РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Млекопитающие горных территорий

Материалы международной конференции
13–18 августа 2007 г.

Москва ❖ 200

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
Институт экологии горных территорий
Кабардино-Балкарского научного центра
Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова
Териологическое общество
Программа Отделения биологических наук РАН
«Биологические ресурсы России фундаментальные основы
рационального использования»

Материалы международной конференции

13-18 августа 2007 г.

Товарищество научных изданий КМК

Москва • 2007

Млекопитающие горных территорий. Материалы международной конференции. М.: Т-во научных изданий КМК. 2007. 373 с.

В сборнике представлены материалы докладов, заслушанных на международной конференции, которая состоялась 13-18 августа 2007 г. в Институте экологии горных территорий Кабардино-Балкарского научного центра РАН (г. Нальчик) при участии Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН и Териологического общества при РАН. Представленные работы отражают различные аспекты экологии, морфологии, систематики, эволюции, охраны и рационального использования млекопитающих горных территорий.
Для зоологов, этологов, экологов.

Ответственные редакторы: д.б.н. В.В. Рожнов (ИПЭЭ РАН)
д.б.н. Ф.А. Темботова (ИЭГТ КБНЦ РАН)

Конференция поддержана ОБН РАН
и Программой Отделения биологических наук РАН
«Биологические ресурсы России фундаментальные основы
рационального использования»

О Т-во научных изданий КМК, 2007

ISBN978-5-87317-391-4

© ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН, 2007

УДК 575.17:599(470.4)

Популяционно-феногенетический мониторинг млекопитающих Урала

А.Г. Васильев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, vag@ipae.uran.ru

Population and phenogenetic monitoring of mammals in the Urals

A.G. Vasil'ev

Роль фенетики в решении проблем биомониторинга достаточно велика и не может быть сведена только к прикладным задачам, в частности, к задачам популяционной экотоксикологии (Безель и др., 1994). Фенетические оценки основаны главным образом на изучении эпигенетических особенностей сравниваемых групп организмов, индивидуальных и групповых характеристик морфогенеза (Васильев, 2005), поэтому наряду с задачами практического характера фенетические методы мониторинга могут быть нацелены и на решение фундаментальных проблем. В первую очередь это касается изучения темпов и факторов эпигенетических перестроек, а также механизмов морфогенетической устойчивости и толерантности популяций и ценозов к естественным и техногенным воздействиям. Со многими техногенными воздействиями и поллютантами популяции, виды и экосистемы ранее в эволюционной истории еще не сталкивались. Поэтому важно оценить на фоне таких нетипичных средовых воздействий не только адаптивный потенциал и пределы толерантности вида или популяции, но и использовать эти новые условия как естественный полигон, позволяющий экспериментально «нагружать« морфогенетический процесс и изучать закономерности развития, например проявления эпигенетической изменчивости. Очевидно, что именно при развитии в новой, необычной среде должен исчерпываться характерный регуляторный потенциал развитийных систем — «адаптивная норма« (по И.И. Шмальгаузену) и может проявиться латентный спектр инадаптивных морфозов.

Существенным моментом при организации мониторинга является чувствительность подходов, применяемых для оценки состояния среды. Опыт собственных исследований популяций модельных видов млекопитающих Уральского региона и имеющиеся в нашем распоряжении литературные данные показывают, что достаточно чувствительным интегральным подходом является феногенетический, основанный на популяционном фенетическом и морфогенетическом анализе, теоретических достижениях эпигенетики, феногенетики и популяционной биологии развития.

Потенциальная скорость преобразований эпигенетической системы популяций при различных антропогенных и иных воздействиях может быть очень высока (Васильев, 2005). Однако в природных ситуациях такие изменения возможны лишь при сильных климатических и антропогенных воздействиях, и часто происходит почти полный возврат к исходному положению. Иногда наблюдаются непрерывные тренды изменений, при которых кратковременные скачкообразные изменения прерываются длительными стазисами (Васильев, Васильева, 2005). В этой связи возникают вопросы о том, что сдерживает такие быстрые перестройки и за счет каких механизмов популяции после очередных длительных флуктуаций либо приходят к исходному состоянию, либо надолго фиксируют новое состояние эпигенетической системы?

