

Н. Г. ЕВДОКИМОВ

**ВЛИЯНИЕ ВЕСЕННЕГО ПАВОДКА  
НА ПОПУЛЯЦИОННУЮ СТРУКТУРУ НАСЕЛЕНИЯ  
МЕЛКИХ ГРЫЗУНОВ ПОЙМЕННОГО БИОТОПА**

Речные поймы занимают в нашей стране довольно большую территорию — около 3% (Еленевский, 1936). Они представляют большой интерес, так как служат экологическим руслом, по которому происходит проникновение животных в соседние зоны и освоение новых территорий (Богданов, 1871; Страутман, 1953; туров, 1958).

По своему отношению к пойме животные, обитающие там, разделяются на три основные группы: 1) «эндемики», 2) облигатные и 3) факультативные (Туров, 1958).

В нашей работе (пойма р. Сакмары в окрестностях пос. Кашкук Кувандыкского р-на Оренбургской обл.) нам пришлось столкнуться в основном с облигатной группой грызунов, т. е. грызунами, которые постоянно обитают в пойме, как и в прилегающих биотопах, но связаны с поймой меньше, чем «эндемики».

Эта группа представляет наибольший интерес как с зоогеографической, так и с экологической точек зрения. Сюда относятся виды, несвойственные данной ландшафтной зоне, но проникающие в ее пределы по речным долинам и дающие в пойме более высокую численность, чем вне ее, т. е. нашедшие в пойме более благоприятные условия.

Пойма Сакмары — биотоп с густой растительностью. Ближе к руслу реки наблюдается сильная захламленность растительными остатками, возникающая в результате разливов Сакмары. Древесные породы первого яруса состоят из ольхи, вяза и липы, а второй и третий ярусы — из черемухи, рябины и различных кустарников; травяной покров представлен густым высоко-травьем.

Для исследований использовались два участка площадью около 1 га каждый. Для опыта был взят участок только что освободившийся от воды, для контроля — более возвышенный и сухой (незатопляемый). Отлов проводился по общепринятой

полевой методике давилками Геро (по 50 ловушек на каждом участке) в июне, июле и сентябре (по неделе в каждом месяце).

Обработано 2 100 ловушко-суток и отловлено 317 мелких грызунов: рыжая полевка (*Clethrionomys glareolus* Schreb.), лесная мышь (*Apodemus sylvaticus* L.), полевка-экономка (*Microtus oeconomus* Pall.), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis* Pall.), домовая (*Mus musculus* L.) и желтогорлая (*Apodemus flavicollis* Melch.) мышь.

Материал обрабатывался по общепринятой зоологической методике. Определялись размеры тела, его частей, вес тела, пол и участие в размножении. Для исследования физиологического состояния популяций грызунов (в частности, отдельных возрастных групп) проводилась органометрия сердца, почек и печени (Шварц и др., 1968).

Для определения возраста и сравнения разновозрастных групп рыжих полевок, кроме весовых и линейных признаков, нами использовались различия в развитии корней зубов по методике Т. В. Кошкиной (1955) и Н. В. Тупиковой и др. (1970).

Известно, что анализ возрастной структуры даже у корнезубых полевок затруднен из-за сложности выделения отдельных генераций, особенно в конце репродуктивного периода. Вследствие этого нам пришлось выделить группы генераций (возрастные группы).

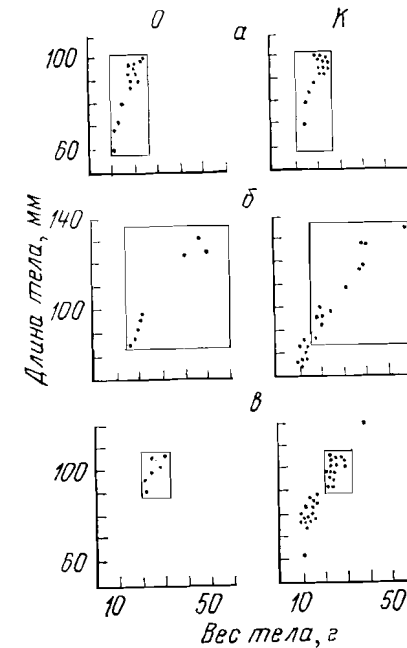
До начала весеннего размножения рыжие полевки представляют собой относительно единую возрастную группу перезимовавших особей. Летом полевки состоят из четырех возрастных групп: 1) перезимовавшие, 2) первая (весенняя) генерация или первая возрастная группа, 3) вторая группа (второй помет перезимовавших полевок и первый — прибылых первой генерации) и 4) третья группа (второй помет прибылых). Осенью мы разбивали полевок на три возрастные группы: 1) объединенная первая и вторая группа (возраст 4—5 мес.), 2) третья группа (2—3 мес.), 3) четвертая группа (1—2 мес. и моложе).

