

УДК 599.323.4: 504.54.05

ОЦЕНКА СОСТОЯНИЯ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА ТЕРРИТОРИЯХ С РАЗЛИЧНОЙ СТЕПЕНЬЮ СРЕДОВОГО И АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ

Александр КАШТАЛЬЯН

Оценка состояния природных популяций мелких млекопитающих на территориях с различной степенью средового и антропогенного воздействия. — А. Каштальян. — Представлены результаты исследования микропопуляций рыжей полевки с трех территорий, отличающихся по степени антропогенного воздействия. Для оценки их состояния использованы неметрические билатеральные признаки, выделенные на основе черепных и нижнечелюстных отверстий для выхода нервов и кровеносных сосудов. Показано воздействие на уровень асимметрии этих признаков у рыжей полевки и обыкновенной бурозубки погодных-климатических факторов и неоднородности местообитаний. Обнаружена связь частоты проявления асимметрии с уровнем концентрации изотопов цезия в организме животных и с мощностью экспозиционной дозы гамма-излучения.

Ключевые слова: мелкие млекопитающие, флуктуирующая асимметрия, рыжая полевка, обыкновенная бурозубка, погодные-климатические показатели, черепные отверстия, нижнечелюстные отверстия.

Адрес: Березинский биосферный заповедник, Домжерицы, 211188, Витебская обл., Лепельский р-н, Беларусь.
E-mail: A_Kashtalian@tut.by.

Assessment of the state of natural populations of small mammals on territories with varying degrees of environmental and anthropogenic impact. — A. Kashtalian. — Results of research of micro populations of Bank Vole on three sites with differing degrees of anthropogenic influence are given. Non-metrical bilateral features, designated on the basis of skull and lower jaw apertures providing access for nerves and blood vessels were used for their assessment. Impact of weather-climatic factors and nonhomogenous habitats on the level of asymmetry of these features in Bank Vole and Common Shrew is shown. A link was established between the frequency of asymmetrical features and the level of concentration of cesium isotopes in the animal's body and gamma radiation exposure rate.

Key words: small mammals, fluctuating asymmetry, Bank Vole, common Shrew, weather-climatic factors, skull apertures, lower jaw apertures.

Address: Bererzinsky Biosphere Reserve, Domzheritsy, 211188, Lepel District, Vitebsk Region, Belarus.
E-mail: A_Kashtalian@tut.by.

Введение

Асимметрия в строении тела животных, выражающаяся в различии между размерами либо количеством билатеральных структур, считается мерой онтогенетической нестабильности. Она характеризуется увеличением числа отклонений под воздействием неблагоприятных факторов окружающей среды [7]. Как правило, подобная асимметрия может быть оценена как изменением размерных показателей идентичных структур по правой и левой стороне тела [27], так и с помощью неметрических признаков [28, 35].

Анализ неметрических отклонений в билатерально симметричном строении черепа и скелета мелких млекопитающих часто используется для оценки влияния факторов окружающей среды как на индивидуальное состояние животного, так и в целом на состояние популяции в условиях с различной степенью естественной и антропогенной нагрузки [2, 3, 7, 14, 23]. При этом фены, прини-

маемые за пороговые неметрические признаки черепа, рассматриваются как морфогенетические aberrации [3]. Для подобной оценки воздействия окружающей среды на популяцию используются методы, базирующиеся на учете встречаемости различных частот фенов и их билатерального соответствия.

В статье приведены результаты исследований по билатеральной асимметрии краниометрических показателей рыжей полевки из трех независимых популяций, обитающих на территории Беларуси и различающихся по степени средового стресса и антропогенного воздействия.

Материалы и методы

Исследования осуществлялись на протяжении 1990-х годов на четырех стационарных площадях в южной, центральной и северной частях Белару-

си. Стационары совпадали с территориями, использовавшимися в 1986–1996 гг. сотрудниками лаборатории антимутагенеза Института генетики и цитологии НАН Беларуси для проведения работ по оценке генетических последствий длительного воздействия радиоактивного загрязнения на фоновые виды мелких млекопитающих – рыжую полевку и желтогорлую мышь.

Помимо животных, отловленных на стационарах, для исследований был использован коллекционный материал по рыжей полевке и обыкновенной буроzubке, собранный на этих же территориях в 1992–2003 годах и хранящийся в Зоомузее Московского Государственного Университета (г. Москва, Россия), коллекции Института зоологии НАН Беларуси и в личной коллекции автора.

В качестве стационаров были выбраны: 1 – ельник дубово- и березово-кисличный, расположенный на территории Прилуцкого заказника (Минский район), в пределах 30-км промышленной зоны; 2 – пойменная дубрава в верхнем течении р. Березина на территории Березинского биосферного заповедника (Витебская обл.); 3 – участок смешанного леса на минеральном острове на краю болотного массива (Березинский биосферный заповедник); 4 – сосняк березово- и дубняково-мшистый, постепенно переходящий в черноольшанник дубово-снытево-крапивный в окрестностях д. Бабчин Хойникского района Гомельской области (зона отчуждения ЧАЭС).

Прямого антропогенного воздействия ни на один из выбранных стационаров не отмечалось. В качестве основного антропогенного фактора, использовавшегося для оценки степени флуктуирующей асимметрии, принята мощность экспозиционной дозы гамма-излучения, измерявшаяся на высоте 3–5 см от поверхности почвы приборами СРП-01-Т и ДБГ-06Т. С 1986 по 1996 год этот показатель в Бабчине и Прилуках превышал фоновые значения и снижался с 17 000 до 163 мкР/час и с 25 до 12 мкР/час соответственно, а для Березинского заповедника все время оставался на уровне 10–12 мкР/час [22]. С 1991 года он оставался стабильным: для Прилуцкого заказника на уровне 12 мкР/час, для Березинского заповедника – 10–12 мкР/час, для Бабчина – 150–163 мкР/час.

Спектрометрический анализ негомогенизированных проб почв с стационарных площадей проведен в середине 1990-х годов (непосредственно в кольце, без удаления корней растений) на гамма-спектрометре "ADCAM-300" сотрудниками Белорусского гидрометеорологического центра по общепринятой методике для всех учреждений Главгидромета СССР.

Плотность загрязнения почв исследуемых стационаров по ^{137}Cs составляла 8 кБк/м² для Прилуцкого заказника; 18,5 кБк/м² для Березинского заповедника (пойменная дубрава); 1524 кБк/м² для Бабчина.

Помимо ^{137}Cs , для Бабчина были обнаружены и другие γ -излучатели: ^{134}Cs в количестве 285 кБк/м², ^{106}Ru – 162 кБк/м², а также ^{144}Ce – 177 кБк/м². Плотность загрязнения почв по ^{90}Sr в окрестностях г. п. Бабчина в этот период (данные БелГидрометЦентра) находилась в пределах 70 кБк/м².

Конкретными данными по уровню техногенного воздействия на стационарах мы не располагаем, однако, известно, что Минск, являясь крупным промышленным мегаполисом, имеет усредненный коэффициент техногенности (Хт) по Cu, Zn, Pb, Ni, Co и Cr равный 2,3, а для Березинского заповедника этот показатель равен 0,3; коэффициент концентрации (Хс) по этим же элементам равен 4,7 и 0,8 соответственно [16]. Для Прилуков, находящихся в окрестностях Минска (в 15 км зоне) эти коэффициенты оценены нами как 1,0 и 2,5. Коэффициент техногенности для Бабчина находился на таком же уровне, как и для Березинского заповедника – 0,3.

Относительный возраст отловленных животных и коллекционного материала определяли по комплексу показателей. Для рыжей полевки основное значение имели степень стертости зубной поверхности и структура корней первого коренного зуба нижней челюсти (M₁) [11].

Для обыкновенной буроzubки возраст определялся по степени сохранности одноврешинных коренных зубов верхней челюсти [10]. Для анализа использовали только животных, принадлежавших к возрастным группам *subadultus*₂, *subadultus*₃ и *abulescens*. Группы *juvenalus*, *subadultus*₁, *adultus* и *senex* в исследованиях не использовали.

Отдельные фены выделялись в зависимости от наличия, либо отсутствия на симметричных сторонах черепа отверстий для прохождения кровеносных сосудов и нервных стволов, и их количества [24]. Для поиска и выделения фенов использовали имеющиеся описания других авторов [2, 4, 10, 19, 21, 25, 32]. Ключевым для выбора являлось билатеральное проявление признака, возможность его четкого выделения на коллекционном материале, стабильность для большинства особей в выборке. Для того чтобы избежать неточностей оценки, вызванных возможной связью признаков с полом и погодно-климатическими условиями сезона, была проведена оценка таких связей для наиболее перспективных для описания фенетической структуры популяции признаков.

