

## ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ КРАНИАЛЬНЫХ СТРУКТУР ГРЫЗУНОВ В ГРАДИЕНТЕ ПРОМЫШЛЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

© 2016 г. Л. Э. Ялковская\*, М. А. Фоминых\*, С. В. Мухачева\*,  
Ю. А. Давыдова\*, А. В. Бородин\*, \*\*

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

\*\*Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина,  
620002 Екатеринбург, ул. Мира, 19  
e-mail: lida@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 28.11.2014 г.

Проведен анализ флуктуирующей асимметрии (ФА) формы нижней челюсти рыжей полевки из зон влияния трех предприятий цветной металлургии на Урале. Продемонстрирована необходимость детального анализа материала в связи с возможным влиянием на ФА популяционных параметров. Показано, что независимо от степени промышленного загрязнения ФА отдела, включающего основание нижнечелюстной дуги и отростки, превосходит ФА диастемной области. Выявлен градиентный эффект токсического воздействия на ФА — при росте техногенной нагрузки увеличение ФА четко прослеживается в пределах локальных градиентов.

*Ключевые слова:* флуктуирующая асимметрия, онтогенетический гомеостаз, грызуны, промышленное загрязнение, краниальные признаки, биоиндикация.

DOI: 10.7868/S0367059716030185

Незначительные ненаправленные отклонения билатерально симметричных признаков от строгой симметрии, или флуктуирующая асимметрия (ФА), широко используется как показатель стабильности онтогенетических процессов. В основе такого подхода лежит представление об онтогенетическом гомеостазе как способности организма при определенном наборе условий следовать точному плану развития. Асимметричное проявление признака, формирование которого на правой и левой стороне тела контролируется одним генотипом и одними и теми же условиями окружающей среды, является результатом нарушений процессов онтогенеза (Захаров, 1987; Palmer, 1994; Van Valen, 1962). Таким образом, ФА отражает степень этих нарушений (или, другими словами, онтогенетический шум (Waddington, 1957), случайную спонтанную изменчивость развития (Астауров, 1978), нестабильность развития (Palmer, 1994)). Увеличение ФА, как правило, связывают со стрессирующим действием факторов внутренней (генетических) или внешней (окружающая среда) природы (Захаров, 1987; Clarke, 1992; Palmer, Strobeck, 2003; Parson, 1992), а ее оценки широко используют в ходе фундаментальных и прикладных исследований.

При оценке последствий промышленного загрязнения среды показатели ФА также служат одним из критериев благополучия природных популяций. Однако получаемые результаты не всегда

однозначны. Так, анализ ФА краниальных признаков у грызунов в загрязненных нефтепродуктами районах выявил как увеличение нестабильности развития (Veličković, 2004), так и отсутствие значимых эффектов (Owen, MacVee, 1990). Сходные результаты получены при исследовании ФА на территориях вблизи промышленных предприятий: у грызунов наблюдалось как повышение онтогенетической нестабильности (Nunes et al., 2001), так и обратный эффект — достоверное уменьшение ФА ряда краниометрических признаков (Гилева, Косарева, 1994).

В наших исследованиях ФА краниальных признаков у грызунов в условиях техногенного воздействия разной интенсивности на примере четырех видов, принадлежащих к двум семействам: обыкновенная слепушонка (*Ellobius talpinus*), обыкновенная полевка (*Microtus arvalis*), восточноевропейская полевка (*Microtus rossiaemeridionalis*) — сем. Cricetidae, домовая мышь (*Mus musculus*) — сем. Muridae, показано (Гилева и др., 2007), что сложные морфологические структуры, которыми являются осевой череп и нижняя челюсть, не всегда обнаруживают четкую связь величины онтогенетической нестабильности с техногенным стрессом и содержат разную информацию о природе ФА. Четкую межвидовую дифференциацию, соответствующую систематическому положению и последовательности эволюционной дивергенции изучен-

**Таблица 1.** Атмосферные выбросы СУМЗ, КМК, КМЗ (данные по тяжелым металлам приведены суммарно для всех форм нормируемых соединений), т/год

Источник эмиссии	Год ввода в эксплуатацию	Год учета выброса	Атмосферные выбросы, тыс. т			В том числе, т/год			
			общий выброс	SO <sub>2</sub>	пыль	Cu	Zn	Pb	As
КМЗ	1910	1970 <sup>1</sup>	370.0	364.5	28.8	1.53	4.55	2.57	1.92
		1990	50.7	46.9	3.8	0.44	1.36	0.25	0.08
		2005	41.0	38.1	1.3	0.34	—	0.02	0.01
КМК	1914	1989 <sup>2</sup>	95.3	85.5	6.9	0.41	0.26	0.51	0.17
		1993 <sup>2</sup>	56.4	51.9	3.7	0.05	0.18	0.21	0.13
		2006 <sup>3</sup>	23.1	20.9	—	—	—	—	—
СУМЗ	1940	1980	253.0	201.7	25.1	4.403	—	1.08 <sup>4</sup>	0.94 <sup>4</sup>
		1995	78.5	64.6	10.4	0.85	0.80	0.29	0.21
		2005	28.8	24.3	3.0	0.05	0.26	0.15	0.02

Источник информации: 1 — Степанов и др., 1992; 2 — цит. по: Воробейчик и др., 2006; 3 — Госдоклад..., 2006; 4 — Зырин и др., 1986; остальные данные цит. по: Kozlov et al., 2009.

