

**«БЕЛГОРОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАЦИОНАЛЬНЫЙ  
ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»**

**(НИУ «БелГУ»)**

**ИНСТИТУТ ИНЖЕНЕРНЫХ ТЕХНОЛОГИЙ И ЕСТЕСТВЕННЫХ НАУК**

**Кафедра экологии, физиологии и биологической эволюции**

**Сравнительная характеристика краниометрических показателей  
представителей семейства мышевидных грызунов интактных и  
антропогенно измененных ландшафтов Белгородского района**

**Выпускная квалификационная работа бакалавра**

очной формы обучения 4 курса группы 07001214

направление подготовки 06.03.01 Биология

Пивнева Александра Андреевича

Научный руководитель

кандидат биологических наук, доцент

Горбачева А.А.

БЕЛГОРОД 2016

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение.....	3
Глава 1. Обзор литературы.....	6
1.1. Мелкие млекопитающие как представители биоиндикации.....	6
1.2. Строение кости.....	16
1.3. Краниология.....	18
1.4. Виды фенотипической изменчивости.....	20
1.5. Принципы отбора критериев оценки состояния среды в системе экологического мониторинга.....	25
1.6. Мышевидные грызуны как тест-объекты биоиндикации.....	28
Глава 2. Материал и методы исследования.....	34
Глава 3. Полученные результаты и их обсуждение.....	40
3.1. Флуктуирующая асимметрия нижней челюсти у рыжей полёвки..	43
Выводы.....	45
Список использованной литературы.....	46
Приложение.....	52

## ВВЕДЕНИЕ

Рост численности населения и развитие техносферы существенно расширили область взаимодействия человека и природы. Потребительское отношение к природе поставило все человечество в еще большую зависимость от состояния окружающей среды. Для того чтобы выживать и развиваться, необходимо изучение нашей планеты как целостной системы, и формирование банка данных о процессах и элементах природной среды и общества в широком спектре их взаимодействия. Проведение анализа, оценки и прогнозирования динамики, явлений и процессов, происходящих в окружающем мире, дает возможность принятия экологически-грамотных решений в сфере взаимодействия природы и общества.

В последнее время биологическая наука начинает занимать важное место в системе представлений о мониторинге состояния окружающей среды (Бурдин, 1985). Многие разделы биологии, и в первую очередь - экология и физиология, используются для разработки теоретических и практических основ наблюдения за состоянием биологических компонентов окружающей среды. Все возможные усилия представителей разных биологических специальностей направлены на разработку организационных, пространственных и временных связей главных подсистем структуры биологического мониторинга как части единой информационно-оперативной службы управления качеством окружающей среды.

В нынешней практике экологических наблюдений чрезвычайно редко встречаются случаи влияния на окружающую среду только одного действующего фактора. При этом хорошо известно, что различные воздействия могут взаимно ослаблять действие друг друга, или в разной степени обезвреживаться средой в процессе самоочищения, или создавать новые, вторичные, факторы воздействия, а также усиливать воздействие друг друга на живые объекты (это так называемый синэргетный эффект).

Следовательно, для объективного заключения о качестве окружающей среды, необходима интегральная характеристика ее состояния. Такую характеристику могут дать определенные объекты мониторинга.

На экологическую обстановку очень быстро реагируют живые организмы, так как именно они несут наибольшее количество информации об окружающей их среде обитания, и отклик у них формируется в ответ на весь комплекс присутствующих воздействий, а не на каждое в отдельности.

Реакция живого организма позволяет оценить антропогенное воздействие на среду обитания в показателях, имеющих биологический смысл (Захаров, Крысанов, 1996). Видами-биоиндикаторами называют виды по наличию, состоянию или поведению которых судят об изменениях в окружающей среде или ее характерных особенностях (Бурдин, 1985).

Одним из перспективных подходов для интегральной биоиндикационной характеристики качества среды является оценка состояния живых организмов по стабильности развития (гомеостазу развития). Снижение эффективности данных механизмов приводит к появлению незначительных, ненаправленных отклонений от нормального строения различных морфологических признаков, обусловленных нарушениями развития. Оценить такие изменения можно на основании анализа уровня флуктуирующей асимметрии (Астауров, 1978; Захаров, 1987; Струнников, 1991; Захаров, 2001).

**Актуальность.** Отмечается, что популяции одних и тех же видов, обитающие в урбанизированных и естественно-природных экосистемах, имеют различия по многим параметрам. Именно поэтому реакция живого организма позволяет оценить антропогенное воздействие на окружающую среду обитания в показателях, имеющих огромный биологический смысл, которые в последствии помогают решить проблемы, связанные с окружающей средой.

Цель работы – дать сравнительную характеристику краниометрических показателей некоторых представителей семейства мышевидных грызунов интактных и антропогенно измененных ландшафтов Белгородского района.

Для достижения поставленной цели были сформулированы следующие задачи:

1. Изучить краниологические признаки на популяции фоновых видов мышевидных грызунов;
2. Определить наиболее характерные признаки, подвергнувшиеся изменениям;
3. Оценить влияние антропогенных факторов на популяции мышевидных грызунов.

## 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

### 1.1. Мелкие млекопитающие как представители биоиндикации

Интенсивная урбанизация приводит к расчленению окружающей среды на участки, с различными экологическими параметрами. Рядом с большими промышленными центрами атмосфера загрязняется большим количеством выбросов транспорта и предприятий. Преобладание ветров определенной направленности приводит к неравномерному распределению по территории загрязняющих веществ, выпадающих с пылью и осадками, увеличивая разнообразие воздействия на природу. В выявлении антропогенного загрязнения среды помимо химико-аналитических методов особое внимание уделяется и приемам, основанным на оценке состояния отдельных особей фоновых видов животных, так как живые организмы способны воспринимать более низкие концентрации вещества, чем любые датчики.

В связи с этим при оценке любого воздействия на качество среды ключевым моментом является реакция на него различных видов живых существ. Параметры, отличающиеся в популяциях разных антропогенно измененных условиях среды, характеризуют структуру организации самой популяций и различные внутривидовые процессы, происходящие в ней (Andrzejewski et al., 1978).

Показателями степени благополучия существования вида в природной среде являются обилие и пространственная структура населения. Эти показатели отражают, с одной стороны, степень сбалансированности процессов рождаемости, смертности, миграции в популяциях, с другой стороны - пригодность местообитания для данного вида животных (Коли, 1979).

Такие процессы, как размножение и смертность являются основным отражением структуры популяций. В условиях техногенной нагрузки возможно как прямое, так и косвенное воздействие на структуру вида.

Поэтому любое воздействие негативных факторов антропогенной природы на демографические процессы в популяциях приводит к существенным изменениям демографической структуры всего вида (Кубанцев, 1984; Катаев 1987). В работах Дьяконова и Кубанцева (1976) показано, что при воздействии родентицида (собирательное название химических веществ, применяемых для борьбы с грызунами) уменьшается доля беременных самок и, одновременно, учащается резорбция эмбрионов. Этими же исследователями доказано, что действие некоторых токсикантов может вызвать изменение соотношения полов в популяции в пользу самок до 58-67%.

Различные типы загрязнения могут влиять на количество видов в данном сообществе, а также на параметры, отражающие доленое участие и обилие видов разных экологических групп в сообществе млекопитающих (Лукьянова и др., 1994).