Можно полагать, что сообщество достаточно жестко параметризует эпигенетические, морфогенетические и иные характеристики популяций входящих в него видовых компонентов и надежно их регулирует как единое целое (Жерихин, 2003). Одним из первых на это указал Э. Майр (1974, с. 351): «...эпигенотип вида, его система канализаций развития и обратных связей часто столь хорошо интегрирована, что с замечательным упорством противостоит изменениям«. Для проверки этих теоретических концепций необходимо применение методов регионального феногенетического мониторинга и длительного слежения за сообществами.

Целевой феногенетический мониторинг популяций животных, направленный на оценку качества и пригодности среды в условиях техногенного загрязнения только для жизни человека, предполагает иной набор ключевых видов, чем тот, который ожидается

при оценке состояния экосистем. Для решения задач антропоцентрического биомониторинга предполагается использовать тест-объекты, которые биологически наиболее близки человеку. В первую очередь к таким объектам следует отнести млекопитающих, причем наиболее доступны для такого исследования мелкие млекопитающие.

Мелкие млекопитающие являются важным компонентом экосистем и часто используются в качестве модельных объектов в радиоэкологических и экотоксикологических исследованиях, включая радиоэкологический мониторинг среды (Безель, 1987; Ильенко, 1974; Соколов, Ильенко, 1976; Криволуцкий и др., 1988; Parsons, 1992; Тестов, 1993; Васильев, 2005). Выбор этой группы организмов в качестве адекватного объекта для радиоэкологического и общего мониторинга среды определяется тем, что биология мелких млекопитающих, представленных в основном таксоценами грызунов и насекомоядных, достаточно полно изучена как в естественной среде обитания, так и в лабораторных условиях. В силу своего положения в трофических цепях млекопитающие непосредственно воспринимают давление тех или иных негативных факторов среды на больших территориях и поэтому могут служить основой для индикации ее нарушенности. К настоящему времени показано, что как видовой состав, так и структура популяции и показатели воспроизводства и смертности мелких млекопитающих чутко реагируют на воздействие техногенных факторов (Безель, 1987; Васильева и др., 2003).

Исходя из сказанного выше, феногенетический мониторинг популяций, представляющих в сообществах их видовые компоненты, основанный на разных подходах и методах фенетики, может оказаться конструктивным инструментом как фундаментальных, так и прикладных исследований. Особенно это важно при изучении состояния популяций и таксоценов млекопитающих в промышленно развитых регионах с высоким уровнем техногенного загрязнения природных ландшафтов, в частности, для Уральского региона.

Принципы и методы популяционно-феногенетического мониторинга

Мониторинг предполагает формирование контроля по принципу обратной связи: он дает возможность оценивать состояние окружающей среды в ответ на каждый шаг все возрастающего антропогенного воздействия в региональном и локальном масштабах. Феногенетический мониторинг может позволить решить многие актуальные экологические задачи, включая определение эффекта последействия разового влияния того или иного техногенного фактора на последующие поколения организмов, а также установление фактов аккумуляции из поколения в поколение уродств и других неблагоприятных биологических особенностей, снижающих общую жизнеспособность потомков, при хроническом воздействии токсических поллютантов на популяцию. Следует подчеркнуть, что феногенетический мониторинг включает в себя оценку состояния среды как в пространстве (выявление размаха феногенетических различий между населением различных местообитаний), так и во времени (определение изменений феногенетических характеристик животных в одном местообитании в течение ряда лет).

Ценотический подход потенциально позволяет на основе феногенетического анализа выявить уровни дестабилизации индивидуального развития в популяциях различных видовых компонентов таксоценов, определить наиболее уязвимые элементы и оценить их состояние в целом. Важно, что такая технология дает возможность выявить негативную реакцию тех или иных компонентов таксоценов на хроническое воздействие определенных техногенных поллютантов и их сочетаний в малых дозах. В этих комплексных фенетических исследованиях ключевых элементов региональных таксоценов млекопитающих должны присутствовать разные методические аспекты: 1) анализ частот встречаемости фенов как мелких аберраций морфогенеза (уклонений от адаптивной нормы); 2) пространственное соотнесение уровня фенетических различий между парами импактных и контрольных локалитетов на сплошном участке ареала (эффект воздействия подтверждается, если контрольные группировки, взятые на том же удалении, различаются друг от друга меньше, чем от импактных); 3) использование методов многомерной ординации фенетических композиций, позволяющих визуализировать проявление эпигенетической изменчивости (эпигенетический ландшафт); 4) сравнение дисперсий общей ассиметричности, флуктуирующей асимметрии и направленной асимметрии, характеризующих проявления дестабилизации развития как на индивидуальном, так и на групповом уровнях изучения, и другие методы (Васильев, 2005). По дискретным нарушениям морфогенеза и проявлениям эпигенетической и реализационной изменчивости фенов неметрических признаков фенетические методы позволяют достаточно эффективно оценивать состояние импактных популяций модельных видов, а по ключевым фоновым видам — и ценотическое состояние.

