0,096
– тимуса, мг	0,431	0,703	0,427
– серця, мг	0,700	-0,243	-0,448
– легень, мг	0,873	-0,070	-0,023
Внесок факторів у загальну дисперсію, %	66,53	10,68	7,55

ГК₁, на долю якої припадає 66,53% від загальної дисперсії, характеризується позитивним внеском усіх досліджуваних ознак, включаючи довжину і масу тіла, що дозволяє вважати цю компоненту розмірною. Про це свідчить і характер розподілу вибірок за значеннями даної компоненти – дрібні особини фаз спаду та депресії чисельності 1975 – 1976 рр. (вибірки 5 – 9; 17 – 21) зосереджені в області мінімальних

значень ГК₁, великі фази піку чисельності (всі сезони 1973 р., вибірки 1 – 4 та 13 – 16) – в області максимальних.

Відмінності в загальних розмірах максимальні між самими дрібними норицями літніх вибірок 1975 р. (вибірки 7 та 19) та крупними літньої вибірки 1973 р. (вибірки 3 і 15) як за значеннями ГК₁ ($Z = 3,55$; $P < 0,05$), так і за середнім значенням усіх аналізованих ознак (табл. 4).

Таблиця 4. Результати порівняння нориць літніх вибірок 1973 и 1975 рр. за середніми значеннями морфологічних ознак з використанням критерію Манна-Уїтні (Z)

Ознака	Z	p-level
Довжина тіла, мм	3,554093	0,000379
– хвоста, мм	3,554093	0,000379
– стопи, мм	3,554093	0,000379
– вуха, мм	3,554093	0,000379
маса тіла, г	3,554093	0,000379
– кишечника, мг	3,554093	0,000379
– селезінки, мг	3,198684	0,001381
– лівого наднирника, мг	3,554093	0,000379
– правого наднирника, мг	3,376389	0,000735
– лівої нирки, мг	3,554093	0,000379
– правої нирки, мг	3,554093	0,000379
– печінки, мг	3,376389	0,000735
– тимуса, мг	2,310161	0,020880
– серця, мг	3,554093	0,000379
– легень, мг	3,554093	0,000379

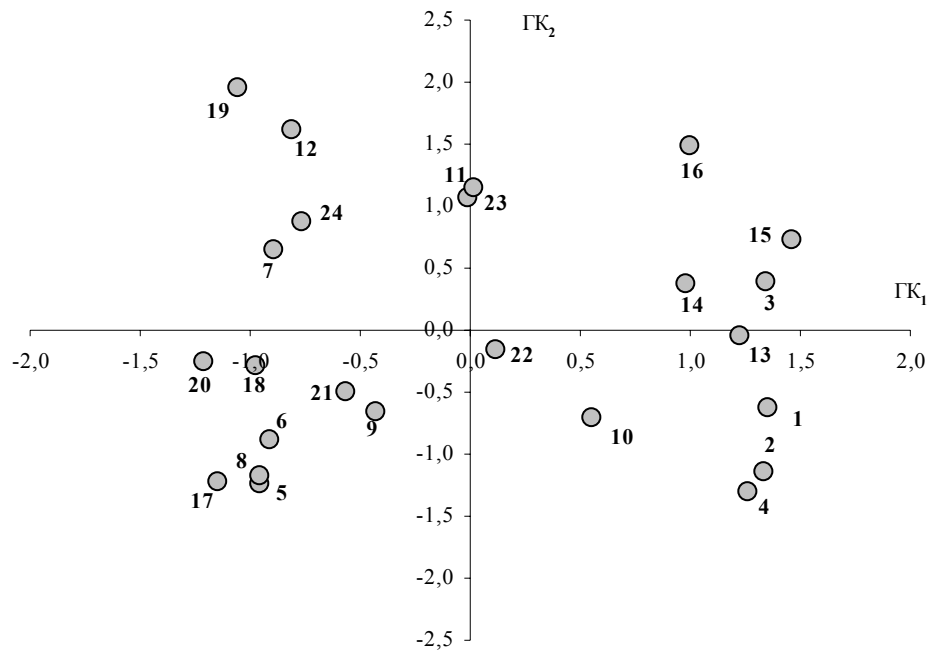


Рис. 1. Розподіл центроїдів вибірок самців (1-12) і самок (13-24) *M. socialis* у просторі значень першої та другої ГК.

