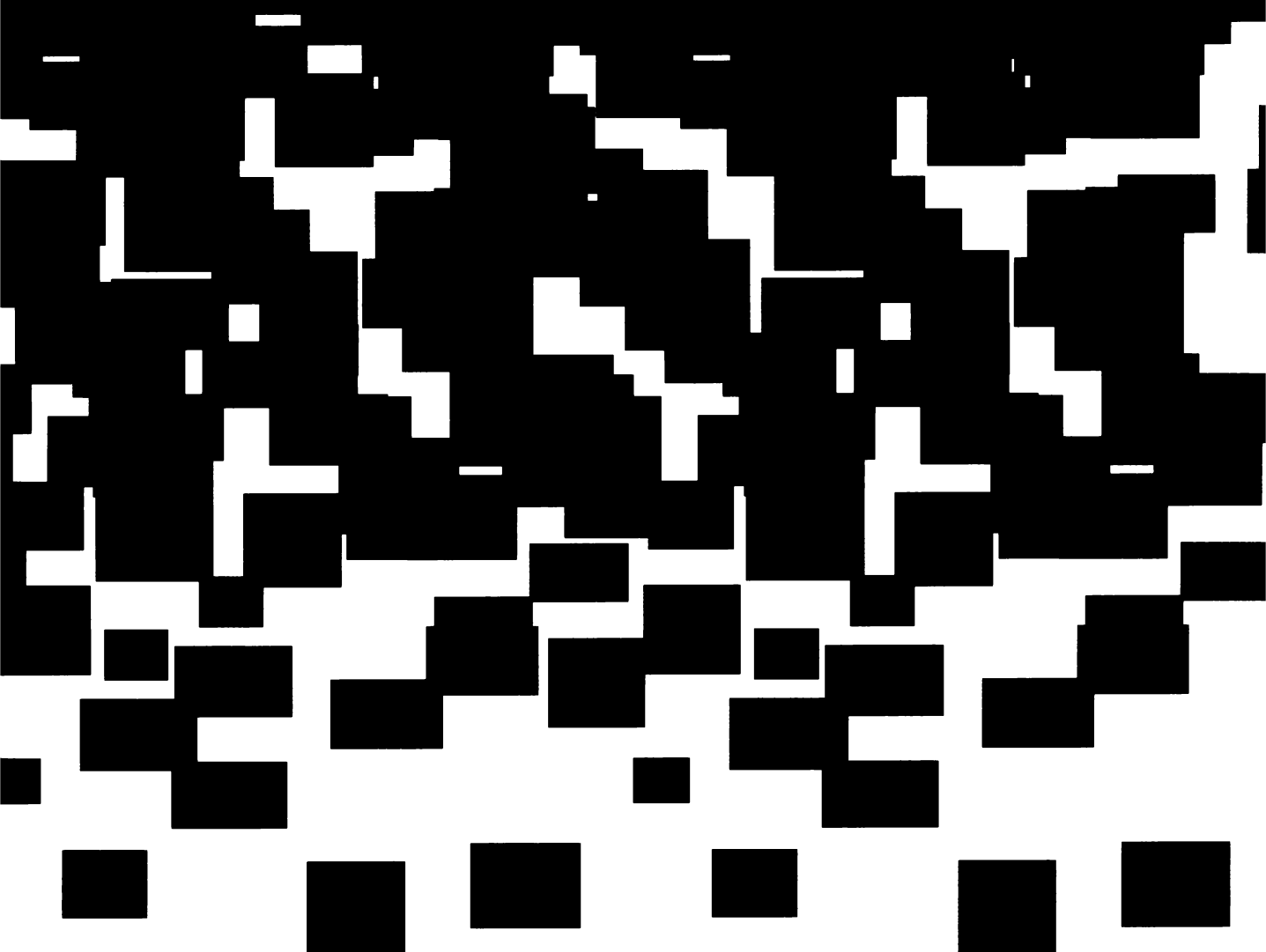


ВОПРОСЫ РАДИАЦИОННОЙ БЕЗОПАСНОСТИ 2003 №4



ЖУРНАЛ ПРОИЗВОДСТВЕННОГО ОБЪЕДИНЕНИЯ "МАЯК"



TM

УДК 574.3 : 575.17
© 2003

ПОПУЛЯЦИОННАЯ ФЕНОГЕНЕТИКА МАЛОЙ ЛЕСНОЙ МЫШИ (*APODEMUS URALENSIS* PALL.) В ЗОНЕ ВЛИЯНИЯ ВОСТОЧНО-УРАЛЬСКОГО РАДИОАКТИВНОГО СЛЕДА

*А.Г. Васильев, И.А. Васильева, Н.М. Любашевский, М.В. Чибирик,
Е.Ю. Захарова, В.И. Стариченко*
Россия, г. Екатеринбург, Институт экологии растений и животных УрО РАН
О.В. Тарасов
Россия, г. Озерск, ФГУП «ПО «Маяк»

Феногенетический мониторинг популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.), проводившийся в Каменском районе Свердловской области в течение десятилетнего периода (1992–2002 гг.) и Каслинском районе Челябинской области (2000–2001 гг.), показал, что на импактной территории (по оси Восточно-Уральского радиоактивного следа - ВУРСа) устойчиво проявляется повышенное морфологическое разнообразие, обусловленное увеличением доли мелких морфогенетических aberrаций и уродств в строении черепа. В южной и северной частях ВУРСа на участках с исходной плотностью радиоактивного загрязнения, соответственно, 18,5 и 0,15 МБк/м² (500 и 4 Ки/км²) по ⁹⁰Sr выявлено направленное отклонение импактных выборок от контрольных, расположенных за пределами ВУРСа, по встречаемости фенотипов определенных неметрических признаков черепа. В обеих импактных группировках мышей обнаружено повышение уровней средней индивидуальной aberrантности, а у молодых самок выявлено повышение уровня флуктуирующей асимметрии проявления фенотипов. Предполагается, что эти эффекты связаны с хроническим облучением в малых дозах населения малой лесной мыши и аккумуляцией мелких эпигенетических aberrаций индивидуального развития, приводящих к проявлению повышенной концентрации фенотипических аномалий в зоне ВУРСа.

Анализ крупных и мелких морфологических aberrаций (фенотипов неметрических признаков) скелета часто используется при исследовании влияния различных факторов среды на индивидуальное развитие организмов в популяциях, включая радиоактивное загрязнение территории [1–8]. Фены – устойчивые состояния пороговых неметрических признаков черепа [9] – в широком смысле слова могут рассматриваться как морфогенетические aberrации. Поскольку частота проявления фенотипов неметрических признаков скелета обусловлена эпигенетическими пороговыми ограничениями [10], по их соот-

ношению можно судить о своеобразии организации эпигенетической системы разных популяций [9]. Поэтому, при индикации экологического состояния популяций могут быть применены методы популяционной феногенетики [4, 11, 12], основанные на встречаемости различных нарушений морфогенеза и проявлений феногенетических аномалий, а также оценке стабильности индивидуального развития по величине флуктуирующей асимметрии билатеральных структур [13]. С другой стороны, эти методы позволяют оценить направления и масштабы морфогенетических трансформаций, выз-

ванных хроническим воздействием того или иного техногенного фактора. Наибольший интерес в этой связи вызывает анализ отдаленных фенотипических последствий хронического влияния радиоактивного облучения в малых дозах на популяции млекопитающих в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа.

В 1957 г. на Южном Урале, в Челябинской области, в результате аварии на ПО «Маяк», приведшей к выбросу радионуклидов (до 2 млн. Ки), образовался Восточно-Уральский радиоактивный след (ВУРС). В своей «головной», южной, части в Челябинской области, северо-восточнее г. Кыштыма, ВУРС протянулся узкой полосой. На участках, близких к эпицентру аварии, плотность радиоактивного загрязнения до сих пор достигает 18,5–37 МБк/м² (500–1000 Ки/км²) по ⁹⁰Sr, а в некоторых местах и выше [14]. В северной оконечности ВУРСа, в Каменском районе Свердловской области, уровень радиоактивного загрязнения территории в целом невелик, хотя в наиболее загрязненной части, расположенной по оси следа, плотность загрязнения ¹³⁷Cs в 1,7–3,2 раза, а ⁹⁰Sr - в 7–40 раз выше, чем за его пределами [15].

