

МОРФОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ САМОК МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ (*SYLVAEMUS URALENSIS* PALLAS, 1811): ИНТРАОВАРИАЛЬНЫЕ ФАКТОРЫ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ

Половое созревание самок малой лесной мыши, как экологический феномен, представляет собой сложный морфофизиологический процесс формирования групп репродуктивно активных особей на популяционном уровне, а также развития репродуктивной системы организма, в основе которой органоидифференцировка яичников. Условия полового созревания зверьков определяют функционально-репродуктивную гетерогенность состава элементарных популяций и, соответственно, специфичность активных механизмов адаптации популяционных процессов воспроизводства. На сегодняшний день экологические аспекты полового созревания самок малой лесной мыши всё ещё остаются недостаточно изученными.

С помощью популяционно-статистических, гистологических, морфометрических методов изучали динамику, объём, направление органоидифференцировки яичников самок малой лесной мыши и функционально-репродуктивный состав элементарных популяций данного вида в связи с уровнем плодовитости и плотности населения. Установлено, что в группировках с низкой плотностью населения возрастает доля самок, у которых невелика плодовитость (3–5 эмбрионов на самку). Это косвенно свидетельствует о более раннем половом созревании. Гистологический анализ показал, что у таких самок наблюдается гиперплазия яичников, когда у только что вышедших на поверхность зверьков, устанавливается фолликулогенез и эндокринная активность гонад. В популяциях с высокой плотностью населения до 70% самок характеризуются уровнем плодовитости в 6–7 эмбрионов на самку. Здесь половое созревание блокируется. Во-первых, появляются самки с гипоплазией гонад, когда яичник имеет признаки эмбриотипического органа. Во-вторых, у доли самок фолликулогенез регулируется подавляется в связи с развитием в корковом веществе яичников множества железистых образований, эндокринная активность которых угнетает центральные влияния на половую железу.

Таким образом, получены сведения о новых механизмах регуляции репродукции в популяциях малой лесной мыши на основе приспособительного контроля полового созревания самок.

Ключевые слова: лесная мышь, половое созревание, механизмы развития яичников, функционально-репродуктивные группы, размножение, плодовитость.

Динамика воспроизводства в элементарной популяции мелких млекопитающих и определение конкретных параметров их размножения связаны с формированием сложной функционально-репродуктивной структуры группировок [1]–[2], [21]. Особи, принадлежащие одному из таких пулов, являются представителями конкретной когорты или генерации и характеризуются общностью параметров репродуктивного потенциала: принимают участие в размножении или относятся к неполовозрелым и инфертильным особям. При этом, состав групп неполовозрелых зверьков неоднороден, так как они по-разному становятся членами пула животных, поддерживающих воспроизводство в популяции: различаются как этап онтогенеза наступления половозрелости, так и период циркулярного цикла популяции, когда зверьки репродуктивно активны [13]–[15].

Таким образом, процесс полового созревания зверьков определен экологическими условиями размножения и принадлежностью к конкретной функционально-репродуктивной группе [14].

Половое созревание – сложный морфофизиологический процесс развития репродуктивной системы организма, в основе которого лежит органоидифференцировка половых желёз [2], [8], [10], [12].

На сегодняшний день, этапность и динамика активности соответствующих механизмов полового созревания и, собственно, развития гонад, в связи с конкретными экологическими параметрами воспроизводства в элементарных популяциях малой лесной мыши, практически не изучены.

Органоидифференцировка яичников, динамика его тканевых элементов на различных этапах индивидуального развития характери-

зуются множеством структурных феноменов, реализацию которых невозможно связать с активностью центральных системных факторов регуляции, гипоталамо-гипофизарными влияниями [5], [12]. При этом, существуют механизмы, экранирующие ово-соматические гистоны половых желёз самок от таких влияний [8].

Ведущим фактором организации тканевых процессов в развивающемся яичнике является гистогенетическая детерминация внутрияичниковой сети, происходящей из двух источников: дегенерировавшего мезонефроса и целомического эпителия [8], [12]. Свойства и диапазон трансформаций элементов сети до конца не установлены, также как и весь перечень факторов, способных оказывать на неё влияние. При этом стволовые эпителиоциты сети яичника сохраняются в течение всего постнатального онтогенеза в интерстиции коркового вещества половых желёз [7]–[8], [12].