$ГК_2$ – (10,68% від загальної дисперсії). Факторні навантаження довжини і маси тіла на $ГК_2$ незначні, тому дана компонента відображає мінливість відносної величини ознак (пропорції). Найбільший позитивний внесок у цю компоненту вносять довжина стопи, маса селезінки та тимусу, негативний – наднирників і серця (табл. 3). Отже, $ГК_2$ є показником інтенсивності ростових процесів, рівня стресованності та рухової активності тварин.

Найбільш інтенсивний ріст і відносно високий рівень стресованності поряд зі зниженням рухливості і рівня обмінних процесів властиві для дрібних нориць літа 1975 р. (вибірки 7 і 19), нориць, відловлених влітку та восени 1977 р. (вибірки 11, 12, 23, 24), а також для крупних самців літа (вибірка 3) і самок різних сезонів 1973 р. (вибірки 14, 15, 16). Нориці весняної та осінньої вибірок фази спаду (вибірки 5, 6, 17, 18), депресії (вибірки 8, 9, 20, 21), і, меншою мірою, самці зимових, весняних та осінніх вибірок піку чисельності 1973 (вибірки 1, 2, 4), навпаки, характеризуються сповільненим ростом, збільшенням рухової активності та рівня обмінних процесів (рис. 1). Статистично достовірні відмінності ($P < 0,05$) за середніми значеннями відносної величини стопи, селезінки, тимусу, наднирників і серця відзначені перш за все між вибірками 17 та 19 1975 р.

Виявлено достовірні відмінності ($P < 0,05$) за ознаками, що формують $ГК_2$ між самцями і самками деяких вибірок; максимально відрізняються між собою самці та самки жовтня 1973 р (вибірки 4 та 16)

Виходячи з вищесказаного, дана компонента характеризує сезонну мінливість та міжстатеві відмінності у гуртової нориці.

$ГК_3$ – (7,54% від загальної дисперсії), виходячи з величини і знаку навантажень ознак на цю компоненту, відображає мінливість відносної величини серця, стопи, хвоста, наднирників та тимусу. Згідно з розподілом вибірок вздовж значень цієї компоненти, самці у порівнянні з самками характеризуються відносно великими значеннями довжини хвоста, маси селезінки, наднирників та тимусу і меншими – стопи і серця. Про це свідчать достовірні відмінності за середнім значенням $ГК_3$ ($Z = 3,57$ $P < 0,05$) між самцями (вибірки 1 – 11), з одного боку, та самками (вибірки 13 – 18 і 20 – 22), – з іншого. Для нориць, відловлених у жовтні 1977 р. (вибірки 12 і 24), відзначені зворотні відмінності за величиною вищевказаних ознак.

Максимальні відмінності виявлені при порівнянні самців літньої (11) і самок весняної (22) вибірок 1977 р. При цьому відмінності, обумовлені фактором сезоном і статі, достовірні за величиною індексу хвоста ($Z = -1,97$ $P < 0,05$), лівої та правої надниркових залоз ($Z = -3,87$; $P < 0,05$; $Z = -4,23$; $P < 0,05$) і серця ($Z = -2,19$; $P < 0,05$). Сезонні вибірки самців 1977 (вибірки 11 і 12) розрізняються за величиною індексів селезінки ($Z = 2,61$; $P < 0,05$), наднирників ($Z = 4,31$; $P < 0,05$; $Z = 2,54$; $P < 0,05$) і серця ($Z = -3,19$; $P < 0,05$). Таким чином, $ГК_3$ описує насамперед гендерні і, в меншій мірі, сезонні відмінності нориць за аналізованим комплексом морфологічних ознак.