Частота встречаемости фенов для каждого признака оценивалась на основе общего числа изученных сторон [26]. Для оценки фенетического разнообразия был использован показатель среднего числа вариаций признака в выборке [12]. Для расчета индекса флуктуирующей асимметрии в выборке пользовались методом бальной оценки стабильности развития, предложенным А. С. Барановым с коллегами [1].

Результаты и обсуждения

Наиболее приемлемыми для оценки степени асимметрии являются неметрические показатели, характеризующиеся наличием, либо отсутствием отверстий на черепе животного. Для работы с материалом по рыжей полевке нами было отобрано 13 признаков, связанных с количественной изменчивостью расположенных на черепе и нижней челюсти отверстий, предназначенных для прохождения кровеносных сосудов и нервных стволов (рис. 1).

Это: 1) предзубное верхнечелюстное отверстие (*foramen diastemae*) и 2) скуловое верхнечелюстное отверстие (*foramen basis processus zygomaticum*), расположенные на верхнечелюстной кости; 3) предглазничное отверстие (*foramen suprainfraorbitalis*), 4) переднее (*foramen suprainfraorbitalis anterior*) и 5) заднее (*foramen suprainfraorbitalis posterior*) предглазничные отверстия, расположенные на предчелюстной кости; 6) решетчатое отверстие (*foramen ethmoideum*) на лобной кости; 7) чешуйчатое отверстие (*foramen squamosum*) на кости с таким же названием; 8) сосцевидное отверстие (*foramen mastoideum*) и 9) дополнительное сосцевидное отверстие (*foramen mastoideum ac-*

cessories) на сосцевидной кости; отверстия нижнечелюстной кости: 10) внутреннее подбородочное отверстие (*foramen mentale accessories*), 11) комплекс отверстий у основания венечного отростка (*foramen mandibularis pars alveolaris*), 12) нижнечелюстное отверстие (*foramen basis mandibularis*) и 13) жевательное отверстие (*foramen mandibularis masseterica*).

Для оценки степени асимметрии в выборках обыкновенной бурозубки проанализирована количественная изменчивость 8 черепных признаков (рис. 2). Признаки состоят из: 1) латерального клиновидного отверстия (*foramen basisphenoidalis lateralis*), расположенного на клиновидной кости; 2) переднего теменного (*foramen parietale anterior*), 3) теменного (*foramen parietale media*) и 4) заднего теменного (*foramen parietale posterior*) отверстий, расположенных в области височно-теменного шва; 5) предглазничного отверстия (*foramen suprainfraorbitalis*) на предчелюстной кости; 6–8) решетчатого отверстия (*foramen ethmoideum*) лобной кости и расположенных по отношению к нему спереди (*foramen ethmoideum accessory anterior*) и сзади (*foramen ethmoideum accessory posterior*) решетчатых дополнительных отверстий.

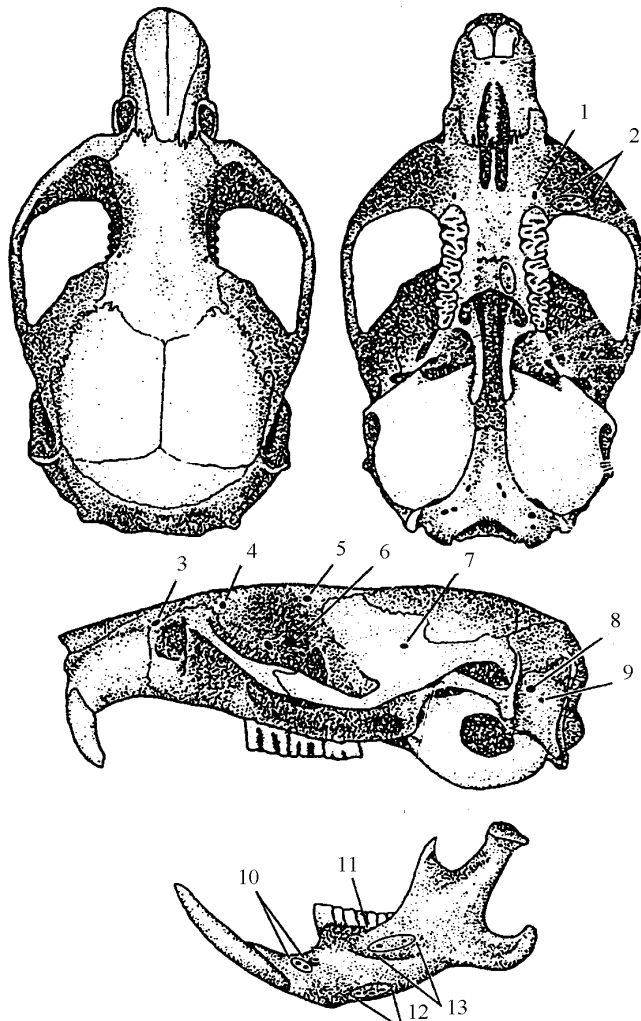


Рис. 1. Черепные и нижнечелюстные отверстия рыжей полевки, использованные для оценки фенетического разнообразия по гомеостазу развития (по Баранов и др. [1]).

Fig 1. Skull and lower jaw apertures of Bank Vole used to assess phenetical diversity in development homeostasis (According to Baranov et al. [1]).

Черепные отверстия (Skull apertures):

- 1 – *foramen diastemae*;
- 2 – *foramen basis processus zygomaticum*;
- 3 – *foramen suprainfraorbitalis*;
- 4 – *foramen suprainfraorbitalis anterior*;
- 5 – *foramen suprainfraorbitalis posterior*;
- 6 – *foramen ethmoideum*;
- 7 – *foramen squamosum*;
- 8 – *foramen mastoideum*;
- 9 – *foramen mastoideum accessories*.

Нижнечелюстные отверстия

(Lower jaw apertures):

- 10 – *foramen mentale accessories*;
- 11 – *foramen mandibularis pars alveolaris*;
- 12 – *foramen basis mandibularis*;
- 13 – *foramen mandibularis masseterica*.

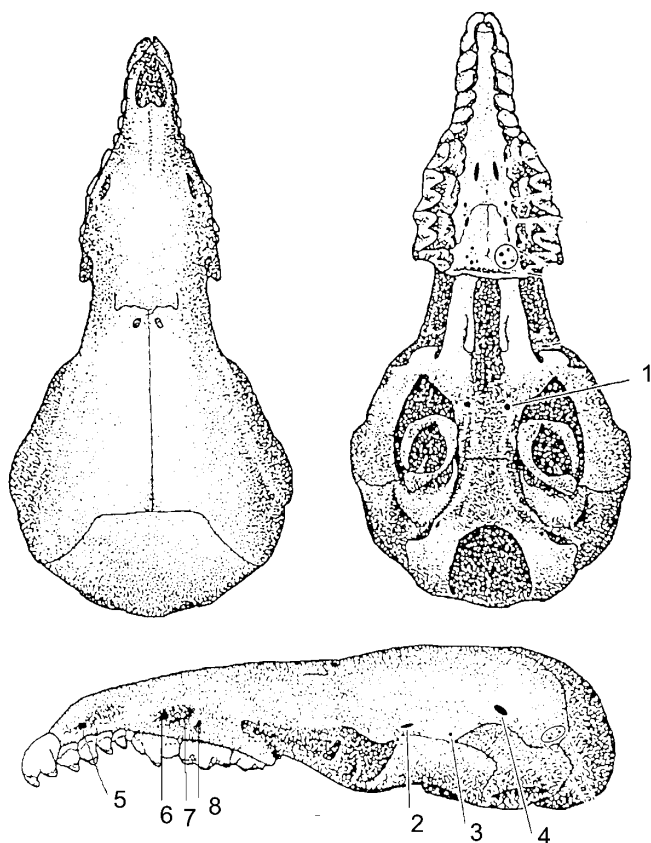


Рис. 2. Черепные отверстия обыкновенной бурозубки, использованные для оценки фенетического разнообразия по гомеостазу развития (по Баранов и др. [1]).

Fig 2. Skull apertures of Common Shrew used to assess phenetical diversity in development homeostasis (According to Baranov et al. [1]).