В 1992–1993 гг. мы [8] исследовали популяции красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pallas., 1779) из Каменского района Свердловской области, обитавшие на территории ВУРСа на участках с разной степенью радиоактивного загрязнения в течение почти 100 поколений с момента аварии. В результате были обнаружены повышенное морфологическое разнообразие и устойчивое отличие популяции полевок из окрестностей оз. Тыгиш, находящейся в зоне влияния ВУРСа (импактной), от контрольных, расположенных за его пределами, по частотам фенотипических признаков черепа. Обитающая на той же территории малая лесная мышь (*Apodemus uralensis* Pallas, 1811), как и красная полевка, является радиофором [16], однако отличается от последней некоторыми экологическими чертами, включая пищевую специализацию, подвижность, особенности физиологии, что влияет на величину и динамику накопления радионуклидов в организме [2, 17].

В связи со сказанным выше цель данной работы состояла в проведении сравнительного фенотипического исследования поселений малой лесной мыши в различных зонах ВУРСа с разной степенью радиоактивного загрязнения для оценки вероятных отдаленных морфотипических последствий хронического облучения с разной интенсивностью, выражающихся в проявлении характерных аберраций и уродств в строении черепа животных. Важно было при этом установить, наблюдается ли видовая экологическая специфика в морфотипических эффектах радиоактивного загрязнения среды у малой лесной мыши по сравнению с красной полевкой. При этом в отличие от красной полевки, которая была исследована только в северной, относительно менее загрязненной части ВУРСа, в данной работе рассматриваются также результаты изучения поселений мыши, обитающих в его головной, южной части.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в 2000–2001 гг. на территории Восточно-Уральского государственного заповедника в Каслинском районе Челябинской области и в 2000–2002 гг. — в Каменском районе Свердловской области. Изучены также выборки малой лесной мыши, собранные в тех же местах Свердловской области в 1992–1993 гг., и выборка из Ильменского государственного заповедника (2000 г.). Географическое расположение точек отлова животных показано на карте-схеме (рис. 1). В головной части ВУРСа обследован участок вблизи оз. Бердяниш с плотностью загрязнения до 500 Ки/км² (ВУРС-1). Контрольный участок с плотностью загрязнения 0,2 Ки/км² (контроль-1), удаленный от импактного на расстояние около 10 км, расположен в 2 км к северо-востоку от п. Метлино в окрестностях оз. Кажаккуль. Оба участка были использованы ранее для многолетних радиоэкологических исследований мелких млекопитающих на ВУРСе [2, 16, 18–21, 23]. Удаленным контролем послужила выборка из Ильменского государственного заповедника (ИГЗ), где уровень радиоактивного загрязнения не от-

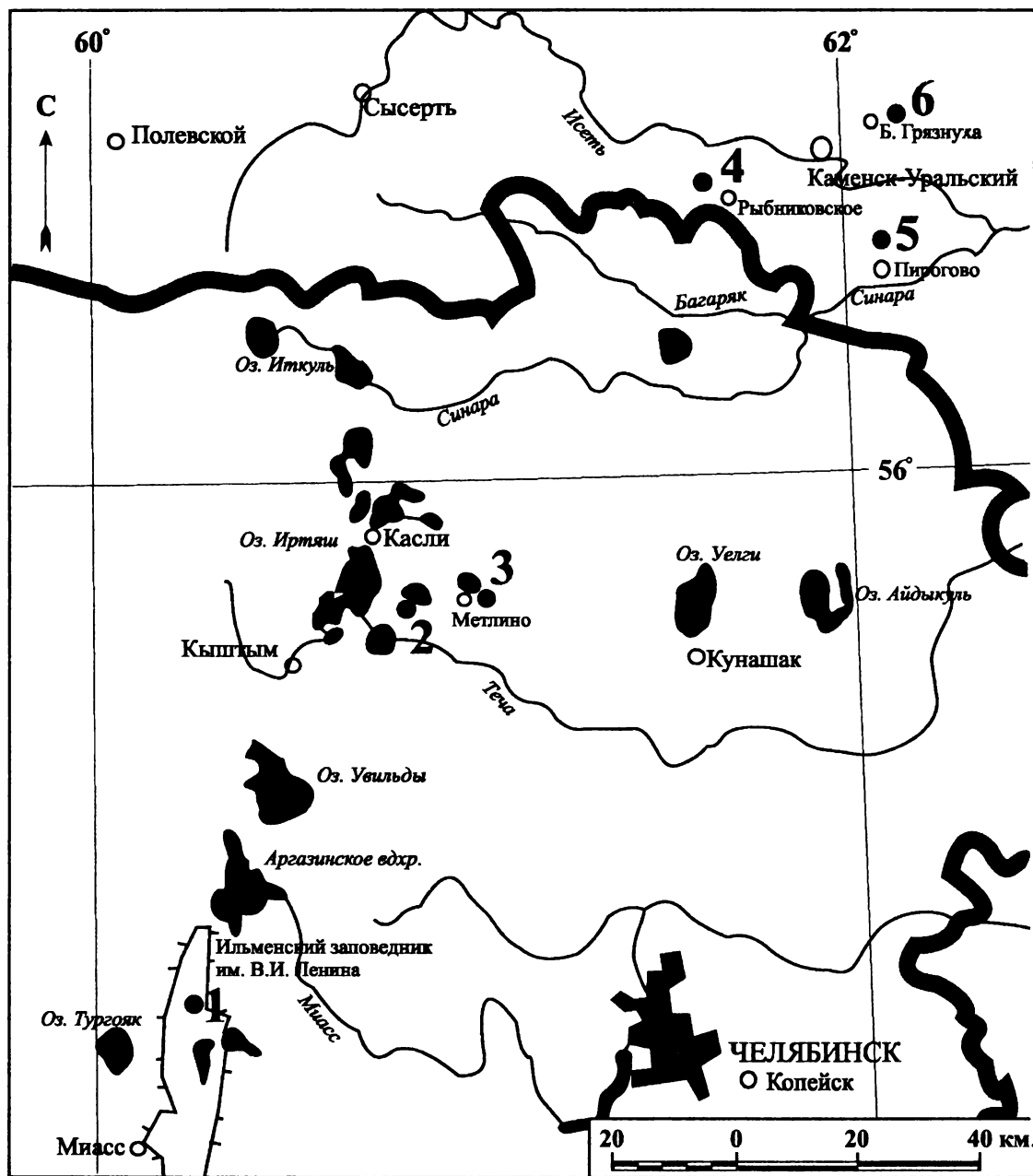


Рис. 1. Карта-схема расположения изученных территорий в Челябинской области:
 1 — Ильменский государственный заповедник (ИГЗ); 2 — импактный участок, Восточно-Уральский заповедник (ВУРС-1); 3 — контрольный участок, п. Метлино (контроль-1);
 и в Свердловской области:
 4 — импактный участок, с. Рыбниковское (ВУРС-2); 5 — контрольный участок, д. Пирогово (контроль-3); 6 — контрольный участок, д. Большая Грязнуха (контроль-2).

личается от фонового для Уральского региона — 0,04 Ки/км² [22].