Под действием антропогенных факторов популяционная динамика численности приобретает разорванный характер, присущий нестабильным временным поселениям млекопитающих в субоптимальных местообитаниях. Численность в таких условиях поддерживается на низком уровне за счет регулярной иммиграции животных из донорных поселений. В условиях умеренных широт техногенная нагрузка средней интенсивности приводит к возрастанию временной амплитуды популяционной динамики; при локальных же загрязнениях среды на небольших участках, тип динамики численности мелких млекопитающих, как правило, не меняется, а амплитуда динамики вследствие снижения верхнего предела экологической емкости среды приобретает более «сглаженный» характер (Гашев, 1991).

Система современной биологической оценки качества среды, по мнению некоторых авторов (Баранов и др., 2000), должна соответствовать определенным требованиям. К ним относятся:

- возможность оценки степени отклонения от оптимума;

- общий характер используемых параметров, отражающих наиболее важные черты функционирования биосистем;
- высокая чувствительность, позволяющая выявлять начальные (еще обратимые) изменения в состоянии живых существ в ответ на отклонения параметров среды;
- универсальность, позволяющая выявлять последствия воздействия на разные виды животных в разных регионах и типах экосистем;
- возможность оценки ситуации в природе;
- пригодность для широкого использования.

В 1993 В.М. Захаровым и Д.М. Кларком была предложена методика оценки качества среды, для чего использовались показатели состояния организмов разных видов, населяющих определенную экосистему.

Самой первой реакцией живого организма на любой стрессовый фактор является изменение его гомеостаза, поэтому методы оценки здоровья среды, основанные на характеристике гомеостаза организмов, выступают как система, позволяющая выявлять начальные изменения в состоянии живых организмов. В данной системе оценки состояния среды используются различные методы. Результаты последних, и особенно сходство полученных ответов, выявляемых для разных видов, обеспечивает надежную и объективную оценку изменения состояния среды.

Стрессовые воздействия вызывают изменения гомеостаза развития, последние оцениваются по нарушению морфогенетических процессов. Оценка же стабильности развития сводится к выявлению морфологических признаков, которые являются следствием нарушений развития.

Одним из главных показателей изменения гомеостаза с морфологической точки зрения являются показатели флуктуирующей асимметрии (ФА). Термин флуктуирующая асимметрия показывает ненаправленные различия между правой и левой сторонами различных морфологических структур, в норме обладающих билатеральной симметрией (Захаров и др. 2000).



На сегодняшний день доказано существование множества не метрических признаков, которые имеют количественную основу варьирования. В процессе онтогенеза на них (на их вариации) накладываются эпигенетические пороговые ограничения. И когда достигаются эти ограничения пороговой величины, определенный количественный признак может либо проявиться, либо не проявиться в фенотипе. Если же в процессе его эмбриональной закладки порогового уровня не достигается, то признак не проявляется в фенотипе, несмотря на то, что генетически его проявление жестко детерминировано.

Примерами фенов билатеральных не метрических признаков могут служить вариации в проявлении структурных элементов скелета, структуры рисунка пигментированности тела.

Так на черепе млекопитающих можно обнаружить довольно большое количество краниометрических признаков и пороговая изменчивость приводит к проявлению многих десятков дискретных вариаций структур - фенов. При определенном опыте и навыке такие структурные вариации легко узнаваемы. Случайные отклонения от двусторонней симметрии у животных считаются индикатором неблагоприятных условий развития.

Показано, что стрессы способствуют увеличению флуктуирующей асимметрии. Однако практически нет работ, где бы раскрывалось влияние на данный вид асимметрии индивидуальных генетических особенностей разных видов животных, их экологическая специализация. Можно предположить, что узко специализированные виды должны обладать более жестко детерминированным онтогенезом по сравнению с более толерантными видами, приспособленными к широкому спектру условий. Э.А. Гилева с соавт. (2007) получили достоверные данные, что флуктуирующая асимметрия практически не зависит от возраста особей, то есть она определяется событиями эмбрионального и раннего постэмбрионального онтогенеза, тогда как в дальнейшем симметричность черепа меняется незначительно.

Несмотря на все эти недочеты, флуктуирующая асимметрия может рассматриваться как групповой индикатор неспецифической разбалансировки индивидуального развития, характеризующего состояние всей популяции, как в целом, так и по отдельным функциональным группам. А.Г. Васильев (2005) же считает, что помимо групповых оценок, возможны и индивидуальные оценки дестабилизации развития.

В.М. Захаров (1987) и его последователи, как отмечалось выше, установили, что повышение флуктуирующей асимметрии на групповом уровне указывает на нарушение стабильности процессов развития в популяции. Дестабилизация же обычно наблюдается на минимальных нарушениях оптимальных условий среды существования популяции.

Феногенетический мониторинг основывается на изучении феногенетических и эпигенетических особенностей. Это касается изучения факторов различных направлений, масштабов таких перестроек, их относительных скоростей и механизмов морфогенетической устойчивости.

Феногенетический мониторинг (ФМ) формирует контроль по принципу обратной связи - это возможность оценки состояния окружающей среды в ответ на антропогенное воздействие в локальных, а также региональных масштабах. Феногенетический мониторинг позволяет решать, различные, на сегодняшний день экологически сложные задачи, которые включают определение последствий влияния различных факторов техногенного характера.

Феногенетический мониторинг включает в себя как исследования состояния среды в пространстве, так и во времени. Т.е. наблюдения изменений состояний среды проводят на определенном месте в течение нескольких лет, что позволяет выявить действие неблагоприятных факторов на экологическую обстановку следующих поколений животных, установление фактов аккумуляции из поколения в поколение уродств и других неблагоприятных биологических явлений, снижающих общую резистентность потомков (Васильев, 2005).

Онтогенез - индивидуальное развитие организма, совокупность последовательных морфологических, физиологических и биохимических преобразований, претерпеваемых организмом, от оплодотворения (при половом размножении) или от момента отделения от материнской особи (при бесполом размножении) до конца жизни.

Термин «Онтогенез» был впервые введён Э. Геккелем в 1867 году. В ходе онтогенеза происходит процесс реализации генетической информации, полученной от родителей.

Онтогенез делится на два периода:

- эмбриональный - от образования зиготы до рождения или выхода из яйцевых оболочек;
- постэмбриональный - от выхода из яйцевых оболочек или рождения до смерти организма.

Эмбриональный (зародышевый) период. В эмбриональном периоде выделяют три основных этапа:

- дробление,
- гастрюляцию, инвагинацию, эмиграцию, эпиболию, деляминацию
- первичный органогенез.

Эмбриональный период онтогенеза берет свое начало с момента оплодотворения и продолжается до выхода зародыша из яйцевых оболочек. У большинства позвоночных он включает четыре фазы: дробление, гастрюляция, гисто- и органогенез.

*Дробление* - ряд последовательных митотических делений оплодотворенного или инициированного к развитию яйца.

*Гастрюляция*-гаструла формируется в результате инвагинации клеток. В ходе гастрюляции клетки зародыша практически не делятся и не растут.

*Гистогенез* - процесс формирования тканей в эмбриогенезе.

*Органогенез* - процесс формирования систем органов в эмбриогенезе.

Существует два типа постэмбрионального развития - прямой и непрямой. *Прямое развитие* — развитие, при котором появившийся организм идентичен по строению взрослому организму, но имеет меньшие размеры и не обладает половой зрелостью. Дальнейшее развитие связано с увеличением размеров и приобретением половой зрелости.

Например: развитие рептилий, птиц, млекопитающих.

*Непрямое развитие* (личиночное развитие, развитие с метаморфозом) - появившийся организм отличается по строению от взрослого организма, обычно устроен проще, может иметь специфические органы, такой зародыш называется личинкой. Личинка питается, растет и со временем личиночные органы заменяются органами, свойственными взрослому организму (имаго). Например: развитие лягушки, некоторых насекомых, червей. Постэмбриональное развитие сопровождается ростом.

