



<http://ecopri.ru>

<http://petrsu.ru>

Издатель

ФГБОУ «Петрозаводский государственный университет»
Российская Федерация, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33

Научный электронный журнал

ПРИНЦИПЫ ЭКОЛОГИИ

<http://ecopri.ru>

Т. 1. № 2(2). Июнь, 2012

Главный редактор

А. В. Коросов

Редакционный совет

В. Н. Большаков
А. В. Воронин
Э. К. Зильбер
Э. В. Ивантер
Н. Н. Немова
Г. С. Розенберг
А. Ф. Титов

Редакционная коллегия

Г. С. Антипина
В. В. Вапиров
А. Е. Веселов
Т. О. Волкова
В. А. Илюха
Н. М. Калинкина
А. М. Макаров
А. Ю. Мейгал

Службы поддержки

А. Г. Марахтанов
А. А. Кухарская
О. В. Обарчук
Н. Д. Чернышева
Т. В. Климюк
А. Б. Соболева

ISSN 2304-6465

Адрес редакции

185910, Республика Карелия, г. Петрозаводск, ул. Красноармейская, 31. Каб. 343.

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



Содержание Т. 1. № 2. 2012.

От редакции

Главная тема	3
--------------	---

Аналитический обзор

Волкова Т. О., Багина У. С.	Множественная лекарственная устойчивость опухолевых клеток к химиотерапевтическим препаратам. Экологические аспекты	4 - 21
Ляпков С. М.	Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки: формирование и закономерности проявления	22 - 44

Методы экологических исследований

Горбач В. В., Сааринен К. .	Оценка встречаемости и относительного обилия видов в фаунистических исследованиях на примере дневных бабочек Финляндии (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea)	45 - 53
Коросов А. В.	О противоречии между статистическими параметрами динамики популяций	54 - 59
Хабибуллин В. Ф.	Логические аспекты выделения и классификации трофических групп животных	60 - 64

Оригинальные исследования

Гайдыш И. С., Тарасова В. Н., Марковская Е. Ф.	Влияние фрагментации местообитаний на эпифитный лишайниковый покров сосны на примере таежного города	65 - 71
Ивантер Э. В.	Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе	72 - 76
Ивичева К. Н., Филоненко И. В.	Анализ влияния освоенности речных бассейнов на качество вод методами ГИС	77 - 82
Куранов Б. Д.	Репродуктивные показатели птиц в техногенно загрязненном ландшафте	83 - 88

Синопсис

Илюха В. А.	Книга, которую нужно читать	89 - 90
-------------	------------------------------------	---------



Главная тема

Второй номер нашего журнала продолжает главную тему первого. Для привлечения авторов нам важно показать возможное разнообразие публикаций экологической направленности, соответствующих политике журнала.

В этом номере представлен широкий спектр объектов исследования – от реакции опухолевых клеток на лечебные препараты до состояния природы в некоторых районах Вологодской области. Для экологии одинаково интересны пути изменения городских лесных сообществ и их компонентов (лишайников), правила географической изменчивости морфотипа и закономерности антропогенного влияния на репродукцию животных. Расширился круг работ, посвященных методике экологических исследований. Они представляют три важных для экологии (и по-прежнему «больных») темы: учет обилия животных, корректные приемы классификационных построений и репрезентативность статистических описаний экологических явлений.

Общим началом, объединяющим представленные статьи, служит провозглашенный журналом принцип — поиск закономерностей. Конечно, публикации в других периодических изданиях также вскрывают суть наблюдаемых феноменов (в чем и состоит смысл любой науки). Однако нам кажется важным требовать от авторов большей четкости в определении взаимосвязи изученных явлений, в обозначении экологического объекта исследования (генеральной совокупности). На наш взгляд, путь в направлении все более жесткой формализации экологических построений ведет к созданию количественной модели наблюдаемого явления. Модель же хороша тем, что предъявляет жесткие требования к входящей информации, фактам и идеям, в явной форме требуя установления первых и развития вторых. Это путь к ясному пониманию природы.

Нельзя сказать, что мы в полной мере применяли обозначенный критерий к представленным статьям. Для этого пока нет подходящих условий, например сложившихся традиций. Хочется думать, что развитие журнала их сформирует. Сделать это можно только при тесном сотрудничестве редакции с авторами и рецензентами. Здесь уместно еще раз призвать читателей нашего журнала становиться его авторами и тем самым поддержать его развитие.

