

ФЕНОГЕНЕТИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ ИМПАКТНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ПРЕССА*

**А.Г. Васильев,
И.А. Васильева**

*Институт экологии
растений и животных
УрО РАН*

*Россия, 620144,
г. Екатеринбург,
ул. 8 Марта, 202*

Предложены новые методы феногенетического мониторинга импактных популяций и таксоценов растений и животных, позволяющие оценить их экологическое состояние в градиенте антропогенного воздействия по проявлениям феногенетической изменчивости метрических, меристических и неметрических признаков.

Ключевые слова: феногенетическая изменчивость, мониторинг, популяция, сообщество, антропогенное воздействие, флуктуирующая асимметрия, стабильность развития.

Введение

Становление «феногенетики» как области исследований, нацеленной на изучение генетической природы развития признаков или «физиологии генов», связано с именем немецкого генетика Валентина Геккера [1, 2], давшего такое название новому направлению генетики. Формирование этого направления исследований для генетики вполне закономерно, поскольку необходимо не только знать правила и законы передачи наследственной информации от родителей к потомкам, но, что еще более важно, знать, как воспроизводится в процессе индивидуального развития переданная наследственная информация, как она влияет на морфогенез потомков.

В конце 20-х – начале 30-х годов XX в. интерес к проблемам генетической природы изменчивости фенотипических признаков и феногенетики в мировой науке и в СССР был очень высок, поэтому российский ботаник Н.П. Кренке [3], изучая закономерности проявления формы листьев на побегах, назвал такого рода изменчивость феногенетической. Он обнаружил ряды постепенного усложнения и упрощения строения листьев в пределах побега. В.В. Корона полагал, что эта форма изменчивости строения листьев связана с программированностью морфогенеза [4]. Программа развития может останавливаться на разных этапах структурогенеза и реализовывать веер разных, часто упорядоченных, структурных состояний и их композиций. Можно определить «феногенетическую изменчивость» как внутрииндивидуальную изменчивость строения антимеров и метамеров, которая одновременно отражает два аспекта: направленное усложнение структуры последовательно закладывающихся листьев (метамеров) в морфогенезе и их стохастическое (случайное) формирование. Феногенетическая изменчивость (ФИ) поэтому, содержит в себе как закономерную, так и случайную компоненты. Она отражает закономерную трансформацию структуры в морфогенезе в направлении ее усложнения и случайные сбои (ошибки) в ходе развития этой структуры.

Интересен еще один аспект рассмотрения феногенетической изменчивости с позиций изучения широты морфогенетической «нормы реакции», то есть возможности описания всех реально допустимых в развитии данной особи проявлений элементов

* Работа выполнена при поддержке грантов Российского фонда фундаментальных исследований 07-04-00161_a и 07-04-96096_p_урал_a.

структуры и их композиций (морфотипов). Действительно, в ходе развития организмы сталкиваются с большим разнообразием условий реализации их антимеров и метамеров, и по фенотипическому разнообразию последних можно судить о морфогенетической «широте нормы реакции» данной особи. Существующий в настоящее время аппарат статистического анализа, разработанный для изучения популяций и популяционной (групповой) изменчивости, вполне можно применить и для изучения закономерностей внутрииндивидуальной изменчивости. Метамеры одного и того же растения можно уподобить «особям» популяции (например, «теневые» и «световые» листья являются аналогами особей, живущих и развивающихся в контрастных биотопах), а сравнение групп метамеров разных особей растений (разных генотипов) – межпопуляционному сравнению. Внутрииндивидуальная ФИ может проявиться как у разных метамеров особи, так и на левой и правой сторонах метамеров, то есть у гомотипичных антимеров [5]. При рассмотрении варьирования тех или иных антимерных элементов структуры можно зафиксировать различия между ними как на разных сторонах метамера, так и у разных метамеров, что позволяет говорить об антимерной, метамерной и антимерно-метамерной компонентах внутрииндивидуальной изменчивости [6]. При этом следует ясно осознавать, что внутрииндивидуальная изменчивость может быть проанализирована только при групповом анализе метамеров и/или антимеров.