Важнейшей проблемой в изучении морфогенетических потенциалов сети яичника является становление взаимоотношений клеток сети и яйцеклеток, а также эффективный контроль дифференцировок элементов полового дифферона, в том числе, вступление овогоний в мейоз и дальнейшая реинициация мейоза овоцитами.

Объём, направление и интенсивность внутриовариальных структурных процессов органо-дифференцировки выражают закономерный процесс полового созревания самки. Здесь возникает вопрос об условиях достижения конкретного уровня названных параметров развития яичника и необходимого *приспособительного значения* реализуемой трансформации. Протекция резерва примордиальных фолликулов, причины вступления фолликулов в большой рост, селекция доминантного фолликула, феномен псевдодробления и гестационной овуляции как выражения суперфетации, определение момента первой овуляции в индивидуальном развитии – все те явления морфогенеза яичника, которые зависят от факторов интрагонадной регуляции становления фолликулогенеза.

Все обозначенные выше вопросы нуждаются в дальнейшем изучении. Прежде всего, в сравнительно-морфологическом аспекте. Высокая степень лабильности и адаптивной эффективности репродуктивной активности,

демонстрируемая некоторыми видами млекопитающих, возможности поддержания стабильной или оптимальной численности элементарных популяций, обуславливает формулировку актуального целеполагания научного исследования воспроизводства в этих группировках. К таким видам относится малая лесная мышь. Биология репродукции данного вида в аспектах регуляции полового созревания и вступления самок в группу, поддерживающих воспроизводство, практически не изучены.

Цель

Показать регуляторное значение имманентно контролируемого диапазона трансформации тканевых элементов яичников в процессе становления репродуктивной функции организма самок малой лесной мыши. Обосновать конкретные факторы овариогенеза и овариоорганогенеза в модулировании эффекторного потенциала половых желёз.

Материалы и методы

Репродуктивную активность самок малой лесной мыши изучали в элементарных популяциях с различной плотностью населения. Исследования проводили в местообитаниях, расположенных в пределах санитарно-защитной зоны Оренбургского газоперерабатывающего завода (СЗЗ ОГПЗ, расположен на территории Подгородне-Покровского сельского совета Оренбургского района), а также на экологически благоприятной, контрольной территории, где отсутствуют предприятия промышленного производства (Саракташский район Оренбургской области). Данные территории различались уровнем пессимизации средовых условий, степенью деградации степных биогеоценозов, показателями биоразнообразия, ценотическим статусом вида малая лесная мышь [2], [9], [18]. Зверьки отлавливались в лесополосах – мезофитных интразональных биотопах степной зоны, которые являлись для лесной мыши станциями резервации. Ширина лесополос 30–40 метров, длина 700–1500 метров. В СЗЗ ОГПЗ географические координаты лесозащитной полосы – 51°50'24'' с.ш. и 54°47'38'' в.д.; в контроле – 51°41'13'' с.ш. и 56°21'15'' в.д. Расстояние в два градуса долго-ты соответствует примерно 110 км. В соответ-

ствии с письмом управления Роспотребнадзора по Оренбургской области, границы санитарной зоны газзавода обоснованы в его проекте: соответствующий радиус равен 5 километрам. Зверьки отлавливались на расстоянии 2–4 километров. Оренбургский газзавод перерабатывает газ с высоким содержанием сероводорода (до 4%) и других соединений серы. При этом, выброс сероводорода составляет не менее 7 тонн в год [6]. Кроме того, на выходе дымовой трубы содержатся такие сернистые соединения как H_2S , COS , CS_2 [16]. Также, по мнению Самакаевой Т.О. и Быстрых В.В. (2010), «выбросы в атмосферу сернистых соединений в настоящее время ... остаются значимыми». Фоновые биотопы расположены в окрестностях села Воздвиженка, а также в 4-6 километрах к Югу от райцентра Саракташ.

В санитарной зоне вид малая лесная мышь – доминантный, на фоновой территории его содоминантом является европейская рыжая полёвка [4], [9], [18].

Полевые исследования проводились с апреля по декабрь в течение 2004–2009 гг. Лесополосы обследовались методом линейного трансекта с экспонированием по 50–100 давилок Геро со стандартной приманкой в ночное время. Учёт и обработку зверьков производили в соответствии с рекомендациями Карасевой Е.В. и соавт. (2008).

