

**СТАБИЛЬНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА АМФИПОД (CRUSTACEA, AMPHIPODA)
И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕЕ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ
В БИОМОНИТОРИНГЕ ЭКОСИСТЕМ ВОДОЕМОВ-ОХЛАДИТЕЛЕЙ АЭС**

М.Ю. Воронин, М.В. Ермохин

*Саратовский государственный университет им. Н.Г. Чернышевского
Россия, 410012, Саратов, Астраханская, 83*

Поступила в редакцию 28.05.04 г.

Стабильность онтогенеза амфипод (Crustacea, Amphipoda) и перспективы ее использования в биомониторинге экосистем водоемов-охладителей АЭС. – Воронин М.Ю., Ермохин М.В. – Проанализированы морфологические отклонения в развитии амфипод водоема-охладителя Балаковской АЭС (Саратовская область). Нарушения в структуре глаз диагностированы как флуктуирующая асимметрия, которая в популяциях амфипод водоема-охладителя ниже, чем в волжских. Стабильность онтогенеза особей весенней генерации, проходящего при более низкой температуре, заметно меньше, чем летней. Поэтому можно утверждать, что стабильность онтогенеза значимо выше при повышении температуры воды. Высокая чувствительность к температуре воды определяется генезисом фауны амфипод, большинство видов которых сформировались в понто-каспийском регионе и потому имеют высокий температурный оптимум развития. Анализ количественной связи стабильности развития амфипод с температурным режимом водоемов перспективен для биомониторинга трансформации техногенных гидроекосистем и воздействия глобального потепления на биоценозы естественных водоемов.

Ключевые слова: флуктуирующая асимметрия, стабильность развития, Amphipoda, водоем-охладитель атомной электростанции, биомониторинг.

Stability of the ontogenesis of amphipods (Crustacea, Amphipoda) and the outlook of its usage for biomonitoring of the ecosystems of cooling reservoirs of nuclear power stations. – Voronin M.Yu., Yermokhin M.V. – Morphological deviations in the development of the amphipoda from the cooling reservoir of the Balakovo nuclear power station (the Saratov region) are analyzed. Some disturbances in the ear's structure are attributed as a fluctuating asymmetry whose level in the reservoir was lower than that in the Volga river. The ontogenesis stability of the individuals from the spring generation (lower temperatures) was less than that in the summer one. So we can state that the ontogenesis stability is significantly higher at higher water temperatures. The high sensitivity to water temperature is stipulated by the genesis of the amphipoda fauna because the majority of the species were formed in the Ponto-Caspian region with a high temperature optimum of their development. Analysis of the quantitative relation of the amphipoda development stability with the thermal regime of the reservoir is promising for biomonitoring of technogenic hydroecosystems transformation and the influence of global warming on the biocenosis of natural waterbodies.

Key words: fluctuating asymmetry, development stability, Amphipoda, cooling reservoir, nuclear power station, biomonitoring.

Водоемы-охладители атомных электростанций – уникальный полигон для изучения реакций организмов на широкий градиент комплекса факторов среды, связанных с высоким уровнем термического загрязнения. Необходимость биомониторинга таких экосистем предполагает разработку комплекса альтернативных показателей, отражающих состояние экосистемы в целом и отдельных ее компонентов.

Определение состояния популяций структурообразующих таксонов гидробионтов – один из перспективных подходов к оценке современного состояния и прогнозирования трансформации экосистем техногенных водоемов в изменяющихся условиях эксплуатации. Стабильность индивидуального развития организмов – интегральный показатель состояния популяции, сбалансированности генома и оптимальности условий обитания вида. Всесторонне разработанный метод определения стабильности развития основан на измерении уровня флуктуирующей асимметрии в популяции. В фундаментальных исследованиях живых систем и биомониторинге накоплен значительный опыт по использованию данного показателя (Захаров, 1987; Захаров и др., 2000).