Одновременно появляется возможность решения целого ряда феногенетических проблем. Применение технологии популяционного анализа к изучению групповой внутрииндивидуальной изменчивости листьев растений, а также антимерных и метамерных структур животных позволяет, на наш взгляд, решить многие, до сих пор нерешенные, проблемы феногенетики, экологической морфологии и физиологии развития растений и животных, а также разработать эффективные методы феногенетического мониторинга. В этой связи целью данной работы было обсуждение перспектив феногенетического мониторинга, соответствующих методов и математического аппарата.

Теоретический анализ

Методы феногенетического мониторинга импактных (от англ. impact – удар), т.е. подвергшихся антропогенному воздействию (удару), популяций растений и животных основаны, главным образом, на изучении эпигенетических и феногенетических особенностей сравниваемых групп, индивидуальных и групповых характеристик морфогенеза [6-7], поэтому наряду с задачами практического характера они могут быть нацелены и на решение фундаментальных проблем. В первую очередь это касается изучения факторов, относительных скоростей, направлений и масштабов феногенетических и 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. При этом можно выявить, например, проявления эпигенетической изменчивости – вероятностного осуществления имеющегося в пределах групповой нормы реакции популяции инвариантного набора устойчивых онтогенетических (эпигенетических) траекторий, приводящих к реализации допустимого пространства дискретных состояний (фенов) морфологических структур – морфопространства.

Очевидно, что при развитии в новой, необычной среде должен исчерпываться характерный регуляторный потенциал развитых систем – «адаптивная норма» (по И.И. Шмальгаузену) и может проявиться латентный (скрытый) спектр инадаптивных морфозов. Чем больше степень техногенного воздействия, тем выше должна быть степень проявления морфозов, отличающихся от адаптивной нормы, больше должен быть и общий уровень дестабилизации развития, что в последние годы часто оценивают по проявлению флуктуирующей асимметрии билатеральных структур [8-12].

Феногенетический мониторинг (ФМ) 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 [9, 13]. ФМ может позволить решить многие актуальные экологические задачи, включая определение эффекта последствия 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 ФМ включает в себя оценку состояния среды как в пространстве (выявление размаха феногенетических различий между населением различных местообитаний), так и во времени (определение изменений в состоянии населения животных в одном местообитании в течение ряда лет).

Ценотический подход при ФМ потенциально позволяет на основе популяционно-феногенетического анализа выявить уровни дестабилизации индивидуального развития в популяциях различных видовых компонентов таксоценов (таксономически близких групп видов в сообществе, например, землероек-бурозубок или видов берез), 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 поллютантов и их сочетаний в малых дозах. В этих комплексных феногенетических исследованиях ключевых элементов таксоценов должны присутствовать разные методические аспекты: 1) анализ частот встречаемости фенотипов как мелких aberrаций морфогенеза (уклонений от адаптивной нормы); 2) пространственное соотнесение уровня феногенетических 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 феногенетических композиций, позволяющих визуализировать проявление эпигенетической изменчивости (эпигенетический ландшафт популяции); 4) сравнение дисперсий общей асимметричности, флуктуирующей асимметрии и направленной асимметрии, характеризующих проявления дестабилизации развития как на индивидуальном, так и на групповом уровнях изучения, и другие методы [6]. По дискретным нарушениям морфогенеза и проявлениям эпигенетической и реализационной изменчивости фенотипов неметрических признаков феногенетические и феногенетические методы позволяют достаточно эффективно оценивать состояние импактных популяций модельных видов, а по ключевым фоновым видам – и ценотическое состояние.

Ряд авторов в экспериментальных и природных условиях убедительно показали, 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 [14 -17]. В.М. Захарову [8] и многим его последователям удалось установить, что повышение флуктуирующей асимметрии на групповом уровне указывает на общую 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 [14]. 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.

Обсуждение предложенных методов и результатов их применения для целей феногенетического мониторинга импактных популяций растений и животных

В настоящее время известно более 15 индексов для оценки флуктуирующей асимметрии [10]. При этом обычно применяются групповые индексы, характеризующие как отдельные признаки, так и их совокупность для выборки в целом. Д.Б. Гелашвили с соавт. [12] недавно предложили оригинальный нелинейный метод оценки ФА, при котором нормировка осуществляется одновременно с процедурой свертки. Индивидуальные оценки флуктуирующей асимметрии, позволяющие оценить стабильность развития отдельной особи, применялись редко, хотя один из таких индексов хорошо известен – ЧАПО, или FAnm [8, 18]. Он рассчитывается как доля асимметрично проявившихся билатеральных