Лесные мыши разбивались на такие же возрастные группы по стертости зубов (Варшавский, Крылова, 1948) и по весу тела (Новиков, 1953), по весу тела делились и полевки-экономки.

**Динамика видового состава и численности.** Наличие ежегодных весенних паводков — характерная особенность пойменных биотопов. Периодическое появление большой массы воды резко меняет условия обитания в первую очередь мелких грызунов, обитающих в зоне временного затопления. Из-за воды зверьки вынуждены уходить на более возвышенные и сухие места. По мере ее спада и зарастания осушающихся участков поймы наблюдается обратное движение, и освобождающаяся территория вновь заселяется. Такие перемещения наблюдаются ежегодно (Бородин, 1951; Калецкая, 1957; Романов, 1957, и др.).

Рис. 1. Население грызунов (лесной мыши — а, полевки-экономки — б и рыжей полевки — в) на затопляемом (О) и контрольном (К) участках (июнь).

Прямоугольники — сравняемые площади наложения.



Как происходило заселение затопляемого участка поймы р. Сакмары (к середине июня) доминирующими видами грызунов, хорошо видно на рис. 1. На основании анализа населения трех видов грызунов на затопляемом и контрольном участках (по площади наложения) можно сказать, что первой заселила участок лесная мышь (площадь наложения 100%), а затем поселились полевка-экономка (60,0%) и рыжая полевка (46,9%).

В июне на опытном участке доминировала лесная мышь и полевка-экономка, на контрольном — рыжая полевка и также полевка-экономка. На опытном участке отмечалось присутствие домовой мыши и более низкое относительное количество обыкновенной полевки (по сравнению с контрольным участком). Это объясняется, как указывает Г. В. Романов (1957), тем, что домовая мышь более приспособлена к условиям весеннего паводка, чем обыкновенная полевка. В июле на затопляемом участке уже доминировала рыжая полевка, на контрольном — рыжая полевка и лесная мышь. В сентябре на опытном участке полностью преобладала рыжая полевка (73,9%), в то время как доминировавшая в начале лета лесная мышь составляла

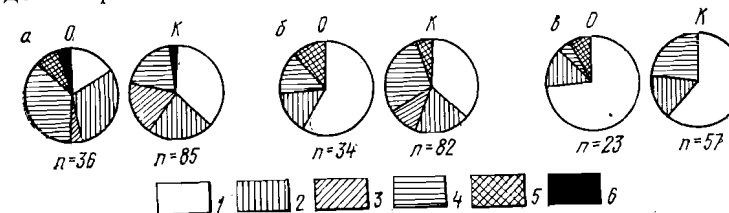


Рис. 2. Видовое соотношение мелких грызунов (в %) на опытном (О) и контрольном (К) участках в июне (а), июле (б) и сентябре (в).

1 — рыжая полевка, 2 — полевка-экономка, 3 — обыкновенная полевка, 4 — лесная мышь, 5 — домовая мышь, 6 — желтогорлая мышь.