Всего отработано 2325 ловушко-суток на импактной территории и 1073 – на интактной. Отловлено 215 самок всех возрастов в СЗЗ ОГПЗ и 123 в контроле. Соотношение полов в популяциях малой лесной мыши в сравниваемых местообитаниях было сдвинуто в сторону самцов, при этом на неблагоприятной территории наблюдалась слабо выраженная усиленная данная тенденции (примерно на 12%), что было недостоверно ($\chi^2=1,11 < \chi^2_{0,05}=7,88$; $p>0,05$).

В соответствии с дневником полевых исследований было установлено, что сравниваемые группировки характеризуются различным пространственным распределением особей в пределах обследованных биотопов. Об этом косвенно свидетельствует соотношение таких параметров как количество периодов экспозиции давилки и объёма выловленных животных на данное количество давилки по месяцам. Дисперсионный анализ показал выровненность

количественных показателей последовательно формируемых локальных выборок в СЗЗ ОГПЗ и сильную изменчивость вероятности встречи зверьков с выставленной приманкой в контроле ($F=1,71 > F_{0,05}=1,65$, $p<0,05$).

Плотность населения элементарных популяций по показателю относительного обилия в импакте и интакте достоверно различалась. Так, в СЗЗ ОГПЗ данный параметр составлял величину $27,0 \pm 1,1$ особей на 100 ловушко-суток, в контроле – $43,8 \pm 2,0$ особей на 100 ловушко-суток ($t=9,48 > t_{0,001}=3,29$, $p<0,001$).

Репродуктивное состояние и участие в размножении оценивалось по комплексу признаков: динамике фолликулогенеза и наличию жёлтых тел в яичнике, факту беременности самки, наличию плацентарных пятен. К функционально-репродуктивным группам относили самок никогда не принимавших участие в размножении; беременных в данный момент; не беременных, но с плацентарными пятнами [11], [19]–[20]. Учитываемые признаки верифицировали количественно, после чего обрабатывали статистически.

Для гистологических исследований половые железы самок подвергали стандартной технологической процедуре подготовки, заливки и окраски. Органы фиксировали в 10%-ом нейтральном формалине, изготавливали парафиновые тотальные срезы, ткань яичников окрашивали гематоксилином Майера и эозином. Параметры функциональной морфологии яичников, динамики развития, а также генеративной и эндокринной активности гонад верифицировали и учитывали в соответствии с рекомендациями Волковой О.В. и Боровой Т.Г. (1990). Принятый диапазон вероятности совпадений значений вариант в сравниваемых выборках не превышал 5%-го уровня.

Результаты исследования

Изучение популяционных процессов воспроизводства в санитарно-защитной зоне и на фоновой территории продемонстрировало ряд самостоятельных закономерностей реализации механизмов репродуктивной активности на различных биосистемных уровнях, а также направленной адаптации функционально-репродуктивной структуры и плодовитости к конкретным условиям среды. Все процессы

носили плотностно-зависимый характер и обуславливались связью параметров численности группировок, их пространственного распределения и динамики размножения при формировании собственной репродуктивной стратегии.

В предыдущей работе [2] нами определены интегральные параметры воспроизводства в элементарных популяциях малой лесной мыши при различной плотности: сохранение уровня плодовитости, протекция величины долей функционально-репродуктивных групп, снижение индекса (как морфофизиологического индикатора) яичника в СЗЗ ОГПЗ. Также, полученные в [2] данные продемонстрировали приспособительные возможности элементарных популяций малой лесной мыши поддерживать динамику воспроизводства для стабилизации демографических показателей.

Феноменология достижения необходимых параметров воспроизводства в целостном циркулануальном цикле популяционных процессов определена различными тенденциями и зависимостями в течение года (внутри цикла), то есть, реализацией различных *механизмов*. Это относится как к плодовитости, так и к формированию долей репродуктивно активных самок на преемственных этапах циркулануального цикла воспроизводства.

При сравнении по месяцам уровня плодовитости самок малой лесной мыши из разных

местообитаний определена тенденция совпадения соответствующих значений количества эмбрионов, приходящихся на самку в импакте и интакте (рис. 1). Это отражает и, вероятно, определяет общепопуляционные параметры плодовитости, поддерживаемые в контроле и в СЗЗ на одинаковом количественном уровне.