Надо отметить расширение географии как авторов (Петрозаводск, Москва, Вологда, Томск, Уфа), так и рецензентов (Петрозаводск, Водопад Кивач, Москва, Санкт-Петербург, Берген). Остается надеяться, что эта тенденция будет устойчивой и что в обсуждение принципов экологического мышления и в установление принципов организации надорганизменных систем включатся исследователи иных областей и регионов.



УДК 616-006:574.24

Множественная лекарственная устойчивость опухолевых клеток к химиотерапевтическим препаратам. Экологические аспекты

ВОЛКОВА
Татьяна Олеговна

*Петрозаводский государственный университет,
VolkovaTO@yandex.ru*

БАГИНА
Ульяна Сергеевна

*Петрозаводский государственный университет,
lepsy@mail.ru*

Ключевые слова:

множественная лекарственная
устойчивость
клеточные опухолевые линии
Р-гликопротеин
глутатион-S-трансфераза
химиотерапевтические
лекарственные препараты

Аннотация:

В обзоре обобщены и проанализированы литературные данные, касающиеся основных механизмов развития феномена множественной лекарственной устойчивости (МЛУ) опухолевых клеток к химиотерапевтическим препаратам. Сделано заключение о биологической роли приобретенного фенотипа МЛУ для популяции опухолевых клеток в целом.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 10 июня 2012 года

Опубликована: 25 ноября 2013 года

Введение

Множественная лекарственная устойчивость (МЛУ) – это невосприимчивость клеток или организма одновременно к целому ряду лекарственных препаратов разного химического строения и с разным механизмом действия. Она определяется как снижение чувствительности до такой степени, что клетки способны размножаться при воздействии на них препарата в критической или более высокой концентрации. Феномен МЛУ имеет важное клиническое значение, поскольку представляет собой серьезное препятствие на пути успешного лечения многих заболеваний, в том числе злокачественных опухолей. Развитие МЛУ к используемым лекарственным препаратам является одним из проявлений фундаментального биологического свойства всех живых организмов – приспособления к изменениям условий внешней среды. Исследования последних лет показали, что молекулярные механизмы МЛУ множественны, и лекарственная устойчивость может определяться включением различных биологических систем, характеризующих разные этапы осуществления токсического действия химиопрепарата – от ограничения накопления лекарства внутри клетки до отмены программы гибели клеток, индуцируемой веществом. Нередко в клетке включается несколько защитных механизмов, однако чаще всего преобладает какой-то один механизм. Наиболее изученными механизмами, клиническая значимость которых при определенных формах новообразований установлена, являются: активация трансмембранных транспортных белков, выводящих различные вещества из клетки (в частности, Р-гликопротеина – Pgp); активация ферментов системы глутатиона, детоксицирующей препараты; изменения генов и белков, контролирующих апоптоз и выживаемость клеток (Ставровская, 2000; Анисимов и др., 2003; Volkova et al., 2012). Существует тесная взаимосвязь количественных изменений клеточной популяции и изменений их биологических свойств, одним из которых является лекарственная устойчивость. В активно размножающейся популяции всегда имеется некоторое количество лекарственно-устойчивых мутантов, которые практического значения не имеют, но по мере сокращения популяции, например под влиянием химиотерапевтических препаратов, изменяется

соотношение между количеством лекарственно-чувствительных и лекарственно-устойчивых клеток. В этих условиях происходит размножение главным образом лекарственно-устойчивых клеток, их количество неуклонно возрастает. Итогом такой клональной селекции является поликлоновость опухоли и доминирование наиболее агрессивных клонов. В связи с этим целью настоящего обзора является обобщение данных по основным механизмам развития МЛУ опухолевых клеток при воздействии различных химиопрепаратов.

Аналитический обзор

1. Р-гликопротеин – основной белок-транспортер множественной лекарственной устойчивости

Р-гликопротеин – крупный трансмембранный белок с молекулярной массой 170 кДа (gp170, Pgp), состоящий из двух одинаковых частей, каждая из которых включает шесть гидрофобных трансмембранных участков (рис. 1). Это позволяет считать, что молекула Pgp 12 раз пересекает плазматическую мембрану клетки и имеет два сайта связывания с АТФ, свидетельствующих об энергозависимости функционирования белка (Chen et al., 1986; Roninson, 1991). Предполагается, что 12 трансмембранных доменов формируют поры или каналы, через которые Pgp активно выбрасывает вещества, и энергия гидролиза АТФ переносится от двух АТФ-связывающих доменов, обеспечивая работу выбрасывающего насоса (рис. 2) (Roninson, 1991).