ных видов, обнаруживает ФА осевого черепа. Вероятно, воздействие факторов, связанных с видовой спецификой онтогенеза, играет в формировании уровней онтогенетической нестабильности осевого черепа не меньшую роль, чем техногенный стресс. У четырех видов ФА нижней челюсти была сходной, что позволяет говорить о незначительности эволюционного (таксономического) сигнала в формировании ФА этой краниальной структуры.

Дальнейшее изучение ФА нижней челюсти грызунов с использованием метода геометрической морфометрии (Bookstein, 1991), проведенное нами в соответствии с представлениями о модульном характере онтогенеза комплексных краниальных структур (Ялковская и др., 2014), выявило существование различий по значениям ФА образующих ее отделов (модулей). Так, нижняя челюсть грызунов формально представлена парной костью, имеющей правую и левую ветви, но каждая из двух ветвей состоит по крайней мере из двух модулей: переднего отдела, или диастемной области, и заднего отдела, включающего нижнечелюстную дугу и нижнечелюстные отростки. Выделение этих отделов обосновано как с функциональной точки зрения и позиции последовательности развития нижней челюсти, так и в связи с различиями по паттернам ФА. Исследованию модульной организации нижней челюсти в контексте генетических, онтогенетических и эволюционных проблем посвящен ряд работ (Atchley, Hall, 1991; Leamy, 1993; Klingenberg et al., 2001, 2003). Менее изучен вопрос о перспективности такого подхода в мониторинговых исследованиях, в частности для оценки последствий техногенного воздействия на основании значений ФА.

Цель настоящей работы — анализ ФА формы нижней челюсти грызунов с учетом модульного характера ее онтогенеза в градиенте промышленного загрязнения на примере рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus* Schreber, 1780) из зон влияния предприятий цветной металлургии на Урале.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование величины ФА формы нижней челюсти у рыжей полевки в градиенте промышленного загрязнения среды проведено на трех модельных территориях Урала: зоны влияния Среднеуральского медеплавильного завода (СУМЗ), Кировградского медеплавильного комбината (КМК) — Средний Урал и Карабашского медеплавильного завода (КМЗ) — Южный Урал. Выбор *Cl. glareolus* в качестве модельного объекта для исследования ФА грызунов из зон влияния металлургических предприятий на Урале обусловлен тем, что данный вид считается фоновым и традиционно используется в экотоксикологическом мониторинге исследуемых территорий (Воробейчик и др., 2006; Мухачева, Безель, 1995; Мухачева и др., 2010). Предприятия, выбранные в качестве модельных полигонов, являются крупнейшими в Уральском регионе медеплавильными комбинатами, длительность воздействия которых на экосистемы составляет от 75 (СУМЗ) до 100 лет и более (КМК, КМЗ). Структура их выбросов в целом сопоставима (табл. 1), среди общих выбросов преобладает сернистый ангидрид. В составе неорганической пыли среди тяжелых металлов в выбросах СУМЗ преобладает медь, КМК — свинец, КМЗ — медь, свинец, мышьяк. В последние десятилетия после модернизации

**Таблица 2.** Концентрации тяжелых металлов в печени рыжей полевки из трех градиентов промышленного загрязнения на Урале, мкг/г сухой массы

Источник эмиссии	Зона отлова	N	Концентрация элемента – среднее геометрическое (в скобках – минимальное и максимальное значения)			
			Cu	Zn	Cd	Pb
КМЗ	Ф	101	13.08 (5.27–46.74)	98.99 (70.53–135.94)	1.26 (0.03–16.61)	1.30 (0.01–10.77)
	Б	58	13.73 (8.77–39.79)	94.59 (78.31–153.92)	1.71 (0.07–16.58)	2.49 (0.03–10.18)
	И	56	10.62 (5.71–35.41)	86.54 (53.42–166.71)	1.89 (0.40–55.40)	2.86 (0.30–24.78)
КМК	Б	118	14.96 (3.23–25.45)	96.13 (52.84–211.68)	0.23 (0.02–9.03)	1.45 (0.37–22.26)
	И	14	14.06 (9.46–18.47)	89.71 (65.58–133.25)	1.08 (0.08–3.75)	2.77 (0.95–5.72)
СУМЗ	Ф	68	12.69 (6.85–22.75)	86.76 (54.96–168.04)	0.71 (0.02–4.31)	0.88 (0.01–5.25)
	Б	33	14.57 (5.83–33.64)	113.89 (39.82–222.39)	4.10 (0.49–34.17)	3.55 (0.79–15.77)
	И	17	13.61 (7.65–33.78)	92.83 (33.49–168.04)	5.05 (1.44–24.09)	3.87 (0.79–12.07)

Примечание. N – объем выборки; Ф – фоновая, Б – буферная, И – импактная.