- 1 – *foramen basisphenoidalis lateralis*;
- 2 – *foramen parietale anterior*;
- 3 – *foramen parietale media*;
- 4 – *foramen parietale posterior*;
- 5 – *foramen suprainfraorbitalis*;
- 6 – *foramen ethmoideum accessory anterior*;
- 7 – *foramen ethmoideum*;
- 8 – *foramen ethmoideum accessory posterior*.

Изменчивость в количестве черепных и нижнечелюстных отверстий у рыжей полевки и обыкновенной бурозубки

При проведении исследований с использованием флуктуирующей асимметрии существенную роль в выборе оптимальных неметрических признаков помимо качественной оценки играет и оценка их количественной изменчивости. В нашем случае – это количество черепных отверстий, характерных для одного и того же признака. Так, для большинства отобранных нами показателей для рыжей полевки обычным в норме является наличие либо отсутствие одного симметричного отверстия (табл. 1). Лишь для *foramen basis processus zygomaticum* на правой и левой стороне черепа может иметься по два симметричных отверстия.

Асимметричность имеет более широкие диапазоны. Отклонения от нормы при этом могут выражаться в наличии одного либо двух отверстий с одной стороны и в их полном отсутствии на второй, в наличии двух или трех отверстий на одной стороне черепа и всего одного – на второй (табл. 1). Для нижнечелюстных признаков разброс этих показателей бывает значительно шире. Здесь отмечены симметричность по трем отверстиям (3–3) и такие несимметричные соотношения, как 1–4, 2–3, 3–4.

Как видно из таблицы 2, наиболее типичным для симметричных соотношений является соот-

ношение, при котором с обеих сторон черепа имеется по одному отверстию. Так, для выборок из отдельных пунктов доля этого показателя для *foramen suprainfraorbitalis*, *foramen mastoideum* и *foramen squamosum* превышала уровень в 80%.

В ряде случаев соотношение 1–1 является преобладающим и для отдельных нижнечелюстных признаков (*foramen mentale accessorius* и *foramen mandibularis pars alveolaris*). Но для *foramen basis mandibularis* и *foramen mandibularis masseterica* не менее часто (до 30–50%) встречается и симметричное соотношение 2–2. Лишь для черепного признака *foramen mastoideum accessorius* преобладающим является симметричное соотношение 0–0 (43–50%). Высокую частоту встречаемости оно имеет и для черепных показателей *foramen diastemae* и *foramen basis processus zygomaticum* (20–32%).

Из асимметричных соотношений для всех черепных признаков наиболее обычным является соотношение 1–0. Для одних признаков (*foramen diastemae*, *foramen suprainfraorbitalis*, *foramen ethmoideum*, *foramen mastoideum* и *foramen mastoideum accessorius*) на него приходится все случаи отмеченной асимметрии, для других – свыше 50% (табл. 1, 2). Для нижнечелюстных признаков наряду с соотношением асимметрии 1–0, характерным является и проявление соотношения 2–1. В целом на два этих соотношения по отдельным признакам приходится до 75–80% всех случаев асимметрии.

Как показано в таблицах 1 и 2, изменчивость в количестве отверстий нижней челюсти рыжей полевки значительно выше, чем изменчивость черепных отверстий, что не может не влиять на исходный уровень асимметрии, имеющийся у отдельных особей и возникающий в процессе онтогенеза без связи с влиянием абиотических и биотических факторов. Чтобы минимизировать уровень вызываемой этим ошибки, при проведении исследований, мы придерживались в использованных для анализа факторных выборках соотношения между черепными и нижнечелюстными отверстиями не ниже показателя 2:1.

Следует отметить, что различие в количестве тех или иных симметричных и асимметричных

соотношений в приведенных таблицах во многом зависело от степени асимметрии, отмеченной нами в выборках из Березинского заповедника, Прилукского заказника и Бабчина. В данном исследовании мы не ставили целью проследить изменчивость того либо иного соотношения в географическом контексте. Поэтому приводимые в данном разделе таблицы 1–4 для такого анализа неприемлемы. В то же время, известный интерес представляет вопрос, какой диапазон изменчивости в количестве отверстий и долевом соотношении их комбинаций у одного и того же признака может существовать в пределах небольшого географического региона, но в различных местообитаниях.

Таблица 1. Количественная изменчивость отдельных черепных и нижнечелюстных отверстий у рыжей полевки (абсолютные данные)

Table 1. Quantitative variability of certain skull and lower jaw apertures of Bank Vole (absolute data)

Наименование признака	Местность	0–0	0–1	0–2	0–3	1–1	1–2	1–3	1–4	2–2	2–3	2–4	2–5	3–3	3–4	Всего
<i>foramen diastemae</i>	Березинский з-к	30	23			85										138
	Прилукский зак-к	16	9			24										49
	Бабчин	14	28			29										71
<i>foramen basis processus zygomaticum</i>	Березинский з-к	31	8	5		80	3			11						138
	Прилукский зак-к	12	3	5		24				5						49
	Бабчин	20	8	2		31	4			6						71
<i>foramen suprainfraorbitalis</i>	Березинский з-к	9	8			120										137
	Прилукский зак-к	6	13	1		29										49
	Бабчин	5	8			58										71
<i>foramen supraorbitalis anterior</i>	Березинский з-к	16	34			86	1									137
	Прилукский зак-к	3	24			22										49
	Бабчин	11	45	2		13										71
<i>foramen supraorbitalis posterior</i>	Березинский з-к	3	21	2		99	10			1						136
	Прилукский зак-к	1	9	2		31	6									49
	Бабчин	3	28	1		34	4	1		1						72
<i>foramen ethmoideum</i>	Березинский з-к	8	33			95										136
	Прилукский зак-к	2	20			27										49
	Бабчин	3	44			22										69
<i>foramen squamosum</i>	Березинский з-к	1	12			122	3									138
	Прилукский зак-к		12			36										48
	Бабчин	1	18			51	1									71
<i>foramen mastoideum</i>	Березинский з-к	4	17			109										130
	Прилукский зак-к	3	9			36										48
	Бабчин	2	25			44										71
<i>foramen mastoideum accessorius</i>	Березинский з-к	66	18		1	45										130
	Прилукский зак-к	23	14			11										48
	Бабчин	31	10			30										71
<i>foramen mentale accessorius</i>	Березинский з-к		3			132				1						136
	Прилукский зак-к		1			39										40
	Бабчин					67										67
<i>foramen mandibularis pars alveolaris</i>	Березинский з-к	4	12	2		67	12	3		29	3			2		134
	Прилукский зак-к		6	2		25	1			6						40
	Бабчин		4	7		19	25	1		5	5			1		67
<i>foramen basis mandibularis</i>	Березинский з-к	8	19	3	1	63	8	5		23	4	1		1		136
	Прилукский зак-к	2	4	3		8	7	1		13				2		40
	Бабчин	1	20	4	1	26	9	3		1	1	1				67
<i>foramen mandibularis masseterica</i>	Березинский з-к	3	4	2	1	36	8	3	1	71	1			5	1	136
	Прилукский зак-к	1	5	1		12	7	1		11	1		1			40
	Бабчин	1	15	3		11	17	3		8	6	1		2		67

Таблица 2. Количественная изменчивость отдельных черепных и нижнечелюстных отверстий у рыжей полевки (процентное соотношение).

Table 2. Quantitative variability of certain skull and lower jaw apertures of Bank Vole (percentage ratio)