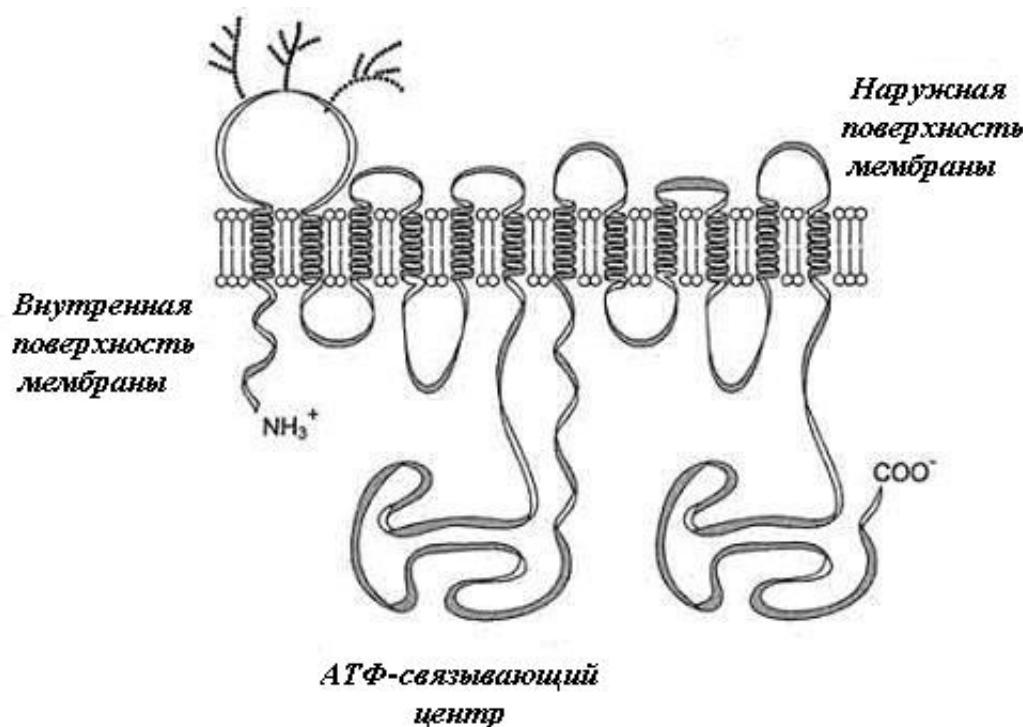


Рис. 1. Строение Р-гликопротеина

Р-гликопротеин – интегральный белок, имеющий 12 трансмембранных доменов, пронизывающих бислой цитоплазматической мембраны. N- и C-концы белка обращены в цитозоль. Участки Р-гликопротеина на наружной поверхности мембраны гликозилированы. Область между шестым и седьмым доменами имеет центры для присоединения АТФ и аутофосфорилирования (Биохимия, 2003)

Fig. 1. The structure of P-glycoprotein

P-glycoprotein is an integral membrane protein containing 12 transmembrane domains that span the plasma membrane bilayer. Protein N- and C- termini are exposed to the cytosol. The first extracellular loop of P-glycoprotein is glycosylated. The region between the sixth and the seventh domains contains ATP-binding and autophosphorylation sites (Biochemistry, 2003)

Активность Р-гликопротеина определяет резистентность опухолевых клеток ко многим противоопухолевым лекарствам (антрациклиновым антибиотикам, алкалоидам растительного происхождения, в частности к винка-алкалоидам, подофиллотоксинам, таксанам и др.), а также ко многим другим веществам – флуоресцентным красителям (бромистому этидию – БЭ), пурамицину, грамицидину D и др. (Гринчук и др., 1996; Меликсетян и др., 1999).

Р-гликопротеин человека кодируется геном *mdr1*, принадлежащим к семейству *mdr*, локализованным в хромосоме 7. К МЛУ может приводить как изменение экспрессии гена *mdr1*, так и увеличение дозы гена – амплификация участка генома, содержащего ген *mdr1*, и еще пяти или шести сцепленных с ним генов (Borst, 1991; Невзглядова, Шварцман, 1992).

Активность Рgp может быть оценена по степени накопления меченного лекарства (например, ^3H -винбластин) или флуоресцирующего препарата (например, даунорубина) клетками, а также по степени накопления или по скорости выброса веществ, например, флуоресцентных красителей, субстратов для Рgp (родамина-123) (Neyfakh, 1988; Гамалей и др., 1995).