В Свердловской области изучены три участка. Первый из них (ВУРС-2) расположен внутри границ ВУРСа на расстоянии 3–4 км к северо-западу от с. Рыбниковское в окрестностях оз. Тыгиш с исходным уровнем загрязнения около 4 Ки/км². В качестве контрольных выбраны два участка за пределами следа с исходными уровнями загрязнения около 0,1 Ки/км²: окрестности д. Б. Грязнуха (контроль-2) и окрестности д. Пирогово (контроль-3). Эти участки почти одинаково удалены как друг от друга, так и от импактного (от 25 до 30 км). Площадки для отлова грызунов выбирали в сходных лесорастительных условиях на участках березово-осинового разнотравно-злакового леса.

Мощность экспозиционной дозы гамма-излучения в полевых условиях измеряли прибором «ДБГ-06Т». Для радиометрии использовали бедренные кости, которые озоляли в муфельной печи при температуре 600 °С в течение 5 часов. После этого проводили их мокрое озоление концентрированной азотной кислотой. Радиометрию осуществляли на приборе «RFT10 MHz-Zähler VAG-120». Ошибка измерений составляла не более 10 %. Для расчета удельной активности образцов (Бк/г сырой кости) градуировку прибора проводили по серии калийных эталонов [23]. Ранее с помощью радиохимического анализа нами [24] было показано, что β-активность скелета на 90–95 % обусловлена ⁹⁰Sr+⁹⁰Y, поэтому правомерно отождествлять величину β-активности скелета и содержание в нем этих радионуклидов. Однако, для простоты изложения в дальнейшем мы употребляем словосочетание «концентрация ⁹⁰Sr, подразумеваемая под ней суммарную β-активность, обусловленную ⁹⁰Sr+⁹⁰Y». Поглощенные дозы на организм мелких млекопитающих от инкорпорированных радионуклидов определяли расчетным путем [25]. Для верификации дозовой нагрузки в ряде случаев проведено сопоставление численных значений поглощенных доз, полученных расчетным путем, и реконструированных с помощью метода ЭПР спектроскопии зубов, впервые примененного и модифицированного для

целей дозиметрии мышевидных грызунов в нашей лаборатории [26].

Всего изучено 373 черепа мышей. Относительный возраст зверьков определяли по комплексу показателей, среди которых основное значение придавали степени стертости коронок щечных зубов. В дальнейшем группу ювенильных зверьков в анализе не использовали.

С помощью микроскопа МБС-10 провели поиск и учет аберраций в строении черепа. Исходно выявили более 80 (медиальных и билатеральных) аберраций, включая единичные и очень редкие. В дальнейшем анализировали частоты 55 относительно регулярно проявляющихся неметрических признаков. Большинство признаков и их состояний (фенов) гомологичны уже описанным нами и другими авторами для разных видов грызунов [8, 10, 27]. Отсутствие международной латинской номенклатуры неметрических пороговых признаков черепа вынуждает ограничиться рабочими названиями на русском языке (рис. 2) и кодовыми сокращениями на основе латинских наименований (табл. 1). Для того чтобы избежать смещений оценок из-за возможной связи признаков с полом, возрастом, а также дублирования информации из-за их взаимной корреляции, проведена оценка этих связей на основе вычисления коэффициентов ранговой корреляции Спирмена. Дополнительно оценили связь проявления фенов с размерами животных (длиной тела). Перечень оставшихся после выбраковки 34 неметрических признаков приведен в табл. 1, а их расположение показано на рис. 2.

Проявление фенов билатеральных признаков учитывали на левой и правой сторонах черепа, а частоты их встречаемости для каждого признака вычисляли на основе общего числа изученных сторон [27]. Множественные сравнения выборок по отдельным признакам проведены с помощью G-критерия [28]. Фенетические дистанции (MMD) между выборками и их стандартные отклонения (MSD) рассчитывали по формуле Хартмана, различия считали статистически значимыми на уровне $p < 0,05$ при $MMD > 2MSD$ [27]. Кластерный анализ проводили методом невзвешенных парных групп с ис-

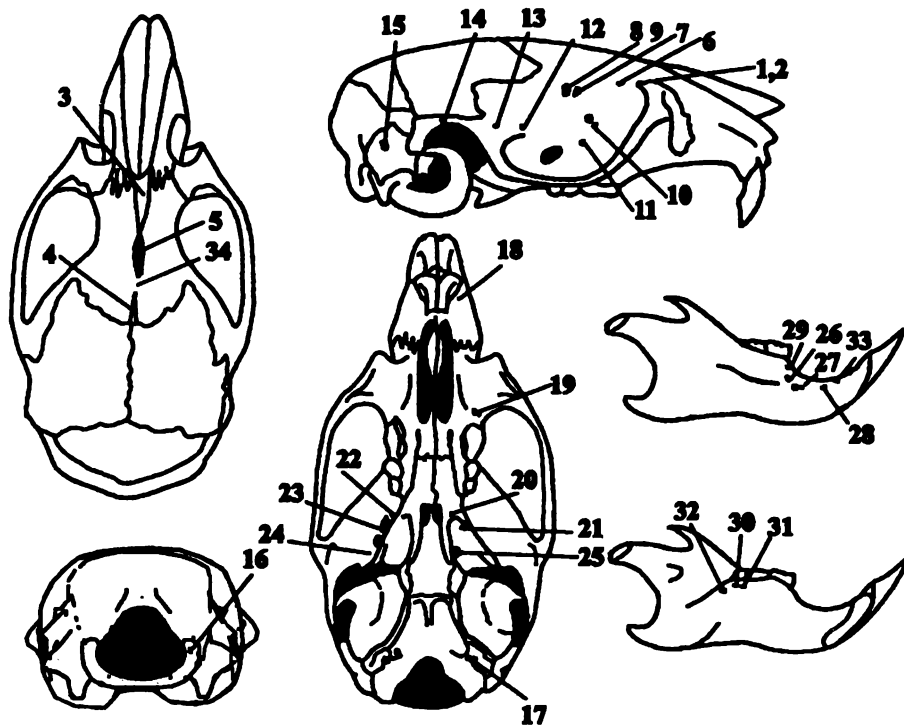


Рис. 2. Расположение фенотипических признаков на черепе малой лесной мыши:
 1 — удвоенное предглазничное отверстие; 2 — отсутствие предглазничного отверстия;
 3* — наличие межлобной кости в передней половине межлобного шва; 4* — наличие межлобной
 кости в задней половине лобного шва; 5* — веретеновидное расширение в передней половине
 межлобного шва; 6 — наличие переднелобного отверстия; 7 — дополнительное лобное отверстие
 впереди основного; 8 — дополнительное лобное отверстие сзади основного; 9 — удвоенное
 лобное отверстие; 10 — удвоенное решетчатое отверстие; 11 — наличие нижнеглазничного
 отверстия; 12 — наличие переднего отверстия на чешуйчатой кости; 13 — наличие центрального
 отверстия на чешуйчатой кости; 14 — наличие височного хода; 15 — наличие «окна» на
 сосцевидной кости; 16 — наличие мышцелкового отверстия; 17 — удвоенное подъязычное
 отверстие; 18 — наличие переднего предчелюстного отверстия; 19 — удвоенное промежуточное
 верхнечелюстное отверстие; 20 — наличие отверстия в основании крыловидного отростка;
 21 — наличие отверстия в крыловидной ямке; 22 — наличие дополнительного круглого
 отверстия; 23 — наличие отверстия на перегородке между овальным и круглым отверстиями;
 24 — дополнительное отверстие в области foramen ovale с латеральной стороны; 25 — удвоенное
 крыльное отверстие; 26 — наличие дополнительного подбородочного отверстия выше основного;
 27 — наличие дополнительного подбородочного отверстия впереди основного; 28 — наличие
 нижнечелюстного отверстия I; 29 — наличие отверстия на дорзальной поверхности резцовой
 части нижней челюсти; 30 — наличие отверстия с лингвальной стороны альвеолы M_2 ;
 31 — удвоенное отверстие с лингвальной стороны альвеолы M_2 ; 32 — наличие отверстия с
 лингвальной стороны альвеолы M_3 ; 33 — наличие нижнечелюстного отверстия II;
 34* — срастание лобных костей (не менее двух третей межлобного шва); звездочкой отмечены
 медиальные признаки.