признаков у особи, выраженная в процентах. Значение этого индекса обычно усредняется для всей выборки [9]. Этот индекс используется для неметрических и меристических признаков и характеризует, по нашим представлениям, величину общей асимметрии особи или группы особей. Следует заметить, что при оценке флуктуирующей асимметрии обычно используют метрические билатеральные признаки, которые отражают неодинаковые скорости роста антимерных частей биологических объектов и связаны, главным образом, с изменением их размеров и формы. При этом часто игнорируются структурные изменения. Иными словами, анализируются размеры и форма, но не структура. По нашим наблюдениям ростовые процессы очень слабо связаны с флуктуирующей асимметрией структур. Форма объекта может изменяться в весьма широком диапазоне, сохраняя при этом одну и ту же структуру своих частей и их элементов. Поэтому важна параллельная оценка пригодности для целей фенотипического мониторинга индексов флуктуирующей асимметрии как метрических, так и альтернативных структурных признаков.

Основатели «нумерической таксономии» Сокэл и Снит [19] предложили формулы как для качественных, так и для количественных признаков, которые имеют общую метрику и, хотя были разработаны для совершенно иных, исключительно таксономических целей, хорошо подходят для решения нашей задачи и позволяют вычислить дисперсии общей асимметрии, которую мы назовем TA^2 и двух ее компонент: DA^2 – направленной и FA^2 – флуктуирующей асимметрии. Формулы для подсчета представляют собой так называемые формулы сравнения «размеров» и «формы» Пенроуза. Мы предлагаем использовать эти формулы в качестве нового метода для решения задач популяционно-фенотипического мониторинга. 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 асимметрии будем вычислять для каждой особи по формуле:

$$TA^2 = \left[\sum_{i=1}^r (s_i - d_i)^2 \right] / r, \text{ где } r - \text{число признаков. Первая компонента общей дисперсии асимметрии} - \text{дисперсия направленной асимметрии} - \text{будет вычислена по формуле: } DA^2 = \left[\sum_{i=1}^r (s_i - d_i) \right]^2 / r^2. \text{ Вторая компонента, исходя из того, что } TA^2 = DA^2 + FA^2,$$

вычисляется следующим образом: $FA^2 = TA^2 - DA^2$. Эти формулы можно использовать также и по отдельным признакам для получения средних групповых оценок TA^2 , DA^2 и FA^2 .

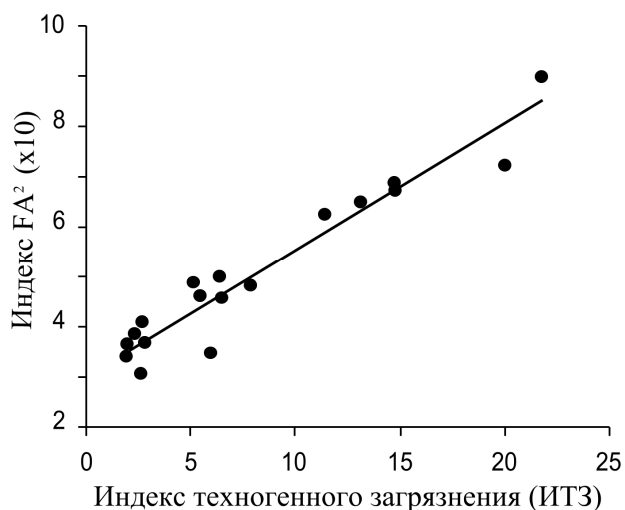
Для альтернативных вариаций (фенов) неметрических признаков формулы расчета компонент дисперсии общей асимметрии основаны на использовании элементов четырехпольной таблицы частот билатеральных композиций фенов. Четыре билатеральные композиции проявления фена на разных сторонах тела: $+/+$, $+/-$, $-/+$, $-/-$, являются атрибутом проявления пороговых неметрических признаков. Для каждой особи можно подсчитать по всем использованным признакам частоту билатеральных сочетаний (композиций) фенов и, заполнив четырехпольную таблицу частот, вычислить индивидуальные характеристики TA^2 , DA^2 и FA^2 . Для удобства обозначим 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 асимметрии: $TA^2 = DA^2 + FA^2$. Величина $TA^2 = (b + c)^2 / N^2$, где N – общее число изученных билатеральных признаков у особи – $N = a + b + c + d$. Соответственно вычислим дисперсии направленной асимметрии по формуле $DA^2 = (b - c)^2 / N^2$ и дисперсии флуктуирующей асимметрии: $FA^2 = 4bc / N^2$. Эти формулы могут быть использованы для вычисления соответствующих показателей TA^2 , DA^2 и FA^2 как для отдельных особей, так и для выборок в целом. Отношения 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 асимметрии не превышает 4-5%, а соответственно доля флуктуирующей асимметрии составляет – 96-95%.