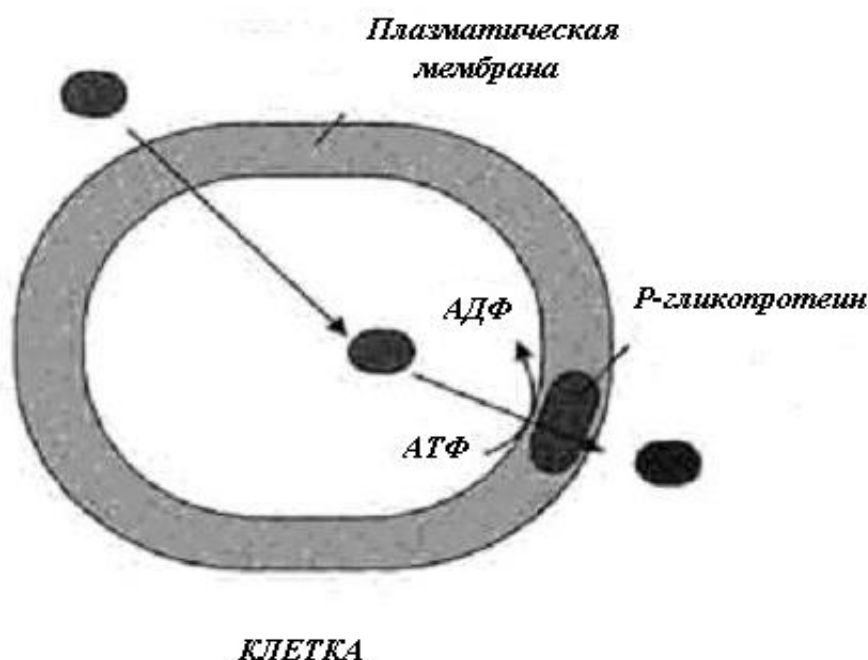


Рис. 2. Функционирование Р-гликопротеина

Темный овал – противоопухолевый агент (гидрофобное вещество) (Биохимия, 2003)

Fig. 2. The functioning of P-glycoprotein

An antitumor agent (hydrophobic compound) is depicted as the dark ellipse (Biochemistry, 2003)

С помощью гибридизации нуклеиновых кислот показано, что селекция клеток китайского хомячка *CHLV-79 RJK* на устойчивость к бромистому этидию приводит к амплификации и экспрессии генов семейства *mdr*, один из которых кодирует трансмембранный Р-гликопротеин, ответственный за понижение содержания БЭ в клетках. Авторы полагают, что амплифицированные копии генов *mdr* локализуются в тех же участках генома, где локализованы гены *mdr* дикого типа, и морфологически выявляются в виде гомогенно окрашенной области одной из хромосом, производной хромосомы 1. Полученные данные свидетельствуют о том, что устойчивость клеток *CHLV-79 RJK* к бромистому этидию в возрастающих концентрациях достигается в результате как амплификации генов *mdr*, так и регуляции экспрессии этих генов (Гринчук и др., 1993).

В другой работе в результате многоступенчатой селекции клеток китайского хомячка *CHO-K1* на устойчивость к бромистому этидию были получены устойчивые сублинии *Cerb-1* и *Cerb-2*. Показано, что

клетки *Cerb-1* и *Cerb-2* характеризуются множественной лекарственной устойчивостью. С помощью гибридизации нуклеиновых кислот в клетках *Cerb-2* обнаружены амплификация и повышенная экспрессия генов семейства *mdr*. В результате слияния клеток *Cerb-2* с клетками китайского хомячка линии *CHLV-79 RJK*, чувствительными к БЭ, были получены два гибридных клона *Hyrb-1* и *Hyrb-2*. Клетки *Hyrb-2* характеризовались такой же устойчивостью к БЭ, как и клетки *Cerb-2*, у клеток *Hyrb-1* она оказалась ниже. В клетках *Hyrb-2* амплификация и экспрессия генов *mdr* не отличались от таковых у клеток *Cerb-2*. В клетках *Hyrb-1* амплификации этих генов не обнаружено, хотя уровень экспрессии оказался выше, чем в чувствительных клетках. На основании полученных данных можно предположить, что устойчивость клеток китайского хомячка к БЭ обусловлена амплификацией и повышенной экспрессией генов *mdr* (Липская и др., 1994).

В работе Гринчук и сотрудников (Гринчук и др., 1996) исследованы кариотипы клеток китайского хомячка линии *CHLV-79 RJK* и 6 сублиний этих клеток, отобранных на устойчивость к возрастающим концентрациям бромистого этидия, а также количество копий генов *mdr* в клетках, чувствительных и устойчивых к БЭ. Показано, что устойчивые к БЭ сублинии характеризовались МЛУ. Авторы предполагают, что амплификация генов *mdr* в устойчивых к БЭ клетках *CHLV-79 RJK* может рассматриваться как фактор, инициирующий последующую дестабилизацию генома и приводящий в итоге к изменениям в структуре кариотипа.