Наименование признака	Местность	0-0	0-1	0-2	0-3	1-1	1-2	1-3	1-4	2-2	2-3	2-4	2-5	3-3	3-4	Всего
<i>foramen diastemae</i>	Березинский з-к	21,7	16,7			61,6										100
	Прилуцкий зак-к	32,7	18,4			48,9										100
	Бабчин	19,7	39,4			40,9										100
<i>foramen basis processus zygomaticum</i>	Березинский з-к	22,5	5,8	3,6		58,0	2,2			7,9						100
	Прилуцкий зак-к	24,5	6,1	10,2		49,0				10,2						100
	Бабчин	28,2	11,3	2,8		43,7	5,6			8,4						100
<i>foramen suprainfra-orbitalis</i>	Березинский з-к	6,6	5,8			87,6										100
	Прилуцкий зак-к	12,2	26,5	2,0		59,3										100
	Бабчин	7,0	11,3			81,7										100
<i>foramen supraorbitalis anterior</i>	Березинский з-к	11,7	24,8			62,8	0,7									100
	Прилуцкий зак-к	6,1	49,0			44,9										100
	Бабчин	15,5	63,4	2,8		18,3										100
<i>foramen supraorbitalis posterior</i>	Березинский з-к	2,2	15,4	1,5		72,8	7,4			0,7						100
	Прилуцкий зак-к	2,0	18,4	4,1		63,3	12,2									100
	Бабчин	4,2	38,9	1,4		47,1	5,6	1,4		1,4						100
<i>foramen ethmoideum</i>	Березинский з-к	5,9	24,3			69,8										100
	Прилуцкий зак-к	4,1	40,8			55,1										100
	Бабчин	4,3	63,8			31,9										100
<i>foramen squamosum</i>	Березинский з-к	0,7	8,7			88,4	2,2									100
	Прилуцкий зак-к		25,0			75,0										100
	Бабчин	1,4	23,4			71,8	3,4									100
<i>foramen mastoideum</i>	Березинский з-к	3,1	13,1			83,8										100
	Прилуцкий зак-к	6,3	18,8			74,9										100
	Бабчин	2,8	35,2			62,0										100
<i>foramen mastoideum accessorius</i>	Березинский з-к	50,8	13,8		0,8	34,6										100
	Прилуцкий зак-к	47,9	29,2			22,9										100
	Бабчин	43,7	14,1			42,2										100
<i>foramen mentale accessorius</i>	Березинский з-к		2,2			97,1				0,7						100
	Прилуцкий зак-к		2,5			97,5										100
	Бабчин					100,0										100
<i>foramen mandibularis pars alveolaris</i>	Березинский з-к	3,0	9,0	1,5		50,0	9,0	2,2		21,6	2,2			1,5		100
	Прилуцкий зак-к		15,0	5,0		62,5	2,5			15,0						100
	Бабчин		6,0	10,4		28,4	37,2	1,5		7,5	7,5			1,5		100
<i>foramen basis mandibularis</i>	Березинский з-к	5,9	14,0	2,2	0,7	46,3	5,9	3,7		16,9	3,0	0,7		0,7		100
	Прилуцкий зак-к	5,0	10,0	7,5		20,0	17,5	2,5		32,5				5,0		100
	Бабчин	1,5	29,9	6,0	1,5	38,8	13,4	4,4		1,5	1,5	1,5				100
<i>foramen mandibularis masseterica</i>	Березинский з-к	2,2	2,9	1,5	0,7	26,5	5,9	2,2	0,7	52,2	0,7			3,8	0,7	100
	Прилуцкий зак-к	2,5	12,5	2,5		30,0	17,5	2,5		27,5	2,5		2,5			100
	Бабчин	1,5	22,4	4,5		16,4	25,4	4,5		11,9	9,0	1,5		2,9		100

Чтобы выяснить это, мы рассмотрели выборки обыкновенной бурозубки с трех стационарных площадей заповедника – «Нивки» (участок смешанного леса на минеральном острове на краю болотного массива), «Синичено» (пойменная дубрава с примесью хвойных и широколиственных пород) и «Савский Бор» (старовозрастной ельник с примесью лиственных пород).

Для 8-ми рассмотренных черепных признаков характерны только два типа симметричных соотношений 1-1 и 0-0. Лишь для *foramen basisphenoidalis lateralis* и *foramen ethmoideum* в единичных случаях отмечено соотношение 2-2 (табл. 3). Для группы признаков *foramen parietale* преобладающим было соотношение 0-0. Для *foramen ethmoideum* доля соотношений 1-1 и 0-0 была практически одинаковой.

Для остальных 4-х признаков преобладающим было соотношение 1-1. Из несимметричных соотношений преобладающими являются два типа: 1-0 и 2-1. Единично встречаются соотношения 2-0 и 3-2.

На долю отдельных соотношений ряда признаков приходится до 80-90% выборки (табл. 4). Такой показатель как *foramen suprainfraorbitalis* в виду малой изменчивости оказался непригодным для использования в проводившейся оценке. Наибольшая изменчивость характерна для *foramen ethmoideum*, у которого выделено 8 типов соотношений. Для этого показателя наиболее широким оказалось и различие в процентном диапазоне преобладающих симметричных соотношений – в пределах 17,5% между стационарами «Синичено» и «Савский Бор».

Таблица 3. Количественная изменчивость отдельных черепных и нижнечелюстных отверстий у обыкновенной бурозубки с территории Березинского заповедника (абсолютные данные)

Table 3. Quantitative variability of certain skull and lower jaw apertures of Common Shrew from the territory of Berezinsky reserve (absolute data)

Наименование признака	Местность	0-0	0-1	0-2	1-1	1-2	2-2	2-3	3-3	Всего
<i>foramen basisphenoidalis lateralis</i>	Синичено	14	6		32	3	1			56
	Нивки	2	6		16	1				25
	Савский Бор	7	8		37	3				55
<i>foramen parietale anterior</i>	Синичено	52	4							56
	Нивки	25								25
	Савский Бор	52	3							55
<i>foramen parietale media</i>	Синичено	53	3							56
	Нивки	23	1		1					25
	Савский Бор	52	2		1					55
<i>foramen parietale posterior</i>	Синичено	45	7		4					56
	Нивки	22	1		2					25
	Савский Бор	41	7		7					55
<i>foramen suprainfraorbitalis</i>	Синичено	2			54					56
	Нивки				25					25
	Савский Бор				55					55
<i>foramen ethmoideum accessory anterior</i>	Синичено	4	10	1	38	3				56
	Нивки	3	3		19					25
	Савский Бор	5	7		42	1				55
<i>foramen ethmoideum</i>	Синичено	12	17		23	4				56
	Нивки	6	5		9	2	1	1	1	25
	Савский Бор	23	12	1	13	4	2			55
<i>foramen ethmoideum accessory posterior</i>	Синичено	1	3		50	2				56
	Нивки	1			24					25
	Савский Бор	4			49	2				55

Таблица 4. Количественная изменчивость отдельных черепных и нижнечелюстных отверстий у обыкновенной бурозубки с территории Березинского заповедника (процентное соотношение)

Table 4. Quantitative variability of certain skull and lower jaw apertures of Common Shrew from the territory of Berezinsky reserve (percentage ratio)

Наименование признака	Местность	0-0	0-1	0-2	1-1	1-2	2-2	2-3	3-3	Всего
<i>foramen basisphenoidalis lateralis</i>	Синичено	25	10,7		57,1	5,4	1,8			100
	Нивки	8	24		64	4				100
	Савский Бор	12,7	14,5		67,3	5,5				100
<i>foramen parietale anterior</i>	Синичено	92,9	7,1							100
	Нивки	100								100
	Савский Бор	94,5	5,5							100
<i>foramen parietale media</i>	Синичено	94,6	5,4							100
	Нивки	92	4		4					100
	Савский Бор	94,5	3,6		1,9					100
<i>foramen parietale posterior</i>	Синичено	80,4	12,5		7,1					100
	Нивки	88	4		8					100
	Савский Бор	74,5	12,7		12,8					100
<i>foramen suprainfraorbitalis</i>	Синичено	3,6			96,4					100
	Нивки				100					100
	Савский Бор				100					100
<i>foramen ethmoideum accessory anterior</i>	Синичено	7,1	17,9	1,8	67,9	5,3				100
	Нивки	12	12		76					100
	Савский Бор	9,1	12,7		76,4	1,8				100
<i>foramen ethmoideum</i>	Синичено	21,4	30,4		41,1	7,1				100
	Нивки	24	20		36	8	4	4	4	100
	Савский Бор	41,8	21,8	1,8	23,6	7,2	3,8			100
<i>foramen ethmoideum accessory posterior</i>	Синичено	1,8	5,4		89,3	3,5				100
	Нивки	4			96					100
	Савский Бор	7,2			89,1	3,7				100

Для остальных признаков оно не превышало 10% (табл. 4), что свидетельствует об относительной стабильности комбинаций соотношений в выборках из различных местообитаний, расположенных в пределах небольшой территории.

Разнородность местообитаний, погодно-климатические условия и степень флуктуирующей асимметрии

Вопрос о влиянии неоднородной среды обитания на величину показателя флуктуирующей асимметрии поднимался различными исследователями неоднократно. Так, изменчивость степени асимметрии в зависимости от условий обитания животных была показана на насекомых [34], пресноводных рыбах [35], различных видах ящериц [13, 33].

Полученные данные указывали на возрастание флуктуирующей асимметрии при неоптимальных условиях развития организмов, что и вызывало увеличение показателя асимметрии в рассмотренных выборках. На основе этого делается вывод [13], что возрастание асимметрии характерно для популяций, обитающих в неоптимальных для вида местообитаниях, в частности на границе ареала, в необычных местообитаниях, либо в условиях загрязнения окружающей среды.