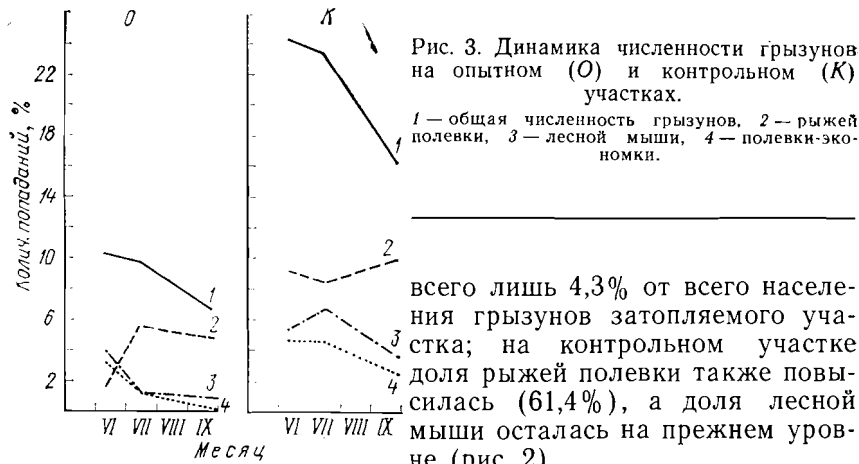


Рис. 3. Динамика численности грызунов на опытном (О) и контрольном (К) участках.

1 — общая численность грызунов, 2 — рыжей полевки, 3 — лесной мыши, 4 — полевки-экономки.

всего лишь 4,3% от всего населения грызунов затопляемого участка; на контрольном участке доля рыжей полевки также повысилась (61,4%), а доля лесной мыши осталась на прежнем уровне (рис. 2).

Исследования, проведенные в пойме Сакмары на затопляемом участке, показали, что после достижения определенного уровня численности грызунов динамика общей численности на этом участке в дальнейшем не отличалась от таковой на контрольном участке и определялась в основном «емкостью угоды» (рис. 3), но по динамике численности отдельных видов имеются отличия, обусловленные сменой видов-доминантов.

**Возрастная структура и половой состав.** Возрастная структура важна, как одно из качеств популяции, позволяющее поддерживать численность популяции на определенном уровне (Шварц, 1959; Chitty, 1960) и является одним из основных механизмов приспособления животных к конкретным условиям среды обитания (Шварц, 1962, 1964, 1967; Ивантер, 1970; Большаков, 1972; Башенина, 1977, и др.).

Анализ возрастной структуры популяций мелких грызунов позволяет оценить значение отдельных сезонных генераций (возрастных групп) при заселении и участии в воспроизводстве населения вновь заселяемых территорий.

Изучение динамики заселения грызунами пойменного участка после весеннего паводка показало, что более интенсивное заселение началось только в июне, когда подсохла земля и появилась трава. У рыжей полевки первыми «поселенцами» были только молодые зверьки первой возрастной группы, хотя на контроле в это время присутствовали уже полевки второй и третьей возрастных групп. В июле на затопленном участке отмечается больший процент молодых зверьков второй возрастной группы (55,0%) и меньший — третьей группы (25,0%) по сравнению с контрольным участком (37,0 и 43,0 соответственно). В конце сентября, когда закончилось размножение, на опытном участке по сравнению с контрольным население рыжей полевки было представлено более молодым возрастным составом (рис. 4).

Рис. 4. Динамика возрастной структуры населения рыжей полевки на опытном (О) и контрольном (К) участках.

1 — перезимовавшие, 2 — 1-я возрастная группа, 3 — 2-я, 4 — 1-я и 2-я, 5 — 3-я, 6 — 4-я.

Такое же явление, но в меньшей мере отмечается и у полевки-экономки.

Летом на затопленном участке полевки первой и второй возрастных групп составляли 75,0%, третьей — 12,5%, на контроле — 58,3 и 30,6% соответственно (рис. 5, б).

У лесной мыши, первой заселившей затопляемый участок, как у более активного вида, возрастной состав к июлю был уже таким, как и на контроле (см. рис. 5, а).

Закономерность связи полового состава популяций грызунов с их численностью доказана в ряде работ (Максимов, 1948; Broun, 1953; Hoffmann, 1958; Petrusewicz, 1960; Наумов и др., 1969; Кубанцев, 1972; Ивантер, 1975, и др.).