Филогенез - историческое развитие организмов. Как правило филогенез рассматривает развитие биологического вида во времени. Вся классификация биологии основана на филогенезе, но методологически может отличаться от филогенетического представления организмов. Филогенез рассматривает эволюцию в качестве процесса, в котором генетическая линия - организмы от предка к потомкам - разветвляется во времени, и её отдельные ветви могут приобретать те или иные изменения или исчезать в результате вымирания. Научной основой представлений о филогенезе является созданное Чарльзом Дарвином эволюционное учение.

Изучением ископаемых остатков вымерших растений и животных занимается палеонтология, позволяющая проследить происхождение и преемственность организмов. Сведения о филогенезе живых форм доставляют также сравнительная анатомия, сопоставляющая строение различных организмов (от самых примитивных до наиболее высокоорганизованных), и эмбриология, которая исследует индивидуальное развитие организмов. Схематически филогенез животных и растений обычно представляют в виде

так называемого родословного древа, ствол которого соответствует начальным формам жизни, а ветви - все последующие многочисленные и все более усложняющиеся формы.

Для более эффективного анализа филогении в настоящее время разрабатываются принципы, в которых метод записи классификации усовершенствован по сравнению с линнеевским, что позволяет более адекватно записать филогению в форме классификации и продолжить её анализ. Анализ филогении далёк от завершения, поскольку представляет собой выявление однократных неповторимых эволюционных событий, произошедших в прошлом, и поэтому может осуществляться только косвенными методами.

В целях реконструкции и филогении необходимо максимально полное знание о разнообразии видов; однако в настоящее время науке всё ещё известна лишь малая часть видов живых организмов, обитающих на Земле, и ничтожно малая часть видов, обитавших на Земле в прошлом. Филогенез - это процесс весьма длительный, он длится много миллионов лет. Именно поэтому он не может быть объектом непосредственного наблюдения, и изучается путем воссоздания и моделирования уже произошедших событий и явлений.

Сильнейшее изменение в процессе филогенеза головы претерпел череп. У предков позвоночных он появился в связи с дифференциацией переднего края нервной трубки в головной мозг и развитием органов чувств, вызвавших формирование осевого черепа, или нейрокраниума.

Развитие головного мозга вызвало ряд преобразований осевого черепа, прошедшего три стадии: соединительнотканную, хрящевую и костную. Соединительнотканная осевая череп, располагающийся над хордой и впереди нее, имеет ряд отверстий для выхода черепно-мозговых нервов и вен и для входа в черепную полость артерий. Хрящевой череп имеет вид неравномерно развитой коробки с углублениями, обозначающими границы отдельных областей черепа: затылочной, слуховой, зрительной и обонятельной.

В костном черепе формируется большое количество костей. В дальнейшем многие из них сливаются воедино. У млекопитающих их оказывается значительно меньше. Непарная затылочная кость образовалась путем соединения четырех затылочных костей, имеющих у рептилий, а в состав клиновидной кости входит еще большее количество костей. Во взрослом состоянии у млекопитающих различные кости черепа, в свою очередь, срастаются вместе, формируя крышу мозгового отдела черепа - кальварий.

Висцеральный череп, также как и осевой, прошел те же самые три стадии. Исходным остовом висцерального черепа, располагавшегося под хордой, появились соединительнотканые жаберные дуги. Ископаемые щитковые имели свыше десяти жаберных дуг и сплошной наружный панцирь, состоящий из многих кожных костей, из которых позднее развивались многие покровные кости черепа.

В дальнейшем число жаберных дуг уменьшилось до восьми, сократилось и количество покровных костей. Задние жаберные дуги расчленились на четыре подвижных элемента. Передние четыре дуги утратили участие в дыхательной функции и превратились в челюстной аппарат. При этом первые две дуги образовали губные хрящи, третья – челюстную дугу с зубами, состоящую из двух элементов верхнего нёбно-квадратного хряща и нижнего челюстного хряща. Позднее в области челюстной дуги развилось несколько заменяющих ее покровных костей, на некоторых из них появились зубы.

С тех пор как животные приспособились к существованию на суше количество костей, образующих висцеральный череп, значительно уменьшилось. Часть из них осталась в области лицевого отдела черепа, сохранив связь с системой органов пищеварения и дыхания, а другая часть оттеснилась развившимися покровными костями аборальнее, вошла в состав костей осевого черепа и приобрела иное значение.

Осевой и висцеральный отдел черепа млекопитающих в процессе развития становятся в такие тесные взаимоотношения между собой, что кости одного из них входят в состав другого.

В процессе филогенеза головы произошло формирование ротовой полости с последующим развитием в полости рта ряда органов специального значения, таких как зубы, язык и ротовые железы. Сильное развитие получила крыша ротовой полости - нёбо, с первоначальным формированием твердого нёба, его удлинением и образованием мягкого нёба. У млекопитающих нёбо непосредственно разделяет носовую полость от ротовой.

Твердое нёбо удлиняется в каудальном направлении и в спадающем виде вместе со слизистой оболочкой и мускулатурой формируют мягкое нёбо. Она отграничивает ротовую полость от глотки.

Мягкое нёбо опускается по бокам в виде нёбно-глочных дуг. По середине между нёбно-глочными дугами свешивается выступ - язычок. На твердом нёбе животных имеются обычно плотные поперечные пластинки - нёбные валики. Они образовались с целью наилучшего продвижения корма по ротовой полости в пищевод.

В процессе филогенеза у млекопитающих зубной аппарат приобрел резкое изменение и превратился в жевательный аппарат. Это определялось за счет отложения большого количества минеральных солей и придало органическим частям зуба твердость. Постепенная потеря чувствительности эпителиального покрова привела к тому, что коронка легко выдерживает давление во время жевания и ограждает нижележащие ткани от определенных внешних воздействий. Характер расположения и взаимоотношений составных элементов зубов и особенности сочленения последних с челюстными костями придали зубам высших животных устойчивость.

## 1.2. Строение кости

Известно, что кость имеет сложное строение и сложный химический состав. В живом организме высших позвоночных кость содержит 50% воды, 28,15% органических веществ, в том числе 15,75% жира, и 21,85% неорганических веществ, которые представлены различными соединениями, такими как: кальций, фосфор, магний и других элементов.

Наружный слой кости представлен толстой или тонкой пластинкой компактного вещества. Под компактным веществом располагается губчатое вещество, пористое, построенное из костных балок с ячейками между ними, по виду они напоминают губку.

Компактное вещество пронизано системой тонких питательных канальцев. Они служат продолжением более крупных питательных каналов, которые открываются на поверхности кости в виде отверстий. Через питательные отверстия кость, а также система ее костных канальцев сообщается с кровеносной и нервной системой.

Стенками центральных каналов служат концентрически расположенные костные пластинки в виде тонких трубочек, вставленных одна в другую. Центральный канал с системой концентрических пластинок является структурной единицей кости и получил название остеона, или гаверсовой системы. Пространства между остеонами выполнены пластинками. Внутренний слой кости, ограничивающий костномозговую полость и покрытый эндостом. В губчатом костном веществе балки расположены не беспорядочно, а в определенных направлениях, по которым кость испытывает нагрузки в виде сжатия и растяжения. Это обеспечивает равномерную передачу на кость давления или тяги мышц. Линии, соответствующие ориентации костных балок и получившие название кривых сжатия и растяжения, могут быть общими для нескольких смежных костей. Трубочатое строение кости обуславливает максимальную прочность при наибольшей легкости и наименьшей затрате костного материала. Снаружи кость покрыта надкостницей.