Статистическая оценка межгрупповых различий по индивидуальным показателям TA^2 , DA^2 и FA^2 может опираться на тесты Манна-Уитни и Краскела-Уоллиса и др. Устойчивость выборочных значений может быть оценена с помощью перестановочного (permutation) или бутстреп (bootstrap) тестов [20-21].

Рассмотрим конкретный пример использования данного метода оценки дисперсий при выявлении уровней дестабилизации развития модельного вида – березы повислой (*Betula pendula*) в градиенте техногенного воздействия Кировградского медеплавильного комбината (КМК) на Среднем Урале [22]. Листья березы повислой собирали в июле-августе с укороченных побегов (брахибласты) на высоте до 2 м по 8-10 шт. с дерева. Всего изучено 151 дерево и 1469 листьев березы повислой (поврежденные листья не учитывали) для 18 локалитетов. Используя данные о содержании подвижных ионов тяжелых металлов и других техногенных поллютантов в пробах снега, вычислили индекс техногенного загрязнения (ИТЗ) как средний суммарный вклад в загрязнение локалитета всех выпавших за зимние месяцы и накопившихся в снегу растворимых поллютантов (мг/л).

Изучали проявления структурных нарушений жилкования листа. У каждого листа березы по каждому из первых четырех ярусов жилок первого порядка, отходящих от осевой жилки (расчет номера яруса производили снизу от основания листа к его вершине), выполнили подсчет краевых жилок и зубчиков. По терминологии В.В. Короны [4], такие зубчики и жилки называются денально-венальными элементами, или сокращенно двелами. Двеллярная структура в данном случае включает осевую жилку (рахис), а также жилки первого, второго и третьего порядков, оканчивающиеся соответствующими зубчиками по краю листовой пластинки. Подсчет двелов вели отдельно для левой и правой сторон листовой пластинки. Зубчик, образованный жилкой первого порядка на ее вершине, не учитывали. Дополнительно подсчитывали число ярусов (жилок первого порядка) на левой и правой сторонах листа. Таким образом, для каждой стороны оценивали значения пяти меристических признаков листа (число двелов между четырьмя нижними ярусами жилок и общее число их ярусов). Далее вычисляли разности между соответствующими значениями для левой и правой сторон по каждому листу, а затем разности использовали при вычислении индивидуальных величин дисперсий асимметрии по приведенным выше формулам.

Предварительное сопоставление оценок дисперсий, вычисленных для отдельных листьев (индивидуальных дисперсий) и отдельных признаков (числа ярусов и общего числа двелов на отдельных ярусах), показало, что дисперсия направленной асимметрии (DA^2) по отдельным признакам (столбцам), может быть на один-два порядка меньше, чем при расчете по листьям (строкам): например, 0.2743 и 0.0053 соответственно. Несколько ниже обычно и величина дисперсии флуктуирующей асимметрии (FA^2), вычисленной по листьям, чем по признакам: например, 0.9444 и 1.2135. Следовательно, при традиционном подсчете по отдельным признакам величина дисперсии флуктуирующей асимметрии несколько завышается, а направленной асимметрии существенно занижается.



Сравнение величин дисперсий флуктуирующей асимметрии по целым листьям провели для 18 локалитетов в зоне влияния выбросов КМК и других промышленных предприятий г. Кировграда в июле 2004 г. вдоль автомобильной дороги, идущей от города в западном направлении до Висимского биосферного заповедника. Полученные величины FA^2 хорошо согласуются с индексами техногенного загрязнения ИТЗ для локалитетов (рис.).

Рис. Линейная зависимость изменения дисперсий флуктуирующей асимметрии (FA^2) числа двелов и ярусов жилок листьев березы повислой от индекса техногенного загрязнения

среды (ИТЗ) в 18 локалитетах зоны влияния Кировградского медеплавильного комбината на Среднем Урале.