**Таблица 3.** Объем выборок, использованных для анализа ФА формы нижней челюсти рыжей полевки в градиентах промышленного загрязнения среды и фоновой территории

Источник эмиссии	Число особей из зон промышленного загрязнения разной интенсивности		
	импактная	буферная	фоновая
КМЗ	16	–	33
КМК	7	80	13
СУМЗ	24	26	55
с. Шигаево (внешний контроль)	21		

производственных циклов объем выбросов существенно сократился. Несмотря на это, накопленный потенциал загрязнителей все еще велик.

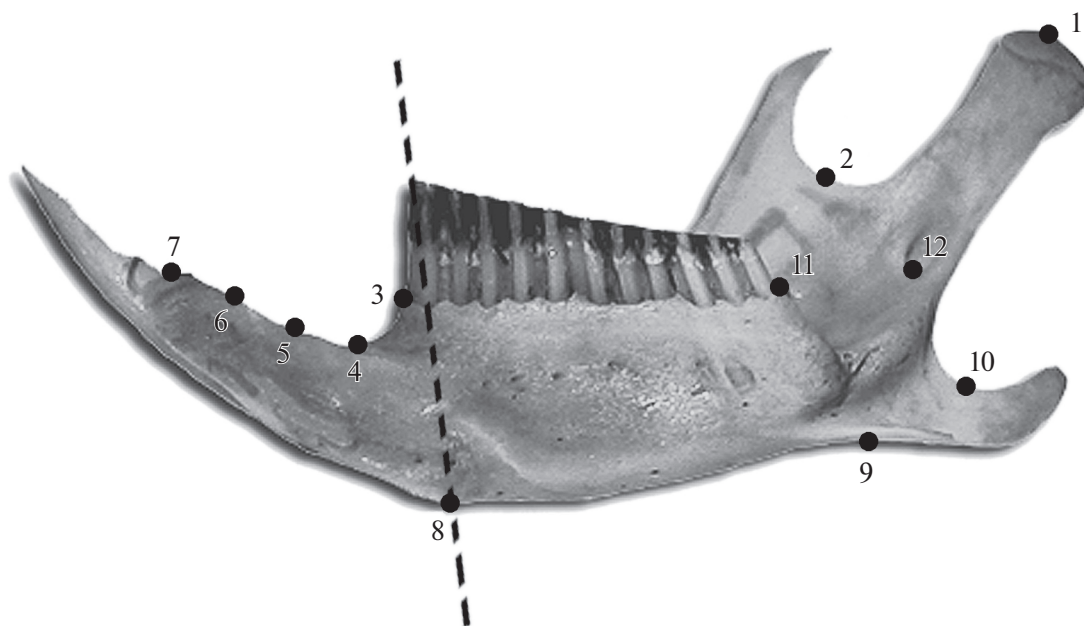
Анализ накопления тяжелых металлов в природных депонирующих средах (почвах, лесной подстилке, снеговом покрове) и выполненные геоботанические описания позволили рассматривать выбранные для исследований стационарные лесные участки, находящиеся на разном удалении от источников выбросов, в качестве импактных (1–2 км), буферных (4–6 км) и фоновых (18–35 км) (Воробейчик и др., 1994, 2006; Мухачева, 2007; Мухачева и др., 2010). Данные по концентрациям четырех тяжелых металлов (свинец, кадмий, медь, цинк) в печени рыжих полевок с этих участков также согласуются с выбором пробных площадей в градиенте техногенной нагрузки (табл. 2).

На Южном Урале исследования проведены в 2010 г., на Среднем Урале – в 2006 г., за исключением импактного участка СУМЗ, где в анализ ФА также включены полевки, пойманные в 1990 г., и фоновый участок КМК, для которого изучены животные, отловленные в 2002, 2006 и 2008 гг. В качестве внешнего контроля в анализ ФА была включена также выборка рыжей полевки 2006 г. из окрестностей с. Шигаево (Средний Урал), где документиро-

ван глобальный уровень загрязнения среды (Гилева и др., 2006). Общий объем проанализированного материала из градиентов промышленного загрязнения предприятий на территории Среднего и Южно-Урала представлен в табл. 3.

Исследуемые выборки включали самцов и самок трех возрастных классов зрелости черепа, определяемой по степени выраженности альвеолярного бугорка второго верхнего моляра в устье сфеноорбитальной щели (Разоренова, 1952). Правомерность использования такого подхода к определению относительного возраста особей при морфологических исследованиях полевок рода *Clethrionomys* была продемонстрирована ранее (Фоминых, 2011).

Анализ ФА проведен на оцифрованных изображениях с использованием метода геометрической морфометрии в пакете программ TPS (Rohlf, 2003а, б). Оцифровку лингвальной стороны правой и левой ветвей нижней челюсти проводили с помощью цифровой камеры Nikon Coolpix 4500 через окуляр микроскопа “Carl Zeiss” Stemi 2000-C (увеличение ×6.5). Во время съемки положение челюсти было строго стандартизовано. На оцифрованные изображения правой и левой ветвей челюсти в двух повторностях были нанесены 12 ме-



**Рис. 1.** Схема расположения меток на нижней челюсти рыжей полевки (штриховая линия — граница между модулями): 1 — вершина сочленовного отростка; 2 — самая глубокая точка между сочленовным и венечным отростками; 3 — передний край альвеолы первого нижнего моляра (m1); 4, 5, 6 — полуметки, описывающие геометрию диастемы нижней челюсти; 7 — верхняя точка альвеолы резца; 8 — симфизиальный бугорок; 9 — самая глубокая точка в основании углового отростка; 10 — самая глубокая точка в изгибе углового отростка; 11 — задний край альвеолы третьего нижнего моляра (m3); 12 — нижний край нижнечелюстного отверстия.