В биоценозах водоемов понто-каспийского бассейна структурообразующим таксоном считаются амфиподы, обладающие большим видовым богатством, высокой численностью и биомассой (Дедю, 1980). В водоеме-охладителе Балаковской АЭС (БАЭС) они также могут быть отнесены к доминантам бентосных сообществ (Воронин, Ермохин, 2002).

Морфологическая изменчивость амфипод может проявляться в отклонениях от нормальной формы глаз, конечностей, антенн и некоторых других признаков, при этом в популяциях относительно велика встречаемость отклонений в форме глаз. В ходе предварительного исследования доминирующих видов амфипод наиболее разнообразные морфологические отклонения зарегистрированы в строении глаза (размер, меньший по сравнению с дефинитивным состоянием, измененная форма, отсутствие отдельных фасеток, полная редукция). В большинстве случаев отклонения в форме глаз асимметричны.

Температурный и солевой режим водоема-охладителя БАЭС в значительной мере приближен к условиям северной части Каспийского моря, откуда в конце XX века эндемичные понто-каспийские амфиподы осуществили широкую экспансию в водоемы Европейской части России. Поэтому состояние популяций этих организмов в условиях, близких к сложившимся в центре происхождения, представляет особый интерес для исследования. Сравнительный анализ стабильности онтогенеза понто-каспийских амфипод в водоеме-охладителе и прилежащих к нему волжских водохранилищах (Волгоградском и Саратовском) позволил определить степень близости к оптимуму условий обитания этих вселенцев.

В настоящей работе определена природа изменчивости глаз бокоплавов (*Amphipoda*) и перспективы дальнейшего использования этого явления в экологических и биомониторинговых исследованиях.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор бокоплавов проводился по общепринятым гидробиологическим методикам на мелководьях (до 1 м) в верхней зоне Волгоградского водохранилища, на приплотинном участке Саратовского водохранилища и водоеме-охладителе БАЭС (Саратовская область). Пробы отбирали с 13 по 23 июля 2002 г. на станциях 1 – 6, было взято 20 выборок, и 5 мая 2003 г. на станциях 1 и 3 – 5 – 10 выборок (рисунок, табл. 1). В общей сложности исследовано 2462 особи бокоплавов. Для определения плотности популяций бокоплавов отбирали количественные пробы. Материал фиксировали 70%-ным спиртом (Жадин, 1950; Методика изучения ...,

СТАБИЛЬНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА АМФИПОД (CRUSTACEA, AMPHIPODA)

1975; Методические рекомендации ..., 1983). Определение видов осуществляли по «Атласу беспозвоночных ...» (1968), И.И. Грезе (1985), «Определителю пресноводных беспозвоночных ...» (1995).

Было обнаружено 10 видов амфипод: *Chaetogammarus warpachowskyi* (Sars, 1984); *Chaetogammarus ischnus* (Stebbing, 1898); *Micruropus wohli* (Dybowski, 1874); *Dikerogammarus caspius* (Pallas, 1771); *Dikerogammarus villosus bispinosus* (A. Martynov, 1925); *Dikerogammarus haemobaphes* (Eichwald, 1841); *Stenogammarus dzjubani* Mordukhay-Boltovskoy et Ljakov, 1972; *Pontogammarus robustoides* (Sars, 1894); *Pontogammarus sarsi* (Sowinsky, 1898); *Iphigenella schablensis* (Cărbăușu, 1943).

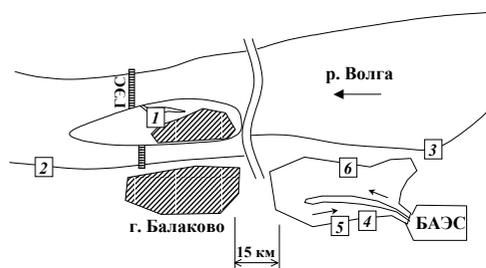


Схема расположения станций отбора проб (1 – 6)

Схема расположения станций отбора проб (1 – 6)