Анализ полового состава трех видов грызунов (рыжей полевки, полевки-экономки и лесной мыши) на затопляемом и контрольном участках не выявил существенных различий. Как в опыте, так и в контроле отмечается снижение доли самцов от лета к осени (табл. 1) и корреляция полового состава с численностью (см. рис. 3).

**Особенности размножения.** Интенсивное размножение характеризует популяции с низкой или увеличивающейся плотностью, в то время как в популяциях с высокой или уменьшающейся плотностью происходит слабое размножение (Калабухов, 1935; Наумов, 1948; Кошкина, 1957; Hoffmann, 1958; Earl, 1962; Кошкина, Коротков, 1975; Шилов, 1977, и др.).

Многие авторы обратили также внимание на задержку половозрелости у самок в популяциях с очень высокой плотно-

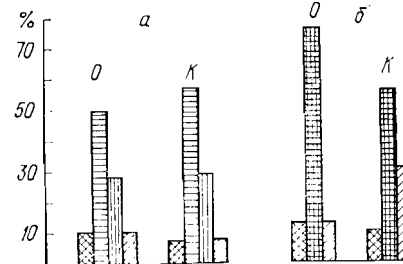


Рис. 5. Возрастная структура населения лесной мыши (а) и полевки-экономки (б) на опытном (О) и контрольном (К) участках.

Обозначения те же, что на рис. 4.

Таблица 1

## Половое соотношение населения грызунов на опытном и контрольном участках, %

Время отлова	Опыт			Контроль		
	Самцы	Самки	Всего	Самцы	Самки	Всего
Рыжая полевка						
Июнь . . . . .	50,0	50,0	6	75,0	25,0	32
Июль . . . . .	55,0	45,0	20	50,0	50,0	30
Сентябрь . . . . .	41,2	58,8	17	54,3	45,7	34
Полевка-экономка						
Июнь . . . . .	63,6	36,4	11	57,9	42,1	19
Июль . . . . .	20,0	80,0	5	43,7	56,3	16
Сентябрь . . . . .	33,3	66,7	3	12,5	87,5	9
Лесная мышь						
Июнь . . . . .	50,0	50,0	14	58,8	41,2	17
Июль . . . . .	40,0	60,0	5	50,0	50,0	24
Сентябрь . . . . .	—	—	—	38,5	61,5	13

стью. Буяльска (Bujalska, 1970) отмечала, что причины ограничения количества молодых и взрослых самок, достигших половой зрелости, заключены не в индивидуальных качествах (возраст и вес), а в пространственной структуре. Согласно Н. П. Наумову (1951), Т. В. Кошкиной (1965), индивидуальные участки взрослых самок рыжей и красной полевки бывают изолированными

Таблица 2

## Интенсивность размножения отдельных видов грызунов на опытном и контрольном участках

Время отлова	Опыт		Контроль	
	Процент размножающихся самок	Средняя величина помета	Процент размножающихся самок	Средняя величина помета
Рыжая полевка				
Июнь . . . . .	66,7	7,0	25,0	8,0
Июль . . . . .	44,4	6,5	26,7	7,0
Сентябрь . . . . .	10,0	6	20,0	5,3
Полевка-экономка				
Июнь . . . . .	50,0	8,0	12,5	8,5
Июль . . . . .	100,0	5,6	77,8	6,0
Лесная мышь				
Июнь . . . . .	42,9	7,0	85,7	6,8
Июль . . . . .	33,3	3	50,0	6,8

или только частично перекрывают друг друга; авторы называют это явление территориальными отношениями. Т. В. Кошкина (1965) предполагала, что территориальность взрослых самок может лимитировать половозрелость молодых самок. Механизм этого процесса может быть объяснен работами Кристиана, Ллойда и Дэвиса (Christian и др., 1965), где показано, что увеличение количества социальных контактов при острых конкурентных отношениях тормозит достижение половой зрелости через гормональную деятельность гипофиза и надпочечников. Следовательно, неполовозрелые самки не достигают половой зрелости до тех пор, пока не найдут «свободного» участка с меньшими контактами со взрослыми самками (Bujalska, 1970).