Одним из важнейших факторов воздействия на уровень флуктуирующей асимметрии в природных популяциях принято считать средовые воздействия [13], основная роль среди которых отводится различным стрессирующим факторам, как правило, связанным с погодно-климатическими условиями и антропогенным прессом, под воздей-

ствием которых происходит развитие животных. Ряд работ, проведенных на лабораторных грызунах [29, 30, 31] продемонстрировал зависимость уровня флуктуирующей асимметрии на экспериментальных животных от таких факторов как тепло и холод.

Еще ранее было высказано предположение [37, 38], что уровень флуктуирующей асимметрии в схожих природных условиях не должен иметь существенных различий, поскольку гомеостаз развития поддерживается здесь на максимальном уровне, а все обнаруженные отклонения можно охарактеризовать как «шум развития». В наших исследованиях подобное утверждение могло получить подтверждение только в том случае, если отклонения в уровне флуктуирующей асимметрии для различных стационарных площадей и в различные сезоны колебались друг относительно друга в небольших пределах.

Чтобы рассмотреть степень изменчивости асимметрии выбранных краниологических признаков у рыжей полевки (рис. 1) и обыкновенной бурозубки (рис. 2) в зависимости от условий обитания, нами были взяты несколько выборок черепов этих животных с территории Березинского заповедника.

Просматривались черепа рыжей полевки из сборов 1996 и 2003 годов на стационарах «Синичено» (n=84 и n=36 соответственно) и «Нивки» (n=13 и n=28 соответственно), а также черепа обыкновенной бурозубки из сборов на стационарах «Нивки» (n=12), «Савский Бор» (n=23) и «Синичено» (n=46) за 1998 год, «Нивки» (n=10) и «Савский Бор» (n=26) за 1999 год.

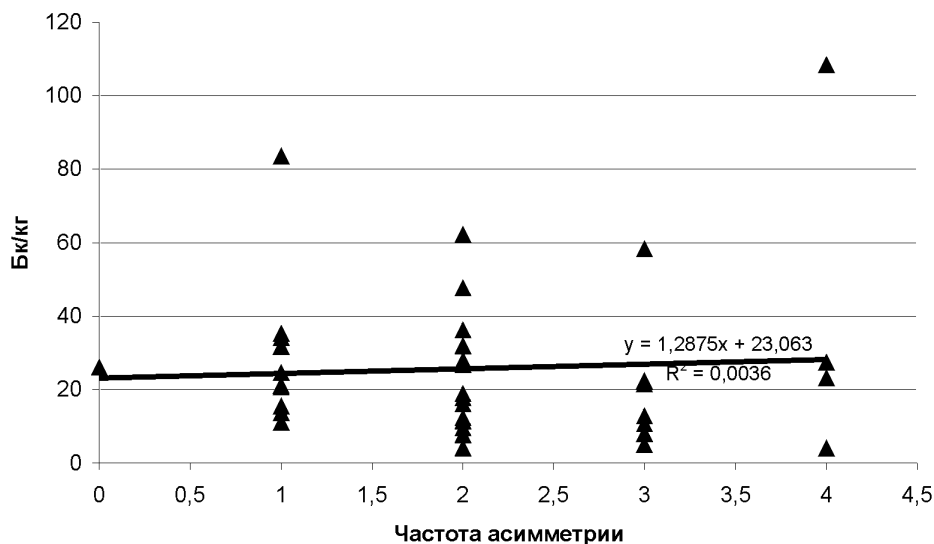


Рис. 3. Тренд зависимости частоты проявления асимметричных признаков (по 13 показателям) от концентрации изотопов цезия в организме рыжей полевки на стационаре «Синичено» (Березинский заповедник) (n=37).

Fig. 3. Dependence of asymmetric features frequency (according to 13 indices) from the level of concentration of cesium isotopes in the body of Bank Vole at the “Sinicheno” permanent plot (Berezinsky Biosphere Reserve) (n=37).

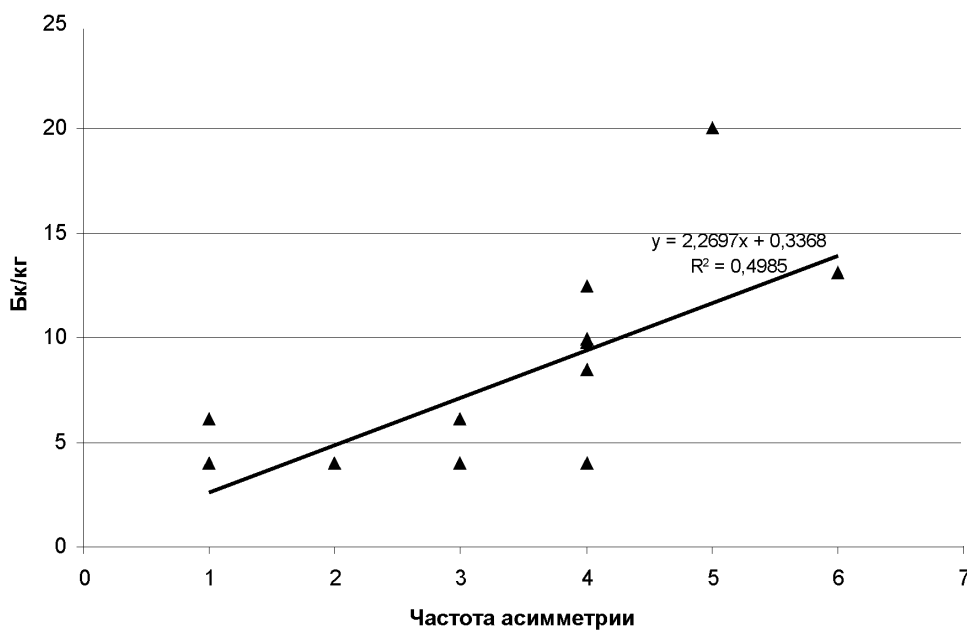


Рис. 4. Тренд зависимости частоты проявления асимметричных признаков (по 13 показателям) от концентрации изотопов цезия в организме рыжей полевки на стационаре в Прилуцком заказнике (n = 15).

Fig. 4. Dependence of asymmetric features frequency (according to 13 indices) from the level of concentration of cesium isotopes in the body of Bank Vole at the permanent plot in Priluksky reserve (n=15).

Все животные в выборках отловлены во второй половине репродуктивного периода и сразу же по его окончании (август – октябрь).

Рыжая полевка – наиболее массовый вид мышевидных грызунов для большинства лесных биотопов Березинского заповедника. Как на стационаре «Синичено», так и на стационаре «Нивки» этот вид сталкивается в своем распространении с существенными ограничениями. В первом случае – это пойма Березины, к которой примыкает исследованная дубрава. Во втором – болотный массив, окружающий территорию стационара и становящийся непроницаемым для рыжей полевки в период подтопления в годы сильного увлажнения. Кормовые и защитные условия сходны для обеих стационарных площадей. Степень антропогенной нагрузки на данные территории минимальна.

В 1996 году осенью численность вида составляла для стационара «Синичено» 66,8 особей на га, а для стационара «Нивки» – 47,3 особей на га. После пика численности 1995 года в осеннем сезоне 1996 года численность вида находилась в начальной фазе своего снижения. Депрессия численности была достигнута в 1997 г. (19,7 особей на га для ст. «Нивки» и 48,7 особей на га – для ст. «Синичено»). Для обоих стационаров характерна синхронная динамика численности ($r = 0,848$, по данным 12-летнего временного ряда). Среднее число асимметричных признаков, приходящихся на одну особь (всего взято 13 признаков) для стационара «Синичено» составило 2,33, а для стационара «Нивки» – 2,38.

В 2003 году осенняя численность рыжей полевки на стационарах составляла: 65 особей на га для стационара «Синичено» и 11 особей на га для стационара «Нивки». В предыдущем, 2002 году, для популяций рыжей полевки, обитающих в Березинском заповеднике, была отмечена депрессия, при которой численность животных для «Синичено» не превышала 28 особей на га, а для «Нивок» – 9 особей на га. Таким образом, в 2003 году отмечался незначительный подъем численности, а популяции рыжей полевки находились на начальной фазе количественного роста. Среднее число асимметричных признаков, приходящихся на одну особь (13 признаков) составляло для «Синичено» 2,56, а для «Нивок» – 2,74.