Таблица 1

Описание станций отбора проб

№ п/п	Станции отбора проб	t воды, °С		Тип грунта	Плотность популяций бокоплавов (ранговые значения)
		июль 2002	май 2003		
1	р. Балаковка, приток р. Волги, у городского водозабора	22.0	5.0	Мелкий заиленный щебень	II
2	р. Волга ниже БАЭС и г. Балаково	22.5	–	Песок	III
3	р. Волга выше БАЭС и г. Балаково, мелководный прогреваемый залив	25.5	0.5	Мелкий песок	V
4	Холодноводный канал пруда-охладителя БАЭС	28.5	13.3	Песок	IV
5	Холодноводный канал пруда-охладителя БАЭС	28.6	12.6	Щебень	VI
6	Тепловодный канал	31.5	–	Песок	I

При обработке проб у животных отмечали отклонения от нормальной морфологии глаз, пигментные пятна на месте обломанных конечностей и повреждений кутикулы, укороченные конечности как результат незаконченной регенерации.

Для определения природы изменчивости использовали критерии В.М. Захарова (1987). Ненаправленность различий между сторонами определяли по Б.Л. Астаурову (1927) с использованием ϕ -критерия Фишера и подтверждали по z -критерию знаков. Взаимосвязь проявления признака на правой и левой сторонах тела оценивали по коэффициенту корреляции Фехнера (r_{ϕ}) (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966). Для подтверждения случайности сочетания проявлений признака на разных сторонах тела применяли «вероятностный подход» (Астауров, 1927). Достоверность различий между разными выборками по доле особей с морфологическими нарушениями при попарном сравнении проверяли по ϕ -критерию Фишера (Плохинский, 1970; Лакин, 1990).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Индивидуальная морфология организма формируется при взаимодействии комплекса факторов внешней среды и генотипа. При отклонении от оптимальных условий возникают незначительные отклонения в развитии отдельных признаков. Анализ морфологической изменчивости амфипод водоема-охладителя БАЭС и прилежащих водоемов показал, что наиболее четко проявляются и доступны для анализа отклонения в развитии глаз. В рамках настоящей работы детально проанализирован характер изменчивости по этому признаку.

Было установлено, что не существует зависимости между наличием у особи глаз измененной формы и типично травматическими повреждениями (пигментные пятна на месте обломанных конечностей и поврежденной кутикулы, недоразвившиеся конечности). Связь между ними измеряли с помощью коэффициента ассоциации Пирсона r_A (тетрахорического показателя связи). Затем проверка дублировалась по коэффициенту ассоциации Юла r_Q . Статистически значимых значений коэффициентов ассоциации Пирсона и Юла не было обнаружено в 14 случаях парных сравнений. Следовательно, в популяциях бокоплавов обследованных водоемов отсутствует корреляция между прижизненными повреждениями и изменением формы глаза. Кроме того, количество животных со следами травм примерно одинаково во всех популяциях одного вида. Это положение подтверждается тем, что доля особей со следами травм не различается в разных выборках. Статистически достоверное различие обнаружено в 1 случае из 18 проведенных сравнений (при $p < 0.05$), что при данном количестве сравнений и уровне значимости приближается к ошибке случайности.

Изменения формы глаз бокоплавов имеют иную, не травматическую природу. Доля особей с нарушениями глаза различна на разных станциях, что определяется отклонениями процессов развития особи, связанными с локальным воздействием факторов среды.

В большинстве случаев отклонения в форме глаз асимметричны. В настоящее время различают несколько типов асимметрии: направленная асимметрия, анти-симметрия и флуктуирующая асимметрия (Van Valen, 1962). Для установления типа асимметрии необходимо определить следующие критерии: значительность и направленность различий, взаимосвязь в проявлении признака между сторонами (Захаров, 1987).