ток: метки 3–8 описывали форму переднего отдела нижней челюсти (диастемная область), а метки 1, 2, 8–12 — заднего отдела (рис. 1).

При дальнейшем анализе следовали методологии, рекомендованной Палмером и Стробеком (Palmer, Strobeck, 2003), модифицированной для метода геометрической морфометрии (Klingenberg, McIntyre, 1998). Для расчета величины ФА были использованы значения прокрустовых  $x$  и  $y$  координат меток, представляющих собой разность между координатами меток эталона и соответствующих меток конфигураций, полученных после процедуры прокрустова совмещения. Процедура совмещения заключалась в приведении меток на левой и правой сторонах нижней челюсти к общей конфигурации путем зеркального отображения одной из сторон с последующим использованием метода наименьших квадратов для минимизации различий между всеми формами по всем меткам (Bookstein, 1991; Klingenberg, McIntyre, 1998). В результате прокрустова совмещения были устранены отличия конфигураций меток, связанные с различиями в размерах нижних челюстей и их положением при оцифровке.

В ходе прокрустова ANOVA (Klingenberg, McIntyre, 1998) оценили наличие направленной асимметрии и значимость ФА относительно ошибки измерения. Основой для данного анализа являются результаты двухфакторного дисперсионного ANOVA

(смешанная модель: “сторона” — фиксированный, “особь” — случайный фактор, повторные измерения — наблюдения в ячейке плана). Суммы квадратов, вычисленные для  $x$  и  $y$  координат, суммировали как по всем меткам, так и отдельно для каждого отдела нижней челюсти, получая прокрустовую сумму квадратов для каждого эффекта (“сторона”, “особь”, взаимодействие “сторона × особь”, ошибка). Степени свободы для прокрустова ANOVA вычисляли, умножая степени свободы каждого эффекта на удвоенное число используемых при суммировании меток минус четыре (общее количество суммируемых координат минус четыре на процедуру прокрустова совмещения). Рассчитывали средний квадрат для каждого эффекта путем деления прокрустовой суммы квадратов на соответствующее число степеней свободы. Вычисленные средние квадраты и степени свободы использовали для проверки статистической значимости эффектов с помощью  $F$ -критерия, при этом средний квадрат взаимодействия применяли для расчета значимости эффектов факторов “сторона” и “особь”, а средний квадрат ошибки — для расчета значимости эффекта взаимодействия. Результаты прокрустова ANOVA свидетельствуют о наличии направленной асимметрии (значимость эффекта фактора “сторона” ( $P < 0.001$ )) и ФА, превосходящей ошибку измерения (значимость эффекта взаимодействия факторов “особь × сторона” ( $P < 0.001$ )). Проверка на нормальность распределения индексов

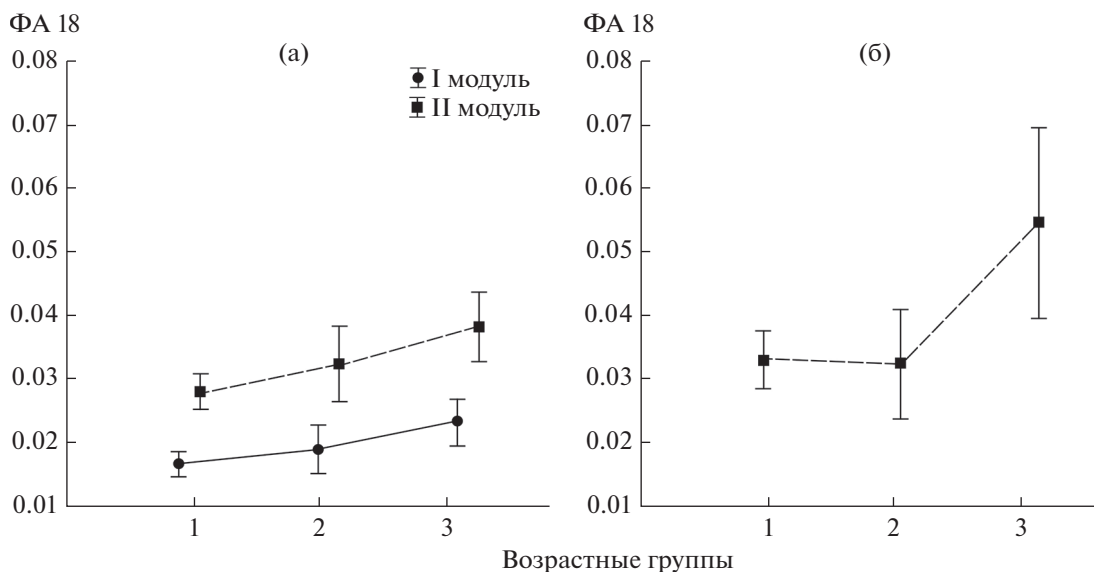


Рис. 2. Средние значения FA18 двух отделов нижней челюсти у особей рыжей полевки разных возрастных групп из фоновой зоны СУМЗ (а) и FA18 заднего отдела из внешнего контроля (б).