То, что размножение ограничивается, доказывается количеством размножающихся самок, которое редко приближается к числу сексуально зрелых. Так, количество беременных самок в популяциях рыжей полевки варьировало за ряд лет от 8,0 до 51,8% (Панина, Мясников, 1960), от 20 до 60% (Свириденко, 1967) и от 10 до 50% (Bujalska, Ryszkowski, 1966).

Наши материалы свидетельствуют также о том, что в условиях разреженной (низкой) плотности населения грызунов после весеннего паводка происходит интенсивное размножение молодых самок (у отдельных видов).

Так, в июне при заселении участком рыжей полевкой затопляемого участка в размножении участвовало 66,7% самок (только молодые животные первой возрастной группы), средняя величина помета 7,0, на контроле 25,0% (половина приходится на долю перезимовавших самок), средняя величина помета 8,0.

Через месяц в опыте интенсивность размножения снизилась до 44,4%, а на контроле оставалась почти на прежнем уровне (26,7%); но при этом, если на контроле участвовали в размножении самки старших возрастных групп (первая, вторая — 75,0%), то на затопляемом участке наоборот (третья группа — 75,0%). Помимо этого, в опыте у двух самок четвертой группы отмечены увеличенные матки. Средняя величина помета на затопляемом участке была, как и в июне, ниже, чем на контроле (6,5 и 7,0), что объясняется более молодым составом самок.

Отловы, проведенные осенью (в конце сентября), показали, что к концу репродуктивного периода участвовало в размножении (по плацентарным пятнам) в опыте 10,0% самок, а на контроле 20,0%.

Более интенсивное размножение на затопляемом участке отмечалось и у полевки-экономки (табл. 2). У лесной же мыши в опыте интенсивность размножения была ниже, чем в контроле.

**Морфофизиологическое состояние.** Метод, позволяющий оценить физиологическое состояние различных внутрипопуляционных группировок (половых, возрастных и т. д.), степень их жизнеспособности, — метод морфофизиологических индикаторов (Шварц и др., 1968). Относительный вес (индекс) внутренних

Таблица 3

**Морфофизиологические показатели рыжей полевки (самцы)  
на опытном и контрольном участках**

Показатель	Лето		Осень	
	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль
Вес тела, г . . . . .	22,21±0,65	22,89±0,29	17,35±0,40	19,17±0,74
Длина тела, мм . . . . .	96,7±1,60	98,6±1,0	88,0±1,02	90,2±1,08
Вес сердца, г . . . . .	0,151±0,009	0,171±0,007	0,110±0,005	0,108±0,003
Индекс сердца, о/оо . . . . .	6,76±0,30	7,37±0,27	6,32±0,17	5,84±0,14
Вес почки, г . . . . .	0,195±0,011	0,225±0,009	0,112±0,007	0,125±0,006
Индекс почки, о/оо . . . . .	8,72±0,30	9,79±0,35	6,46±0,30	6,70±0,28
Вес печени, о/оо . . . . .	1,457±0,068	1,703±0,062	0,975±0,099	1,055±0,035
Индекс печени, о/оо . . . . .	65,64±2,50	74,0±2,18	55,83±4,41	56,42±1,26
Колич. зверьков . . . . .	12	23	6	12

органов — сердца, почки, печени — служит хорошим показателем физиологического состояния животных (Hesse, 1921; Ackermann, 1949; Warburton, 1955; Шварц, 1958; Оленев, 1964; Шварц и др., 1968, и др.).

Сравнение физиологического состояния (по морфофизиологическим показателям) самцов рыжей полевки на затопляемом и контрольном участках (табл. 3) показало, что летом (в июне) животные первой возрастной группы в опыте находились в худших условиях, чем в контроле (достоверно ниже абсолютный и относительный вес почки и печени).

