

УДК 591.526+598.8+599.323.4+504.74.05

К ПРОБЛЕМЕ ВАРИАБЕЛЬНОСТИ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ВОСПРОИЗВОДСТВА В ПОПУЛЯЦИЯХ ЖИВОТНЫХ ПРИ ТОКСИЧЕСКОМ ЗАГРЯЗНЕНИИ СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

© 1998 г. В. С. Безель, Е. А. Бельский, С. В. Мухачева

Институт экологии растений и животных УрО РАН,
620144 Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

Поступила в редакцию 23.04.97 г.

Проанализирована изменчивость показателей процесса воспроизводства в локальных популяциях птиц-дуплогнездящих и мелких млекопитающих, обитающих на территориях с разным уровнем промышленного загрязнения. Повышенная стабильность характерна для стадий эмбриогенеза у млекопитающих, формирования яиц и роста птенцов у птиц. Обсуждаются механизмы, определяющие уровень изменчивости показателей процесса воспроизводства: 1) реакция гетерогенной популяционной структуры, приводящая к возрастанию варьирования на начальных этапах токсического воздействия; 2) элиминация неполноценных особей, определяющая снижение изменчивости при высоких нагрузках.

Изменчивость морфофизиологических параметров организмов является важнейшей характеристикой, поскольку определяет способность последних адаптироваться к условиям внешней среды. При этом часто отмечают увеличение или снижение вариабельности этих признаков у животных в неблагоприятных условиях существования – границы ареала, химическое загрязнение и др. (Болотников и др., 1985; Мяндр, 1988; Венгеров, 1991, 1996). Меньшее внимание уделено изучению изменчивости таких популяционных параметров, как плодовитость, выживаемость молодняка, время полового созревания, участие в размножении и т.д., связанных с процессами воспроизводства (Анорова, 1976; Казанцев, 1981; Катаев, 1989; Лукьянова, Лукьянов, 1992; Мухачева, 1996). Между тем именно эти показатели в большой степени определяют благополучие природных популяций и их способность к адаптации в том числе и к воздействию токсических факторов среды. Кроме того, большинство авторов изучали изменчивость лишь отдельных показателей размножения, вне их взаимной связи. Мы же попытались рассмотреть вариабельность репродуктивных показателей на протяжении всего процесса воспроизводства, представив его в виде единой последовательности различных стадий.

Можно предположить, что различные половозрастные и функциональные группы животных, входящие в состав природных популяций, обладают различной резистентностью по отношению к действию токсических факторов среды. В силу такой разнокачественности особей отклик популяции будет характеризоваться не только различием в уровнях основных популяционных

показателей, в том числе репродуктивных, но и изменением их вариабельности.

В связи с этим изучение закономерностей динамики изменчивости популяционных параметров в градиенте токсической нагрузки важно как для диагностики состояния природных популяций, так и для выявления механизмов, обеспечивающих популяционную адаптацию к токсическим факторам среды.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Воспроизводство птиц-дуплогнездящих (мухоловка-пеструшка *Ficedula hypoleuca*, большая синица *Parus major*) и мелких млекопитающих (рыжая полевка *Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) исследовали в окрестностях Среднеуральского медеплавильного завода в 1989–1995 гг. Площадки были расположены в трех зонах с разным уровнем загрязнения: импактной (1–2 км от завода), буферной (4 км) и на фоновой территории (20 км). Уровни токсической нагрузки, определяемые концентрацией приоритетных поллютантов (Pb, Cd, Cu, Zn) в содержимом желудков особей рыжей полевки, обитающих в выделенных зонах, соотносились как 1 : 2.3 : 4.6. Подробное описание зон отлова животных и общая характеристика изучаемого материала опубликованы ранее (Безель, Мухачева, 1995; Бельский и др., 1995а, 1995б; Мухачева, Безель, 1995; Мухачева, Лукьянов, 1997). Объем материала отражен в табл. 1, 2.