Виды семейства Gammaridae обладают бобовидными или овальными глазами. Одна форма глаза и степень его развития – широко варьирующий признак. Отмечены случаи, когда у особей одного и того же вида, обитающих в темноте, глаза не развиваются, а у живущих при освещении имеются нормальные глаза (Бирштейн, 1985). Развитие глаз у бокоплавов не обладает жесткой генетической детерминацией. Естественным отбором допускается некоторое отклонение от нормы, поэтому в популяциях бокоплавов обычно присутствуют особи с различного рода изменениями глаза, не оказывающими заметного влияния на их жизнеспособность. Количество таких особей достаточно часто превышает половину общей численности популяции.

Определяя направленность асимметрии у бокоплавов, мы сравнивали между собой количество особей с большими лево- и правосторонними изменениями глаз в отдельных выборках. Статистически значимые различия обнаружены только в 1

случае из 21 выборки (при $p < 0.05$). Дополнительная проверка направленности асимметрии с использованием z -критерия знаков также не обнаружила значимых различий между количеством особей с большими нарушениями формы глаза слева и справа.

Для проверки гипотезы об отсутствии тенденции к направленности асимметрии в исследуемой серии выборок в целом было проведено общее сравнение числа случаев асимметрии во всех выборках (Захаров, 1987). Статистически значимых различий между количеством лево- и правосторонне асимметричных особей обнаружено не было. Учитывая вышеизложенное, можно утверждать, что различия между сторонами могут рассматриваться как достоверно случайные и направленность асимметрии в данном случае отсутствует.

Проверка гипотезы независимого билатерального проявления (взаимосвязи сторон) показала в различных выборках как отсутствие связи в проявлении признака между сторонами, так и положительную или отрицательную связь. Сравнение числа случаев с разными типами взаимосвязи по z -критерию знаков не обнаруживает преобладания какого-либо типа связи. Анализ взаимосвязи сторон был продублирован с использованием вероятностного подхода, более предпочтительного для определения типа взаимосвязи между сторонами (Астауров, 1927; Захаров, 1987). Во всех 19 выборках была обнаружена положительная связь в проявлении признака между сторонами. Отсутствие взаимосвязи в проявлении признака слева и справа имеет место только в генетически однородной группе особей, когда всё фенотипическое разнообразие следует считать следствием случайных нарушений развития. При анализе выборок, взятых из природных популяций, между сторонами может быть как положительная связь, так и ее отсутствие, флуктуирующая асимметрия диагностируется в обоих случаях (Захаров, 1987).

По результатам проведенного анализа для асимметрии глаз бокоплавов характерны такие черты, как незначительность различий, ненаправленность и отсутствие взаимосвязи в проявлении признака между сторонами. По этим критериям ее можно определить как флуктуирующую асимметрию, что дает возможность использовать обнаруженный феномен в анализе стабильности индивидуального развития амфипод в водоеме-охладителе БАЭС, вести поиск конкретных факторов среды, оказывающих на нее влияние.

Уровень флуктуирующей асимметрии измеряли с использованием двух дублирующих методов: по доле асимметричных особей в выборке, а также по частоте проявления нарушений развития глаз (отношения количества глаз, ненормальной для данного вида формы или развития к общему числу глаз в выборке). Различия между выборками при этом определялись в соответствии с реальным объемом выборки (Астауров, 1927; Захаров, 1987).

Статистически значимых различий уровня флуктуирующей асимметрии между выборками, взятыми весной 2003 г., обнаружено не было. Это, возможно, связано с их небольшим объемом и с большей однородностью условий среды внутри водоема. Между более объемными летними пробами 2002 г. отмечен ряд статистически значимых различий (табл. 2). Флуктуирующая асимметрия считается показателем стабильности развития, неспецифически возрастающим при любом стрессовом воздействии на организм. Уровень этого показателя в популяциях, расположенных на экологической и географической периферии ареала вида,

обычно выше, нежели в центральных и благополучных популяциях. В географически удаленных друг от друга популяциях уровень флуктуирующей асимметрии может значительно отличаться в силу ряда причин: центрального или периферического положения популяции в пределах ареала, климатических особенностей и т.д.