Осенью население рыжей полевки (две последние возрастные группы) на затопляемом участке при более молодом возрастном составе (см. рис. 4) сравнивалось по морфофизиологи-

Таблица 4

**Морфофизиологические показатели полевки-экономки и лесной мыши (самцы)  
на опытном и контрольном участках (лето)**

Показатель	Полевка-экономка		Лесная мышь	
	Опыт	Контроль	Опыт	Контроль
Вес тела, г . . . . .	27,73±3,91	28,36±3,33	21,60±0,77	21,40±0,82
Длина тела, мм . . . . .	103,7±4,72	105,1±4,86	93,6±1,66	93,2±1,65
Вес сердца, г . . . . .	0,191±0,016	0,231±0,028	0,160±0,010	0,174±0,010
Индекс сердца, о/оо . . . . .	6,48±0,59	7,41±0,59	7,11±0,23	8,16±0,40
Вес почки, г . . . . .	0,293±0,044	0,304±0,040	0,232±0,010	0,244±0,014
Индекс почки, о/оо . . . . .	9,31±0,41	9,61±0,42	10,78±0,39	11,43±0,56
Вес печени, г . . . . .	2,424±0,438	2,473±0,394	1,463±0,091	1,470±0,106
Индекс печени, о/оо . . . . .	74,66±2,92	76,50±3,27	68,63±5,91	68,36±3,01
Колич. зверьков . . . . .	7	7	6	9

ческим показателям с контрольным (см. табл. 3), за исключением индекса сердца, что связано, по всей вероятности, с их большей активностью в это время.

Лесная мышь и полевка-экономка, раньше заселившие затопляемый участок, по физиологическому состоянию уже в июне не отличались от таковых в контроле (табл. 4), за исключением относительного веса сердца у лесной мыши (достоверно ниже индекс сердца у мышей с затопляемого участка). Следует, однако, отметить, что эта тенденция отмечается летом также у экономки и рыжей полевки (только не с такой достоверностью), что объясняется, по-видимому, меньшей активностью животных на малонаселенном участке.

### Заключение

Таким образом, проведенное исследование влияния весеннего паводка на популяционную структуру населения мелких грызунов показало, что при заселении затопляемого участка видовой состав грызунов определяется их доминирующим или соподчиненным положением на окружающей территории.

Например, рыжая полевка, доминирующая в пойме, при заселении затопляемого участка быстро восстанавливает свое доминирующее положение в составе населения грызунов. Однако та же рыжая полевка при субдоминантном положении (доминант лесная мышь), которое отмечается в широколиственных островных лесах (колках) на остепненных холмах вокруг поймы Сакмары после механического истребления в одном из колков при повторном заселении, резко сокращает свою численность (Большаков и др., 1973).

Эти выводы подтверждают высказывание Н. В. Башениной (1977, с. 82) о том, что «основная черта мелких грызунов как компонента зооценоза — распределение между собой территории по принципу подвижного равновесия и доминирования каждой формы в оптимальных для нее условиях».

Известно, что молодые животные составляют основную часть расселяющихся особей в популяциях мелких грызунов. Это хорошо прослеживается у рыжей полевки и в какой-то мере — у полевки-экономки в «станции расселения», как можно назвать затопляемый участок.

Возрастной состав грызунов, заселяющих свободную территорию, зависит от их видоспецифичности и активности. Так, динамика возрастного состава населения рыжей полевки при заселении затопляемого участка в пойме р. Сакмары и участков таежного леса после проведения на них дератизационных работ (Евдокимов, 1978) очень сходна. Высокая активность и миграционные свойства лесной мыши (что, возможно, является одним из адаптационных свойств) позволяют ей в короткий срок заселять необжитые территории, сохраняя при этом характерную

для данной популяции возрастную структуру (в пойме Сакмары и в колках на окружающих пойму холмах).

Как известно, миграции внутри популяции представляют обычное явление в жизни мелких грызунов. Биологическая роль мигрантов заключается в том, что «избыточная» (Шилов, 1977) часть популяции играет роль «популяционного резерва» (Наумов, 1971), поскольку эти животные, не принимающие участия в размножении, сохраняют способность к нему (Crowcroft, Rowe, 1958; Большаков, 1972; Наумова, 1972; Башенина, 1977, и др.) и могут быстро возместить потери в составе населения или включиться в размножение при заселении свободной территории.