У птиц, заселявших искусственные гнездовья, регистрировали:

Таблица 1. Репродуктивные показатели (над чертой – среднее \pm ошибка) и их изменчивость (под чертой – коэффициент вариации CV , %) у птиц-дуплогнездников в градиенте токсической нагрузки (1989–1995 гг., в скобках – объем выборки)

Показатель	Зоны техногенной нагрузки		
	импактная	буферная	фоновая
	Мухоловка-пеструшка		
Объем яиц, мм ³	$1563.4 \pm 15.6^*$ (88) 9.4 \pm 0.7	$1655.9 \pm 14.6^*$ (109) 9.2 \pm 0.6	1612.0 ± 6.0 (682) 9.7 \pm 0.3
Размер кладки	$4.72 \pm 0.25^{***}$ (36) 31.4 \pm 3.7 ^{***}	$5.92 \pm 0.28^*$ (25) 23.9 \pm 3.4 ^{**}	6.60 ± 0.08 (129) 13.8 \pm 0.9
Количество вылупившихся птенцов	$3.27 \pm 0.33^{***}$ (33) 56.9 \pm 7.0 ^{***}	$4.84 \pm 0.44^*$ (19) 39.8 \pm 6.5 [*]	5.89 ± 0.13 (111) 23.4 \pm 1.6
Размер выводка	$2.53 \pm 0.28^{***}$ (34) 62.3 \pm 7.6 ^{***}	4.70 ± 0.41 (20) 38.7 \pm 6.1	5.42 ± 0.15 (101) 27.5 \pm 1.9
Масса птенцов перед вылетом из гнезда, г	13.35 ± 0.45 (16) 13.4 \pm 2.4 [*]	13.92 ± 0.11 (63) 6.2 \pm 0.6 ^{***}	13.95 ± 0.07 (311) 8.5 \pm 0.3
	Большая синица		
Объем яиц, мм ³	$1595.9 \pm 10.3^*$ (228) 9.7 \pm 0.5 ^{***}	$1646.7 \pm 10.7^{***}$ (96) 6.4 \pm 0.5 [*]	1745.4 ± 8.6 (112) 5.2 \pm 0.4
Размер кладки	10.69 ± 0.26 (26) 12.4 \pm 1.8	10.63 ± 0.25 (8) 6.6 \pm 1.8	11.18 ± 0.34 (11) 10.0 \pm 2.3
Количество вылупившихся птенцов	8.92 ± 0.56 (24) 30.7 \pm 4.9 ^{***}	$9.80 \pm 0.33^*$ (5) 7.6 \pm 2.7	9.60 ± 0.36 (5) 8.3 \pm 3.0
Размер выводка	7.88 ± 0.62 (26) 39.9 \pm 6.5	7.40 ± 0.92 (5) 27.8 \pm 10.6	8.33 ± 0.80 (9) 28.8 \pm 7.8
Масса птенцов перед вылетом из гнезда, г	$16.93 \pm 0.18^{***}$ (89) 10.2 \pm 0.8 ^{**}	18.27 ± 0.21 (18) 4.8 \pm 0.8 [*]	18.52 ± 0.18 (54) 7.3 \pm 0.7

* Достоверные отличия от фонового показателя ($p < 0.05$).

** $p < 0.01$.

*** $p < 0.001$.

1) качество яиц (их объем); объем яиц вычисляли по формуле $V = 0.51LB^2$, где L – длина, мм; B – наибольший диаметр, мм (Мянд, 1988);

2) размер кладки (количество яиц на гнездо); у больших синиц учитывали только первые кладки;

3) количество вылупившихся птенцов на гнездо;

4) размер выводка, или количество слетков на инкубированную кладку (исключая брошенные и разоренные);

5) массу птенцов перед вылетом из гнезда, характеризующую их энергообеспеченность и перспективы выживания при переходе к самостоятельной жизни. Для сравнения использовали средние и большие выводки (у большой синицы 8–12 птенцов в гнезде, возраст 16 сут, у мухоловки-пеструшки – 4–7, возраст 14 сут).