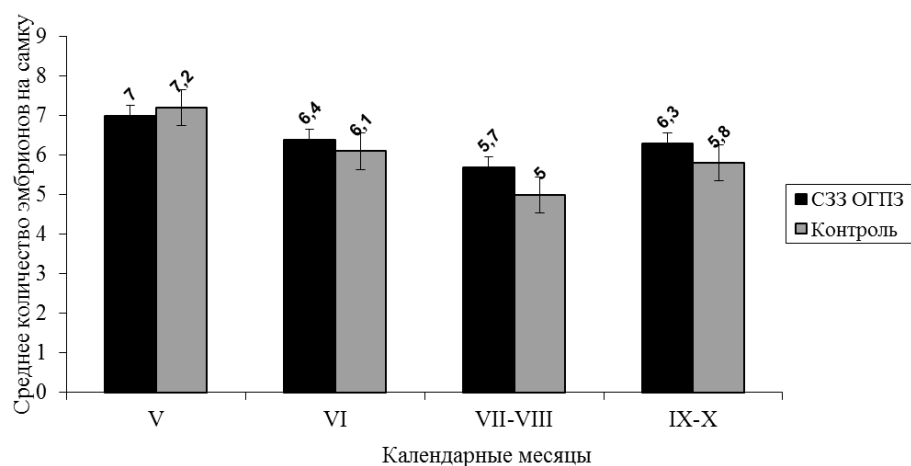
В течение года плодовитость самок изменяется: снижается от весны к осени.

Названную тенденцию видно на графике (рис.1). Весной наблюдается пик плодовитости зверьков. Летом и осенью репродуктивная активность становится достоверно менее напряжённой.

Таким образом, популяционная характеристика плодовитости при низкой плотности группировок феноменологически характеризуется соответствием общевидовой плодовитости малой лесной мыши и способностью её сохранять.

Анализ плодовитости для отдельных зверьков и соответствующей их возможности участия в размножении вскрыл глубокие различия между сравниваемыми группировками по взвешенной средней плодовитости.

Установлено, что количество эмбрионов, приходящихся на одну самку, распределяется в диапазоне от 3 до 10. При этом, доли самок с восьмью ($f(8)$), девятью ($f(9)$) и десятью ($f(10)$) эмбрионами на фоновой территории и



(В парах СЗЗ ОГПЗ-Контроль достоверных различий нет; в динамике плодовитости на контрольной территории достоверны различия весеннего уровня и каждого из последующих: $p < 0,01$ и далее для всех $p < 0,05$)

Рисунок 1 – Динамика плодовитости самок малой лесной мыши в течение циркулануального репродуктивного цикла

в СЗЗ ОГПЗ не различаются. В совокупности такие частоты составляют 14-17%. В классах $f(3)$, $f(4)$, $f(5)$, $f(6)$, $f(7)$ вероятности оцениваются достоверно различными частотами: $\chi^2=15,4 < \chi^2_{0,05}=14,07$, $p>0,05$. На техногенно преобразованной территории структура распределения количества эмбрионов на самку выровнена в диапазоне 26–29% (для $f(3)+f(4)+f(5)$, $f(6)$, $f(7)$). На экологически благоприятной территории самки с тремя эмбрионами никогда не вылавливались, а структура распределения соответствует долям 12,5% – 45,8% – 25,0% (для $f(4)+f(5)$, $f(6)$, $f(7)$).

Такая плодовитость отдельных зверьков может свидетельствовать о различных физиологических возможностях организмов самок формировать гестационную доминанту, притом, что в СЗЗ ОГПЗ, вероятно, в размножении принимают участие более молодые самки, у которых плодовитость всегда относительно меньше. Данные факты убеждают в более напряжённом характере условий воспроизводства в группировках с низкой плотностью населения.

Гистологический анализ половых желёз неполовозрелых самок только что вышедших на поверхность (с массой тела менее 10 грамм) показал различный уровень органоцифференцировки яичников. В соответствии с гистологическими данными можно выделить самостоятельные группы неполовозрелых самок: с гипо-, гипер- и эпиплазией половых желёз. Очевидно, что состав групп самок ещё более неоднороден, но в целом, можно ограничиться такой классификацией, отражающей репродуктивный потенциал зверьков. Выделение данных групп самок усложняет представления о функционально-репродуктивной структуре элементарных популяций малой лесной мыши.