Многочисленными исследованиями целого ряда авторов на экспериментальном и естественном материале убедительно показано, что флуктуирующая асимметрия (ФА) может рассматриваться в качестве своеобразного *группового индикатора* неспецифической разбалансировки индивидуального развития, характеризующего состояние популяции как в целом, так и по отдельным функциональным группам

(Zakharov, 1992; Klingenberg, 2003). В.М. Захарову (1987) и многим его последователям удалось установить, что повышение флуктуирующей асимметрии на групповом уровне указывает на дестабилизацию процесса развития в популяции. Дестабилизация развития наблюдается обычно уже на относительно низком уровне средовых нарушений, которые еще не связаны с необратимыми изменениями в популяциях (Zakharov, 1992). Это позволяет использовать ФА как неспецифический индикатор даже незначительных отклонений параметров среды от фонового состояния, которые еще не приводят к существенному снижению жизнеспособности особей в популяции.

В настоящее время известно более 15 индексов для оценки флуктуирующей асимметрии (только в работе Дж. Палмера (Palmer, 1994) перечислено 13 наиболее известных). Следует заметить, что при этом обычно применяются групповые индексы, характеризующие как отдельные признаки, так и их совокупность для выборки в целом. Индивидуальные оценки флуктуирующей асимметрии, позволяющие оценить стабильность развития отдельной особи, применялись редко, хотя один из таких индексов хорошо известен — ЧАПО (Захаров, 1987), или FAnm (Markowski, 1995). Он рассчитывается как доля асимметрично проявившихся билатеральных признаков у особи, выраженная в процентах, однако значение этого индекса обычно усредняется для всей выборки (Захаров, Кларк, 1993). Индекс используется для неметрических и меристических признаков и характеризует, по нашим представлениям, величину общей асимметричности особи или группы.

Основатели «нумерической таксономии» Сокэл и Снит (Sokal, Sneath, 1973) предло-жили формулы как для качественных, так и для количественных признаков, которые име-ют общую метрику и, хотя были разработаны для совершенно иных таксономических це-лей, очень хорошо подходят для решения нашей задачи и позволяют вычислить дисперсии общей асимметричности, которую мы назовем TA^2 и двух ее компонент: DA^2 — направлен-ной и FA^2 — флуктуирующей асимметрии. Формулы для подсчета представляют собой так называемые формулы сравнения «размеров» и «формы» Пенроуза. Для метрических и меристических признаков обозначим величины промеров или значения числа структурных элементов для признаков левой стороны буквой — s (от sinister — левый), а для правой — d (от dexter — правый). Дисперсию общей асимметричности будем вычислять для каждой особи по формуле:

$$TA^2 = \left[\sum_{i=1}^{r}(s_i - d_i)^2\right] \Big/ r,$$

где r — число признаков. Первая компонента общей дисперсии асимметричности — дисперсия направленной асимметрии — будет вы-числена по формуле:

$$TA^2 = \left[\sum_{i=1}^{r}(s_i - d_i)^2\right] \Big/ r.$$

Вторая компонента, исходя из того, что $TA^2 = DA^2 + FA^2$, вычисляется следующим образом: $FA^2 = TA^2 - DA^2$.

Эти формулы мож-но использовать также и по отдельным признакам для получения средних групповых оценок TA^2, DA^2 и FA^2.