При обсуждении данных по мелким млекопитающим использованы материалы, полученные в ходе безвозвратного изъятия зверьков методом ловушко-линий в течение бесснежного периода. В ходе полевых исследований отработано 20 тыс. ловушко-суток (12 тыс. – в импактной зоне, 8 тыс. – на фоновой территории), отловлено 735 особей рыжей полевки (270 – в импактной зоне, 465 – в контроле). В популяциях рыжей полевки были изучены: 1) отдельные этапы оогенеза (количество фолликулов разных типов – однослойных, многослойных без антрума и с антрумом); 2) потенциальная и фактическая плодовитость (количество желтых тел беременности и жизнеспособных эмбрионов на самку, эмбриональные потери); 3) этапы постнатального развития (выживаемость сеголетов, участие животных в размножении).

Таблица 2. Репродуктивные характеристики размножающихся самок рыжей полевки (над чертой) и их изменчивость (под чертой – коэффициент вариации CV , %) в зоне интенсивного техногенного загрязнения и на фоновой территории в 1990–1995 гг.

Показатель	Импактная зона	Фон
Количество однослойных фолликулов	785.6 ± 144.40	908.8 ± 178.68
	51.9 ± 12.99	57.7 ± 12.91
Количество многослойных фолликулов без антрума	147.0 ± 21.66	222.3 ± 50.50
	41.7 ± 10.42	67.8 ± 15.18
Количество многослойных фолликулов с антрумом	33.6 ± 10.38	33.0 ± 4.50
	76.2 ± 22.02	53.8 ± 12.01
Количество желтых тел беременности на самку	6.52 ± 0.256	6.62 ± 0.281
	20.9 ± 3.09	21.3 ± 3.23
Количество имплантированных эмбрионов	6.29 ± 0.23	5.85 ± 0.266
	22.1 ± 3.26	21.2 ± 3.20
Количество жизнеспособных эмбрионов	6.19 ± 0.234	5.76 ± 0.262
	22.5 ± 3.32	21.3 ± 3.21
Выживаемость сеголеток, %	43.0	80.0
	52.3	30.1
Доля репродуктивно-активных особей, %	69.9 ± 4.59	47.5 ± 1.40
	47.0 ± 13.6	31.7 ± 9.14
Выборка:		
исследовано яичников	10	11
оценки плодовитости	21	21
этапы постнатального развития	270	465

Вариабельность показателей различных этапов процесса воспроизводства в популяциях птиц-дуплогнезднеиков и рыжей полевки мы рассматривали в виде единой последовательности коэффициентов вариации (CV). Достоверность CV для разных стадий оценивали по общепринятым формулам (Лакин, 1990).

Чтобы исключить возможное влияние на коэффициент вариации различной размерности обобщаемых показателей (объем яиц в мм³, размер кладки в штуках на гнездо и т.д.), мы преобразовали значения всех показателей по формуле $x_{ii} = (x_i - x_{\min}) / (x_{\max} - x_{\min})$, где x_i – текущее, x_{ii} – преобразованное текущее, x_{\min} и x_{\max} – минимальное и максимальное значения признака в объединенной выборке во всем градиенте токсической нагрузки. В результате этого изменения всех показателей были сведены к одному диапазону от 0 до 1. Далее был рассчитан CV для преобразованных значений каждого показателя. Подобная процедура существенно не повлияла на характер полученных закономерностей. Поэтому мы использовали CV , вычисленные традиционным способом (если не оговорено особо).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные мы рассматриваем в двух аспектах:

1. Уровень изменчивости показателей процесса воспроизводства в последовательности его этапов в естественных условиях (на фоновой территории).

В табл. 1 представлены репродуктивные показатели и их изменчивость у птиц-дуплогнезднеиков. Приводимая динамика показателей у птиц на фоновой территории характеризуется слабым возрастанием CV в процессе воспроизводства по мере перехода от размера яиц и их количества в кладке к размеру выводка (рис. 1).