Надкостница – это тонкая прочная соединительно-тканная пластинка, в которой находится большое количество кровеносных и лимфатических сосудов и нервов. В ней выделено два слоя: наружный слой надкостницы, представленный волокнистой тканью и внутренний - камбиальный (костеобразующий), который прилежит непосредственно к костной ткани. За счет внутреннего слоя надкостницы образуются молодые клетки кости, что дает возможность роста кости в толщину.

Рост костей - это очень сложный процесс, который занимает большое количество времени. Новая костная ткань может образовываться исключительно только на поверхности существующей кости. Кости туловища растут в длину путем прироста на каждом конце из метафизарной пластинки хряща, расположенной между эпифизом и диафизом. Когда кость достигает зрелого возраста, эта пластинка преобразуется в кость.

В составе скелета имеется такой компонент как хрящ. Он более эластичный и способен выдержать очень сильную деформацию и растяжение. Но, как правило, хрящ ограничен в распространении, поскольку в нем отсутствует сеть капилляров. Многие части скелета в эмбриогенезе развиваются в хрящи, а в дальнейшем замещаются на кость. Но некоторые части остаются хрящевыми на протяжении всей жизни. Например: лопаточный хрящ, увеличивающий протяженность лопатки и обеспечивающий большую площадь для прикрепления мышцы; реберные хрящи, образующие реберную дугу. Хрящом покрыты поверхности костей в местах их входа в суставы.

Череп - это сложно устроенная часть скелета позвоночных животных. Особенности его строения придает большое значение в систематике млекопитающих. Череп относится только частью к опорно-двигательному аппарату. Он, прежде всего, служитместилищем головного мозга и связанных с последним органов чувств; кроме того, он окружает начальную часть пищеварительного и дыхательного трактов, открывающихся наружу. Сообразно этому череп у всех позвоночных разделяется на две части: мозговой череп,

neurocranium и висцеральный череп, cranium viscerale. Мозговой череп развивается в связи с головным мозгом и органами чувств. У хордовых (например: ланцетник), у которых головной мозг находится в зачаточном состоянии, он окружен соединительнотканной оболочкой (перепончатый череп). У млекопитающих мозговой череп и висцеральный тесно срастаются между собой.

### 1.3. Краниология

Дисциплина, изучающая нормальные вариации формы черепа у животных (и человека в том числе) получила название краниология. Данный термин произошел от двух латинских слов – «краниум» - череп и «логос» - наука. Для характеристики строения черепа используются измерительные (краниометрия) и описательные (краниоскопия) признаки, а также определяются индивидуальные особенности строения с помощью специальных приборов, позволяющих получить изображение черепа в различных плоскостях и проекциях (краниография). Череп - это наиболее сложно устроенная часть скелета. Особенности его строения придается большое значение в систематике млекопитающих. Черепная коробка частично относится к опорно-двигательному аппарату. Но прежде всего этоместилище головного мозга и связанных с последним органов чувств; кроме того, череп окружает начальную часть пищеварительного и дыхательного трактов, открывающихся наружу. Сообразно этому, череп у всех позвоночных разделяется на две части: мозговой - neurocranium и висцеральный - cranium viscerale. Развитие мозгового отдела черепа тесно связано с развитием головного мозга и органами чувств. У млекопитающих нейрокраниум и висцеральный отдел черепа тесно срастаются между собой.

Более значительное изменение в процессе филогенеза головы претерпел мозговой отдел черепа. Развитие головного мозга вызвало ряд преобразований

осевого черепа, прошедшего три стадии: соединительнотканную; хрящевую и костную.

Соединительнотканый осевой череп, располагающийся над хордой и впереди нее, имеет ряд отверстий для выхода черепно-мозговых нервов и вен и для входа в черепную полость артерий.

В дальнейшем он сменяется хрящевым, а хрящевой - костным черепом. Хрящевой череп имеет вид неравномерно-развитой коробки с углублениями, которые обозначают границы отдельных областей черепа: затылочной, слуховой, зрительной и обонятельной.

Совокупность приемов измерения черепа, предназначенных для изучения вариаций его строения, получила название краниометрия. Самым распространенным краниометрическим инструментом является скользящий циркуль. Его ножки сложены и плотно соприкасаются друг с другом только на половинном протяжении прибора, после чего они расходятся в стороны, дугообразно изгибаясь, и вновь сходятся на средней линии. Ножки циркуля соединены шарниром. Изогнутые части закруглены и оканчиваются пуговкообразным утолщением. От шарнира отходит поперечная линейка, укрепленная на одной из ножек штифтом, допускающим ее свободное движение. В соответствующем месте противоположной ножки прикреплена также вращающаяся на штифте металлическая коробка, передняя стенка которой заменена пластинкой со скошенным в сторону нулевого деления краем, служащим для отсчета.

На линейке нанесена шкала с делениями, точно соответствующими расхождению ножек циркуля. Число делений на линейке 30; нулевая точка у укрепленного конца линейки. Требуется точное соответствие делений линейки расхождению ножек циркуля, хорошая подгонка муфты и винтов. Для одновременного измерения нескольких размеров черепа употребляются более сложные инструменты и приборы. Измерения черепа проводят по специальным краниометрическим точкам.

Методика количественной характеристики отдельных признаков – обязательно основывается на закономерностях строения лицевого и мозгового черепа, пропорциональном соотношении некоторых отделов головы и определенном отношении этих отделов к различным плоскостям. В следствии аномального развития костной системы эти отношения типично изменяются.

#### **1.4. Виды фенотипической изменчивости**

Среди всего многообразия явлений асимметрии были выявлены существенные различия между сторонами, имеющие явно адаптивное значение и строгую наследственную обусловленность. Или напротив, встречаются случаи, когда асимметричное проявление нерегулярно и выражается в незначительных отклонениях от строгой билатеральной симметрии без какой бы, то ни было направленности. В связи с этим представляется необходимым рассмотреть возможную классификацию этих явлений.

Самой распространенной и часто используемой при практических исследованиях в настоящее время является классификация, предложенная Ван Валеном (1962). Согласно ей, все разнообразие проявлений асимметрии подразделяется на три основных типа.

1. *Направленная асимметрия.* Она охватывает круг явлений, когда в норме какая-то структура развита на одной определенной стороне больше, чем на другой.

2. *Антисимметрия.* Характеризуется большим развитием структуры то на одной, то на другой стороне тела, что соответствует отрицательной связи между сторонами.

3. *Флуктуирующая асимметрия.* Является результатом неспособности организмов развиваться по точно определенным путям, которая может быть определена по нормальному распределению относительно нуля различий между сторонами, взятых со знаком.

Каждый из этих типов асимметрии выделяется на основании разных критериев - первый по направленности, второй по взаимосвязи между сторонами и третий по причинной обусловленности.

Направленная асимметрия диагностируется по различию в проявлении анализируемого признака слева и справа в исследуемой группе особей. При этом типе асимметрии наблюдаются существенные направленные различия между сторонами, причем строго детерминированные.

Антисимметрия определяется по отрицательной связи проявления признака на разных сторонах тела, при этом заданной является лишь сама асимметрия.

Флуктуирующая асимметрия определяется как следствие несовершенства онтогенетических процессов. По феноменологии она представляет собой незначительные ненаправленные отклонения от строгой билатеральной асимметрии.

Если следовать методикам Захарова (1987), то подразделение асимметрии по причинной обусловленности можно провести с точки зрения генетической обусловленности наблюдаемых при каждом типе асимметрии различий между двумя сторонами черепа. В этом отношении от других типов резко отличается флуктуирующая асимметрия, при которой различия между сторонами не являются строго генетически детерминированными. Среди генетически обусловленных типов асимметрии можно выделить антисимметрию. В ней заданное является лишь фактом асимметрии, а не ее направление, и направленная асимметрия, при которой определена и сторона, на которой развитие признака будет больше.