Таблица 1

Частоты встречаемости фенотипических признаков в импактных и контрольных популяциях малой лесной мыши, %

Признак		ВУРС-1	Контроль-1	ИГЗ	ВУРС-2	Контроль-2	Контроль-3	Множественный G-критерий
		<i>N</i> = 192	<i>N</i> = 52	<i>N</i> = 42	<i>N</i> = 154	<i>N</i> = 60	<i>N</i> = 230	
1	FPO	15,05	17,65	11,90	16,99	8,62	9,91	
2	FPO'	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,04	***
3	<i>IFI</i>	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,76	*
4	<i>IFZ</i>	1,09	0,00	0,00	1,37	0,00	4,76	
5	<i>PTP</i>	8,70	12,50	19,05	12,33	21,43	5,71	
6	FFA	9,63	16,00	11,90	18,54	15,79	16,59	
7	FFDA	18,13	13,73	21,43	28,67	21,43	23,15	
8	FFDP	18,23	13,73	28,57	18,67	16,07	19,44	
9	FFDU	3,31	0,00	0,00	1,32	0,00	2,31	
10	FE	21,62	26,00	35,71	31,33	25,00	31,48	
11	FIO	68,82	76,00	83,33	82,55	67,24	76,71	*
12	FTA	20,21	23,08	16,67	22,92	12,73	25,46	
13	FTM	21,39	23,53	19,44	18,62	7,27	13,89	
14	MT	41,85	37,25	25,00	22,79	34,62	35,41	**
15	FFL	79,14	88,24	57,14	74,10	76,79	75,48	*
16	FCS	80,00	86,00	72,73	79,41	67,80	70,68	
17	FH	37,22	48,00	58,82	41,98	35,59	36,84	
18	FPM	56,83	9,80	35,71	30,52	15,79	34,93	***
19	FMX2	32,62	42,31	42,86	33,33	26,32	37,56	
20	FPT	15,51	13,46	4,76	25,00	25,00	14,41	**
21	FPTI	46,52	42,00	54,76	68,06	46,43	42,79	***
22	FRD	85,03	87,50	90,00	55,41	38,18	42,23	***
23	FLT1	96,83	97,92	95,24	92,52	96,43	86,89	**
24	FODP	27,87	26,09	29,27	32,21	28,30	15,76	**
25	FAL	4,28	12,00	2,38	8,28	0,00	4,48	*
26	FMTS	53,40	30,00	21,95	29,22	29,31	32,17	***
27	FMTA	8,38	8,00	4,88	0,65	1,72	9,13	***
28	FMDA	25,13	32,00	56,10	24,84	15,52	16,52	***
29	FMDS	40,31	34,00	39,02	37,91	31,03	28,70	
30	FAL	93,65	98,04	100,00	96,08	98,18	89,04	*
31	FAL2	39,79	35,29	42,50	31,37	22,81	17,54	***
32	FALP	24,74	25,49	25,00	23,53	21,43	27,19	
33	FDS	45,55	33,33	51,22	50,98	36,84	42,17	
34	<i>FIP</i>	80,43	58,33	66,67	73,97	57,14	54,29	**

Примечание — *N* — число изученных сторон черепа. Различия статистически достоверны:

* — $p < 0,05$; ** — $p < 0,01$; *** — $p < 0,001$. Курсивом выделены медиальные признаки.

пользованием средних арифметических - UPGMA. При оценке внутривидового фенетического разнообразия использовали показатель — среднее число вариаций признака в данной выборке, предложенный Л.А. Животовским [29]. Рассчитывали средний популяционный индекс флуктуирующей асимметрии FA_{nm} как среднюю долю асимметрично проявившихся признаков на особь [4, 8]. Значимость различий между выборками по этому индексу оценивали с помощью метода непараметрической статистики Краскела-Уоллиса, который является аналогом однофакторного дисперсионного анализа.

Поскольку в основе проявления фенотипических признаков лежат количественные эффекты и проявившиеся дискретные структуры имеют количественную природу варьирования [30], с использованием данных об индивидуальном проявлении фенотипов провели дискриминантный анализ сравниваемых популяционных группировок. Преимущество такого метода состоит в том, что в этом случае сравниваются не только межгрупповая (как это происходит при традиционном фенетическом анализе), но и внутривидовая компоненты изменчивости, то есть ординация групп осуществляется с учетом индивидуальной изменчивости встречаемости фенотипов. Такой метод был ранее апробирован нами совместно с коллегами и оказался эффективен при многомерном фенетическом сравнении внутривидовых групп водяной полевки на разных фазах динамики численности [31].

В данном случае метод расчетов был несколько модифицирован. Вычисления проводили в два этапа. На первом этапе методом главных компонент получали общую для всех групп ортогональную матрицу встречаемости 34 фенотипов, где их наличие кодировали 1, а отсутствие 0. Поскольку при вычислении частот фенотипов билатеральных структур в соответствии с рекомендациями Б.Л. Астаурова [32] используется расчет встречаемости состояний признаков на сторону особи, исходная матрица, взятая нами, включала данные по обеим сторонам для одних и тех же признаков. Поэтому первая половина матрицы данных о встречаемости фенотипов содержала

информацию об их проявлении/непроявлении на левой стороне, а вторая половина матрицы — на правой стороне черепа особей. Для унилатеральных (медиальных) признаков в этом случае данные в исходной для расчетов матрице приводились дважды. Это позволило получить независимые (ортогональные) главные компоненты, полностью характеризующие внутривидовую, внутривидовую и межвидовую изменчивость проявления фенотипов. На втором этапе вычисленные индивидуальные значения 34 главных компонент использовали как независимые переменные при дискриминантном анализе сравниваемых групп малой лесной мыши. Поскольку главные компоненты представляют собой взаимно некоррелирующие (ортогональные) направления изменчивости, это чрезвычайно важно при дальнейшем расчете дискриминантных канонических функций [33]. Обобщенные расстояния Махаланобиса (D^2) использованы в качестве оценок межвидовых фенетических дистанций. Данный подход является первым применением и дальнейшим развитием многомерной технологии при проведении фенетического анализа. Статистическая обработка проведена с помощью пакета прикладных программ PHEN 3.0, разработанного А.Г. Васильевым в ИЭРиЖ УрО РАН, и Statistica 5.5.

Авторы благодарны О.А. Лукьянову, Л.П. Шаровой, Н.Г. Евдокимову, К.И. Бердюгину, В.П. Позмоговой и С.В. Мухачевой за помощь при сборе материала в зоне ВУРСа, а также Г.В. Оленеву и Е.Б. Григоркиной за предоставленные материалы из Ильменского государственного природного заповедника.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Уровень γ -фона на поверхности почвы на импактном участке ВУРС-1 составил — 50 мкР/час, на ВУРС-2 — 14 мкР/час, на всех контрольных участках — 12—14 мкР/час. Депонирование ^{90}Sr в скелете малой лесной мыши на ВУРС-1 в среднем равно 161 ± 29 Бк/г ($n=26$), мощность дозы — 2,51 мГр/сут, поглощенная доза над фоновым значением — 263 мГр за жизнь (до отлова и эвтаназии); у красной по-

левки депонировано 288 ± 99 Бк/г ($n=3$), мощность дозы — 4,49 мГр/сут, поглощенная доза от ^{90}Sr — 444 мГр. На ВУРС-2 у малой лесной мыши в скелете найдено 3,4 Бк/г, что приводит к дозовой нагрузке 0,054 мГр/сут, за жизнь — 5,7 мГр, а у красной полевки, соответственно — 5,3 Бк/г, 0,083 мГр/сут, за жизнь — 8,7 мГр. Р.И. Гончарова и Н.И. Рябоконт [34] выявили у рыжей лесной полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreb.) в Чернобыльской радиоактивной зоне существенное повышение частоты хромосомных аберраций в ряду поколений при близких дозах (менее 1 мГр/сут).