Аналогичный анализ изменчивости показателей процессов воспроизводства у рыжей полевки на фоновой территории выявил наличие на некоторых этапах повышенной стабильности показателей, связанных с минимальными значениями CV для эмбриональных потерь. Для стадий фолликулогенеза и постнатального развития (выживаемость сеголеток, участие самок в размножении) характерна большая вариабельность обобщаемых параметров (рис. 2).

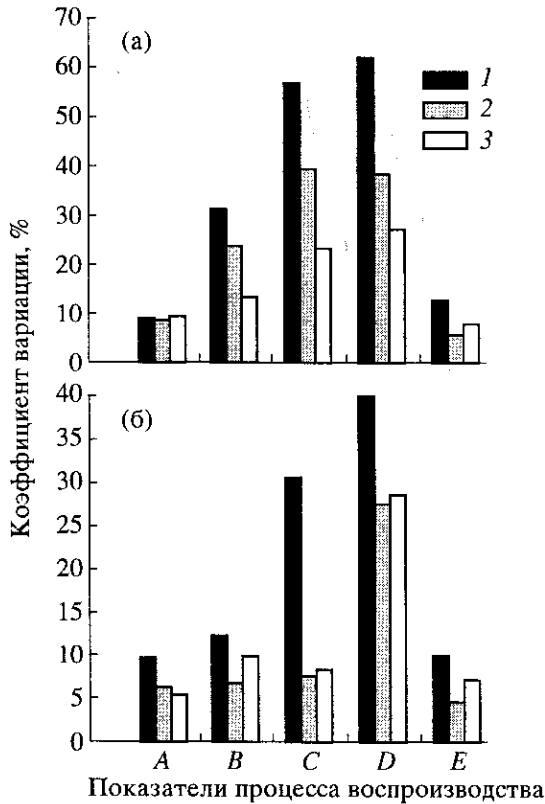


Рис. 1. Динамика изменчивости показателей процесса воспроизводства у мухоловки-пеструшки (а) и большой синицы (б):

A – объем яиц, *B* – размер кладки, *C* – количество вылупившихся птенцов на гнездо, *D* – количество слетков на гнездо (исключая брошенные и разоренные), *E* – масса птенцов перед вылетом из гнезда; 1 – импактная и 2 – буферная зоны, 3 – фоновая территория.

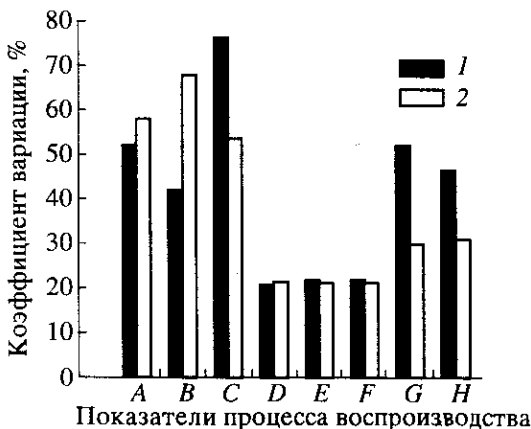


Рис. 2. Динамика изменчивости показателей процесса воспроизводства у рыжей полевки:

A – количество однослойных фолликулов на самку, *B* – количество многослойных фолликулов без антрума, *C* – количество многослойных фолликулов с антрумом, *D* – количество желтых тел беременности на самку, *E* – количество имплантированных эмбрионов на самку, *F* – количество жизнеспособных эмбрионов, *G* – выживаемость сеголеток, *H* – доля репродуктивно-активных особей; 1 – импактная зона, 2 – фоновая территория.

2. Влияние токсического фактора на показатели процесса воспроизводства и их варьирование.

Отмечено достоверное снижение репродуктивных показателей птиц по мере роста токсической нагрузки (см. табл. 1). У рыжей полевки в импактной зоне достоверно возрастали такие показатели постнатального периода, как смертность сеголеток и доля самок, участвующих в размножении (Безель, Мухачева, 1995; Мухачева, 1995).