Это мы и наблюдали на первоначальной стадии заселения грызунами затопляемого участка: у рыжей полевки и полевки-экономки восстановление численности осуществлялось в основном за счет более интенсивного размножения, а у лесной мыши — в большей мере за счет миграции. В дальнейшем рост численности сдерживался различными факторами (территориальными отношениями, межвидовой конкуренцией и т. д.).

Изучение физиологического состояния населения мелких грызунов (на основе морфофизиологических показателей) не выявило существенных различий в физиологическом состоянии отдельных возрастных и половых групп на затопляемом и контрольном участках; имеющиеся некоторые отличия носят временный характер.

Исследование динамики видового состава, численности, возрастного и полового составов, продуктивности населения мелких грызунов, заселяющих участки поймы после весенних паводков, имеет важное теоретическое и практическое значение, которое увеличивается в связи с интенсивным зарегулированием стока рек и созданием новых водохранилищ.

Такие исследования также могут служить моделью изучения внутривидовых, территориальных и межвидовых отношений, миграционных свойств отдельных видов грызунов и др.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Башенина Н. В. Пути адаптации мышевидных грызунов. М.: Наука, 1977.  
Богданов М. Н. Птицы и звери Черноземной полосы Поволжья и долины Средней и Нижней Волги. Казань, 1871.  
Большаков В. Н. Пути приспособления мелких млекопитающих к горным условиям. М.: Наука, 1972.  
Большаков В. Н., Гашев Н. С., Бойков В. Н. и др. Влияние локального истребления на население и структуру популяций грызунов лесных биоценозов. — Экология, 1973, № 6.  
Бородин Л. П. Роль весеннего паводка в экологии млекопитающих пойменных биотопов. — Зоол. ж., 1951, т. 30, вып. 6.  
Варшавский С. Н., Крылова К. Т. Основные принципы определения возраста мышевидных грызунов. — В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 3. М.: МОИП, 1948.

Евдокимов Н. Г. Изменение популяционной структуры и населения мелких грызунов лесных биоценозов под влиянием локальных истреблений. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1978.

Еленевский Р. А. Вопросы изучения и освоения пойм. М.: ВАСХНИЛ, 1936.

Ивантер Э. В. О структурно-популяционных адаптациях животных (на примере европейской рыжей и красной полевок Карелии и Удмуртии). — В кн.: Тезисы докладов научной конференции биологов Карелии. Петрозаводск, 1970.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975.

Калабухов Н. И. Закономерности массового размножения мышевидных грызунов. — Зоол. ж., 1935, т. 14, вып. 2.

Калецкая М. Л. Роль режима Рыбинского водохранилища в жизни млекопитающих Дарвинского заповедника. — Труды Дарвинского гос. заповедника, 1957, вып. 4.

Кошкина Т. В. Метод определения возраста рыжих полевок и опыт его применения. — Зоол. ж., 1955, т. 34, вып. 4.

Кошкина Т. В. Сравнительная экология рыжих полевок в северной тайге. — В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 5. М.: Изд-во МГУ, 1957.

Кошкина Т. В. Плотность популяции и ее значение в регуляции численности красной полевки. — Бюлл. МОИП. Сер. биол., 1965, т. 70, вып. 1.

Кошкина Т. В., Коротков Ю. С. Регуляторные адаптации в популяциях красной полевки в оптимальном ареале. — В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 12. М.: Изд-во МГУ, 1975.

Кубанцев Б. С. О половом составе популяции у млекопитающих. — Общая биология, 1972, т. 33, № 2.

Максимов А. А. О соотношении полов в популяции серой полевки *Microtus arvalis* Pallas. — Изв. АН СССР. Сер. биол., 1948, т. 1.

Наумов Н. П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.: Изд-во АН СССР, 1948.

Наумов Н. П. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов. — В кн.: Материалы к познанию флоры и фауны СССР. Отд. зоол., 1951, т. 22.

Наумов Н. П. Пространственная структура млекопитающих. — Зоол. ж., 1971, т. 50, № 7.

Наумов С. П., Гибет Л. А., Шаталова С. П. Динамика полового состава при изменении численности млекопитающих. — Общая биология, 1969, т. 30, вып. 6.