Из более чем 80 обнаруженных нами аберраций в строении черепа малой лесной мыши к относительно крупным аномалиям могут быть отнесены 27 достаточно редких из них. Выявлены несколько вариантов редукции костных структур в области овального отверстия, выпадения крупных фрагментов лобной и теменной костей, включая область венечного шва, срастание чешуйчатой кости с лобной или теменной, аномальное строение глазницы, появление щели в области неба, уродливые выросты на нижней челюсти, фрагментация щечного зуба M_3 и др. Наибольшее число вариантов редких аномалий встречено в выборках ВУРС-1, ВУРС-2 и контроль-3. Значительно меньше таких случаев обнаружено в выборке контроль-1, а в ИГЗ и контроль-2 их вообще не отмечено. Поскольку грань между крупными и мелкими аберрациями весьма условна, то среди анализируемых нами далее 55 относительно регулярно встречающихся аберраций часть также может рассматриваться в качестве таких аномалий (например, FPO^2 , IF1 , IF2 , PTF и др.).

Предварительный анализ всего объема материала показал, что с полом формально связано проявление фенотипических признаков (FPM, FMDS и др.). Поскольку соотношение полов в выборках не различается ($p=0,064$), а значения коэффициентов корреляции Спирмена колеблются от $-0,12$ до $0,08$, было принято решение не исключать эти признаки из дальнейшего анализа. Значимые возрастные различия и связь с размерами проявились по 15 признакам из 55. Признаки, имеющие значения коэффициентов

корреляции Спирмена, превышающие 0,20, были исключены. Часть признаков (12,7 %) была удалена из-за связи друг с другом с целью исключения дублирования информации. В итоге из 55 признаков в качестве рабочих были оставлены 34. Не обнаружено значимых различий по встречаемости оставшихся признаков на левой и правой сторонах ($p=0,598$), т.е. проявлений направленной асимметрии.

В первую очередь важно было оценить, каково по величине возможное смещение фенетических оценок в разные по климатическим и фенологическим характеристикам смежные годы. Для этого провели сравнение частот встречаемости фенотипов между выборками 1992 и 1993 гг. в контрольной (контроль-2) и импактной (ВУРС-2) популяциях, а также между выборками 2000 и 2001 гг. в импактной популяции (ВУРС-1). Фенетические дистанции (MMD) между выборками разных лет в импактных и контрольной популяциях крайне малы и статистически недостоверны (максимальное значение MMD между выборками разных лет ВУРС-2 составило $0,011 \pm 0,016$). Таким образом, хронографическое смещение частот встречаемости фенотипов сравнительно невелико и носит в основном случайный характер. Это позволило объединить одноименные выборки разных лет и проводить все основные расчеты по объединенному материалу (табл. 1).

Сравнение исходных частот фенотипов в парах выборок контроль-1 — ВУРС-1 и контроль-2 — ВУРС-2 показывает, что по целому ряду признаков наблюдаются сходные параллельные тенденции различий между контрольной и импактной выборками у южной и северной пар (табл. 1). Наиболее четко этот эффект проявляется для пяти признаков: FUF , FDS , FPM , IF2 , FFDP . Поскольку эта параллельная тенденция проявилась у серии признаков (29,4 %), ее нельзя признать случайной. Обнаруженные признаки характеризуют особенности протекания остеогенеза черепа (срастание костей, появление вставочных косточек, выпадение фрагмента кости), а также повышение частоты встречаемости определенных отверстий для кровеносных сосудов и нервов на верхней и нижней челюстях.

Для проверки гипотезы о возможном возрастании проявления уровня морфогенетических aberrаций в популяциях, обитающих на территории, затронутых ВУРСом, были вычислены индивидуальные средние частоты aberrаций (MAF — mean aberrations frequency), т.е. средние доли проявления фенотипов всех взятых признаков на сторону черепа (табл. 2). Такой подсчет вполне оправдан, поскольку корреляция между признаками незначима или исчезающе мала, а признаки, заведомо коррелирующие с другими, были исключены. Показатель MAF не обнаружил значимой корреляции с полом, возрастом и размерами зверьков. Для упрощения и получения контрастной картины различий все выборки были ранжированы по градиенту загрязнения среды радионуклидами на три группы: 1 — контрольные (фоновый уровень); 2 — ВУРС-2 (низкий уровень); 3 — ВУРС-1 (высокий уровень).

Из табл. 2 хорошо видно, что от контрольной до наиболее загрязненной радионуклидами территории ВУРС-1 значимо возрастает средний индивидуальный уровень aberrантности и, одновременно, достоверно снижается дисперсия этого показателя. Другими словами, в импактных группах средний уровень встречаемости aberrаций действительно оказался стабильно выше, чем в контрольных.

Следующий аспект исследования связан с оценкой уровня внутривидового «фенетического» разнообразия, основанной на показателе Л.А. Животовского «μ», характеризующего среднее число фенотипов на признак в шести сравниваемых популяциях (рис. 3). Величина «фенетического» разнообразия в импактных популяциях оказалась достоверно выше, чем в контрольных, включая ИГЗ. В то же время отмечается несколько повышенный уровень данного показателя в выборке контроль-3 вблизи шламохранилища УАЗ. Это может быть связано с высоким содержанием фторидов в окружающей среде, по-видимому, влияющим на морфогенез черепа.

Множественное сравнение, проведенное на основе G-критерия, выявило статистически значимые различия между шестью сравниваемыми

выборками в частотах встречаемости фенотипов 18 признаков из 34 (табл. 1). Именно по этим признакам и проводили расчет MMD-дистанций между выборками для оценки предполагаемого фенетического уклонения импактных популяций от контрольных. Из таблицы 3 хорошо видно, что наибольшие фенетические дистанции наблюдаются между географически удаленными северными и южными выборками. В свою очередь пары контрольных выборок мало отличаются друг от друга как на севере (MMD = 0,031±0,009), так и на юге (MMD = 0,043±0,017). Кластерный анализ матрицы MMD-дистанций также показал, что как на юге, так и на севере импактные группировки в целом больше отличаются от контрольных, чем последние друг от друга (рис. 4).

Примечательно, что приблизительно так же различались и северные выборки красной полевки, которые были взяты на тех же самых территориях в 1992—1993 гг. [8]. Различия между импактной и двумя контрольными выборками красной полевки по величине MMD-дистанций были в среднем такими же, как у мыши. Однако различия между контрольными выборками из окрестностей населенных пунктов Б. Грязнуха и Пирогово у красной полевки были почти в два раза меньше. Таким образом, у двух разных видов: красной полевки и малой лесной мыши наблюдается как сходство, так и различие паттерна MMD-дистанций между импактной и контрольными выборками. Импактные выборки в обоих случаях обладают большим своеобразием, чем контрольные, однако у мыши выборка контроль-2 (Б. Грязнуха) меньше отличается от ВУРС-2, чем контроль-3 (Пирогово), где сборы проведены на участке интенсивного загрязнения среды фторидами вблизи шламохранилища Уральского алюминиевого завода (УАЗ). Следует также отметить, что импактная выборка ВУРС-1 в южной части радиоактивного следа, расположенная на расстоянии 6—7 км от выборки контроль-1, фенетически отличается от нее больше, чем ВУРС-2 от выборки контроль-2, удаленной почти на 30 км (табл. 3).