Коэффициенты вариации репродуктивных показателей, как правило, возрастают в изученном нами градиенте токсической нагрузки. Увеличение *CV* размера выводка у мухоловки-пеструшки и большой синицы достигает 2,3-кратного размера. Для остальных показателей (размер кладки у мухоловки-пеструшки, количество вылупившихся птенцов у обоих видов) возрастание *CV* также статистически значимо (см. рис. 1). Отметим, что после преобразования показателей по указанной выше формуле эти закономерности сохраняются (рис. 3).

У млекопитающих на разных стадиях фолликулогенеза не отмечали достоверного изменения коэффициентов вариации, вызванного влиянием токсического фактора. В то же время стадии постнатального развития у рыжей полевки (выживаемость сеголеток, участие в размножении) характеризовались значимым увеличением изменчивости анализируемых параметров в зонах токсического загрязнения.

Ранее (Безель, Оленев, 1989) было показано, что реакция популяции полевок, состоящей из особей трех функционально-физиологических группировок: перезимовавших зверьков, половозрелых прибылых и неполовозрелых сеголеток, на химическое загрязнение среды определяется неодинаковой чувствительностью каждой к токсическому фактору.

В связи с этим при рассмотрении зависимости “доза-эффект” в градиенте токсической нагрузки можно выделить три диапазона. При низких уровнях загрязнения различия в чувствительности этих групп зверьков незначительны, и реакция популяции характеризуется низким проявлением эффектов токсичности и их вариабельности. Аналогично при высоких уровнях нагрузки сильное поражение всех групп животных “выравнивает” реакцию популяции и сводит к минимуму изменчивость регистрируемых показателей токсичности.

Наибольший интерес представляет некоторый промежуточный диапазон токсических доз, при котором разнородность популяции, выраженная различной чувствительностью животных, реализуется в максимальной степени. Вариабельность анализируемых показателей токсичности в этом диапазоне доз вначале возрастает, а затем снижа-

ется. Интервал доз, в пределах которых мы регистрируем проявление признаков токсичности, и определяет уровень варьирования этих показателей. Сказанное иллюстрирует рис. 4, на котором представлена зависимость “доза–эффект” и изменение коэффициента вариации показателей токсического действия (“эффекта”).

По нашим данным, процесс воспроизводства на фоновых территориях как у птиц, так и, особенно, у млекопитающих характеризуется различным уровнем изменчивости отдельных стадий. Наименьшая вариабельность показателей свойственна стадиям эмбрионального развития у рыжих полевок, формирования яиц (их величины) и роста птенцов (их массы перед вылетом из гнезда) у птиц-дуплогнездяников.

Установлено, что в рамках изученных нами токсических нагрузок максимальная вариабельность характерна для размера выводка у птиц, выживаемости сеголетков и доли репродуктивно-активных особей у мелких млекопитающих. Другие стадии слабее реагируют на стрессирующий фактор (малые и недостоверные изменения вариабельности отдельных стадий фолликулогенеза у полевок, также небольшие изменения CV объема яиц и массы птенцов у птиц). Общий характер зависимости сохраняется и при вычислении коэффициентов вариации по преобразованным значениям (см. рис. 3).

Казалось бы, при переходе от одной стадии к последующей влияние токсического фактора на вариабельность характерных показателей должно оставаться постоянным или даже возрастать. Такое увеличение CV связано с тем очевидным фактом, что на каждой последующей стадии влияние токсического фактора накладывается на вариабельность показателей предшествующей и может усугубляться, вызывая все большую дисперсию изучаемого признака. Возрастающая вариабельность показателей может быть отражением этого процесса.

Вместе с тем некоторые стадии (эмбриональное развитие у млекопитающих или рост птенцов, оцененный по их массе перед вылетом из гнезда) характеризуются высокой стабильностью параметров, вариации которых остаются минимальными как в естественных условиях, так и при сильном токсическом воздействии (“узкие” места репродуктивного цикла). Можно предположить, что подобные жесткие требования к стабильности некоторых стадий воспроизводства обеспечиваются за счет повышенного отсева особей и (или) половых клеток (яйцеклеток, сперматозоидов, зигот), не отвечающих требованиям среды.