Как видим, существенных различий между уровнем флуктуирующей асимметрии у микропопуляций рыжей полевки из двух исследованных стационаров ни в 1996, ни в 2003 году не отмечалось. По-видимому, для животных, обитающих на этих территориях, разнородность местообитаний в рассмотренных случаях значения не имела. В целом же вопрос о влиянии разнородности местообитаний на степень флуктуирующей асимметрии у мелких млекопитающих требует дальнейшего рассмотрения на большем количестве конкретных примеров. Для получения подобного материала требуется проведение многолетних временных исследований по динамике численности вида на территориях, различных по своей структуре. Для Беларуси подобные исследования и раньше носили единичный характер, а в последнее десятилетие за редкими исключениями и вовсе были пре-

кращены. Проблема усложняется тем, что наряду с данными по динамике численности необходимо наличие репрезентативных выборок коллекционного материала, который по нашей стране в государственных и частных коллекциях присутствует единично.

Вопрос о влиянии разнородности местообитаний на степень флуктуирующей асимметрии у обыкновенной бурозубки до сих пор остается открытым. В доступных нам источниках мы не смогли обнаружить ссылок на данную тему. Из рассмотренного нами коллекционного материала только наши сборы за 1998 и 1999 годы на территории Березинского заповедника позволяют получить некоторое представление об изменчивости этих показателей в зависимости от такого, на какой фазе динамики численности находится вид. Однако малая величина выборок по ряду рассмотренных стационаров не позволяет говорить о достоверном различии полученных данных.

Для 1998 и 1999 годов осенняя численность обыкновенной бурозубки на стационарных площадях заповедника характеризуется высоким уровнем. Уловистость этого вида на стационаре «Синичено» составила 21 и 11 особей соответственно, на стационаре «Савский Бор» – 10 и 7 особей, на стационаре «Нивки» – 18 и 25 особей. Предшествующий 1997 год, наоборот, характеризуется низким уровнем численности. Вид был отмечен только на стационаре «Синичено» (3 особи). Низкой была численность обыкновенной бурозубки и в 2000 году. На стационаре «Синичено» осенняя уловистость составила всего 1 особь, для стационара «Нивки» – 9 особей, а на стационаре «Савский Бор» этот вид и вовсе не был отмечен.

Таким образом, и в 1998 и в 1999 годах исследованные микропопуляции вида находились на высших фазах роста численности. Однако, если в 1998 году их состояние на стационарах «Синичено» и «Савский Бор» можно охарактеризовать как предпиковое или пиковое, а в 1999 году – как начальную фазу снижения численности, то для стационара «Нивки» характерным являлось годовое запаздывание этих показателей. Динамика численности обитающей здесь микропопуляции обыкновенной бурозубки достигла своего пика на год позже, чем микропопуляций на двух других стационарных площадях.

Соответственно, уровень флуктуирующей асимметрии в 1998 году был выше для выборок из стационара «Нивки» (1,08; $n=12$), чем стационара «Савский Бор» (0,75; $n=23$), между которыми существует достоверная корреляция в изменении динамики численности обыкновенной бурозубки ($r=0,70$). В то же время, при достижении видом своего пикового состояния численности на стационаре «Нивки» в 1999 году, уровень флуктуирующей асимметрии здесь снизился (0,7; $n=10$), а на стационаре «Савский Бор», где к этому времени отмечалась начальная фаза спада численности,

этот показатель возрос (1,19; $n=26$). Для стационара «Синичено» показатель уровня флуктуирующей асимметрии равнялся 1,13 ($n=46$), что близко к показателю для стационара «Нивки». Однако, в отличие от последнего, микропопуляция, обитавшая на стационаре «Синичено», уже находилась на пике своей численности.

Данные многолетних исследований [18], проводившиеся на территории Березинского заповедника, свидетельствуют, что динамика численности обыкновенной бурозубки в его лесных экосистемах напрямую связана с величиной осадков в весенне-летний период предшествующего года и весной текущего года. 1997 и 1998 годы были схожи по своему температурному режиму и режиму увлажнения. Так, гидротермический коэффициент (ГТК), характеризующий отношение количества осадков и суммы температур за определенный временной отрезок, для весенних и летних месяцев этих лет находился в пределах 0,08 – 0,19. Это указывает на высокую степень увлажнения на протяжении всего репродуктивного периода, что положительно влияло на состояние кормовой базы обыкновенной бурозубки в следующем году. Основу питания этого вида составляют почвенные и наземные беспозвоночные животные, биомасса которых возрастает после лет с высоким количеством годовых осадков. Сумма осадков лета составляла в 1997 году 294,3 мм, а в 1998 году – 445,1 мм. Общегодовые показатели для этих лет составляли соответственно 787,4 мм и 980,4 мм.

Для обоих лет все эти показатели значительно превышали среднегодовую норму. При схожести ключевых признаков для обыкновенной бурозубки, метеоусловий для рассмотренных нами лет, различия уровня флуктуирующей асимметрии в одном и том же местообитании при минимальном воздействии антропогенных факторов, должны различаться незначительно. Полученные нами данные для стационара «Нивки» (1,08 в 1998 г. ($P=0,05$ и $t=0,07$)) и 0,7 в 1999 г. ($P=0,05$ и $t=0,34$)) и стационара «Синичено» (0,75 в 1998 г. ($P=0,05$ и $t=0,33$)) и 1,19 в 1999 г. ($P=0,05$ и $t=0,06$)) свидетельствуют в пользу этого утверждения.

Рыжая полевка – вид с широким кормовым диапазоном. В зимне-весенний период в ее рационе преобладают семена древесных пород и травянистых растений. С наступлением растительной вегетации животные переходят на зеленые корма. Нами отмечено [17, 18], что динамика численности этого вида напрямую связана с количеством осадков в бесснежный весенний период и в начальный период лета, и с температурным режимом начала растительной вегетации. Прямая связь этих явлений имеет закономерное объяснение – чем ниже показатель ГТК, тем лучше для растительной вегетации является летний сезон, а следовательно, тем более успешным в кормовом отношении для рыжей полевки является репродуктивный период.

Нами рассмотрено изменение степени флуктуирующей симметрии черепных отверстий в осенних выборках рыжей полевки, сделанных на стационаре «Нивки» в 1993, 1996 и 1997 годах. В 1993 году численность животных на этом стационаре составляла 70 особей на га, а вид достиг в своей динамике пикового состояния. В 1996 году рыжая полевка находилась в фазе снижения численности (28 особей на га) после наблюдавшегося в 1995 году пика. В 1997 году для динамики численности этого вида отмечено состояние депрессии (14 особей на га).

В целом по степени весенне-летнего увлажнения, температурным показателям периода растительной вегетации все три года были схожи. Так, сумма среднесуточных температур весеннего периода составила в 1993 г. – 1957,2, в 1996 г. – 2108,0, а в 1997 г. – 1995,0; ГТК апреля – августа соответственно 0,19, 0,22 и 0,16; сумма эффективных осадков весны – 72,9 мм, 104,7 мм и 123,0 мм, а сумма осадков за апрель-август – 338,3 мм, 310,5 мм и 403,4 мм.

Существенные различия отмечались лишь для зимнего периода. Так, сумма отрицательных среднесуточных температур зимы в 1993 году была равна 318,1, в 1996 году – 842,2, а в 1997 году – 499,3. Между тем, степень флуктуирующей асимметрии была наименьшей для осенней выборки 1993 г. (1,68 при $P=0,05$ и $t=0,333$). Для выборки 1996 года этот показатель был равен 2,38 ($P=0,05$ и $t=0,011$), а для выборки 1997 г. – 2,09 ($P=0,05$ и $t=0,006$).

В целом различия в степени флуктуирующей асимметрии в рассмотренных нами случаях находились либо в пределах стандартного отклонения, либо лишь незначительно превышали его.

Связь между уровнем флуктуирующей асимметрии у рыжей полевки и степенью радиационного загрязнения местности

Нами уже упоминалось, что проявление асимметрии двустороннесимметричных признаков может происходить двумя путями: либо в результате нормального развития в процессе роста организма при наличии в онтогенезе направленной асимметрии, либо под воздействием средовых факторов биотического (рассматривались нами выше) и абиотического происхождения.

Из абиотических факторов радиационное загрязнение является одним самых мощных, под воздействием которого отмечается рост уровня флуктуирующей асимметрии в природных популяциях животных [5, 6, 14, 15].

Располагая данными по состоянию радиационной и техногенной обстановки на исследованных территориях и оценив воздействие на обитающие здесь популяции рыжей полевки других средовых факторов, мы смогли сделать заключение об изменчивости уровня флуктуирующей

асимметрии в зависимости от мощности действующих здесь абиотических факторов.