ФА двух отделов нижней челюсти методом Колмогорова–Смирнова (рекомендованного для небольших выборок (Palmer, 1994)), показала отсутствие антисимметрии ( $P \geq 0.20$ ).

Интегральными показателями ФА формы переднего и заднего отделов нижней челюсти для каждой особи служила величина индекса FA18 (Palmer, Strobeck, 2003):

$$FA18 = \sqrt{(R_x - L_x)^2 + (R_y - L_y)^2},$$

где  $R_x$  и  $R_y$  – значение координат метки правой, а  $L_x$  и  $L_y$  – левой ветвей нижней челюсти.

Для статистической обработки результатов использовали пакет прикладных программ Statistica v. 6.0 (StatSoft, Inc. 1984–2001, USA) для Windows. При проверке статистических гипотез был принят 5%-ный уровень значимости.

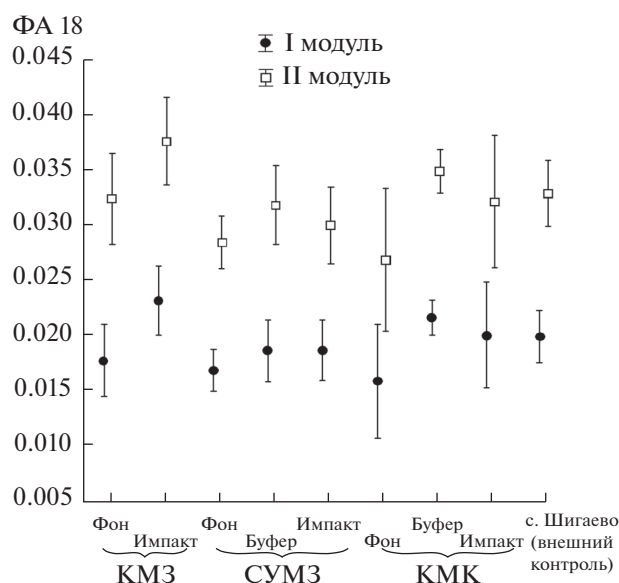
### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Выборки с двух модельных участков импактной зоны СУМЗ и фоновой зоны КМК включали рыжих полевок, отловленных в разные годы. Интегральные показатели ФА двух отделов нижней челюсти не обнаружили межгодовых различий ( $P \geq 0.379$ ), что позволило при дальнейшем анализе объединить данные за разные годы. Принимая во внимание необходимость детального анализа материала из природных популяций в связи с возможной неоднородностью сравниваемых выборок по параметрам, способным модифицировать оценки величины ФА (Гилева, Нохрин, 2001), было проведено исследование данных, направленное на обнаруже-

ние вероятных различий между выборками, обусловленных их половозрастным составом.

По соотношению самцов и самок изучаемые выборки были однородны ( $P < 0.05$ ). Двухфакторный дисперсионный анализ с факторами “пол” и “возраст”, проведенный для FA18 диастемной области и заднего отдела нижней челюсти, не выявил значимости эффекта фактора “пол” ни в одной из исследуемых выборок ( $P > 0.05$ ). Эффект фактора “возраст” был значим для FA18 обоих отделов у полевок из фоновой зоны СУМЗ ( $F(2/49) = 4.863$ ;  $P = 0.012$  и  $F(2/49) = 4.998$ ;  $P = 0.011$  для переднего и заднего отделов соответственно) и FA18 заднего отдела у животных из окрестностей с. Шигаево ( $F(2/15) = 4.822$ ;  $P = 0.024$ ). В ходе попарных сравнений возрастных групп из этих локалитетов оказалось, что значимость эффекта “возраст” обусловлена значимо большей величиной FA18 у животных старшей возрастной группы (класс 3) по сравнению с более молодыми полемками (классы 1 и 2) (рис. 2).

Влияние возраста на величину ФА у млекопитающих показано как для мерных, так и для неметрических признаков. В частности, у грызунов обнаружено как уменьшение ФА с возрастом (Васильев и др., 1996; Novak et al., 1993; Parker, Leamy, 1991; Siegel et al., 1977), так и обратная зависимость (Гилева, Нохрин, 2001). Вероятно, связь между процессами роста и морфогенеза в постнатальный период носит сложный характер, и необходимы специальные исследования этой проблемы с включением в анализ репрезентативных выборок всех возрастных групп. В нашей работе для минимизации вклада возрастной изменчивости в анализ



**Рис. 3.** Среднее значение ФА18 I и II модулей нижней челюсти рыжей полевки из градиентов промышленного загрязнения на Урале.

ФА в дальнейшем были использованы животные только 1-го и 2-го классов зрелости черепа.

Сравнение величины ФА двух отделов нижней челюсти рыжей полевки в выборках из градиентов промышленного загрязнения трех медеплавильных предприятий Урала проведено в ходе двухфакторного дисперсионного анализа (факторы — “локалитет” и “отдел” (ФА18 первого и второго отделов рассматривали как повторные наблюдения)). Эффекты факторов “локалитет” и “отдел” оказались высоко значимыми ( $F(8/257) = 2.577$ ;  $P = 0.010$  и  $F(1/257) = 400.658$ ;  $P < 0.001$  соответственно), эффект взаимодействия факторов — незначим ( $F(8/257) = 0.570$ ;  $P = 0.802$ ).