Важную дополнительную информацию дает дискриминантный анализ сравниваемых выбо-

Таблица 2

Сравнение средней аберрантности (MAF) в трех группах выборок, ранжированных по градиенту загрязнения среды радионуклидами в зоне влияния ВУРСа

Сравниваемые группы	Число сторон	Средняя аберрантность	Дисперсия	Средний ранг
I — контрольные	386	34,36 ± 0,34	45,47	307,4
II — ВУРС-1	168	37,42 ± 0,42	29,26	406,3
III — ВУРС-2	192	39,49 ± 0,39	27,36	477,7
Тест Бартлетта оценки однородности дисперсий: $\chi^2 = 20,88$; $df = 2$; $p < 0,0001$				
Непараметрический тест Краскела-Уоллиса: $H = 42,5$; $df_{1,2} = 2$; 373 ; $p < 0,0001$				

Таблица 3

Фенетические дистанции MMD между импактными и контрольными популяциями малой лесной мыши (значения средних стандартных отклонений — MSD помещены в нижней треугольной матрице). Все дистанции статистически значимы

Популяции	ВУРС-1	Контроль-1	ИГЗ	ВУРС-2	Контроль-2	Контроль-3
ВУРС-1	—	0,0732	0,0724	0,0864	0,1272	0,1223
Контроль-1	0,0097	—	0,0430	0,0701	0,0708	0,1005
ИГЗ	0,0111	0,0167	—	0,0723	0,1364	0,1445
ВУРС-2	0,0047	0,0103	0,0116	—	0,0339	0,0712
Контроль-2	0,0088	0,0145	0,0158	0,0094	—	0,0306
Контроль-3	0,0038	0,0045	0,0108	0,0044	0,0086	—

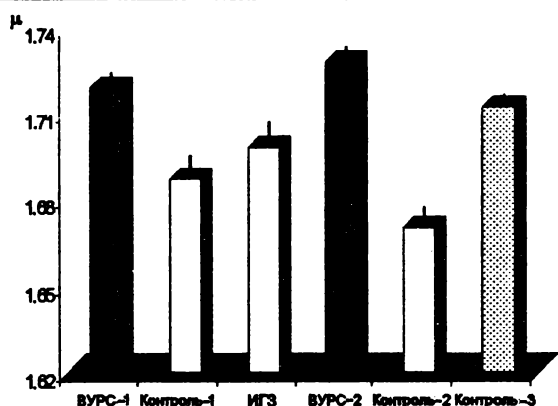


Рис.3. Уровни «фенетического разнообразия» (μ) в импактных и контрольных популяциях малой лесной мыши в зоне влияния ВУРСа и за его пределами

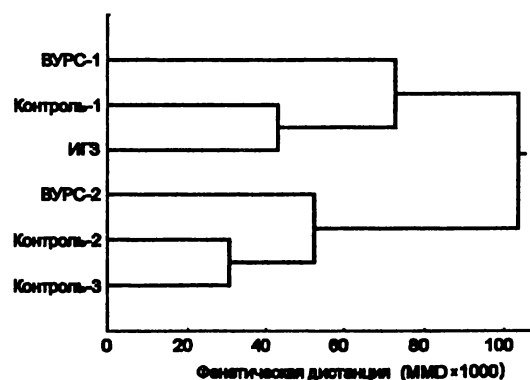


Рис. 4. Кластерный анализ (UPGMA) изученных выборок малой лесной мыши на основе матрицы фенетических MMD-дистанций

рок, проведенный по 34 переменным (значениям главных компонент, характеризующих изменчивость индивидуального проявления фенотипа 34 неметрических признаков). Значимыми оказались первые четыре дискриминантные канонические функции, характеризующие 93,8 % межгрупповой дисперсии (табл. 4). Были выявлены статистически достоверно отличающиеся от нуля коэффициенты ранговой корреляции Спирмена индивидуальных значений вдоль второй дискриминантной функции с возрастом ($r_s = -0,19$; $p < 0,001$) и размерами зверьков ($r_s = 0,18$; $p < 0,001$). Таким образом, можно констатировать, что, несмотря на проведенную нами предварительную процедуру выбраковки признаков, связанных с размерами и возрастом, некоторое влияние этих факторов при межгрупповых сравнениях сохранилось. Поскольку соотношение возрастных групп в разных выборках существенно отличается, мы обязаны исключить данную ось из рассмотрения. Корреляции значений дискриминантных функций с полом не выявлено. Была обнаружена также значимая корреляция первой ($r_s = -0,42$; $p < 0,001$), третьей ($r_s = -0,25$; $p < 0,001$) и четвертой ($r_s = -0,09$; $p = 0,045$) дискриминантных функций с переменной, характеризующей градиент загрязнения среды радионуклидами в зоне ВУРСа. Таким образом, оценивая дисперсии межгрупповых различий вдоль дискриминантных осей можно заключить, что межгрупповые различия, формально связанные с фактором обитания на загрязненной радионуклидами территории ВУРСа, по отношению к общей дисперсии составляют 72,4 %, а размерно-возрастные – 21,4 %.

Поскольку межгрупповые различия вдоль второй дискриминантной канонической функции оказались связаны с возрастом и размерами, дальнейший анализ проводили по первой, третьей и четвертой осям. В целом выявилась сходная с ММД-дистанциями картина межвыборочных отношений у малой лесной мыши (табл. 5, рис. 5). На рис. 5 приведены проекции векторов центроидов в пространстве первой, третьей и четвертой дискриминантных канонических функций. Анализ обобщенных рас-

стояний Махаланобиса (табл. 5) показывает, что центроиды обеих импактных выборок (ВУРС-1 и ВУРС-2) оказались ближе друг к другу, чем при межгрупповом сравнении по ММД-дистанциям, а кластерный анализ матрицы расстояний Махаланобиса хорошо иллюстрирует это сходство (рис. 6). Данное обстоятельство указывает на то, что особи обеих импактных выборок обладают сходными чертами в индивидуальном проявлении определенных фенотипов, включая и их внутрииндивидуальные композиции. Сходные тенденции в северной и южной импактных выборках наблюдаются, несмотря на то, что на северном участке ВУРС-2 в настоящее время уровень радиационного воздействия по сравнению с первоначальным резко снизился и близок к нормам, допустимым для проживания людей.

Флуктуирующая асимметрия (ФА) как независимое и неодинаковое проявление билатеральных признаков (количественных и качественных) на разных сторонах тела рассматривается как обобщенная эпигенетическая мера стресса развития [11], которая позволяет оценить стабильность развития в группе особей и используется в популяционном биомониторинге [4, 6, 35]. Использование ФА может помочь оценить стабильность развития у различных функциональных групп животных в природных популяциях, выявить индивидуальные уровни ФА и сравнить стабильность развития животных из популяций, обитающих в разных условиях.

Поскольку была обнаружена слабая, но значимая связь среднего индекса флуктуирующей асимметрии FA_{nm} с возрастом ($r_s = -0,12$; $p = 0,019$), сравнение проводили на более многочисленной группе сеголеток. Оценивали FA_{nm} отдельно для самцов и самок по двум объединенным выборкам, включающим, с одной стороны, все контрольные группы, а с другой – обе импактные. Сравнение показало, что самки импактных выборок в целом имеют достоверно более высокий уровень индекса FA_{nm} по сравнению с контрольными ($N=9,15$; $df_{1-2} = 2$; 132 ; $p = 0,0103$). У самцов различия по индексу FA_{nm} не обнаружены.

Таблица 4

Дискриминантный анализ сравниваемых выборок малой лесной мыши по значениям ординат индивидуального проявления фенов неметрических признаков, вычисленных методом главных компонент (уровни значимости межгрупповых различий вдоль DCF:

* – $p < 0,05$; *** – $p < 0,001$; n.s. – $p > 0,05$)

Показатель	Дискриминантные канонические функции				
	DCF1	DCF2	DCF3	DCF4	DCF5
Каноническая корреляция	0,62	0,46	0,38	0,30	0,27
Критерий Уилкса Лямбда	0,348	0,570	0,722	0,843	0,928
Дисперсия	0,6374	0,2677	0,1682	0,1000	0,0779
Доля дисперсии	51,41	21,40	13,45	7,99	6,22
Уровень значимости	***	***	***	*	n.s.