С 1986 по 1996 год мощность экспозиционной дозы гамма-излучения на стационарах в Бабчине и Прилуках превышала фоновые и снизилась с 17 000 до 163 мкР/час и с 25 до 12 мкР/час соответственно, для Березинского заповедника все время оставалась на уровне 10–12 мкР/час для стационара «Синичено» [22] и 3–4 мкР/час для стационара «Нивки» (Натаров, неопубликованные данные). В последующие годы этот показатель оставался на одном и том же уровне.

Н. И. Рябоконт [22] в работе по генетическому мониторингу рыжей полевки, осуществленной в 1990-х годах на территории тех же стационаров, где проводились и наши исследования, показала, что животные из хронически облучаемых популяций на протяжении 1986–1996 гг. имели повышенные частоты различных типов цитогенетических повреждений в соматических и половых клетках, а также увеличенную эмбриональную смертность.

Основной вклад в общую поглощенную дозу у мелких млекопитающих на загрязненных радиацией территориях вносит внешнее облучение, а также внутреннее облучение от инкорпорированных изотопов цезия (Cs^{134} и Cs^{137}). Радиационная нагрузка на обитавшие на стационаре в Бабчине популяции рыжей полевки была наибольшей в год аварии и значительно снизилась к середине 90-х годов [8, 9], в то время как на стационарах в Березинском заповеднике и в Прилуцком заказнике ее показатели изменялись незначительно.

В выборке из 15 рыжих полевок с территории Прилуцкого заказника минимальная концентрация радионуклидов ($Cs^{134} + Cs^{137}$) в органах и тканях животных составляла 4,0 Бк/кг, максимальная – 20 Бк/кг. При этом средний показатель равнялся 7,6 Бк/кг. Для стационара Синичено (Березинский заповедник) в выборке из 37 животных минимальный уровень был равен 4,0 Бк/кг, максимальный – 108 Бк/кг, а ее средний показатель равнялся 25,7 Бк/кг. Для Бабчина максимальная концентрация радионуклидов достигала 1913,4 Бк/кг.

При этом показатель асимметрии (средняя частота асимметричного проявления на признак; в нашем случае – по 13 признакам) для Прилук находился в пределах 0,08–0,48, для Синичено – 0–0,32, а для Бабчина – 0,16–0,56.

Как видно из трендов, приведенных на рисунках 3 и 4, частота проявления асимметричных признаков находится в линейной зависимости от уровня концентрации изотопов цезия в организме животных. Для выборок рыжей полевки, населявших территорию стационарных площадей, характерным являлось возрастание числа асимметричных признаков при росте концентрации инкорпорированных радионуклидов.

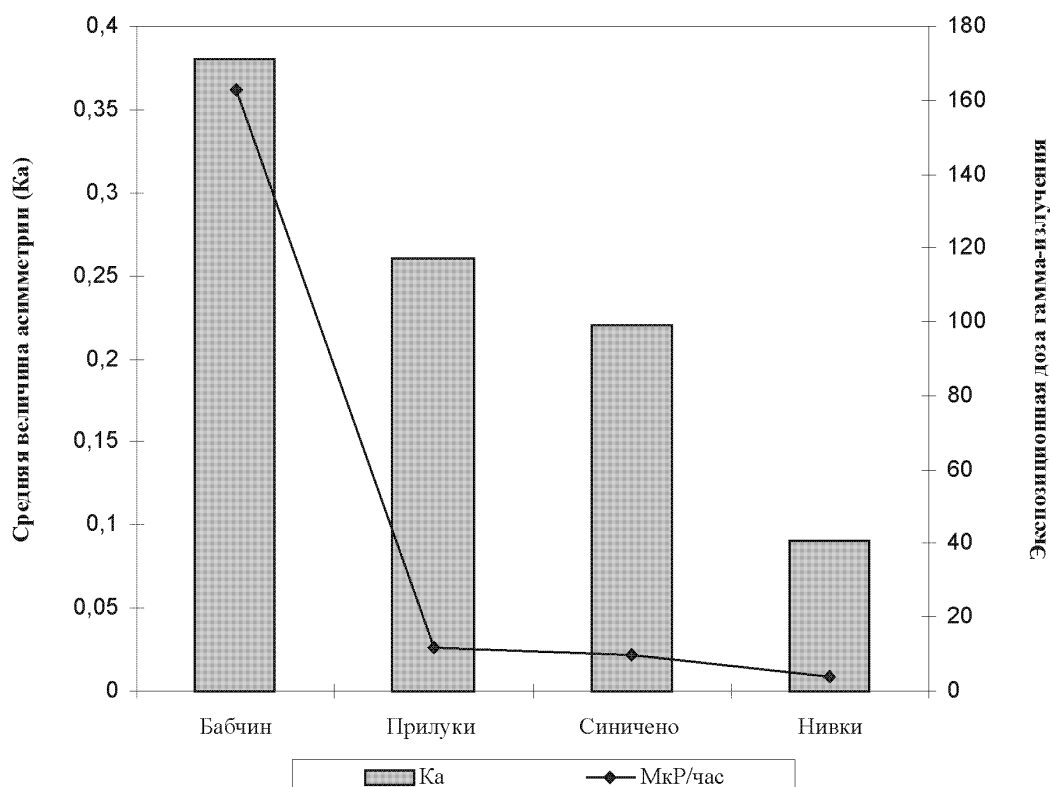


Рис. 5. Связь между средней величиной асимметрии на признак и экспозиционной дозой гамма-излучения для стационарных площадей в Бабчине, Прилуцком заказнике и Березинском заповеднике («Синичено» и «Нивки»).

Fig. 5. Connection between mean asymmetry per feature and gamma radiation exposure rate for permanent plots in Babchin, Priluksky reserve and Berezinsky reserve (“Sinicheno” and “Nivky”).

Средняя величина асимметрии на признак представляет собой среднюю величину, рассчитанную для ряда различных нескоррелированных между собой признаков. С ее помощью можно сравнивать как внутривидовые группировки животных, так и различные популяции одного вида [1]. Характеризуя уровень гомеостаза развития, средняя величина асимметрии позволяет исследователю оценить как общее состояние отдельного организма, так и дать оценку состояния популяционной выборки.

В нашем случае средняя величина асимметрии (K_a) для выборки рыжей полевки из стационара в Бабчине равна 0,38, из Прилуцкого заказника – 0,26, стационара «Синичено» – 0,22, стационара «Нивки» – 0,09 (рис. 5). Прослеживается прямая связь между экспозиционной дозой излучения и средней величиной асимметрии на признак.

Существенные расхождения, обнаруженные в средней величине асимметрии для двух стационарных площадей с территории Березинского заповедника, можно объяснить как различиями условий обитания двух исследованных группировок рыжей полевки, так и различиями в мощности экспозиционной дозы гамма-излучения. Для «Синичено» она колебалась в пределах 10–12 МкР/час, в то время как для «Нивок» ее показатель составлял всего 3–4 МкР/час.

Имелись различия и в содержании тяжелых металлов в почвах этих стационарных площадей. Так, для «Нивок» уровень свинца составлял 6,0 мг/кг, для «Синичено» – 18,0 мг/кг, меди – соответственно 7,5 мг/кг и 29,0 мг/кг, цинка – по 44,0 мг/кг на обеих территориях, никеля – 6,0 мг/кг и 12,0 мг/кг, кобальта – 0,007 мг/кг только для «Нивок» [20].

А. С. Баранов с коллегами [1] предложили ввести 5-бальную шкалу оценки стабильности развития, по которой значения частоты асимметричного проявления на признак до 0,35 оцениваются как единица, от 0,35 до 0,40 – как «2».

Используя данную шкалу для наших результатов, видим, что микропопуляция рыжей полевки, обитающая на территории стационара в окрестностях Бабчина подвержена стрессовому воздействию, что выражается в высоком уровне флуктуирующей асимметрии черепных признаков в исследованной нами выборке.

Это подтверждается и данными Н. И. Рябко-конь [22], указывающими на высокий уровень структурных и геномных мутаций в клетках костного мозга рыжих полевок, обитающих на данной территории. Количество структурных мутаций для выборок 1996 года составляло 2,47 на 100 клеток, а геномных мутаций – 1,41% [22].