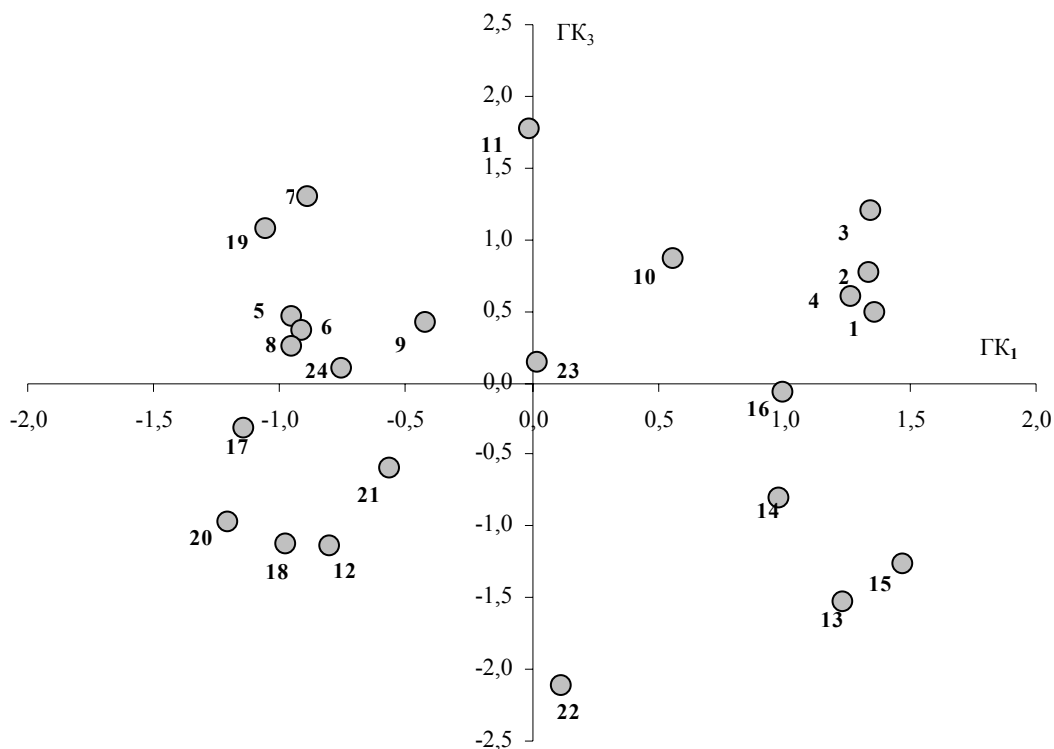


Рис. 2 Розподіл центротидів вибірок самців (1-12) і самок (13-24) *M. socialis* у просторі значень першої та третьої ГК.

Обговорення результатів

Згідно з результатами проведеного аналізу, встановлено високий рівень циклічної мінливості (ГК₁ – 66,53%) морфологічних ознак у статевозрілих дорослих і напівдорослих гуртових нориць. Нориці, які вилонені на піку чисельності, який згідно літературних даних відмічений 1973 р. [9, 17] характеризуються великими загальними розмірами тіла і величиною більшості ознак. Збільшення загальних розмірів тіла і розмірів окремих органів, в першу чергу, нирок, печінки та легенів, на піку чисельності (всі сезони 1973 р.), мабуть, свідчить про інтенсифікацію обмінних процесів в організмі нориць під час розмноження [9, 17].

У фазі спаду і депресії чисельності популяції (згідно літературних даних – 1975 – 1976 рр.) нориці дрібні, повільно ростуть і практично не розмножуються [10], через те що, основні сили організму спрямовані на переживання несприятливих умов середовища [5, 17].

Особини, здобуті весною і влітку 1977 р., за своїми морфологічними параметрами займають проміжне положення між особинами фази піку і спаду чисельності популяції (рис. 1 і 2). При цьому вони відрізняються невисоким репродуктивним потенціалом або ж взагалі не розмножуються [10]. Ймовірно, такий стан організму

характерний для нориць в момент виходу популяції зі стану депресії чисельності [17].

Одержані результати в цілому підтверджують гіпотезу Читті про збільшення розмірів тіла у фазі піку чисельності [34, 35]. Аналогічні дані отримані при вивченні сірих нориць роду *Microtus* [35, 13, 15, 39, 32, 36], водяної нориці [4, 5], рудих нориць [6, 13, 45], а також лемінгів [24].

Інтенсивність росту, рівня стресованості та рухової активності нориць (ГК₂) змінюється залежно від сезону, що найбільш чітко проявляється у фазах спаду та депресії чисельності (максимальні відмінності виявлені між самками зимових та літніх вибірок 1975 р). Між самцями літньої та осінньої вибірок 1977 р виявлено відмінності за значенням ГК₂ та ГК₁. Це може свідчити про різну реакцію тваринок з даних вибірок на зміни умов існування [10, 17; 30, 5, 13, 16].

Статеві відмінності. Відомо, що самці і самки характеризуються різною інтенсивністю ростових процесів, і в різній мірі реагують на зміну умов навколишнього середовища [29, 18, 39, 42]. Згідно наших даних, статеві відмінності за загальними розмірами тіла, у гуртовій нориці на півдні України більше проявляються у крупних нориць піку чисельності (вибірки 2 та 14; 4 та 16) і менше – на фазі спаду (7 та 19). Достовірні міжстатеві відмінності ($P < 0,05$) виявлено у нориць 1973 та

1977 рр. за відносним значенням хвоста, стопи, селезінки, надниркових залоз, тимусу і серця (див. рис. 1 – 2).