Для альтернативных вариаций (фенов) неметрических признаков формулы расчета компонент дисперсии общей асимметричности основаны на использовании элементов че-тырехпольной таблицы частот билатеральных композиций фенов. Напомним, что четыре билатеральные композиции проявления фена на разных сторонах тела: +/+, +/-, -/+, -/-, яв-ляются атрибутом пороговых неметрических признаков. Для каждой особи можно под-считать по всем использованным признакам частоту билатеральных сочетаний (композиций) фенов и, заполнив четырехпольную таблицу частот, вычислить индивидуальные ха-рактеристики TA^2, DA^2 и FA^2. Обозначим для удобства частоты соответствующих полей четырехпольной таблицы следующим образом: a — +/+, b — +/-, c — -/+ и d — -/-. Дисперсии направленной и флуктуирующей асимметрии, как уже отмечалось, аддитивны и в сумме составляют дисперсию общей асимметричности: $TA = DA + FA$. Величина $TA^2 = DA^2 + FA^2$, где N — общее число изученных билатеральных признаков у особи — $N = a+b+c+d$. Соответственно вычислим дисперсии направленной асимметричности по формуле $DA^2 = (b-c)^2/N^2$ и дисперсии флуктуирующей асимметрии: $DA^2 = (b-c)^2/N^2$. Эти формулы также могут быть использованы для вычисления соответствующих показателей TA^2, DA^2 и FA^2 для отдельных особей и для выборок в целом. Соотношения DA^2/TA^2 и FA^2/TA^2 показывают, как соотносятся между собой величины дисперсий направленной и флуктуирующей асимметрии. Обычно доля дисперсии направленной асимметрии от общей дисперсии асимметричности не превышает 4–5%, а соответственно и доля флуктуирующей асимметрии составит — 95–96%. Важным преимуществом предложенного нами подхода является возможность получать индивидуальные оценки флуктуирующей и направленной асимметрии и их соотношения, а, следовательно, оценивать стабильность развития не только группы, но и отдельных особей.

Наряду с оценкой уровня ФА, достаточно эффективными оценками при индикации техногенного воздействия на морфогенез является показатель средней доли проявления аберрантных фенов (относительная частота в контрольной выборке ниже 20% или выше

80% — в последнем случае используются альтернативные фены) для группы в целом (Васильев и др., 1996), а также показатель популяционного фенетического разнообразия μ Л.А. Животовского (1982).

Опыт популяционно-феногенетического мониторинга млекопитающих Урала

Ранее нами было сформулировано представление о том, что пути адаптаций популяций мелких млекопитающих к экстремальным факторам как естественного, так и антропогенного происхождения аналогичны и, по-видимому, имеют под собой неспецифическую основу (Васильев, Васильева, 2000). В настоящее время мы располагаем первичным материалом по характеристике видового и популяционного разнообразия данной группы животных в градиенте техногенных факторов на Урале, который может быть всесторонне использован при мониторинге. Известно, что в условиях длительного (хронического) воздействия радиоактивных веществ в относительно малых концентрациях (как, например, на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа в Свердловской области) вызываемые ими экологические последствия, например снижение продуктивности популяций животных и, в частности, даже воспроизводства населения у человека как биологического вида, а также другие отрицательные эффекты могут проявиться не сразу, а через поколения (Криволуцкий и др., 1988). Мелкие млекопитающие, продолжительность жизни которых намного меньше, чем у человека, благодаря этому могут служить удобным модельным тест-объектом для изучения отдаленных последствий загрязнения, например радионуклидами, поскольку за промежуток времени, равный смене всего одного поколения у человека (25–30 лет), у мелких грызунов даже при двух-трех генерациях в год сменится более 50–80 поколений. По этим соображениям использование грызунов в качестве тест-объектов для целей эколого-генетического и феногенетического мониторинга качества среды, пригодной для человека, следует признать вполне оправданным.

Нами были проведены многолетние исследования популяций ряда модельных видов грызунов и насекомоядных Урала, нацеленные как на разработку методики феногенетического мониторинга и выбор наиболее адекватных видов-индикаторов тех или иных техногенных воздействий, так и на решение конкретных задач оценки состояния популяций и таксоценов. Основное внимание при этом уделяли изучению отдаленных последствий хронического радиоактивного облучения в малых дозах для таксоценов и популяций грызунов и землероек-бурозубок в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС), возникшего в результате аварии на НПО «МАЯК» в 1957 г., а также вблизи эпицентра испытаний атомной бомбы в воздушной среде в 1954 г. на Тоцком полигоне в Оренбургской области. Параллельно изучали влияние других техногенных факторов, в том числе интегрального влияния промышленного техногенного загрязнения в районах предприятий алюминиевой и медеплавильной промышленности на Урале.

Сравнение уровня флуктуирующей асимметрии (FAnm) и накопления ^{90}Sr в зольных остатках костно-мышечной ткани, проведенное нами в импактной и двух контрольных группировках *Sorex araneus* в зоне ВУРСа (табл.) выявило положительную связь между величинами FAnm и накоплением радиостронция в скелете (r = 0,989, по трем парам значений).