Также следует отметить, что любая черта организма в какой-то степени генетически обусловлена, поскольку является выражением нормы реакции, которая, собственно, и наследуется. Именно в этом смысле и флуктуирующая асимметрия является генетически обусловленной, так как частота и величина различий между сторонами даже при этом типе асимметрии находятся под

контролем генотипа. Но в данном случае в сравнении с другими типами асимметрии флуктуирующая асимметрия может быть оценена как генетически недетерминированная, так как, будет ли признак у конкретной особи строго симметричен или несколько асимметричен, определяется случайностью.

Подразделение указанных типов может быть представлено по критериям направленности, взаимосвязи сторон, относительной величины различий между сторонами и самостоятельного адаптивного значения. По критерию направленности выделяется направленная асимметрия, для которой это является главной отличительной чертой. В качестве ненаправленных асимметрий могут рассматриваться как флуктуирующая асимметрия, так и антисимметрия. Но при антисимметрии направленность, формально отсутствуя, реально выражается в постоянном существенном различии между сторонами в отличие от флуктуирующей асимметрии, при которой какая бы то ни было направленность реально отсутствует во всех отношениях. В отношении взаимосвязи проявления признака слева и справа четко выделяется антисимметрия, для которой характерна отрицательная зависимость.

При направленной и флуктуирующей асимметрии может быть место как положительная связь между сторонами, так и ее отсутствие.

Как правило, при направленной асимметрии и антисимметрии наблюдаются существенные различия между сторонами, которые обычно имеют явно адаптивный характер. В то время как различия между сторонами при флуктуирующей асимметрии являются незначительными и не имеют самостоятельного адаптивного отношения.

Такое положение является вполне естественным, так как значительные различия между сторонами могут иметь место в природе лишь в том случае, если они носят приспособительный характер. Различия же в проявлении признака на разных сторонах тела, которые носят случайный характер (как при флуктуирующей асимметрии), должны быть незначительными, не оказывающими ощутимого влияния на жизнеспособность.

Исключение составляют лишь достаточно редкие случаи слабо выраженной направленной асимметрии. Но такая направленность признаков, видимо, не имеет своей собственной генетической детерминации в строгом смысле, так же как и самостоятельного адаптивного значения, являясь следствием скоррелированности с определёнными структурами, которые ярко выражены асимметрией, носящие наследственный характер.

С точки зрения сочетаний этих типов асимметрии между собой, выделим то что, флуктуирующая асимметрия отмечается даже в тех случаях, когда в проявлении признака имеет место направленная асимметрия или антисимметрия. Сочетание же антисимметрии и направленной асимметрии, хотя принципиально, возможно, и может быть представлено как отрицательная зависимость между отклонениями значений признака слева и справа от определенного среднего различия между сторонами, реально не было обнаружено. Как с точки зрения генетической детерминации, так и с позиций морфогенетических механизмов сочетание этих типов асимметрии маловероятно (Захаров, 1987).

С позиции анализа изменчивости как разнообразия флуктуирующая асимметрия представляет собой проявление внутри индивидуальной изменчивости. Естественно, что флуктуирующая асимметрия является далеко не единственным проявлением данной формы изменчивости.

К внутри индивидуальной изменчивости относятся различия между гомологичными структурами.

Наибольший интерес для анализа фенотипической изменчивости на внутривидовом уровне, естественно, представляют такие различия между гомологичными структурами, величина которых может варьировать не только между популяциями, но и между отдельными индивидуумами. Возможность для исследования таких различий как раз и представляет флуктуирующая асимметрия. В силу же крайне широкого распространения она, видимо, может

быть охарактеризована как одна из основных и наиболее доступных для анализа форм проявления внутри индивидуальной изменчивости.

С точки зрения фенотипической изменчивости как разнообразия, флуктуирующая асимметрия может быть определена как одна из наиболее обычных и широко распространенных форм проявления внутри индивидуальной изменчивости, величина которой может быть использована для анализа и иных форм изменчивости (индивидуальной и надиндивидуальной).

Специального внимания заслуживает оценка флуктуирующей асимметрии с точки зрения представлений об изменчивости как способности к изменению. С этих позиций при выяснении причинной обусловленности фенотипических различий наблюдаемое при флуктуирующей асимметрии несходство в проявлении признака слева и справа не может быть объяснено ни генотипическими, ни средовыми различиями, так как развитие его происходит на основе одного и того же генотипа при идентичных внешних условиях.

Таким образом, те различия между сторонами, которые наблюдаются при флуктуирующей асимметрии, могут быть определены по своей природе как следствие несовершенства онтогенетических процессов и, в общем виде, диагностированы как проявление случайной изменчивости развития. Естественно, что эта форма изменчивости должна иметь место не только в отношении билатеральных структур, но вычленение ее в достаточно чистом виде в других случаях оказывается крайне затруднительным.

Из этого следует что, флуктуирующая асимметрия может быть охарактеризована как одно из наиболее обычных, и главное, доступных для анализа проявлений случайной изменчивости развития.

Флуктуирующая асимметрия представляет собой особый тип асимметрии, который выражает несовершенства симметрии и направленной асимметрии, реализуемых в биологических объектах. С точки зрения фенотипической изменчивости флуктуирующая асимметрия может быть



охарактеризована как наиболее обычное и широко распространенное проявление внутри индивидуального разнообразия и что, вероятно, является главным, представляет практически уникальную возможность для анализа особой формы изменчивости - случайной спонтанной изменчивости развития.

Величина отдельной асимметрии у особи может быть определена по разности значений рассматриваемого признака слева и справа. Для качественных признаков можно просто учитывать симметрично или асимметрично их проявление.

Мониторинг популяций, направленный на оценку качества среды предполагает определенный набор ключевых видов.

### **1.5. Принципы отбора критериев оценки состояния среды в системе экологического мониторинга**

Для решения задач антропоцентрического биомониторинга необходимо в качестве тест-объектов использовать виды, близкие к человеку по биологическим параметрам. Такими объектами мониторинга выступают млекопитающие.

Имеются работы (Воронова и др., 1985 а, б), в которых в качестве наиболее перспективных видов на предмет индикации предлагаются консументы высших порядков, такие как, например, насекомоядные и хищники. А.М. Степанов (1988) в качестве тест-объектов предлагал парнокопытных, в частности, лося.

О.Я. Пястолова (1987), Э.В. Ивантер, Т.В. Ивантер (1981) выделяют из числа возможных объектов виды мелких млекопитающих. Традиционными же объектами популяционной экологии являются мелкие млекопитающие. Выбор этой группы организмов в качестве модельного объекта не случаен. Он определяется тем, что в силу своего положения в трофических цепях экосистем эта группа млекопитающих непосредственно воспринимает давление

различных негативных факторов среды на больших территориях и поэтому может служить основой для индикации ее нарушенности.

Известно, что в условиях длительного воздействия некоторых веществ (например, радиоактивных) в относительно малых количествах вызываемые ими экологические последствия могут проявиться не сразу, а через довольно продолжительное время (через несколько поколений). Мелкие млекопитающие, продолжительность жизни которых гораздо меньше, чем у человека, являются удобным объектом для изучения отдаленных последствий загрязнения, поскольку за время, равное смене одного поколения у человека (25-30 лет), у мелких животных в год сменится 50-80 поколений (Исенов и др. 1987; Богач и др., 1988).

Использование фоновых, наиболее многочисленных для данного региона видов облегчает сбор материала и дает возможность получения выборок одного и того же вида во всех изучаемых точках. Различия между животными разных возрастных групп обычно отсутствуют, поэтому возможно использование суммарной выборки молодых особей одного года рождения. Для характеристики популяции необходимо использование репрезентативной выборки.