Таким чином, за вкладом у формування фенотипного різноманіття гуртової нориці півдня України три типи внутрішньопопуляційної мінливості можна розташувати наступним чином – циклічна (~67%), сезонна (~11%) мінливість та статевий диморфізм (~8%). Приблизно 14% мінливості припадає на невраховані нами фактори.

Подяки

Автор висловлює подяку науковому керівнику В. М. Пескову за цінні поради при виконанні та написанні статті та завідуючому відділом популяційної екології І. Г. Ємельянову за дозвіл працювати з матеріалами покладеними в основу даної роботи.

1. Башенина Н. В. К вопросу об определении возраста обыкновенной полевки (*Microtus arvalis* Pall.) // Зоол. журн. – 1953. – 32., вып. 4. – С. 730–743
2. Башенина Н. В. Экология обыкновенной полевки и некоторые черты ее географической изменчивости. М.: Наука, 1962. – 238 с.
3. Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. – М.: Наука, 1977. – 354 с.
4. Галактионов Ю. К., Ефимов В. М., Шушпанова Н. Ф., Фалеев В. И. Соотношение быстро и медленно растущих водяных полевков в зависимости от фазы динамики численности // Экология горных млекопитающих. Информ. материалы/ УНЦ АН СССР. Свердловск, 1982. – С. 17 – 18
5. Галактионов Ю. К., Шушпанова Н. Ф. Возможность регистрации фаз динамики численности водяной полевки по фенотипической структуре популяции // Науч.-техн. бюлл. / СО ВАСХНИЛ. 1984. Вып. 22. – С. 24 – 32.
6. Европейская рыжая полевка. / Под ред. Н. В. Башениной. М., 1981. – 351 с.
7. Евсиков В. И., Мошкин М. П. Динамика и гомеостаз природных популяций животных. // Сиб. экол. журн. 1994. Т. 1, № 4. – С. 331 – 346.
8. Емельянов И. Г. Изучение относительного роста некоторых внутренних органов общественных полевков популяции степной зоны Аскания-Нова. // Вестник зоологии, 1976. – №3. – С. 14 – 19
9. Емельянов И. Г. Эколого-морфологическая характеристика и особенности динамики численности общественной полевки (*Microtus socialis*) (Mammalia, Cricetidae) в степной зоне Украины. // Вестник зоологии, 1979. – №4. – С. 56 – 61
10. Емельянов И. Г. Особенности размножения общественной полевки в степной зоне Украины. / В кн. Изученность териофауны Украины, ее рациональное использование и охрана. К.: Наукова думка, 1988. – С. 68 – 76
11. Емельянов И. Г. Разнообразие и его роль в функциональной устойчивости и эволюции экосистем. – К., 1999. – 168 с.
12. Емельянов И. Г., Золотухина С. И. О выделении возрастных групп у полевки общественной. // Докл. АН УССР, сер. Б., 1975. – № 7 – С. 661 – 663
13. Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологический и физиологический аспекты. – Л.: Наука, 1985. – 318 с.
14. Кряжмский Ф. В. Возрастная структура популяции полевков-экономов на разных фазах динамики их численности // Динамика популяционной структуры млекопитающих и амфибий. – Свердловск: ИЭРиЖ УНЦ АН СССР, 1982. – С. 3 – 8.
15. Кряжмский Ф. В., Малафеев Ю. М., Добринский Л. Н. Рост и выживаемость полевков-экономов на разных фазах популяционного цикла. // Экологические аспекты скорости роста и развития животных. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. – С. 3 – 11.
16. Кундрюкова У. И. Гистологический анализ «гипертрофированной» селезенки рыжей полевки. Эволюционная и популяционная экология (назад в будущее). Материалы конф. молодых ученых, 2009 г. / ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург: Изд-во «Гощицкий», 2009. С. 93 – 97.
17. Межжерин В. А., Емельянов И. Г., Михалевич О. А. Комплексный подход к изучению популяций мелких млекопитающих. К.: Наукова думка, 1991 – 204 с.
18. Мина М. В., Клевезаль Г. А. Рост животных. – М.: Наука, 1976 – 291 с.
19. Новиков Е. А., Фалеев В. И. Развитие красной полевки на разных фазах цикла численности // Грызуны: Тез. докл. VII Всесоюз. совещ. (27 сентября – 1 октября 1988 г., Нальчик). Т. 2. Свердловск, 1988. – С. 96 – 97.
20. Оленев Г. В. Внутрипопуляционная изменчивость генерационной структуры рыжей полевки в разных биотопах. / Морфофункциональные особенности внутрипопуляционных группировок животных. Свердловск, 1981. – С. 12 – 22.
21. Пантелеев П. А. Биоэнергетика мелких млекопитающих. М.: Наука, 1983. – С. 102 – 114
22. Роговин К. А., Мошкин М. П. Авторегуляция численности в популяциях млекопитающих и стресс (штрихи к давно написанной картине). // Журнал общей биологии, 2007. Т. 68. № 4. – С. 244 – 267
23. Ткачев А. В. Эндокринная характеристика популяционного цикла леммингов острова Врангеля. – В кн.: Механизмы регуляции численности леммингов и полевков на Крайнем Севере. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1980. – С. 119–126.
24. Чернявский Ф. Б., Ткачев А. В. Популяционные циклы леммингов в Арктике: Экологические и эндокринные аспекты. М.: Наука, 1982. – 164 с.
25. Чернявский Ф. Б., Лазуткин А. Н. Популяционная динамика и изменчивость эколого-физиологических показателей у сибирского лемминга (*Lemmus sibiricus* Kerr.) в Колымской низменности. // Сибирский экологический журнал, 1999. №1. – С. 99 – 105
26. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. – М.: Наука, 1980. – 277 с.
27. Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. // Тр. Ин-та экологии растений и животных, Вып. 58. – Свердловск, 1968. – 388 с.
28. Шилов И. А. Динамика популяций и популяционные циклы // Структура популяций у мелких млекопитающих. М.: Наука, 1991. – С. 151 – 172.
29. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. – М.: Наука, 1968. – 451 с.
30. Эскин И. А. Основы физиологии эндокринных желез. М.: Высш. школа, 1975. – 303 с.
31. Boonstra R. Population cycles of microtines: the senescence hypothesis. // Evolutionary ecology. 1994. Vol. 8. – P. 196–219
32. Briner T., Favre N., Nentwig W., Airoldi J.-P. Population dynamics of *Microtus arvalis* in a weed strip. // Mammalian Biology. 2007. Vol. 72, N 2. – P. 106–115.
33. Christian J. J. The adrenal-pituitary system and population cycles in mammals. // J. Mammal. 1950. Vol. 31. – P. 247–259.
34. Chitty D. Self-regulation of number through changes in variability. // Cold spring Hardor. Symp. Quant. Biol. 1958. Vol. 22. – P. 277–280
35. Chitty H., Chitty D. Body weight in relation to population phase in *Microtus agrestis* // Symp. Theriologicum. Brno. 1960. – P. 77–86.
36. Getz L. L., McGuire B. Demography and fluctuating vole populations: Phase homogeneity of demographic variables. // Basic and Applied Ecology. 2009. Vol. 10. – P. 170–177.