Таблица 5

Обобщенные расстояния Махаланобиса между центроидами сравниваемых выборок малой лесной мыши и уровни их значимости (* – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; *** – $p < 0,001$; n.s. – $p > 0,05$)

Выборки	ВУРС-1	Контроль-1	ИГЗ	ВУРС-2	Контроль-2	Контроль-3
ВУРС-1	—	2,661	2,394	2,201	4,249	3,740
Контроль-1	***	—	3,145	2,869	3,374	4,604
ИГЗ	*	n.s.	—	3,255	5,369	5,783
ВУРС-2	***	***	**	—	2,423	2,856
Контроль-2	***	**	***	***	—	2,425
Контроль-3	***	***	***	***	***	—

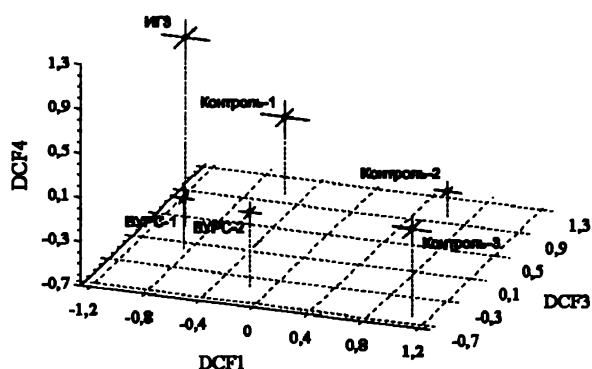


Рис. 5. Проекция векторов центров сравниваемых выборок малой лесной мыши в пространстве первой (DCF1), третьей (DCF3) и четвертой (DCF4) дискриминантных канонических функций. Выборки: 1 – ВУРС-1; 2 – контроль-1; 3 – ИГЗ; 4 – ВУРС-2; 5 – контроль-2; 6 – контроль-3. Показаны стандартные ошибки значений дискриминантных канонических функций для каждой выборки по всем трем осям

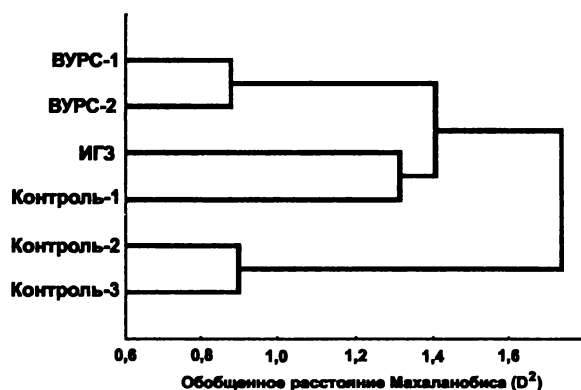


Рис. 6. Кластерный анализ (UPGMA) изученных выборок малой лесной мыши на основе матрицы обобщенных расстояний Махаланобиса, вычисленных на основе индивидуальных проявлений фенотипов после их ординации методом главных компонент

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный анализ популяций малой лесной мыши на территориях Свердловской и Челябинской областей, затронутых ВУРСом, выявил более высокое фенетическое разнообразие и повышенный средний уровень встречаемости aberrаций черепа у зверьков, обитающих в импактных участках. Обычно на сплошном участке ареала наблюдается пропорциональность фенетических дистанций и географической удаленности группировок друг от друга [9]. Оценивая соотношение фенетических дистанций и географического удаления сравниваемых групп, следует отметить, что импактные группы обособлены от контрольных непропорционально их географической удаленности (рис. 1, 4). Особенно резко это выражено в южной части ВУРСа, где при расстоянии 10 км между выборками ВУРС-1 и контроль-1 наблюдается даже больший уровень MMD-дистанции, чем между груп-

пами контроль-1 и ИГЗ, удаленными на расстояние более 80 км. Интересно, что при оценке кофенетической корреляции между матрицами географических расстояний и соответствующих фенетических дистанций наблюдается положительная связь ($r=0,65$; $p=0,009$), которая существенно возрастает при исключении из сравнения импактных групп ($r=0,89$; $p=0,019$). Аналогичный эффект был отмечен нами в северной части ВУРСа и для красной полевки [8]. Это может означать, что влияние ВУРСа является фактором, повышающим дифференциацию популяционных группировок грызунов. Фенетическое своеобразие импактных групп у обоих видов, нарушающее теоретически ожидаемую схему фенетических отношений, может быть истолковано в пользу направленного изменения эпигенетической системы импактных популяций под влиянием ВУРСа.

В этой связи следует отметить возрастание индекса FA_{nm} у молодых самок в обеих импакт-

ных группировках малой лесной мыши на территории ВУРСа. Если в импактных популяциях у молодых самок наблюдается относительно высокий уровень индекса ($26,02 \pm 0,80$), а с возрастом происходит снижение ($20,86 \pm 1,75$), то у самок из контрольных групп индекс FA_{nm} в среднем невысок и не изменяется с возрастом ($23,22 \pm 0,77$ и $23,39 \pm 1,32$ соответственно). В результате наблюдается значимое взаимодействие факторов «интенсивность хронического облучения» и «возраст» по величине FA_{nm} ($F = 4,92$; $p = 0,028$). Важно отметить, что при этом тест Барлетта, оценивающий однородность дисперсий, не выявил значимых различий ($p = 0,992$). Снижение FA_{nm} с возрастом в импактных участках может быть связано с более интенсивной выбраковкой «асимметричных» животных в зоне ВУРСа. Поскольку преемственность функционирования эпигенетической системы в значительной степени связана с самками, то возрастание дестабилизации развития у молодых самок на территории ВУРСа является отражением именно эпигенетических преобразований в импактных популяциях.

Быстрый процесс, связанный со становлением большей радиорезистентности, для тех же самых популяционных группировок малой лесной мыши, о которых идет речь в данной работе, отмечали А.И. Ильенко и Т.В. Крапивко [16]. Проведенные эксперименты по скрещиванию лесных мышей в лаборатории [36] между контрольной (контроль-1) и импактной (ВУРС-1) группами зверьков с последующей оценкой их радиорезистентности, показали, что, если в скрещивании участвовала самка из ВУРС-1, то резистентность у потомков была выше, чем у родителей. В реципрокном варианте скрещивания уровень резистентности потомков соответствовал уровню животных из импактного участка. В свете полученных нами феногенетических результатов можно предполагать, что и усиление радиорезистентности связано с направленной перестройкой эпигенетической системы в импактных группировках.

Обращают на себя внимание параллельные и для многих признаков однонаправленные изменения в расстановке эпигенетических поро-

гов в северной и южной импактных популяциях, которые на индивидуальном уровне отчетливо проявились при дискриминантном анализе сравниваемых групп. Поскольку дискриминантный анализ нацелен на максимизацию отношения межгрупповой дисперсии к внутригрупповой, в его итоге происходит поиск таких внутрииндивидуальных композиций фенов, которые устойчиво характеризуют межпопуляционные различия. Отмеченное выше близкое размещение центроидов выборок ВУРС-1 и ВУРС-2 в пространстве дискриминантных канонических функций прямо указывает на формирование таких устойчивых эпигенетических особенностей у обеих импактных популяций, общих для большинства индивидуумов.

Таким образом, по целому ряду показателей наблюдается параллельная сходная картина морфогенетического ответа популяции малой лесной мыши как на хроническое внутреннее облучение при мощности дозы $2,5$ мГр/сут на участке ВУРС-1, так и при мощности дозы $0,05$ мГр/сут на участке ВУРС-2. Объяснение этого феномена прямым воздействием фактора радиоактивного облучения маловероятно. Опираясь на полученные результаты, правомочно рассматривать этот феномен как возможное отдаленное последствие хронического облучения. В этой связи представляет интерес ориентировочная оценка дозовой нагрузки в ряду поколений, рассчитанная для разных сценариев оседлости-миграции грызунов на импактной территории ВУРС-1 [18]: $6-27$ Гр. На ВУРС-2 значения поглощенных доз в ряду поколений почти на два порядка величин меньше.