Таблица 2

Статистическая значимость различий доли асимметричных особей (в числителе) и частоты проявления нарушений развития глаз (в знаменателе) между выборками с разных станций

Вид	Станции отбора	Количество особей в выборке	Частота асимметричных особей, %	Частота проявления признака, %	Станции отбора проб			
					3	4	5	6
<i>Ch. warpachowskyi</i>	2	97	33.0	27.3	-	≥ 0.05 <0.05	≥ 0.05 <0.05	≤ 0.05 <0.01
	4	231	23.8	17.7	-	-	≥ 0.05 >0.05	≥ 0.05 >0.05
	5	24	12.5	10.4	-	-	-	≥ 0.05 >0.05
	6	30	13.3	8.3	-	-	-	-
<i>D. caspius</i>	2	14	35.7	32.1	-	≥ 0.05 >0.05	≥ 0.05 >0.05	≥ 0.05 >0.05
	4	28	17.9	17.9	-	-	≥ 0.05 >0.05	≥ 0.05 >0.05
	5	56	19.6	16.1	-	-	-	≥ 0.05 >0.05
	6	84	22.6	17.3	-	-	-	-
<i>P. robustoides</i>	1	17	5.9	5.9	-	≥ 0.05 >0.05	≥ 0.05 >0.05	≥ 0.05 >0.05
	4	54	18.5	13.9	-	-	≥ 0.05 >0.05	≤ 0.05 <0.01
	5	16	18.8	25.0	-	-	-	≥ 0.05 <0.001
	6	69	4.3	2.2	-	-	-	-
<i>St. dejubani</i>	2	19	26.3	21.1	≥ 0.05 <0.05	-	-	-
	3	441	8.6	6.8	-	-	-	-
<i>M. wohli</i>	4	112	13.4	8.9	-	-	≥ 0.05 >0.05	-
	5	11	18.2	9.1	-	-	-	-

Примечание. Жирным выделены значимые различия по z-критерию знаков.

Отбор проб проводили на станциях, располагающихся на относительно небольшом в масштабе ареала вида отдалении друг от друга (около 40 км), что позволило избежать влияния на результат различий между географически удаленными популяциями. Поэтому можно утверждать, что все различия стабильности раз-

СТАБИЛЬНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА АМФИПОД (CRUSTACEA, AMPHIPODA)

вития между особями из разных популяций наблюдались в силу локального действия экологических факторов.

Различия уровня флуктуирующей асимметрии в разных популяциях могут также объясняться различной плотностью животных в них. Между ними обычно отмечается положительная зависимость (Zakharov et al., 1997).

У *Ch. warpachowskyi* наименьший уровень флуктуирующей асимметрии отмечен на станциях с максимальной и минимальной плотностью. Наибольшее же количество асимметричных особей обнаружено на станции 2 со средними значениями численности. Максимальный уровень флуктуирующей асимметрии *D. caspius* был отмечен также на станции 2, минимальный – на станциях 4 и 5. Соответствие между плотностью популяции и уровнем флуктуирующей асимметрии хорошо прослеживается у *P. robustoides*, противоположная картина наблюдается у *St. dzjubani* (см. табл. 2). Если бы фактор численности оказывал существенное влияние на стабильность развития бокоплавов, то следовало бы ожидать какой-либо взаимосвязи между ними. Однако четкой зависимости между этими популяционными показателями не наблюдается, т.е. фактор численности невозможно отнести к определяющим и влияние его на развитие бокоплавов незначительное.

Отбор проб в водоеме-охладителе БАЭС и в качестве контроля в водоемах, не подверженных настолько интенсивному хозяйственному использованию, позволил изучить влияние специфических факторов среды в техногенном водоеме на стабильность развития бокоплавов. Водоем-охладитель испытывает значительные антропогенные нагрузки: не исключается поступление в водоем радиоактивных веществ, периодически проводится обработка гербицидами высшей водной растительности. Подобные загрязнители могут негативно влиять на онтогенез. Определение стабильности развития постоянно обитающих в водоеме-охладителе организмов позволит выяснить уровень и характер антропогенного воздействия на экосистему.