Коэффициент ранговой корреляции Спирмена между этими показателями, рассчитанный для 18 пар, составил $r_s = 0.914$ ($p \ll 0,001$). Тест Краскела-Уоллиса при сравнении локалитетов 1–18 выявил значимые различия между ними как по средним величинам FA^2 для отдельных деревьев ($H_c = 224,4$; d.f. = 17; $p < 0.001$; $N = 151$ дерево), так и по выборкам листьев без учета их принадлежности к деревьям ($H_c = 2156$; d.f. = 17; $p < 0.001$; $N = 1469$ листьев). Тест Левена выявил значимую неоднородность выборочных дисперсий FA^2 как для деревьев ($F = 5.87$; d.f.₁ = 17; d.f.₂ = 133; $p < 0.001$), так и для листьев ($F = 10.65$; d.f.₁ = 17; d.f.₂ = 1451; $p < 0.001$). Изменчивость выборочных дисперсий оказалась положительно скоррелированной со средними групповыми величинами FA^2 как для деревьев ($r_s = 0.56$; $p = 0.015$), так и для листьев ($r = 0.73$; $p < 0.001$). Другими словами, одновременно с усилением нестабильности двеллярного структурогенеза листьев березы в градиенте техногенного загрязнения возрастает и разнообразие морфогенетических реакций листьев и деревьев в целом.

Опираясь на использование дисперсии флуктуирующей асимметрии двеллярной структуры листьев березы повислой, можно предложить шкалу, указывающую на уровень нестабильности развития отдельного дерева или их группы. Превышение критической величины $FA^2 = 0.40$ свидетельствует о неблагоприятных условиях морфогенеза конкретного дерева, а значения выше 0.70–0.80 о том, что растение произрастает в зоне сильного техногенного воздействия.

Преимущество нового подхода состоит не только в разделении компонент дисперсии флуктуирующей и направленной асимметрии, но и в возможности получить индивидуальные оценки этих компонент (в данном случае для отдельных листьев-метамеров растения). Разумеется, область применения метода не ограничивается листьями растений, и он может быть использован также для любых меристических и метрических признаков растений и животных.

В тех случаях, когда у отдельной особи выражена направленная асимметрия проявления фенотипических признаков, это означает, что структурогенез на разных сторонах тела идет с разной скоростью и проходит разный по длине «морфогенетический путь». Например, на одной стороне тела большинство фенотипических элементов уже проявились, а на другой они еще не сформировались. 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 обычно не выражена и наблюдается флуктуирующая асимметрия числа шовных выростов, т.е. отсутствие корреляции числа выростов между сторонами черепа.

В сакмарской популяции рыжей полевки в Оренбургской области несколько лет подряд преобладали сеголетки весеннего рождения, у которых число шовных выростов всегда в среднем было больше на левой стороне, а в изолированной 30-километровым степным водоразделом смежной приуральской популяции, напротив, 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 часто наблюдаются и в импактных группировках животных при воздействии техногенных поллютантов.

Заключение

Предложенные методы оценки проявлений реализационной изменчивости (например, индивидуальной и групповой дисперсий флуктуирующей асимметрии – FA^2) – это лишь первый шаг в проведении биомониторинга, поскольку важно оценить еще и различные аспекты эпигенетической изменчивости: устойчивость эпигенетических порогов (частот встречаемости фенотипов) и эпигенетических ландшафтов (многомерная ординация индивидуальных фенотипических композиций), степень реализации теоретически возможных композиций фенотипов при разных условиях среды, сочетанности индивидуальной реализации фенотипов-антимеров на разных сторонах тела, а также групповых закономерностей внутрииндивидуальной изменчивости и многие другие. Изучение двух взаимосвя-

занных форм феногенетической изменчивости: эпигенетической и реализационной – при мониторинге нарушений морфогенеза у особей разных внутривидовых группировок и популяций в «определенных» контрастно различающихся условиях среды позволяет оценить эволюционный потенциал их эпигенетических систем и выявить латентные (скрытые адаптивной нормой) пути развития.

Таким образом, феногенетический мониторинг импактных популяций представляет собой один из эффективных инструментов тестирования развитых систем у сравниваемых импактных и контрольных 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.