Во всех исследуемых выборках независимо от силы техногенного воздействия значения ФА18 второго модуля в 2 раза и более превосходят значения для диастемной области (рис. 3). Следовательно, обнаруженные нами ранее (Ялковская и др., 2014) отличия по величине ФА формы между отделами нижней челюсти рыжей полевки, выделенными на основании морфофункциональных различий, прослеживаются и в условиях промышленного загрязнения среды разной интенсивности.

На первый взгляд, обусловленность различий между выборками по значениям ФА18 обоих отделов нижней челюсти у рыжей полевки величиной техногенной нагрузки на местообитания неочевидна. Так, при сравнении показателей ФА у животных из зон влияния медеплавильных комбинатов с внешним контролем оказалось, что значения ФА18 двух отделов челюсти у полевок из окрестностей с. Шигаево сопоставимы или даже

несколько превосходят этот показатель у *Cl. glareolus* из импактных и буферных зон медеплавильных предприятий Среднего Урала. Однако, учитывая сложность феномена ФА, выборку из окрестностей с. Шигаево можно рассматривать в качестве контроля для животных из зон влияния СУМЗ, КМК и КМЗ лишь условно, поскольку данная территория непосредственно не относится ни к одному из исследуемых градиентов промышленного загрязнения. Принимая во внимание, что при сравнении выборок из относительно удаленных природных популяций причиной выявляемых различий ФА может быть не только разная степень техногенного воздействия, дальнейший анализ уровней ФА18 в зависимости от интенсивности промышленного загрязнения выполнен с учетом принадлежности выборок к определенному локальному градиенту.

Сопоставление ФА в условиях локальных градиентов проведено отдельно для каждого отдела нижней челюсти в ходе дисперсионного анализа с факторами “предприятие” (СУМЗ, КМЗ и КМК) и “зона” (импактная, буферная и фоновая). Для диастемной области значимым оказался эффект фактора “зона” ( $F(2/186) = 3.751$ ;  $P = 0.025$ ), эффекты фактора “предприятие” и взаимодействия факторов были незначимы ( $F(2/186) = 2.623$ ;  $P = 0.075$  и  $F(3/186) = 0.607$ ;  $P = 0.611$  соответственно). Для заднего отдела нижней челюсти эффект взаимодействия факторов также был незначим ( $F(3/186) = 0.647$ ;  $P = 0.586$ ), но наряду со значимым эффектом фактора “зона” ( $F(2/186) = 5.362$ ;  $P = 0.005$ ) значимым оказался эффект фактора “предприятие” ( $F(2/186) = 6.414$ ;  $P = 0.002$ ).

Сравнительный анализ величины ФА обоих отделов нижней челюсти в импактной, буферной и фоновой зонах выявил сходную закономерность в каждом из трех рассматриваемых градиентов промышленного загрязнения. Минимальные уровни ФА18 обнаружены в пределах фоновых зон медеплавильных предприятий (см. рис. 3). При значительной техногенной нагрузке, существующей в импактных зонах, ФА возрастает; при уровнях загрязнения, характерных для буферных зон, значения ФА18 сопоставимы (даже несколько превосходят) с величинами, наблюдаемыми в выборках из импактных зон. Следовательно, увеличение онтогенетической нестабильности в ответ на усиление техногенного воздействия прослеживается в пределах локальных градиентов промышленного загрязнения, т.е. в условиях максимальной однородности пробных площадок по параметрам рельефа, климата, почв, растительности и т.д.

Значимость различия по величине ФА18 заднего модуля между градиентами промышленного загрязнения обусловлена высокими значениями ФА18 у полевок из импактной зоны КМЗ (Южный Урал) по сравнению с СУМЗ и КМК (Сред-



ний Урал), что еще раз указывает на необходимость максимальной идентичности естественных условий при оценке воздействия промышленного загрязнения на величину онтогенетической нестабильности.

Таким образом, в результате проведенного исследования получены оценки величины ФА формы нижней челюсти рыжей полевки из градиентов промышленного загрязнения трех медеплавильных предприятий Уральского региона. Продемонстрирована необходимость детального анализа материала из природных популяций в связи с возможным влиянием на величину онтогенетической нестабильности популяционных параметров, в частности возраста особей. Показано, что отличия двух отделов нижней челюсти, выделяемых на основании различий в функциональной нагрузке, по последовательности онтогенетических процессов и паттернам ФА, прослеживаются как в условиях значительного техногенного воздействия, так и на фоновых территориях. Величина интегрального индекса ФА заднего отдела, включающего основание нижнечелюстной дуги и нижнечелюстные отростки, в 2 раза и более превосходит значение этого показателя для диастемной области независимо от степени промышленного загрязнения.

Сравнительный анализ выборок рыжей полевки по значениям ФА обоих отделов в связи с интенсивностью техногенной нагрузки выявил градиентный эффект токсического воздействия на онтогенетический гомеостаз у грызунов из природных популяций. Нарушение стабильности развития в ответ на увеличение промышленного загрязнения среды четко прослеживается в пределах локальных градиентов, при этом уровни загрязнения, характерные для буферных зон медеплавильных предприятий, обуславливают увеличение ФА до значений, наблюдаемых вблизи источника эмиссии.