Таким образом, можно говорить о двух механизмах, определяющих уровень изменчивости показателей процесса воспроизводства в природных популяциях животных. Это – реакция гетеро-

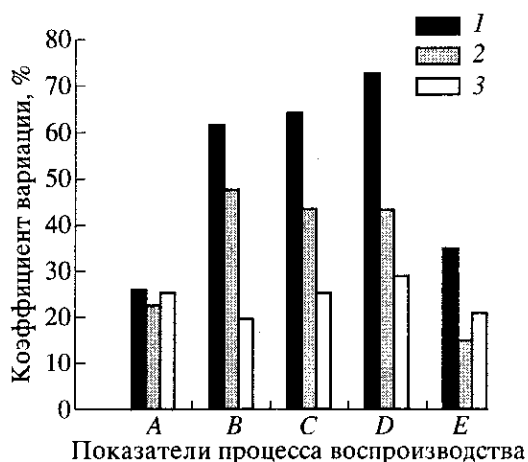


Рис. 3. Динамика изменчивости преобразованных показателей процесса воспроизводства у мухоловки-пеструшки:

A – объем яиц, B – размер кладки, C – количество вылупившихся птенцов на гнездо, D – количество слетков на гнездо (исключая брошенные), E – масса птенцов перед вылетом из гнезда; 1 – импактная и 2 – буферная зоны, 3 – фоновая территория.

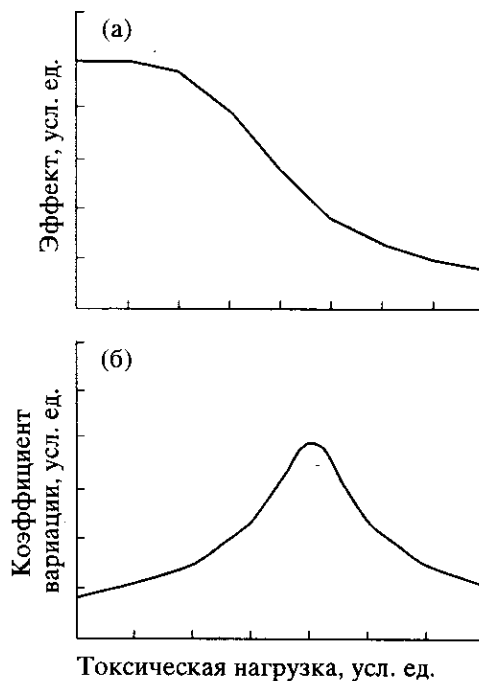


Рис. 4. Зависимость эффекта (а) и изменчивости (б) от величины токсической нагрузки.

генной популяционной структуры на действие токсического фактора, вследствие чего можно ожидать возрастания изменчивости показателей на начальных этапах дозовой зависимости. С другой стороны – снижение вариабельности за счет элиминации из популяции особей, не соответствующих требованиям среды обитания. Подобный механизм “очистения” популяции и роль в