Тест Краскела-Уоллиса выявил статистически достоверные различия между сравниваемыми выборками (H = 20,14; d.f. = 2; N = 60; p < 0,001). В обеих контрольных выборках уровень флуктуирующей асимметрии намного меньше, чем в импактной, что косвенно указывает на относительно более высокую стабильность развития зверьков из контрольных популяций.

Анализ импактной популяции красной полевки в северной части ВУРСа в Свердловской области, проведенный в 1992 г., показал, что средняя доля собственно аберрантных фенов в этой популяции составила 10.85 ± 0.99, а в объединенной выборке контрольных популяций — 7.87 ± 0.61, т.е. оказалась достоверно ниже, чем в контрольной группе животных (p < 0.05). При использовании объединенных материалов 1992 и 1993 гг. этот эффект подтвердился, причем у обеих контрольных популяций средний уровень аберрантных фенов близок: контроль-1 (дер. Пирогово) — 8,05 ± 0,47, контроль-2 (дер. Б. Грязнуха) — 8,25 ± 0,71, а в импактной популяции (оз. Тыгиш) значимо выше — 11,40 ± 0,48. Средний процент мелких аберраций в строении черепа в импактной популяции достоверно больше по сравнению с контрольными, что свидетельствует о накоплении и проявлении мелких уродств и морфогенетических аберраций в зоне ВУРСа. Обнаружено возрастание среднего уровня индивидуальной аберрантности проявления фенов неметрических признаков черепа не только у красной полевки, но также и у малой лесной мыши и обыкновенной слепушонки в импактных популяциях (ВУРС, р. Теча, Тоцкий полигон) по сравнению с контрольными. Данные показатели оказались более эффективными в качестве индикаторов радиоактивного влияния на морфогенез, чем оценка флуктуирующей асимметрии.

В тех случаях, когда у отдельной особи выражена направленная асимметрия проявления фенов разных признаков, это означает, что структурогенез на разных сторонах тела идет с разной скоростью и прохо-

Таблица 1. Сравнение уровней флуктуирующей асимметрии (FAnm) и накопление ^{90}Sr в зольных остатках костно-мышечной ткани в контрольных и импактной популяциях обыкновенной бурозубки в районе Восточно-Уральского радиоактивного следа в Свердловской области

Показатель	Участок		
	Контроль-1	Контроль-2	Импактный
Накопление ^{90}Sr, Бк/кг	704	957	1905
FAnm, %	26,9 ± 1,2	32,3 ± 2,8	44,2 ± 2,6
Среднеквадратичн. откл.	5,29	12,38	11,67
CV,%	19,66	38,31	26,39
n	20	20	20

дит разный по длине «морфогенетический путь». Например, на одной стороне большинство фенов как структурных элементов уже проявились, а на другой они еще не сформировались. Таких случаев в уральских природных популяциях грызунов также отмечено немало. В частности, мы неоднократно обнаруживали у когорты быстро созревающих сеголеток весеннего рождения в уральских популяциях рыжей и красной лесных полевок доминирование одностороннего асимметричного преобладания числа шовных выростов лобно-предчелюстного шва, т.е. направленную асимметрию. Напротив, у сеголеток летних и осенних пометов направленная асимметрия не выражена и наблюдается флуктуирующая асимметрия числа шовных выростов, т.е. отсутствие корреляции числа выростов между сторонами черепа. В одной популяции рыжей полевки в Оренбургской области несколько лет подряд преобладали такие сеголетки весеннего рождения, у которых число шовных выростов всегда в среднем было больше на левой стороне, а в изолированной 30-километровым степным водоразделом смежной популяции, на оборот, регулярно преобладали зверьки этой когорты, у которых число выростов было больше на правой стороне черепа. В любом из этих случаев быстро развивающиеся сеголетки, по-видимому, не успевают «построить» в морфогенезе необходимые структурные элементы на одной из сторон, что и приводит к проявлению направленной асимметрии. Такие же случаи могут наблюдаться и в импактных группировках при воздействии техногенных поллютантов.