Нами был зарегистрирован низкий уровень флуктуирующей асимметрии в популяциях бокоплавов, обитающих в водоеме-охладителе, по сравнению с волжскими популяциями, что указывает, как минимум, на отсутствие значительного отрицательного влияния на экосистему водоема (см. табл. 2).

В силу специфики водоема-охладителя в него постоянно поступают избыточные количества тепла. В результате его гидрологические и гидрохимические характеристики сильно отличаются от фоновых значений в прилежащих водоемах. Следствием постоянного испарения с поверхности считается избыточное содержание минеральных солей в нем. Температура держится в среднем на 10°C выше, чем в водоемах с естественным температурным режимом. Столь значительная разница в условиях обитания существенно сказывается на развитии организмов. Избыточная соленость накладывает отпечаток на существование бокоплавов в водоеме-охладителе БАЭС. Большинство обитающих в нем видов бокоплавов – эвригалитные виды, относительно недавно совершившие экспансию в пресные водоемы. Они нашли для своего развития в водоеме-охладителе более благоприятные условия. Их развитие в водоеме статистически значимо стабильнее, чем в пресной речной воде р. Волги. Однако эта гипотеза объясняет не все достоверные различия в уровне флуктуирующей асимметрии между выборками (см. табл. 2). Так, в пределах водоема-охладителя содержание солей на разных станциях не имеет существенных отличий, но стабильность развития в выборках с разных станций значимо различается.

Все статистически достоверные случаи различия уровня флуктуирующей асимметрии отмечены между выборками со станций с различной температурой. При этом уровень стабильности развития амфипод значимо выше на участках водоемов с более высокой температурой (см. табл. 1, 2). Данный феномен можно объяснить генезисом фауны амфипод Волжского бассейна. Большинство исследованных нами видов относятся к понто-каспийской фауне и имеют температурный оптимум выше, чем у древнепресноводных видов (Волга и ее жизнь, 1978; Дедю, 1980). Следует отметить, что в жаркие летние месяцы ракообразные отсутствовали в непосредственной близости от водосброса АЭС, где температура воды достигала 37 – 40°C. Этот феномен связан с их высокой оксифильностью. Летом 2002 г. бокоплавы находили оптимальные условия для своего развития на значительном удалении от АЭС при температуре воды не более 32°C.

Для многих видов животных обнаружены циклические сезонные изменения уровня флуктуирующей асимметрии в популяциях (Захаров, 1987), обычно связанные с различием стабильности развития особей разных генераций. Подобное явление обнаружено нами у большинства исследованных видов. Уровень флуктуирующей асимметрии в летних выборках выше, чем в весенних (табл. 3).

Таблица 3

Различие уровня флуктуирующей асимметрии в выборках особей весенней (в числителе) и летней (в знаменателе) генераций

Вид	Станция отбора проб	Количество особей в выборке	Частота асимметричных особей, %	Частота проявления признака, %
<i>Ch. ischnus</i>	5	8 / 31	37.5 / 16.1	31.3 / 8.1
<i>Ch. warpachowskyi</i>	4	231 / 121	23.8 / 18.2	17.7 / 11.6
<i>D. villosus</i>	5	138 / 44	10.1 / 2.3	7.6 / 1.1
<i>P. robustoides</i>	1	17 / 60	5.9 / 6.7	5.9 / 4.2
	4	54 / 20	18.5 / 5.0	13.9 / 2.5
<i>P. sarsi</i>	3	69 / 24	8.7 / 8.3	6.5 / 4.2
<i>St. dzjubani</i>	3	441 / 374	8.6 / 13.6	6.8 / 9.4
<i>M. wohli</i>	4	112 / 31	13.4 / 9.7	8.9 / 4.8