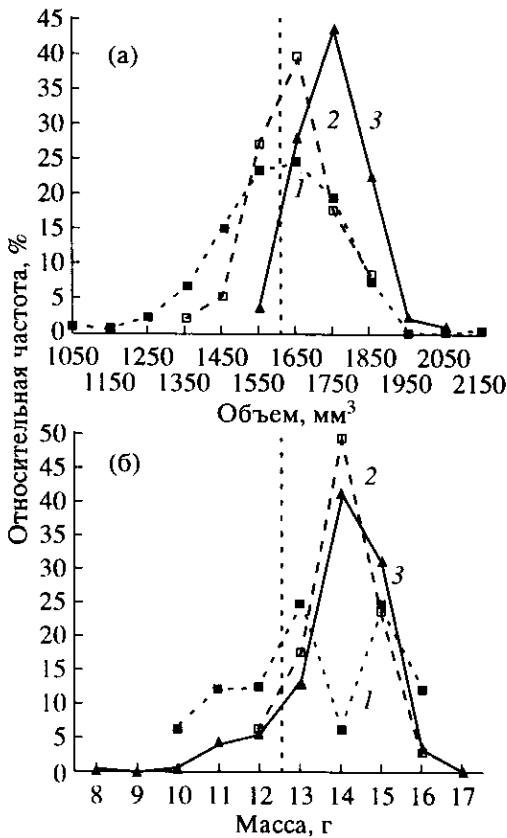


Рис. 5. Распределение объема яиц большой синицы (а) и массы птенцов перед вылетом из гнезда у мухоловки-пеструшки (б) в разных зонах техногенной нагрузки. Вертикальная черта отграничивает мелкие яйца и классовые интервалы, в которых отмечены птенцы, погибшие в возрасте вылета из гнезда (слева): 1 – импактная и 2 – буферная зоны, 3 – фоновая территория.

этом процессе возрастающей под влиянием токсических факторов варибельности показателей отдельных стадий воспроизводства можно иллюстрировать нашими данными по размерным характеристикам яиц и птенцов у птиц-дуплогнезdnиков.

Если распределения объема яиц на фоновой и буферной территориях у большой синицы статистически не отличаются от нормального и характеризуются лишь возрастающей варибельностью этого показателя, то в импактной зоне аналогичное распределение имеет ярко выраженную левостороннюю асимметрию. Модальные классы распределений объема яиц в импактной в буферной зонах лежат в классомом интервале 1600–1700 мм³, тогда как на фоновой территории этот интервал составляет 1700–1800 мм³ (рис. 5а).

Важным является не простое снижение объема яиц у птиц в импактной зоне, а то, что доля мелких яиц в популяции резко возрастает в градиенте токсической нагрузки. Мы не можем одно-

значно связывать величину яиц с выживаемостью эмбрионов. Однако этот показатель важен, поскольку качество яйца (запас его энергоресурсов) в значительной мере определяет дальнейшую судьбу птенца, особенности его роста и развития (Болотников и др., 1985).

Трудность заключается в выявлении конкретного порога, за которым яйцо можно считать неполноценным. При изучении влияния размеров яиц на рост птенцов у большой синицы Л. Шифферли (Schifferli, 1973) делил яйца на мелкие (<1.7 г) и крупные (>1.7 г) и установил, что птенцы из более крупных яиц обладают преимуществами в росте и развитии. По нашим расчетам, 1.7 г эквивалентны объему примерно 1600 мм³. Эта граница показана вертикальной чертой на рис. 5а. Если воспользоваться установленным критическим уровнем, то можно оценить долю мелких яиц (объемом менее 1600 мм³). Этот показатель закономерно возрастает у большой синицы в градиенте токсической нагрузки от 3.6 ± 1.8% на фоновой территории до 35.4 ± 4.9% в буферной зоне и 48.7 ± 3.3% в импактной (различия достоверны, $p < 0.001$). У других птиц (мухоловка-пеструшка, московка *Parus ater*) доля мелких яиц также увеличивается с ростом токсической нагрузки.

Изучение распределения массы птенцов перед вылетом из гнезда показало, что у мухоловки-пеструшки на всех участках оно имеет левостороннюю асимметрию. При этом доля птенцов с малой массой тела достоверно выше в зонах загрязнения (рис. 5б). Пониженная масса слетков, свидетельствующая о недостатке энергоресурсов и ослаблении организма, часто приводит к гибели птенцов, порой еще в гнезде. По нашим данным, масса птенцов, достигающих возраста слетков, но не сумевших вылететь из гнезда, у мухоловки-пеструшки приходится на классовые интервалы 7.5–12.5 г, а у большой синицы – 12.0–15.6 г. Следовательно, птенцы со значениями массы, укладываемыми в эти интервалы, принадлежат к “группе риска” с меньшими шансами на выживание. Доля таких птенцов у мухоловки-пеструшки составляет в импактной зоне 31.3 ± 11.6% при 10.6 ± 1.7% на контрольном участке ($p < 0.05$), а у большой синицы соответственно 21.3 ± 4.3% и 7.4 ± 3.6% ($p < 0.05$).