37. Hansen T. F., Stenseth N. C., Henttonen H. Multiannual vole cycles and population regulation during long winters: an analysis of seasonal density dependence. // *American naturalist*. 1999. Vol. 154, N 2. – P. 129–139.
38. Heske E. J., Ostfeld R. S., Lidicker W. Z. Does social behavior drive vole cycles? An evaluation of competing models as they pertain to California voles. *Pap. Lake Louise Biochem. Adapt. Symp., Lake Louise, Febr. 7 – 9, 1987* // *Can. J. Zool.* 1988. V. 66, N 5. – P. 1153 – 1159.
39. Heske E. J., Ostfeld R. S. Sexual dimorphism in size, relative size of testes, and mating systems in North American voles. // *J. Mammal.* 1990. Vol. 71, N 4. – P 510 – 519.
40. Krebs C. J., Myers J. H. Population cycles in small mammals // *Adv. Ecol. Res.* 1974. Vol. 8. – P. 267 – 399.
41. Lidicker W. Z. Solving the enigma of microtine cycles // *J. Mammal.* 1988. Vol. 69, N 2. P. 225 – 235.
42. Schulte-Hostedde A. I., Millar J. S., Hickling G. J. Sexual dimorphism in body composition of small mammals. // *Can. J. Zool.* 2001. Vol. 79. – P. 1016 – 1020
43. To L. P., Tamarin R. H. The relation of population density and adrenal gland weight in cycling and noncycling voles (*Microtus*). // *Ecology*. 1977. Vol. 58, N 4. – P. 928—934.
44. Volpio P. Strict statements and their consequences – a story around cycles. // *Ann. Zool. Fennici*, 1998. – Vol. 35. – P. 123–128
45. Zuercher G. L., Roby D. D., Rexstad E. A. Seasonal changes in body mass, composition, and organs of northern redbacked voles in interior Alaska. // *J. Mammal.* 1999. Vol. 80, N 2. – P. 443 – 459.

Отримано: 10 вересня 2012 р.

Прийнято до друку: 12 листопада 2012 р.