У большинства видов бокоплавов в течение года наблюдается два пика размножения: весной (май) и в конце лета (август). Особи весенней генерации (встреченные в пробах летом 2002 г.) развиваются при относительно низких температурах воды. Во время наиболее интенсивного роста молодежи температура воды в водоемах с естественным температурным режимом была 10 – 15°C, а в водоемоохладителе – 20°C. Бокоплавы, рожденные в конце лета, перезимовавшие и встреченные в пробах весной 2003 г., проходили развитие при температуре примерно на 10°C выше, чем весенняя генерация, что определило большую стабильность их развития. Высокая чувствительность бокоплавов к повышению температуры воды в период развития объясняется также происхождением большинства исследованных видов, которые относятся к теплолюбивой понто-каспийской фауне с высоким температурным оптимумом развития.

Исследования количественной связи стабильности развития амфипод с температурным режимом водоемов и другими факторами среды могут оказаться важными для решения ряда теоретических и прикладных задач. В дальнейшем пред-

СТАБИЛЬНОСТЬ ОНТОГЕНЕЗА АМФИПОД (CRUSTACEA, AMPHIPODA)

ставляется перспективным выяснение последовательности экспансии видов понто-каспийской фауны на север в межледниковые периоды. На основании таких данных можно прогнозировать трансформацию таксоценозов амфипод как естественных водоемов в условиях многолетних климатических изменений, так и техногенных при изменении режима их эксплуатации.

ВЫВОДЫ

1. Анализ характера морфологической изменчивости глаз амфипод показал, что данный тип изменчивости является флуктуирующей асимметрией.

2. Установлено, что между температурой воды и стабильностью развития бокоплавов существует прямая зависимость. В пределах нормы реакции бокоплавов повышение температуры уменьшает уровень флуктуирующей асимметрии в популяции, т.е. стабильность онтогенеза возрастает.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Астауров Б.Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster* // Журн. эксперим. биологии. 1927. Сер. А. Т. 3, вып. 1/2. С. 1 – 61.

Атлас беспозвоночных Каспийского моря. М.: Пищевая пром-сть, 1968. 416 с.

Бириштейн Я.А. Генезис пресноводной, пещерной и глубоководной фаун. М.: Наука, 1985. 248 с.

Волга и ее жизнь. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 348 с.

Воронин М.Ю., Ермохин М.В. Фауна и экология высших ракообразных бентоса водоема-охладителя Балаковской АЭС // Биология внутренних вод: проблемы экологии и био-разнообразия: Материалы XII Междунар. конф. молодых ученых. Борок, 2002. С. 11 – 19.

Грезе И.И. Бокоплав. Фауна Украины. Т. 26. Высшие ракообразные, вып. 5. Киев: Наук. думка, 1985. 172 с.

Дедю И.И. Амфиподы пресных и солоноватых вод юго-запада СССР. Кишинев: Шти-инца, 1980. 224 с.

Жадин В.И. Изучение донной фауны водоемов М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 32 с.

Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.

Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов В.И., Велецкий А.В., Кряжева Н.Г., Чистякова Е.Г., Чубинишвили А.Т. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России, 2000. 68 с.

Лакин Г.Ф. Биометрия М.: Высш. шк., 1990. 352 с.

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л., 1983. 52 с.

Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М.: Наука, 1975. 376 с.

Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 2. Ракообразные. СПб.: ЗИН РАН, 1995. 632 с.

Плохинский Н.А. Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970. 368 с.

Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И. Некоторые вопросы феногенетики // Актуальные вопросы современной генетики. М.: Изд-во МГУ, 1966. С. 114 – 130.

Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry // Evolution. 1962. Vol. 16, №2. P. 125 – 142.

Zakharov V.M., Demin D.V., Baranov A.S., Borisov V.I., Valetsky A.V., Sheftel B.I. Developmental stability and population dynamics of shrews *Sorex* in Central Siberia // Acta Theriol. Suppl. 1997. Vol. 4. P. 41 – 48.