Вероятно, приведенные выше механизмы ответственны за адаптацию популяции к токсическому загрязнению среды, когда за счет повышенной элиминации крайних вариант сохраняется та ее часть, которая способна успешно завершить процесс воспроизводства и поддержать ее численность. Наличие в механизмах воспроизводства природных популяций животных отмеченных выше этапов, характеризующихся низкими показателями варьирования, имеет, вероятно, важное стабилизирующее значение, позволяющее попу-

ляции соответствовать требованиям среды даже в условиях возрастающей под влиянием токсического фактора дисперсии показателей воспроизводства.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анорова Н.С.* Размножение популяции мухоловки-пеструшки в зависимости от возраста птиц // Орнитология. 1976. Вып. 12. С. 77–86.
- Безель В.С., Оленев В.Г.* Внутрипопуляционная структура грызунов в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1989. № 4. С. 39–49.
- Безель В.С., Мухачева С.В.* Характер репродуктивных потерь в популяциях рыжей полевки при токсическом загрязнении среды обитания // Докл. РАН. 1995. Т. 345. № 1. С. 135–137.
- Бельский Е.А., Безель В.С., Ляхов А.Г.* Характеристика репродуктивных показателей птиц-дуплогнезdnиков в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1995а. № 2. С. 146–152.
- Бельский Е.А., Безель В.С., Поленц Э.А.* Ранние стадии гнездового периода птиц-дуплогнезdnиков в условиях техногенного загрязнения // Экология. 1995б. № 1. С. 46–52.
- Болотников А.М., Шураков А.И., Каменский Ю.Н., Добринский Л.Н.* Экология раннего онтогенеза птиц. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985. 228 с.
- Венгеров П.Д.* Изменчивость яиц внутри кладки как одна из форм внутриндивидуальной изменчивости у птиц // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1991. Т. 96. Вып. 5. С. 3–8.
- Венгеров П.Д.* Ооморфологические показатели птиц в системе биологического мониторинга // Экология. 1996. № 3. С. 209–214.
- Казанцев И.П.* Плодовитость и эмбриональная смертность в территориальных группировках трех видов грызунов // Микроэволюция. Казань, 1981. Вып. 1. С. 80–164.
- Катаев Г.Д.* Мелкие млекопитающие как индикаторы состояния окружающей среды на Кольском полуострове // Мониторинг фонового загрязнения природных сред. Л., 1989. Вып. 5. С. 223–235.
- Лакин Г.Ф.* Биометрия. М.: Высшая школа, 1990. 352 с.
- Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.А.* Особенности демографической структуры населения рыжей полевки в условиях техногенного воздействия // Животные в условиях антропогенного ландшафта. Екатеринбург, 1992. С. 66–77.
- Мухачева С.В.* Специфика воспроизводства в популяции рыжей полевки в условиях техногенного воздействия // Механизмы поддержания биологического разнообразия. Екатеринбург, 1995. С. 189–193.
- Мухачева С.В.* Исследование репродукции рыжей полевки в градиенте техногенных факторов // Проблемы общей и прикладной экологии. Екатеринбург, 1996. С. 147–152.
- Мухачева С.В., Безель В.С.* Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения (на примере рыжей полевки) // Экология. 1995. № 3. С. 237–240.
- Мухачева С.В., Лукьянов О.А.* Миграционная подвижность населения рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*. Schreber, 1780) в градиенте техногенных факторов // Экология. 1997. № 1. С. 34–39.
- Мянд Р.* Внутрипопуляционная изменчивость птичьих яиц. Таллинн: Валгус, 1988. 195 с.
- Schifferli L.* The effect of egg weight on the subsequent growth of nestling great tits *Parus major* // Ibis. 1973. № 115. P. 549–558.