Полученные данные необходимо принимать во внимание при исследованиях техногенного воздействия и проведении экологического мониторинга с использованием индексов ФА в качестве показателей онтогенетического гомеостаза, уделяя особое внимание проблеме выбора признаков-индикаторов, однородности выборок из природных популяций по параметрам, способным модифицировать получаемые оценки, и необходимости подбора пробных площадей для адекватного сравнительного анализа.

Работа выполнена при поддержке Программы 9.2.1.10.31–14, проект “Фенотипическое и генетическое разнообразие локальных популяций растений и мелких млекопитающих в градиенте промышленного загрязнения как основа для проведения эколого-генетического мониторинга на урбанизированных территориях Среднего Урала” и гранта РФФИ № 16-04-01625.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

*Астауров Б.Л.* К итогам моей научной деятельности в области генетики // Историко-биологические исследования. М.: Наука, 1978. Вып. 6. С. 116–160.

*Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н.* Фенетический мониторинг красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в зоне Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. 1996. № 2. С. 117–124. [*Vasil'ev A.G., Vasil'eva I.A., Bol'shakov V.N.* Phenetic Monitoring of Populations of the Northern Red-backed Vole (*Clethrionomys rutilus* Pall.) in the Zone of the Eastern Ural Radioactive Trace // Rus. J. of Ecol. 1996. V. 27. № 2. P. 113–120.]

*Воробейчик Е.Л., Давыдова Ю.А., Кайгородова С.Ю., Мухачева С.В.* Исследование мелких млекопитающих Висимского заповедника: вклад в популяционную экотоксикологию? // Результаты изучения природы Висимского биосферного заповедника: Науч. сб. ИЭРиЖ УРОРАН. Екатеринбург, 2006. С. 108–129.

*Воробейчик Е.Л., Садыков О.Ф., Фарафонов М.Г.* Экологическое нормирование техногенных загрязнений наземных экосистем (локальный уровень). Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1994. 280 с.

*Гилева Э.А., Косарева Н.Л.* Уменьшение флуктуирующей асимметрии у домашних мышей на территориях, загрязненных химическими и радиоактивными мутагенами // Экология. 1994. № 3. С. 94–97. [*Gileva E.A., Kosareva N.L.* Decrease in Fluctuating Asymmetry among House Mice in Territories Polluted with Chemical and Radioactive Mutagens // Rus. J. of Ecol. 1994. V. 25. № 3. P. 94–97.]

*Гилева Э.А., Нохрин Д.Ю.* Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у восточноевропейской полевки из зон радиационного неблагополучия // Экология. 2001. № 1. С. 44–49. [*Gileva E.A., Nokhrin D.Yu.* Fluctuating Asymmetry in Cranial Measurements of East European Voles (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924) from the Zone of Radioactive Contamination Rus. J. of Ecol. 2001. V. 32. № 1. P. 113–120.]

*Гилева Э.А., Ракитин С.Б., Чепраков М.И.* Геномная нестабильность у рыжей полевки: популяционно-экологические аспекты // Экология. 2006. № 4. С. 39–44. [*Gileva E.A., Rakitin S.B., Cheprakov M.I.* Genomic Instability in the Bank Vole: Population-Ecological Aspects // Rus. J. of Ecol. 2006. V. 37. № 4. P. 271–277. doi: 10.1134/S1067413606040096]

*Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Зыков С.В., Кишняев И.А.* Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Mammalia: Rodentia): межвидовые и межпопуляционные сравнения // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68. № 3. С. 221–230.

Государственный доклад “О состоянии окружающей природной среды и влиянии факторов среды обитания на здоровье населения Свердловской области в 2006 году” [Ред. совет Пахальчак Г.Ю. и др.] // Режим доступа: <http://www.mprso.ru/gosudarstvennye-doklady-o-sostoyanii-ob-ohrane-okruzhaiushei-sredy-sverdlovskoi-oblasti>

*Захаров В.М.* Асимметрия животных: популяционно-фенотипический подход. М.: Наука, 1987. 216 с.

*Зырин Н.Г., Малахов С.Г., Стасюк Н.В.* Загрязнение почв металлами и фтором. Л.: Гидрометеоиздат, 1986. С. 66–90.