Список литературы

1. Haekker V. Entwicklungsgeschichtliche Eigenschaftsanalyse. (Phanogenetik.) Gemeinsame Aufgaben der Entwicklungsgeschichte. – Jena: G. Fischer, 1918. – X. – 344 S.
2. Haekker V. Aufgaben und Ergebnisse der Phanogenetik //Bibliographia Genetica. Hrsg. J. P. Lotsy, H.N. Kooiman. – The Hague: Martinus Nijhoff., 1925. – Bd. 1. – S. 93–314.
3. Кренке Н.П. Феногенетическая изменчивость. Т.1 // Тр. Биол. ин-та им. К.А. Тимирязева. – М., 1933–1935. – 860 с.
4. Корона В.В., Васильев А.Г. Строение и изменчивость листьев растений: Основы модульной теории. – 2-е изд., испр. и доп. – Екатеринбург: УрО РАН, 2007. – 280 с.
5. Беклемишев В.Н. Методология систематики. – М.: КМК Scientific Press Ltd., 1994. – 250 с.
6. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. – Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005. – 640 с.
7. Васильева И.А., Васильев А.Г., Любашевский Н.М. и др. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. – 2003. – № 6. – С. 325–332.
8. Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). – М.: Наука, 1987. – 213 с.
9. Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест. Интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. – М.: Московское отд. Международного фонда "Биотест", 1993. – 68 с.
10. Palmer A.R., Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental Instability: Its Origins and Implications / T.A. Markow (ed.). – Dordrecht, The Netherlands: Kluwer – 1994. – P. 335–364.
11. Klingenberg C.P. 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 – 2003. – P.427–442.
12. Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. трудов. – Тольятти, 2004. – Вып. 7. – С. 45–59.
13. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Феногенетическая изменчивость и методы ее изучения: Учебн. пособие. – Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2007. – 279 с.
14. Zakharov V.M. Population phenogenetics: Analysis of developmental stability in natural populations // Acta Zool. Fenn. – 1992. – V. 191. –P. 7–30.
15. Novak J.M.,Rhodes O.E.,Jr, Smith M.H., Chesser R.K. Morphological asymmetry in mammals: genetics and homeostasis reconsidered // Acta Theriol. – 1993. – V.38. – Suppl. 2. – P. 7-19.
16. Klingenberg, C.P., McIntyre G.S. Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods. – Evolution – 1998. – V. 52. – P.1363–1375.
17. Klingenberg, C.P. Morphological integration and developmental modularity // Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics – 2008. – V.39. – P. 115-132.
18. Markowski J. Fluctuating asymmetry as an indicator for differentiation among roe deer *Capreolus capreolus* populations // Acta Theriol. – 1993. V. 38. – Suppl. 2. – P.19-31.
19. Sokal R.R., Sneath P.H.A. Numerical taxonomy. The principles and practice of numerical classification. – San Francisco: W.H. Freeman and Company, 1973. – 573 p.
20. Sokal R.R., Rohlf F.J. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. – 3-rd ed. – New York: W.H. Freeman and Co., 1995. – 887 p.
21. Ефимов В.М., Ковалева Е.Ю. Многомерный анализ биологических данных: Учебн. пособие. – 2 изд. доп. и испр. – С.-Петербург: ВИЗР, 2008. – 86 с.



22. Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Marin Yu.F. Phenogenetic monitoring of the weeping birch (*Betula pendula* Roth.) in the Middle Urals: Testing a new method for assessing developmental instability in higher plants // Russian Journal of Ecology – 2008. – V. 39. – № 7. – P. 483-489.

PHENOGENETIC MONITORING OF PLANT AND ANIMAL IMPACT POPULATIONS UNDER ANTHROPOGENIC ENVIRONMENT PRESS

A.G. Vasil'ev,
I.A. Vasil'eva

*Institute of Plant and Animal
Ecology of Ural Ecology, Ural
Division, Russian Academy
of Sciences*

*Vos'mogo Marta Str., Yekater-
inburg, 620144, Russia*

The authors proposed new methods of phenogenetic monitoring. These methods based on study of phenogenetic variability of metric, meristic and nonmetric characters allow estimating ecological state of plant and animal impact populations and taxocenes in a gradient of anthropogenic factors.

Key words: phenogenetic variability, monitoring, population, cenosis, anthropogenic factors, fluctuating asymmetry, developmental stability.