Полученные нами результаты позволяют признать следующее: в поселениях малой лесной мыши на изученной нами территории ВУРСа независимо от плотности загрязнения за срок, прошедший с момента аварии (до 135 поколений зверьков), по-видимому, идет почти параллельный процесс направленной перестройки эпигенетической системы импактных популяций. За это время изменилась расстановка эпигенетических порогов, обуславливающих вероятность проявления фенов определенных неметрических признаков, возможно, имеющих

адаптивное значение. Поскольку установлено, что частоты фенотипов достаточно устойчиво сохраняются в импактных и контрольных популяциях в разные годы, то ситуация, по-видимому, близка к стабилизации. Все эти адаптивные, а также инадаптивные преобразования данных импактных популяций сопровождаются возрастанием общего уровня радиорезистентности зверьков [2, 16, 19, 20, 36].

Результаты анализа импактных популяций малой лесной мыши согласуются с ранее полученными нами данными по красной полевке [8]. Можно предположить, что у обоих сравниваемых видов грызунов эти эффекты обусловлены двумя параллельно действующими независимыми факторами: а) хроническим влиянием радиационного загрязнения на процесс индивидуального развития и аккумуляцией мелких эпигенетических aberrаций, что объясняет проявление повышенной концентрации фенотипических аномалий в зоне ВУРСа; б) отбором наиболее резистентных к воздействию облучения производителей, сопровождающимся выработкой адаптивных преобразований эпигенетической системы импактных популяций.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 01-05-96445 и 02-04-96434.

ЛИТЕРАТУРА

1. Grüneberg H. Genetical research in an area of high natural radioactivity in South India // *Nature*. — 1964. — V. 204, № 4955. — P. 222—224.
2. Ильенко А.И. Концентрирование животными радиоизотопов и их влияние на популяцию. — М.: Наука, 1974. — 168 с.
3. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. — М.: Наука, 1973. — 278 с.
4. Захаров В.М. Асимметрия животных. Популяционно-феногенетический подход. — М.: Наука, 1987. — 216 с.
5. Яблоков А.В. Популяционная биология. — М.: Высшая школа, 1987. — 303 с.
6. Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // *Heredity*. — 1992. — V.68. — P. 361—364.
7. Vasilyev A.G., Vasilyeva I.A. Non-metric variation in red vole populations within the East-Ural Radioactive Track (EURT) zone // *Acta Theriologica*. — 1995. — Suppl. 3. — P. 55—64.
8. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Фенетический мониторинг популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // *Экология*. — 1996. — № 2. — С. 117—124.
9. Васильев А.Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: Автореф. дис. докт. биол. наук. ИЭРиЖ УрО РАН. — Екатеринбург, 1996. — 47 с.
10. Berry R.J., Searle A.G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // *Proc. Zool. Soc. Lond.* — 1963. — V.140. — P. 557—615.
11. Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress // *Biol. Rev.* — 1990. — V.65. — P. 131—145.
12. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. — 132 с.
13. Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. — М.: Московское отд. Международного Фонда «Биотест», 1993. — 68 с.
14. Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. — М.: Наука, 1993. — 336 с.
15. Юшков П.И., Трапезников А.В., Молчанова И.В. и др. Радиоэкологические исследования прибрежной зоны водосбора озер на территории ВУРСа Свердловской области // Реализация Государственной программы Российской Федерации по радиационной реабилитации Уральского региона. — Екатеринбург, 1993. — С. 9—10.
16. Ильенко А.И., Крапивко Т.П. Экологические последствия радиоактивного загрязнения для популяций мелких млекопитающих - стронциефоров // Экологические последствия радиоактивного загрязнения на Южном Урале. — М.: Наука, 1993. — С. 171—180.
17. Мартюшов В.З., Криволицкий Д.А., Смир-

- нов Е.Г. и др. Экологические последствия длительного радиоактивного загрязнения на Южном Урале // Биоиндикация радиоактивных загрязнений. — М.: Наука, 1999. — С. 49—71.
18. Lyubashevsky N., Bolshakov V., Gileva E. et al. Epicenter of the Urals radiation accident 1957: dose loads and their consequences in small mammals generations series // Tenth Intern. Congress of Radiation Research: Congress proceedings. Wurzburg. — Germany, 1995. — P. 426.
19. Любашевский Н.М., Чибирик М.В., Тарасов О.В. и др. Жизнеспособность популяций мелких млекопитающих в радиационной и экотоксичной среде // Проблемы отдаленных эколого-генетических последствий радиационных инцидентов: Тоцкий ядерный взрыв; Матер. межрегион. науч. конф. — Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000. — С. 54—66.
20. Любашевский Н.М., Пашнина И.А., Тарасов О.В. и др. Новые материалы по популяционно-генетической радиоадаптации мелких млекопитающих на ВУРСе // Экологические проблемы горных территорий: Матер. междунар. науч. конф. — Екатеринбург: Академкнига, 2002. — С. 244—249.
21. Тарасов О.В. Радиоэкология наземных позвоночных в головной части Восточно-Уральского радиоактивного следа: Автореф. дис. канд. биол. наук. — Озерск, 2000. — 16 с.
22. Ааркрод А., Дальгардт Х., Нильсен С.П., и др. Радионуклиды в зонах воздействия двух ядерных инцидентов: Кыштым, 1957; оз. Карачай, 1967 // Проблемы радиоэкологии и пограничных дисциплин. — Заречный, 1998. — С. 5—49.
23. Стариченко В.И., Любашевский Н.М. Индивидуальные особенности аккумуляции ^{90}Sr в организме двух видов серых полевок, обитающих на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Радиационная биология. Радиоэкология. — 1998. — Т. 38, вып. 3. — С. 375—383.
24. Бегенек Н.Д., Ипатова Е.Г., Баушева О.П., Любашевский Н.М. // Проблемы экологии и охраны окружающей среды: Междунар. выставка «Уралэкология-96». — Екатеринбург, 1996. — С. 193—194.
25. Моисеев А.А., Иванов В.И. Справочник по дозиметрии и радиационной гигиене. — М.: Энергоатомиздат, 1990. — 252 с.
26. Шишкина Е.А. Опыт реконструкции индивидуальных поглощенных доз млекопитающих при радиоэкологических исследованиях: Автореф. дис. канд. биол. наук. — Челябинск, 1998. — 24 с.
27. Hartman S.E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J. Mammal. — 1980. — V.61. — P. 436—448.
28. Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. — New York: Freeman W.H., 1981. — Second ed. — 859 p.
29. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. — М.: Наука, 1991. — 271 с.
30. Grüneberg H. The Pathology of Development. — Oxford: Blackwell, 1963. — 309 p.
31. Галактионов Ю.К., Ефимов В.М. Николаева Н.Ф. и др. Неметрическая изменчивость водяной полевки на пике численности и ее связь с восприимчивостью к заражению нематодами *Longistriata minuta* и *Hepaticola hepatica* // Прогноз и интегрированная борьба с вредителями, болезнями и сорняками сельскохозяйственных культур — Новосибирск, 1991. — С. 64—84.
32. Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. — М.: Наука, 1974. — 359 с.
33. Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С. и др. Прикладная статистика: Классификация и снижение размерности. — М.: Финансы и статистика, 1989. — 607 с.
34. Гончарова Р.И., Рябоконт Н.И. Биологические эффекты в природных популяциях мелких грызунов на радиационно-загрязненных территориях // Радиационная биология. Радиоэкология. — 1998. — Т. 38, вып. 5. — С. 746—753.
35. Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. — 1986. — V. 17. — P. 391—421.
36. Крапивко Т.П. Экология природных популяций грызунов в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // ВУРС-45: Труды и материалы / Региональная научно-практическая конференция, Озерск, сентябрь 2002. — С. 137—166.