Распределение долей функциональных групп неполовозрелых самок различалось на сравниваемых территориях.

Самки с гиперплазией гонад (рис. 2) вылавливались только на неблагоприятной территории.

Гиперплазия яичника характеризовалась прогрессивным достижением фолликулами этапов граафовых пузырьков. В каждом таком яичнике наблюдался полифолликулярный кластер третичных форм ово-соматических гистионов яичника. При этом, фолликулогенез, очевидно, несостоятелен, так как овуляция ещё невозможна. Все третичные фолликулы с признаками дегенерации яйцеклетки, то есть, на этапе атрезии. В таких фолликулах хорошо различима компартментализированная тека. Во внутренней покрышке фолликула визуализируются эндокриноциты эндокриноциты с признаками стероидогенной активности. Вероятно, у зверьков с гиперплазией гонад происходит более раннее становление взаимоотношений в оси гипоталамус – гипофиз – гонады, о чём свидетельствуют морфологические данные. В гиперплазированных яичниках уже практически израсходован запас покоящихся фолликулов. Весь объём коркового вещества замещён вторичными преантральными и полостными многослойными фолликулами. Большинство из них демонстрируют непродуктивное развитие.

Наиболее сложна структура групп неполовозрелых самок на фоновой территории. Сразу следует отметить факт того, что первая овуляция происходит здесь у зверьков с массой тела более 12 грамм (рис. 5). В таких случаях в яичнике лишь одно жёлтое тело овуляции. Важно подчеркнуть, что обнаружение прохолодовавшей самки, физиологически подготовленной к оплодотворению, вероятно, вскрывает активность механизма, исключения зверьков из состава, поддерживающих воспроизводство.

Среди самок с массой тела менее 10 грамм нами не обнаружено ни одного животного, у которого в яичнике был бы динамичный фол-

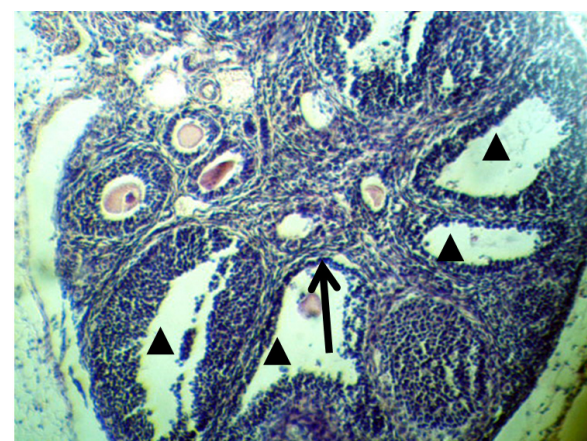


Рисунок 2. Гиперплазия яичника самки с массой тела менее 10 грамм. Третичные фолликулы (▲). Неправильно сформированная стигма (стрелка). Увел.: $\times 150$

ликулогенез. Третичных фолликулов в яичниках этих самок не встречается.

Как правило, самки с массой тела менее 10 грамм из фоновой территории характеризуются двумя типами органогенеза яичников и составляют, соответственно, две функционально-репродуктивные группы.

Во-первых, это зверьки с глубокой гипоплазией яичников (рис. 4). У этих животных яичники имеют массу в несколько миллиграмм. Гистологически – это фетальный орган, со всеми признаками эмбриотипии. Здесь сохранились ещё синцитиальные ассоциации овогоний, в которых наблюдается митотическая активность. Такие скопления овогоний составляют, так на-

зываемые, пфлюгеровские шары. Кроме того, наблюдается активная трансформация внутрияичниковой сети, которая характеризуется высокой объёмной плотностью. Сеть яичника морфогенетически активна и перестраивается в направлении установления взаимоотношений с элементами овогониального синцития, разобщая его.