Опыт свидетельствует, что адекватная оценка ситуации может быть получена уже при анализе 10 особей. При сборе материала предпочтительнее использование живоловок или ловчих канавок, т. к. другие орудия отлова могут повреждать материал, что особенно нежелательно при малой численности животных. При интерпретации результатов необходимо учитывать, что полученные оценки стабильности развития по краниологическим признакам отражают воздействие на момент формирования исследованных признаков (период пренатального онтогенеза и ранние этапы постнатального развития) и не подвержены дальнейшим возрастным изменениям.

Основными методами являются отлов животных ловушками (живоловки или давилки) и изъятие зверьков при помощи ловчих канавок. Ловушки дают

оценку локальной плотности определенных видов мелких млекопитающих. Метод ловчих канавок в большей степени отражает двигательную активность животных. Считается, что первый метод в летний период дает на 5-15% больше результативности, чем ловушки. Однако для изучения основных популяционных параметров предпочтительнее отлов животных последними (ловушками).

Метод ловушко-линии предоставляет исследователям и самим зверькам. Обычно ловушки выставляют в линию по 50-100 штук на расстоянии не менее 5 метров одна от другой (Карасева, Телицина, 1996).

Однако следует помнить, что отловы животных ловушками, давилками или живоловками имеет свои недостатки. Во-первых, уловы мелких млекопитающих сильно зависят от погодных условий. Так при сырой погоде приманка может раскиснуть, или ее запах растворится в общих запахах; в жаркую же погоду – зверьки теряют свою обычную активность и могут не появиться на данной территории. Во-вторых, представители разных видов по-разному реагируют на одну и ту же приманку. Кроме того, виды с большей исследовательской активностью чаще попадают в ловушки, чем менее активные. Например, по данным Карасевой и Телицина (1996), гораздо чаще в ловушки попадают бурозубки, которые должны быть относительно равнодушными к запаху подсолнечного масла, так как являются насекомоядными. Однако, поскольку они находятся в постоянном поиске живого корма, то сами натываются на ловушки или живоловки. Поэтому при большой их численности ловушки могут быть переполнены зверьками данного вида, что несколько искажает реальную картину.

В качестве основного метода добычи мелких млекопитающих выступает метод ловчих канавок. Последние ловушки представляют собой постоянно действующую ловушку. Ее длина 20-25м., глубина – 25-30см., примерно такая же ширина. Причем, выкапывая канавку, землю отбрасывают в одну сторону. Ширина дна должна быть несколько большей, чем верхний край. В каждую

канавку вкапывают металлические цилиндры или конусы. При частой проверке ловушек – цилиндры оставляют пустыми, а при более редком посещении – на дно конусов помещается какая-либо фиксирующая жидкость (спирт, формалин). Если цилиндры без какого-либо наполнителя, то, просматривая их, необходимо удалять различные посторонние предметы, попавшие в ловушки (ветки, траву, дождевую воду).

### **1.6. Мышевидные грызуны как тест-объекты для биоиндикации**

Многочисленная группа мелких, а иногда и средней величины грызунов, которая насчитывает около 1500 видов. К ним относят хорошо известных всем домашних мышей, крыс, полевок, хомяков (они похожи на мышей, но отличаются более коротким хвостом). Большинство представителей мышевидных грызунов очень плодовито.

Вследствие того, что эти виды многочисленны, они имеют большое значение в природе, а также хозяйстве человека. Мышевидных грызунов относят к классу Млекопитающих, отряду Грызунов, подотряду Мышеобразных, семейству Мышей (Muridae) и подсемейству Мышиных (Murinae). В данное семейство входят и крысы, так как по внешним очертаниям они очень схожи с мышами.

Мышь лесная (*Apodemus sylvaticus*) - это позвоночное животное, небольших размеров с острой вытянутой мордочкой, большими глазами и ушами. Зверьки среднего размера, несколько крупнее домашней мыши. Длина тела редко достигает более 10 см. Хвост у представителей этого вида голый, покрытый очень редкими волосками и на нем имеются хорошо заметные кольцевые чешуйки. Его длина достигает длины, равной половине тела зверька, но может достигать размеров, равных длине тела, а так же и несколько превышать ее, однако это наблюдается в редких случаях. Обычно же хвост несколько короче туловища.

Окраска меха бурая, причем возможны вариации от желтых тонов до относительно темных, однако темной полосы вдоль позвоночника не наблюдается. У молодых зверьков окраска меха более тусклая. Цвет брюшка резко отграничен от цвета боков и имеет беловатый оттенок. На груди и между передними лапами может быть рыжее пятно (рис. 1).



Рис. 1. Лесная мышь (*Apodemus sylvaticus*).

Череп относительно небольшой, тогда как мозговая его часть крупная, высокая, сильно округлая. Отношение ширины мозговой части черепа к его кондилобазальной длине составляет 45%.

Для взрослых особей типично развитие гребней (мест соединений костей черепа) - венечного, лобного, сагиттального, теменно-височного, лямбовидного. Более четко выражены лобный и лямбовидный гребни.

Парные лобные кости вместе с парными теменными и непарной межтеменной костями образуют крышу мозгового черепа. Непарная

затылочная кость ограничивает мозговую полость сзади и имеет большое затылочное отверстие. К затылочной кости прикрепляются шейные позвонки. Слуховая часть черепа мышей расположена по бокам задней половины мозговой коробки. Она состоит из трех костей: каменистой, сосцевидной и барабанной. В барабанной кости открывается слуховой проход. Уши довольно большие, могут достигать размеров 14-22 мм, округлые, направлены несколько вперед и прилежат к боковой поверхности морды, достигая глаз, а в некоторых случаях и закрывая их.

Мордочка мыши сформирована верхнечелюстной костью и нижней челюстью. Верхняя челюсть неподвижна. Она несет верхний ряд зубов.

Нижняя челюсть состоит из двух подвижно соединенных половинок, которые при употреблении пищи могут смещаться в поперечном направлении (сведение и разведение вершин резцов). Сама нижняя челюсть может перемещаться в трех плоскостях: поперечном, продольном и вертикальном.

Самым главным отличительным признаком этих грызунов от других млекопитающих является строение зубной системы, которая включает в себя по две пары больших долотообразных резцов на нижней и верхней челюстях. Особенностью резцов является то, что они не имеют корней, поэтому постоянно растут (до 1 мм в сутки). Чтобы резцы не достигали огромного размера и не приняли уродливой формы, мыши их стачивают. Передняя сторона резца покрыта очень прочной эмалью, задняя быстрее стирается. Благодаря этому вершины резцов всегда острые, что происходит из-за неравномерного стачивания. Верхние резцы более широкие и прочные, выдерживают нагрузку до 2,5 кг. Нижние резцы соответственно мельче. Зубная формула у мышей представлена шестью коренными зубами на верхней и нижней челюстях ( $m \ 3/3$ ), и по два резца на каждую челюсть ( $i \ 1/1$ ). Клыки и предкоренные зубы отсутствуют.

Между резцами и коренными зубами есть лишенный зубов промежуток – диастема (Рис. 2).