Выводы

1. Неметрические черепные и нижнечелюстные признаки у рыжей полевки и обыкновенной бурозубки имеют различную изменчивость числа определяющих каждый признак отверстий. Наиболее типичной для симметричных соотношений является комбинация, когда с обеих сторон черепа имеется по одному отверстию. Для асимметричных соотношений наиболее часты соотношения 1–0 и 2–1. Для рыжей полевки характерен более высокий уровень изменчивости у нижнечелюстных (по сравнению с черепными) отверстий.

2. Для изменчивости уровня флуктуирующей асимметрии под влиянием биотических факторов в исследованных популяциях рыжей полевки и обыкновенной бурозубки более существенным

было воздействие погодно-климатических факторов, чем неоднородность местообитаний. В целом амплитуда изменчивости под воздействием биотических факторов была значительно уже, чем под воздействием факторов абиотического происхождения.

3. Обнаружена прямая связь частоты проявления асимметричных признаков с уровнем концентрации изотопов цезия в организме животных и с мощностью экспозиционной дозы гамма-излучения. Высокий показатель средней величины асимметрии на признак (0,38) для стационара из окрестностей Бабчина свидетельствует о высоком уровне стрессового воздействия на обитающую здесь популяцию рыжей полевки.

Благодарности. Работа осуществлялась в рамках проекта Б01–198 Белорусского республиканского Фонда фундаментальных исследований. Автор выражает признательность докт. биол. наук Гончаровой Р. И., канд. биол. наук Рябоконе Н. И. и канд. сельхоз. наук Натарову В. М. за предоставленный первичный коллекционный материал, данные по радиационной нагрузке на территории стационарных площадей и по содержанию тяжелых металлов в почвах Березинского заповедника.

1. Баранов А. С., Борисов В. И., Валецкий А. В., Захаров В. М. Мониторинг состояния популяций млекопитающих по геоэкологии развития. Репринт. – М., 1995. – 10 с.
2. Васильева И. А., Васильев А. Г., Любашевский Н. М., Чибиряк М. В., Захарова Е. Ю., Тарасов О. В. Феногенетический анализ популяций малой лесной мыши (*Apodemus uralensis* Pall.) в зоне влияния Восточно-Уральского радиоактивного следа // Экология. – 2003. – № 6. – С. 445–453.
3. Васильев А. Г. Фенетический анализ биоразнообразия на популяционном уровне: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. – Екатеринбург, 1996. – 47 с.
4. Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Эволюционно-экологический анализ устойчивости популяционной структуры вида (хроно-географический подход). – Екатеринбург, 2000. – 131 с.
5. Васильев А. Г., Васильева И. А., Большаков В. Н. Фенетический анализ популяций красной полевки (*Clethrionomys rutilus* Pall.) в зоне Восточноуральского радиоактивного следа // Экология. – 1996. – № 2. – С. 117–124.
6. 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.
7. Гилева Э. А., Нохрин Д. Ю. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у восточноевропейской полевки из зоны радиационного неблагополучия. // Экология. – 2001. – № 1. – С. 44–49.
8. Гончарова Р. И., Рябоконе Н. И. Биологические эффекты в природных популяциях мелких грызунов на радиационно-загрязненных территориях. Описание стационаров. Динамика концентраций г-излучающих радионуклидов в популяциях двух видов мелких млекопитающих. // Радиационная биология. Радиоэкология. – 1998 (а). – Том 38, вып. 5. – С. 737–745.
9. Гончарова Р. И., Рябоконе Н. И. Биологические эффекты в природных популяциях мелких грызунов на радиационно-загрязненных территориях. Динамика частоты aberrаций хромосом в ряду поколений европейской рыжей лесной полевки. // Радиационная биология. Радиоэкология. – 1998 (б). – Том 38, вып. 5. – С. 746–753.
10. Долгов В. А. Бурозубки Старого Света. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. – 221 с.
11. Европейская рыжая полевка (Под ред. Н. В. Башениной). – М.: Наука, 1981. – 352 с.
12. Животовский Л. А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
13. Захаров В. М. Асимметрия животных. – М.: Наука, 1987. – 216 с.
14. Ильенко А. И. Концентрирование животными радионуклидов и их влияние на популяцию. – М.: Наука, 1974. – 168 с.
15. Ильенко А. И., Крапивко Т. П. Результат радиозоологического мониторинга популяции рыжей полевки после Чернобыльской аварии // Зоол. журн. – 1998. – Том 77, № 1. – С. 108–116.
16. Кадацкий В. Б., Васильева Л. И., Тановицкая Н. И., Липская Т. И. Формы тяжелых металлов в почвах городов с разным промышленным потенциалом // Природные ресурсы. – 1999. – № 2. – С. 73–82.
17. Каутальян А. П. Одиннадцатилетняя (1992–2002 гг.) динамика численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) и желтогорлой мыши (*Apodemus flavicollis*) в лесных экосистемах Березинского заповедника: цикличность или ацикличность? // Леса Евразии в III тысячелетии. Восток-запад. – М., 2002. – С. 173–175.
18. Каутальян А. П. Использование метеоданных для прогнозирования осенней численности рыжей полевки (*Clethrionomys glareolus*) и уловистости обыкновенной бурозубки (*Sorex araneus*) в лесных экосистемах Березинского заповедника. // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Серия «Биология, химия», 2004. – Том 17 (56). – № 2. – С. 50–57.
19. Котляров О. Н. Морфологические признаки черепа, используемые в фенетике популяций грызунов. – Киев, 1985. – 19 с. – (Препринт).
20. Натаров В. М. Мониторинг загрязненных эдафтопов лесных экосистем Березинского заповедника тяжелыми металлами // Леса Европейского региона – устойчивое управление и развитие. – Мн., 2002. – Ч. 2. – С. 86–89.
21. Пермитин Д. В., Сергеев В. Е. Каталог фенов черепа бурозубок (род *Sorex*) Западной Сибири. – Кемерово: Изд-во Кемеровск. гос. ун-та, 1993. – 14 с.
22. Рябоконе Н. И. Генетический мониторинг мышевидных грызунов из загрязненных радионуклидами районов Беларуси: Автореферат дис. ... канд. биол. наук. – Мн., 1999. – 24 с.
23. Яблоков А. В. Популяционная биология. – М.: Высшая школа, 1987. – 303 с.

24. Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций: новый подход к изучению природных популяций. – М.: Изд-во «Высшая школа», 1985. – 159 с.
25. Berry R. J., Searle A. G. Epigenetic polymorphism of the rodent skeleton // Proc. Zool. Soc. Lond. – 1963. – V. 140. – P. 557–615.
26. Hartman S. E. Geographic variation analysis of *Dipodomys ordii* using nonmetric cranial traits // J. Mammal. – 1980. – V. 61. – P. 436–448.
27. Palmer A. R. Fluctuating asymmetry analyses: a primer // Developmental instability: its origins and evolutionary implications. – Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 1994. – P. 335–364.
28. Parsons P. A. Fluctuating asymmetry: a biological monitor of environmental and genetic stress // Heredity. – 1992. – V. 68, № 3. – P. 361–364.
29. Siegal M. I., Doyle W. J. The effect of cold stress on fluctuating asymmetry in the dentition of the mouse // Heredity. – 1975. – Vol. 193, № 3. – P. 385–389.
30. Siegal M. I., Doyle W. J. Stress and fluctuating limb asymmetry in various species of rodents // Growth. – 1975(a). – Vol. 39, № 3. – P. 363–369.
31. Siegal 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.
32. Sikorski M. D., Bernshtein A. D. Geographical and intra-population divergence in *Clethrionomys glareolus* // Acta Theriol. – 1984. – V. 29, № 17. – P. 219–230.
33. Soule M. E. Phenetics of natural populations. II: Asymmetry and evolution in a lizard // Amer. Natur. – 1967. – Vol. 101, № 918. – P. 141–160.
34. Soule M. E., Baker B. Phenetics of natural populations. IV: The population asymmetry parameter in the butterfly *Coenonympha tullia* // Heredity. – 1968. – Vol. 23, Pt. 4. – P. 611–614.
35. Vrijenhoek R. C., Lerman S. Heterozygosity and developmental stability under sexual breeding system // Evolution. – 1982. – Vol. 36, № 4. – P. 348–360.
36. Biotest. A new integrated biological approach for assessing the condition of natural environments // Edited by V. M. Zakharov, G. M. Clarke. – M., 1993. – 60 p.
37. Waddington C. H. The strategy of the genes. – L., 1957. – 262 p.
38. Waddington C. H., Graber H., Woolf B. Iso-allels and response to selection // J. Genet. – 1957. – V. 55. – P. 246–250.

Отримано: 31 січня 2004 р.

Прийнято до друку: 24 квітня 2005 р.