В яичниках с глубокой гипоплазией также практически нет примордиальных фолликулов. Здесь большое количество новообразующихся фолликулов, в которых яйцеклетка ещё не до конца окружена префолликулярными клетками, дифференцирующимися из элементов сети. Весь пул примордиальных фолликулов израс-

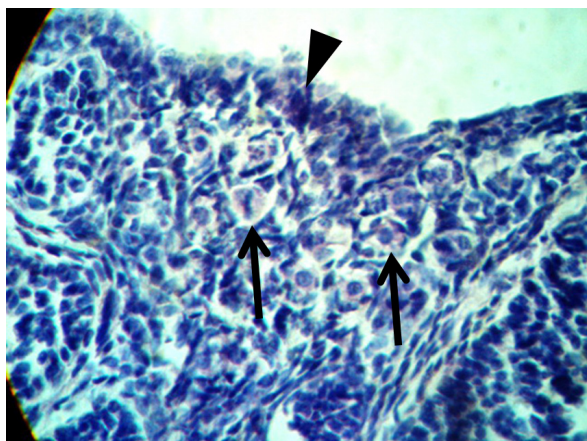


Рисунок 3 – Реактивная трансформация зачаткового эпителия (▲). Деструкция примордиальных фолликулов (стрелка). Увел.: ×400

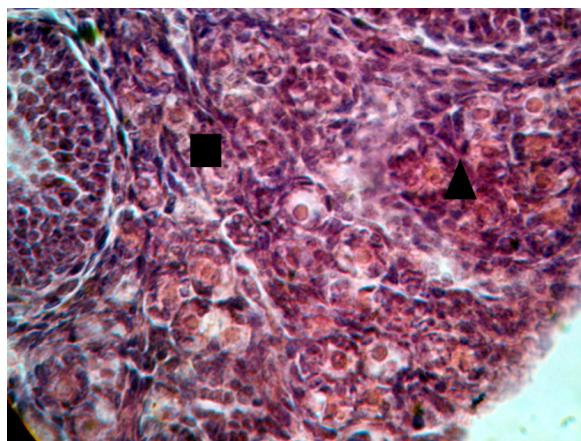


Рисунок 4 – Эмбриотипические признаки развития в корковом веществе яичника. Пфлюгеровский шар (▲). Формирование примордиальных фолликулов (■). Увел.: ×400

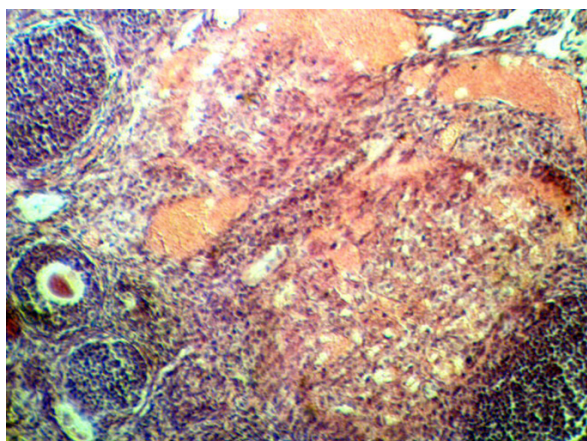


Рисунок 5 – Желтое тело первой овуляции у самки с массой тела более 12 грамм. Увел.: ×150

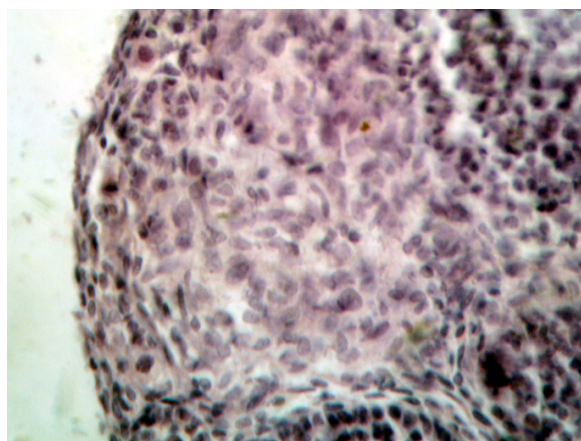


Рисунок 6 – Эндокринноактивная железа в корковом веществе яичника при активной блокаде полового созревания. Увел.: ×200

ходован в процессе становления фолликулогенеза. В самом деле, в кортексе гонады множество вторичных преантральных фолликулов и 2–3 с полостью. Причём, регуляция созревания фолликулов ещё, вероятно, недостаточна, в связи с чем, паренхиму кортекса образуют вторичные преантральные фолликулы с гиперплазией фолликулярной оболочки. Это «перезревший» вторичный фолликул, который не подготовлен к переходу на следующий этап.