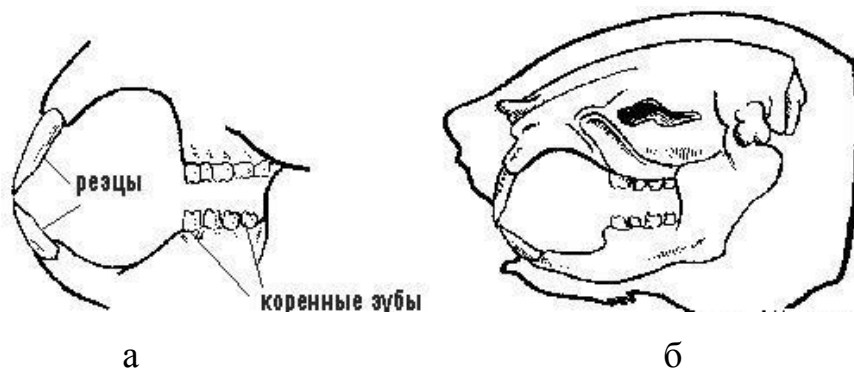


Рис. 2. Строение черепа мышевидного грызуна: а - строение зубной системы; б – внешний вид черепа.

Как отмечалось выше, коренные зубы имеют тенденцию к росту, поэтому при содержании грызунов в неволе постоянно следует учитывать эти особенности зубной системы. Стирание поверхностей коренных зубов должно быть равномерным. Это достигается постоянным присутствием в рационе животных кормовых добавок, которые они могли бы грызть и жевать. В противном случае будут образовываться разрастающиеся участки недостаточно стирающейся зубной эмали, вызывающие патологические процессы в ротовой полости. Коренные зубы, у которых основной функцией является измельчение пищи, плотно прилегают друг к другу и представляют собой цельный ряд. Их поверхность различная: плоская или покрытая тупыми бугорками.

Коренные зубы также могут расти. Стирание их поверхностей должно происходить равномерно, для этого в рацион грызунов всегда следует включать добавки, которые они могли бы грызть, например веточки лиственных деревьев. Предкоренные зубы и клыки у мышей отсутствуют.

Питание твердой пищей входит в обязательный рацион мышевидных грызунов, так как вызывает стирание зубов. Особенно сильно стираются и притупляются резцы. В связи с этим у млекопитающих, которые употребляют в пищу твердые растительные корма, зубы имеют особое строение. Грызуны отгрызают пищу резцами и тщательно перетирают коренными зубами. Клыков отсутствуют, резцы крупные и острые. Они не тупятся даже от очень твердой

пищи. Это происходит по причине того, что спереди резцы покрыты толстым слоем эмали. При перетирании пищи резцы верхней и нижней челюстей соприкасаются между собой и стачиваются сильнее с той стороны, где эмали нет (или где она более тонкая). Резцы, как бы сильно ни стачивались, всегда одинакового размера, так как они растут в продолжение всей жизни животного.

У мышевидных грызунов характер питания меняется в зависимости от сезона. Сезонность обусловлена различной питательной ценностью корма в разное время года и его доступностью. Ранней весной представители мышевидных грызунов питаются молодыми проростками растений, которые богаты витаминами А и Е, которые способствуют спариванию и развитию животных.

Летом рацион состоит из недозрелых и зрелых семян травянистых растений, кустарников и деревьев. Мыши, перед тем как употреблять пищу, старательно ее обрабатывают. Сначала они удаляют непереваримые части, лущат семена, выбирая съедобную часть. Концентрированных кормов грызунам нужно меньше, чем зеленых частей растений. Поэтому масса суточной нормы при питании зерном намного меньше, чем когда грызуну приходится питаться одной зеленой массой. В итоге питание мышей определяет успешность роста и развития грызунов и, конечно, готовность их к размножению. Это зависит не только от количества пищи, но и от ее качества, а также усвояемости.

Полёвки – подсемейство грызунов семейства хомяковых. Они включают в себя полёвок, пеструшек, слепушонок, леммингов и ондатр. Населяют широкий спектр местообитаний в Голарктике (Громов и др., 1977). Подсемейство полёвки включают в себя мелких мышеобразных грызунов, у которых длина тела составляет от 7 до 50 см (рис. 3). Хвост всегда короче тела, имеет длину от 2 до 15 см. Весят полёвки от 15 г (лемминги) до 4 кг (ондатра). Внешне они напоминают мышей или крыс, однако в большинстве случаев хорошо отличающиеся от них небольшой мордочкой, короткими ушами и



хвостом. Окраска верха обычно однотонная - серая или буроватая. Коренные зубы у большинства видов без корней, постоянно растущие, у большинства вымерших - с корнями (Агаджанян, 1979). На жевательной поверхности чередуются треугольные петли. Зубов у полёвок 16 штук (Ангерманн, 1973; Анискин и др., 2003).



Рис. 3. Рыжая полевка (*Myodes glareolus*).

Полёвки населяют материки и многие острова Северного полушария. Наибольшее видовое разнообразие и высокая численность этих грызунов достигается в открытых ландшафтах умеренной зоны.

## ВЫВОДЫ

В ходе исследований изучены краниологические признаки на популяции фоновых видов мышевидных грызунов.

Определены наиболее характерные признаки, подвергнувшиеся изменениям.

Приведена оценка влияния антропогенных факторов на популяции мышевидных грызунов.

Самое большое антропогенное влияние на мышевидных грызунов находится в точке сбора п. Таврово, так как там расположена компания ООО «БИОСФЕРА ПОЛИМЕР». Эта компания изготавливает изделия из пластмасс, бумажные изделия хозяйственно-бытового и санитарно-гигиенического назначения.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агаджанян А.К. Изучение истории мелких млекопитающих // В.Е. Соколов, Л.Г. Динесман (ред.). Частные методы изучения современных экосистем. М. 1979. С. 164-193.
2. Ангерманн Р. Гомологическая изменчивость коренных зубов у полевок (*Microtinae*) // Проблемы эволюции. Т. 3. Новосибирск. 1973. С. 104 -118.
3. Анискин В.М., Богомолов П.Л., Ковальская Ю.М., Лебедев В.С., Суров А.В., Тихонов И.А.. Кариологическая дифференциация мышовок группы «*subtilis*» (*Rodentia, Sicista*) на юго-востоке Русской равнины // А.О. Аверьянов, Н.И. Абрамсон (ред.). Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. СПб. 2003. С. 27-30.
4. Абрамсон (ред.). Систематика, филогения и палеонтология мелких млекопитающих. СПб. 2003. С. 27-30.
6. Астауров Б.Л. К итогам моей научной деятельности в области генетики // Историко-биологические исследования. М.: Наука, 1978. Вып. 6. С. 116-160.
7. Беляченко А.В., Сонин К.А. Динамика распространения млекопитающих по долинам рек // Териофауна России и сопредельных территорий. М. 2003.С. 38-39.
8. Бурдин К.С. Основы биологического мониторинга. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985. 158 с.
9. Беляченко А.В., Сонин К.А. Динамика распространения млекопитающих по долинам рек // Териофауна России и сопредельных территорий. М. 2003. С. 38-39.
10. Богач Я., Седлачек Ф., Швецова З., Криволицкий Д. Животные – биоиндикаторы индустриальных загрязнений. //Журн. Общ. биол. 1988, Т.ХІХ.- №5. – С. 630-635.
11. Васильев А.Г., Васильева И.А., Большаков В.Н. Фенетический анализ популяций красной полевки. Экология. 1996. № 2. С. 117-124.