- Мухачева С.В.* Особенности пространственно-временного размещения населения рыжей полевки в градиенте техногенного загрязнения среды обитания // Экология. 2007. № 3. С. 178–184. [*Mukhacheva S.V.* Spatiotemporal Population Structure of the Bank Vole in a Gradient of Technogenic Environmental Pollution // *Rus. J. of Ecol.* 2007. V. 38. № 3. P. 161–167. doi: 10.1134/S1067413607030034]
- Мухачева С.В., Безель В.С.* Уровни токсических элементов и функциональная структура популяций мелких млекопитающих в условиях техногенного загрязнения (на примере рыжей полевки) // Экология. 1995. № 3. С. 237–240. [*Mukhacheva S.V., Bezel' V.S.* Levels of Toxic Elements and Functional Structure in Populations of Small Mammals under Conditions of Technogenic Pollutions (with Reference to the Bank Vole) // *Rus. J. of Ecol.* 1995. V. 26. № 3. P. 212–215.]
- Мухачева С.В., Давыдова Ю.А., Кишняев И.А.* Реакция населения мелких млекопитающих на загрязнение среды выбросами медеплавильного производства // Экология. 2010. № 6. С. 452–458. [*Mukhacheva S.V., Davydova Yu.A., Kshnyasev I.A.* Responses of Small Mammal Community to Environmental Pollution by Emissions from a Copper Smelter // *Rus. J. of Ecol.* 2010. V. 41. № 6. P. 513–518. doi: 10.1134/S1067413610060081]
- Разоренова А.П.* Возрастная изменчивость рыжих полевок (*Clethrionomys*) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1952. Т. 57. Вып. 5. С. 25–29.
- Фоминых М.А.* Изменчивость краниальных и одонтологических признаков лесных полевок (род *Clethrionomys*) Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург: ИЭРиЖ УрО РАН, 2011. 20 с.
- Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Фоминых М.А.* Модульный подход к изучению флуктуирующей асимметрии комплексных морфологических структур у грызунов на примере нижней челюсти рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*, Arvicolinae, Rodentia) // Журн. общ. биол. 2014. Т. 75. № 5. С. 385–393.
- Atchley W.R., Hall B.K.* A model for development and evolution of complex morphological structures // *Biol. Rev.* 1991. V. 66. P. 101–157.
- Bookstein F.L.* Morphological tools for landmark data: geometry and biology. Cambridge: Cambridge Univ. Press., 1991. 198 p.
- Clarke G.M.* Fluctuating asymmetry: a technique for measuring developmental stress of genetic and environment origin // *Acta Zool. Fennica.* 1992. V. 191. P. 31–35.
- Klingenberg P.C., Leamy L.J., Routman E.J., Cheverud J.M.* Genetic architecture of mandible shape in mice: effects of quantitative trait loci analyzed by geometric morphometrics // *Genetics.* 2001. V. 157. P. 785–802.
- Klingenberg P.C., McIntyre G.S.* Geometric morphometrics of developmental instability: analyzing patterns of fluctuating asymmetry with Procrustes methods // *Evolution.* 1998. V. 52. P. 1363–1375.
- Klingenberg P.C., Mebus K., Auffray J.-C.* Developmental integration in a complex morphological structure: how distinct are the modules in the mouse mandible? // *Evol. Dev.* 2003. V. 5. P. 522–531.
- Kozlov M.V., Zvereva E.L., Zverev V.E.* Impact of point polluters on terrestrial biota. Comparative analysis of 18 contaminated areas. Dordrecht et al.: Springer, 2009. 500 p.
- Leamy L.J.* Morphological integration of fluctuating asymmetry in the mouse mandible // *Genetica.* 1993. V. 89. P. 139–153.
- Novak J.M., Rhodes O.E., Smith M.H., Chesser R.K.* Morphological asymmetry in mammals: genetics and homeostasis reconsidered // *Acta Theriol.* 1993. V. 38. Suppl. 2. P. 7–18.
- Nunes A.C., Auffray J.-C., Mathias M.L.* Developmental instability in a riparian population of algerian mouse (*Mus spretus*) associated with a heavy metal-polluted area in Central Portugal // *Arch. Environ. Comtam. Toxicol.* 2001. V. 41. P. 515–521.
- Owen R.D., McBee K.* Analysis of asymmetry and morphometric variation in natural populations of chromosome-damaged mice // *Texas J. Sci.* 1990. V. 42. № 4. P. 319–332.
- Palmer A.R.* Fluctuating asymmetry analyses: a primer // *Developmental instability: its origins and evolutionary implications.* Dordrecht: Kluwer Acad. Publ., 1994. P. 335–364.
- Palmer A.R., Strobeck C.* Fluctuating asymmetry analyses revisited // *Developmental instability: causes and consequences.* New York: Oxford Univ. Press., 2003. P. 279–319.
- Parker L.T., Leamy L.* Fluctuating asymmetry of morphometric characters in house mice: the effect of age, sex and phenotypical extremeness in a random bred population // *J. Hered.* 1991. V. 82. № 2. P. 145–150.
- Parson P.A.* Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genomic stress // *Heredity.* 1992. V. 68. P. 361–364.
- Rohlf F.J.* TpsRelw: Program. Version 1.35. N.Y.: State Univ. at Stony Brook., 2003a.
- Rohlf F.J.* TpsDig: Program. Version 1.39. N.Y.: State Univ. at Stony Brook., 2003b.
- Siegel M.I., Doyle W.J., Kelly C.* Heat stress, fluctuating asymmetry and prenatal selection in the laboratory rat // *Amer. J. Phys. Anthropol.* 1977. V. 46. № 1. P. 121–126.
- Van Valen L.* A study of fluctuating asymmetry // *Evolution.* 1962. V. 16. P. 125–142.
- Velčković M.* Chromosomal aberrancy and the level of fluctuating asymmetry in black-striped mouse (*Apodemus agrarius*): effects of disturbed environment // *Hereditas.* 2004. V. 140. P. 112–122.
- Waddington C.H.* The strategy of the genes. L.: Alien and Unwin, 1957. 262 p.