Анализ проявлений реализационной изменчивости (например, флуктуирующей асимметрии) — это лишь первый шаг в проведении биомониторинга, поскольку важно оценить еще и различные аспекты эпигенетической изменчивости: устойчивость эпигенетических порогов (частот встречаемости фенов) и эпигенетических ландшафтов (многомерная ординация индивидуальных фенетических композиций), степень реализации теоретически возможных композиций фенов при разных условиях среды, сочетанности индивидуальной реализации фенов-антимеров на разных сторонах тела, а также групповых закономерностей внутрииндивидуальной изменчивости и многие другие. Изучение двух взаимосвязанных форм феногенетической изменчивости: эпигенетической и реализационной — при мониторинге нарушений морфогенеза у особей разных внутрипопуляционных группировок и популяций в «определенных» контрастно различающихся условиях среды позволяет оценить эволюционный потенциал их эпигенетических систем и выявить латентные (скрытые) пути развития.

Таким образом, феногенетический мониторинг представляет собой один из достаточно эффективных инструментов экспериментального тестирования развитийных систем у сравниваемых форм. В то же время мониторинг, основанный на оценке групповых проявлений феногенетической изменчивости, позволяет обнаруживать дестабилизацию развития, скрытый морфогенетический резерв в виде инадаптивных морфозов и выявлять границы адаптивной нормы развития. Последнее обстоятельство весьма важно как при решении теоретических проблем эволюционной и популяционной биологии, так и при поиске естественных критериев экологического нормирования.

Работа выполнена при поддержке гранта РФФИ 07-04-96096 р_урал_а.

Литература

Безель В.С. 1987. Популяционная экотоксикология млекопитающих. М.: Наука. 129 с.

Безель В.С., Васильев А.Г., Гилева Э.А. 1994. Оценка современного состояния наземных экосистем ВУРСа: популяционные и эволюционные эффекты // Международный симпозиум «Урал атомный: Наука, промышленность, жизнь»: Тез. докл. на русском и английском языках. Ч. 1. Екатеринбург. С. 22–23.

Васильев А.Г. 2005. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига. 640 с.

Васильев А.Г., Васильева И.А. 2000. Феногенетический анализ отдаленных последствий Тоцкого ядер-

ного взрыва // Отдаленные эколого-генетические последствия радиационных инцидентов: Тоцкий ядерный взрыв (Оренбург. обл., 1954 г.). Екатеринбург: Екатеринбург. С. 123–128.

Васильев А.Г., Васильева И.А. 2005. Эпигенетические перестройки популяций как вероятный механизм наступления биоценотического кризиса // Вестник Нижегородского государственного университета им. Н.М. Лобачевского. Сер. Биол. № 1(9). С. 27–38.

Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М. и др. 2003. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. № 6. С. 325–332.

Жерихин В.В. 2003. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М.: Т-во научных изданий КМК. 542 с.

Животовский Л.А. 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 38–44.

Захаров В.М. 1987. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука. 213 с.

Захаров В.М., Кларк Д.М. 1993. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отдел. Международного Фонда «Биотест». 68 с.

Ильенко А.И. 1974. Концентрирование животными радиоизотопов и их влияние на популяцию. М.: Наука. 168 с.

Криволуцкий Д.А., Тихомиров Ф.А., Федоров Е.А., Покаржевский А.Д., Таскаев А.И. 1988. Действие ионизирующей радиации на биогеоценоз. М.: Наука. 240 с.

Майр Э. 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир. 460 с.

Соколов В.Е., Ильенко А.И. 1976. Принципы нормирования антропогенных воздействий на популяции позвоночных// Всесторонний анализ окружающей природной среды. Л. С. 76–81.

Тестов Б.В. 1993. Влияние радиоактивного загрязнения на популяции мышевидных грызунов: Автореф. дис. ... д. биол. наук. Екатеринбург. 35 с.

Klingenberg C.P. 2003. Developmental instability as a research tool: using patterns of fluctuating asymmetry to infer the developmental origins of morphological integration // Developmental Instability: Causes and Consequences. New York: Oxford University Press. P. 427–442.

Markowski J. 1993. Fluctuating asymmetry as an indicator for differentiation among roe deer *Capreolus capreolus* populations //Acta Theriol. Vol. 38. (Suppl. 2). P. 19–31.

Palmer A.R. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: A primer // Developmental instability: its origins and evolutionary implications. T.A. Markow (ed.). Dordrecht, Netherlands: Kluwer. P. 335–364.

Parsons P.A. 1992. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // Heredity. Vol. 68. No. 4. P. 361–364.

Sokal R.R., Sneath P.H.A. 1973. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. San Francisco: W.H. Freeman and Company. 573 p.

Zakharov V.M. 1992. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // Acta Zool. Fenn. Vol. 191. P. 7–30.