Наиболее интересной функционально-репродуктивной группой неполовозрелых самок из фоновой территории являются те зверьки, у которых наблюдается *активная блокада* полового созревания (рис. 6). Мы впервые описываем данный феномен. Во всяком случае, в доступной литературе мы не встретили упоминаний о такой возможности регуляции становления репродуктивного потенциала самок.

В яичниках таких самок фолликулогенез характеризуется достижением прогрессивных стадий. При этом, происходит одновременный блок дальнейшей закономерной трансформации и деструкция фолликулов. Все наблюдаемые фолликулы, на любой их стадий развития характеризовались дегенерационными изменениями, причём не инволютивно развившимися, а скачкообразной утратой потенциалов развития.

Поверхностные примордиальные и первичные фолликулы массово элиминируются через stomаты белочной оболочки и зачаткового эпителия (рис. 3).

В фолликулах, подвергшихся деструкции, эпителиальные клетки гранулёзы и эндокриноциты теки претерпевают железистый метаморфоз, приобретая вид сочных активно продуцирующих гормоны клеток. В корковом веществе яичника возникает множество *желёз* при отсутствии жизнеспособных фолликулов.

На наш взгляд, описанный феномен, обусловлен необходимым складыванием таких внутрияичниковых условий регуляции полового созревания, которые исключают вступление сеголеток в размножение при высокой плотности элементарной популяции.

Незрелость описанных выше типов яичников, несостоятельность регуляторных механизмов их морфогенеза и функциональной ак-

тивности выражается, прежде всего в том, что в таких гонадах наблюдается массовая атрезия ранних форм фолликулов (рис. 3), а также явление псевдодробления яйцеклеток.

Заключение

Половое созревание самок малой лесной мыши – сложно регулируемый процесс в конкретном диапазоне его конкретных форм.

Триггеры активизации механизмов контроля становления репродуктивного потенциала зверьков неизвестны на сегодняшний день. Вероятно, не последнюю роль здесь играют популяционные факторы, опосредуемые ГГНС-системой.

Важно подчеркнуть зависимый характер и активную регуляцию органоидифференцировки половых желёз на основе реализации их тканевыми элементами лабильных и реактивных свойств в достижении необходимых параметров адаптации полового созревания.

На основе полученных фактов, можно констатировать, что элементарная популяция имеет сложную функционально-репродуктивную структуру, что выражает возможности поддержания воспроизводства на фоне динамичных средовых условий и факторов физиологического состояния особей [3], [17].

Таким образом:

1) становление репродуктивного потенциала самок малой лесной мыши определено конкретными приспособительными формами полового созревания, как способствующих вовлечению самок в размножение, так и блокирующих такую возможность;

2) ведущим фактором успеха воспроизводства в элементарной популяции является её функциональная дифференциация по признакам различно репродуктивно активных особей и особей с конкретной формой полового созревания;

3) органоидифференцировка яичников контролируется имманентными механизмами гистогенеза их тканевых элементов и характеризуется пластичным диапазоном в достижении необходимых уровня, объёма и направления развития.

09.02.2017

Список литературы:

1. Байтмирова, Е.А. Размножение европейской рыжей полёвки (*Myodes glareolus*: Rodentia) в условиях естественных геохимических аномалий / Е.А. Байтмирова, В.П. Мамина, О.А. Жигальский // Журнал общей биологии. – 2010. – №2. – С. 176–186.
2. Боков, Д.А. Воспроизводство в элементарных популяциях малой лесной мыши (*Sylvaeus uralensis* Pallas, 1811): эффективный диапазон и механизмы адаптации / Д.А. Боков // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2015. – №10. – С. 100–103.
3. Боков, Д.А. Параметры функциональной морфологии селезёнки мелких млекопитающих и оценка условий перестройки системы крови и иммунитета при действии факторов газоперерабатывающего производства / Д.А. Боков // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. – 2015. – Том 17. – №5(2). – С. 327–332.
4. Морфофункциональная характеристика органов репродуктивной системы грызунов в условиях техногенных загрязнений окружающей среды / Д.А. Боков и др. // Медицинская наука и образование Урала. – 2008. – №4. – С. 72.
5. Экспериментальное моделирование токсикогенной патологии эмбриогенеза: экологические аспекты / Д.А. Боков и др. // Вестник Оренбургского государственного университета. – 2015. – №10. – С. 203–207.
6. Быстрых, В.В. Проблемы установления размеров санитарно-защитных зон объектов газовой промышленности (обзор) / В.В. Быстрых // Гигиена и санитария. – 2009. – №4. – С. 15–17.
7. Волкова, О.В. Методы количественного анализа в оценке морфофункционального состояния яичника / О.В. Волкова, Т.Г. Борова // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1990. – №11. – С. 81–84.
8. Волкова, О.В. Становление фолликулогенеза в неонатальном периоде развития яичника / О.В. Волкова, Н.С. Миловидова, М.С. Петропавловская // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1987. – №5. – С. 71–77.
9. Дёмина, Л.Л. Морфология и экология мелких млекопитающих в зоне влияния Оренбургского газоперерабатывающего комплекса: автореф. дис. ... канд. биол. наук / Л.Л. Дёмина. – Оренбург, 2002. – 20 с.
10. Исаев, С.И. Рост и половое созревание лесных мышей при повышенном содержании ⁹⁰Sr в биогеоценозе / С.И. Исаев, А.Д. Покаржевский // Экология. – 1978. – №3. – С. 64–68.
11. Карасева, Е.В. Методы изучения грызунов в полевых условиях / Е.В. Карасева, А.Ю. Телицына, О.А. Жигальский. – М.: ЛКИ, 2008. – 416 с.
12. Курило, Л.Ф. Развитие яичника человека в пренатальный период / Л.Ф. Курило // Архив анатомии, гистологии и эмбриологии. – 1980. – №7. – С. 73–79.
13. Лукьянов, О.А. Демография и морфофизиология мигрирующих и оседлых особей рыжей полёвки (*Clethrionomys glareolus*, Schreber 1780) / О.А. Лукьянов, Л.Е. Лукьянова // Экология. – 1997. – №2. – С. 131–138.
14. Маклаков, К.В. Типы онтогенеза и территориальное распределение мелких грызунов / К.В. Маклаков, Г.В. Оленев, Ф.В. Кряжмский // Экология. – 2004. – № 5. – С. 366–374.
15. Мамина, В.П. Репродуктивные потери у мелких млекопитающих: роль самок и самцов / В.П. Мамина, О.А. Жигальский // Доклады Академии Наук. – 2009. – №4. – С. 1–3.
16. Самакаева, Т.О. Оценка технологической и экологической эффективности установок получения элементарной серы / Т.О. Самакаева, В.В. Быстрых // Защита окружающей среды в нефтегазовом комплексе. – 2010. – №7. – С. 23–27.
17. Никитин, А.И. Факторы среды и репродуктивная система человека / А.И. Никитин // Морфология. – 1998. – №6. – С. 7–17.
18. Морфофункциональная характеристика органов размножения грызунов из популяций, находящихся в зоне влияния завода, перерабатывающего газ с повышенным содержанием соединений серы / Н.Н. Шевлюк и др. // Морфология. – 2008. – №5. – С. 43–47.
19. Сравнительная морфофункциональная характеристика органов репродуктивной системы мелких млекопитающих в условиях антропогенной трансформации степных экосистем Южного Урала / Н.Н. Шевлюк и др. // Морфология. – 2013. – №5. – С. 40–45.
20. Морфофункциональные особенности размножения мелких млекопитающих в условиях урбанизированной среды обитания на примере г. Оренбурга / Н.Н. Шевлюк и др. // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. – 2014. – №2. – С. 201–203.
21. Щипанов, Н.А. Структура и функции различных поселений лесной мыши (*Apodemus uralensis*) / Н.А. Щипанов, С.А. Шилова, Ю.М. Смирин // Успехи современной биологии. – 1997. – Т. 117. – Вып. 5. – С. 624–639.

Сведения об авторах:

Боков Дмитрий Александрович, научный сотрудник лаборатории
«Морфогенез и регенерация клеток и тканей»
Оренбургского государственного медицинского университета (ОрГМУ)
460000, г. Оренбург, ул. Советская, 6, e-mail: cells-tissue.bokov2012@yandex.ru

Обидченко Марина Петровна, студентка V курса лечебного факультета
Оренбургского государственного медицинского университета (ОрГМУ)
460000, г. Оренбург, ул. Советская, 6