Наумова А. Н. Особенности оогенеза у неполовозрелых грызунов в связи с механизмом регуляции численности. — В кн.: Фауна и экология животных. М.: Изд-во МГПИ, 1972.

Новиков Г. А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Советская наука, 1953.

Оленев В. Г. Сезонные изменения морфофизиологических признаков грызунов в связи с динамикой возрастной структуры популяций. Автореф. канд. дисс. Свердловск, 1964.

Панина Т. В., Мясников Ю. А. Динамика численности и размножение рыжих полевок в природных очагах ГЛПС в Тульской области. — Зоол. ж., 1960, т. 39, № 11.

Романов Г. В. Влияние паводка на мелких мышевидных грызунов в дельте реки Волги. — Там же, 1957, т. 36, вып. 12.

Свириденко П. А. Размножение и колебание численности рыжей полевки в условиях Украины. — Вестн. зоол., 1967, № 2.

Страутман Ф. И. Роль речных долин в распространении равнинных видов птиц в Советских Карпатах. — Доповиди да повідомлення Львівськ. ун-та, 1953, ч. 2, № 4.

Тупикова Н. В., Сидорова Г. А., Коновалова Э. А. Определитель возраста лесных полевок. — В кн.: Фауна и экология грызунов, вып. 9. М.: Изд-во МГУ, 1970.

Туров И. С. Наземные позвоночные речных пойм Волжского бассейна. — Уч. зап. МГПИ, 1958, т. 84.

Шварц С. С. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных животных.— Зоол. ж., 1958, т. 37, вып. 2.

Шварц С. С. О возрастной структуре популяций млекопитающих.— Труды Уральского отд. МОИП. Свердловск, 1959, вып. 2.

Шварц С. С. Возрастная структура популяций млекопитающих.— В кн.: Вопросы экологии, т. 6. М., 1962.

Шварц С. С. Возрастная структура популяций животных и проблемы микроэволюции.— В кн.: Современные проблемы изучения динамики численности популяций животных. М., 1964.

Шварц С. С. Популяционная структура вида.— Зоол. ж., 1967, т. 46, вып. 10.

Шварц С. С., Смирнов В. С., Добринский Л. Н. Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. 388 с.

Шиллов И. А. Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд-во МГУ, 1977.

Ackermann J. The annual rhythm of the fatty metamorphosis of the liver in the frog *Rana esculenta*.—Bull. Inst. depart. land polonaise, 1949, vol. 11, N 1—3.

Brown R. Z. Social behaviour, reproduction and population changes in the house mouse (*Mus musculus* L.).—Ecol. Monogr., 1953, vol. 23.

Bujalska G. Reproduction stabilizing elements in an island population of *Clethrionomys glareolus* (Schreber, 1780).—Acta theriol., 1970, vol. 15, N 24—31.

Bujalska G., Ryszkowski L. Estimation of the reproduction of the bank vole under field conditions.—Acta theriol., 1966, vol. 11.

Chitty D. Population processes in the voles and their relevance to general theory.—Can. J. Zool., 1960, vol. 38.

Christian J. J., Lloyd J. A., Davis D. E. The role of endocrines in the self-regulation of mammalian populations.—Recent Progr. Hormone Res., 21. Acad. Press. Inc., N.Y., 1965.

Crowcroft P., Rowe F. P. The growth of confined colonies of the wild house mouse (*Mus musculus* L.): the effect of dispersal on female fecundity.—Proc. Zool. Soc. London, 1958, vol. 131, N 3.

Earl P. F. Reproduction characteristics of red-backed mouse during years of differing population densities.—J. Mammal., 1962, vol. 43, N 2.

Hesse R. Das Herzgewicht der Wirbeltiere.—Zool. J. Abt. Physiol., 1921, Bd 38.

Hoffmann R. S. The role of reproduction and mortality in population fluctuations of voles (*Microtus*).—Ecol. Monogr., 1958, vol. 28.

Petrusewicz K. Some regularities in male and female numerical dynamics in mice populations.—Acta theriol., 1960, vol. 4, N 8.

Warburton F. B. Feed-back in development and its evolutionary significance.—Amer. Natur., 1955, vol. 89.