12. Ван Вален. Исследование флуктуирующей асимметрии. Эволюция. 1962. С. 125-142.
13. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. – Екатеринбург: Изд-во «Академкнига», 2005. – 640 с.
14. Воронова Л.Д., Денисова А.В., Пушкарь И.Г. Использование диких животных в мониторинге загрязнения природных экосистем. // В кн.: Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1985 а. – Т.7.
15. Воронова Л.Д., Денисова А.В., Пушкарь И.Г. Методология мониторинга загрязнения пестицидами природных экосистем. // В сб.: Проблемы антропогенного воздействия на окружающую среду. М.: Наука, 1985б.
16. Гашев С.Н. Влияние нефтяного загрязнения на фауну и экологию мелких млекопитающих Среднего Приобья: Автореф. дис....канд. биол. наук. Свердловск, 1991. 26 с.
17. Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Зыков С.В., Кшнясев И.А. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Mammalia: Rodentia): межвидовые и межпопуляционные сравнения //Журнал общей биологии, Т. 68, 2007. №3, май-июнь, с. 221-230.
18. Гилева Э.А., Нохрин Д.Ю. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у восточноевропейской полевки из зоны радиационного неблагополучия // Экология. 2001. № 1. С. 44-49.
19. Гилева Э.А. Генетические процессы в популяциях млекопитающих, подвергающихся влиянию мутагенных поллютантов // Состояние териофауны в России и ближнем зарубежье: Тр. междунар. совещ. М. - 1996. - С. 91-95.
20. Громов ИМ. Отряд грызуны // В.И. Громова (ред.). Основы палеонтологии. Млекопитающие. М. 1962. С. 117-170.

21. Громов ИМ., Поляков И.Я. Полевки (Microtinae) // Фауна СССР. Млекопитающие. Зайцеобразные. Т. 3. Вып. 8. 1977. С. 504 .
22. Громов ИМ., Ербаева М.А.. Млекопитающие фауны России и сопредельных территорий. Зайцеобразные и грызуны // Определители по фауне России, издаваемые ЗИН РАН. Вып. 167. — СПб. 1995. 522 с.
23. Дзуев Р.И. Кариологические исследования мышовок (*Sicista*). Всесоюзн. совещ. по грызунам. Т. 1. — Нальчик. 1988. С. 70-71.
24. Дьяконов В.Н., Кубанцев В.С. Влияние биологического метода борьбы на численность обыкновенной полевки // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград, 1976. С. 94-104.
25. Ербаева М.А. Раннеантропогеновая полевка (Microtinae, Rodentia) с признаками родов *Miomys* и *Lagurodon* из Забайкалья // Бюлл. Комисс. изуч. четвертин, периода. № 40. 1973. С. 134-138
26. Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука. 1987. 161 с.
28. Захаров В.М., Кларк Д.М. Биотест: интегральная оценка здоровья экосистем и отдельных видов. М.: Московское отделение международного фонда «Биотест». 1993., 68 с.
29. Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев А.С., Баранов А.С., Борисов В.И. и др. Здоровье среды: практика оценки. — М.: Центр экологической политики России, 2000. — 320с.
30. Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В. и др. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000а. 68 с.
31. Захаров В.М., Крысанов Е.Ю. Оценка здоровья экосистем. М., 1996а. С. 104-105.
32. Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г., Баранов А.С. и др. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000. 320 с.

33. Захаров В.М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. 2001. №3. С. 177-191.

34. Ивантер Э.В., Ивантер Т.В. Биоценотические группировки мелких млекопитающих в коренных и антропогенных ландшафтах Приладожья. // В сб.: Влияние антропогенных факторов на структуру и функционирование биогеоценозов. Калинин: Изд-во КГУ, 1981.

35. Ивантер Э.В. О методе морфофизиологических индикаторов и его возможностях применительно к териологии //V съезд Всесоюзн. териол. об-ва АН СССР. 1990. - Т. 2 -С. 47-48.

36. Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Эколого-морфологические и физиологические аспекты. - Л.: Наука. 1985.-317 с.

37. Исенов Х.А., Андреюк А.В., Бекимбеков Э.З. Влияние биологически активных компонентов окружающей среды на экологию природных популяций животных. // Физиологические и биохимические аспекты действия биологически активных веществ на организм животных. Караганда, 1987. – С. 19-24.

38. Карасева Е.В., Барановский Н.М., Теплицына А.Ю. и др. Стациональное распределение обыкновенной (*M. arvalis*) и восточно-европейской полевки (*M. rossiaemeridionalis*) полевок и конкурентные отношения между ними // РЭТ-ИНФО. 1995 - №2. - С. 12-13.

39. Катаев Г.Д. Влияние измененной окружающей среды на состояние мелких млекопитающих северной тайги //Влияние антропогенной трансформации ландшафта на население наземных позвоночных животных. М., 1987, С. 89-90

40. Карасева Е.В., Теплицына А.Ю. Методы изучения грызунов в полевых условиях: Учеты численности и мечение. М.: Наука, 1996. 227 с.

41. Коли Г. Анализ популяций позвоночных. Пер. с англ. - М.: Мир, 1979. 364 с.

42. Кубанцев Б.С. О роли антропогенных факторов в экологических процессах // Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. Волгоград. 1976. - С. 3-15.

43. Катаев Л.Д. Влияние измененной окружающей среды на состояние мелких млекопитающих. М.: Всесоюзн. териол. об-во АН СССР. 1987. - С. 89-90.

44. Ларина Н.И., Еремина ИВ. Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок // Фенетика популяций. М. 1982. С. 56-68.

45. Лукьянова Л.Е., Лукьянов О.Ф., Пястолова О.А. Трансформации сообществ мелких млекопитающих под воздействием техногенных факторов. Экология, 1994. № 3. - С. 69-75.

46. Наумов Н.П. Очерки сравнительной экологии мышевидных грызунов. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1948. - 203 с.

47. Николаевский В.С. Биомониторинг, его значение и роль в системе экологического мониторинга и охране окружающей среды // Методологические и философские проблемы биологии. 1981. С. 341 -354.

48. Новиков Г.А. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М.: Советская наука, 1953. - 503 с.180.

49. Огнев СИ. Грызуны. Звери СССР и прилежащих стран Т. 6. 1948. С. 23-42.

50. Окулова Н.М., Баскевич М. И. Многомерный анализ краниометрических признаков у мышевидных грызунов (*Sicista*, Rodentia, Mammalia) как один из подходов к изучению видового разнообразия этой группы грызунов // Докл. РАН. Т. 390. № 2. 2003. С. 283-285.

51. Поздняков А.А. Морфотипическая изменчивость жевательной поверхности коренных зубов серых полевков группы *maximowiczii* (Rodentia, Arvicolidae, *Microtus*): опыт количественного статистического анализа // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 11. 1993. С. 114-125.

52. Пястолова О.А. Разработка методов зооиндикации. // В сб.: Экологические основы рационального использования и охраны природных ресурсов. Свердловск, 1987. – С. 23-25.

53. Соколов В.Е., Баскевич М.И., Ковальская Ю.М. Изменчивость кариотипа рыжей полёвки, 1778 и обоснование видовой самостоятельности *S. severtzovi* Ognev, 1935 (Rodentia, Zapodidae) // Зоол.журн. Т. 65. Вып. 2. 1986. С. 1684-1692.

54. Степанов А.М. Методология биоиндикации и фонового мониторинга экосистемы суши. // Экотоксикология и охрана природы. М., 1988. – С. 28-108.

55. Шенброт Г.И., Соколов В.Е., Гептнер В.Г., Ковальская Ю.М. Млекопитающие России и сопредельных регионов. 1995. С. 573.

56. Andrzejewski R., Babinska-Werka J., Gliwicz J., Goszczynski J. Synurbization processes in population of *Apodemus agrarius*. I. Characteristics of populations in an urbanization gradient // Acta theriologica. 1978, V. 23. P. 341-358.

57. Novak J.M., Rhodes O.E., Jr, Smith M.H., Chesser R.K. Morphological asymmetry in mammals: genetics and homeostasis reconsidered //Acta Theriot. 1993. V. 38 (Suppl.2). P. 7-19.