В настоящее время хорошо известно, что при ступенчатой селекции на устойчивость к некоторым цитотоксическим агентам (растительным алкалоидам и антибиотикам) клетки опухолевых линий *in vitro* приобретают перекрестную устойчивость к целому ряду цитостатиков, различающихся как по структуре и происхождению, так и по воздействию на разные клеточные мишени. Спектры препаратов, к которым развивается перекрестная устойчивость, а также механизмы, ее обеспечивающие, могут различаться в зависимости от выбора селективного агента.

В исследованиях Гринчук и сотрудников (Гринчук и др., 1998) в результате многошаговой селекции из популяции клеток хронического промиелолейкоза человека линии *K562* были выделены три клона *C9*, *B2* и *B3*, устойчивые к адриамицину (АДМ). Клетки клонов, устойчивые к АДМ, характеризовались перекрестной резистентностью к колхицину, актиномицину D и бромистому этидию – агентам группы МЛУ. При гибридизации ДНК по Саузерну в клетках устойчивых клонов была обнаружена амплификация гена *mdr1*. Кариологический анализ резистентных клеток, проведенный на ранних этапах культивирования в присутствии АДМ, показал наличие в геноме дополнительного генетического материала (морфологических маркеров амплификации – двойных мини-хромосом в клонах *B2* и *B3* и наличие гомогенно-окрашенных областей в хромосомах клеток клона *C9*). Выявленные кариотипические изменения рассматриваются как дестабилизация генома клеток *K562*/АДМ в связи с приобретением этими клетками фенотипа МЛУ.

Исследования генов и путей сигнальной трансдукции, вовлеченных в регуляцию активности Р-гликопротеина, свидетельствуют о том, что данных путей может быть несколько. Так, с использованием введения в клетку промоторной области гена *mdr1* в составе конструкции, содержащей ген-репортер, а также в условиях стабильной трансфекции некоторых других генов было показано, что на активность промотора *mdr1* или эндогенного гена клеток могут влиять гены *p53*, *ras*, *raf* и гены рецепторов ретиноевой кислоты (*RAR α* и *RAR β*) (Teeter et al., 1991; Chin et al., 1992; Stromskaya et al., 1998). На активность гена *mdr1* влияют также гены транскрипционных факторов *c-fos* и *c-jun*, для которых имеются респонсивные элементы в промоторной области гена *mdr1*.

В регуляции активности Р-гликопротеина принимают участие протеинкиназа С, протеинкиназа А и, возможно, еще некоторые протеинкиназы. Так, в работе Некрасовой (Некрасова, 1993) изучалась активность протеинкиназы С в клетках клонов линии *CHO-K1*, устойчивых к бромистому этидию в концентрациях 1 и 10 мкг/мл. Было обнаружено, что в клетках устойчивых клонов, отличающихся по пролиферативным характеристикам как друг от друга, так и от клеток исходной популяции, активность протеинкиназы С на первом этапе селекции увеличивалась во фракции мембран, а при дальнейшем увеличении устойчивости возрастала как в мембранах, так и в цитозоле. Культивирование устойчивых клеток в присутствии бромистого этидия приводило к увеличению активности фермента.

В опытах с культивируемыми клетками было показано, что процесс, связанный с развитием и становлением МЛУ, может сопровождаться изменениями в клеточной морфологии и физиологии: в частности, изменяются расплываемость клеток, скорость их размножения, внутриклеточный мембранный транспорт, опухолеродность и метастатическая активность резистентных клеток (Анисимов и др., 2003; Biedler, 1994). В работе Ерохиной и соавторов (Ерохина и др., 1997) описаны морфофункциональные изменения клеточных структур, сопровождающие первый этап возникновения

лекарственной устойчивости в опухолевых клетках, экспрессирующих Р-гликопротеин. Были использованы фибробласты сирийского хомячка, трансформированные вирусом саркомы Рауса. Резистентные клетки получены путем культивирования в среде, содержащей субстрат для Рgp колхицин. При этом происходили изменения актинового цитоскелета, микротрубочек, аппарата Гольджи, везикулярного транспорта, сопровождающих развитие МЛУ.

Во многих работах установлена корреляция между дифференцировкой и экспрессией генов, кодирующих Р-гликопротеин в ответ на химиотерапевтические агенты. Так, Маркс с сотрудниками (Marks et al., 1993) показали, что экспрессия Р-гликопротеина в клетках *K562*, резистентных к винбластину и эпирубицину, не связана с экспрессией антигена CD34 и со специфическими маркерами эритроидной и миелоидной дифференцировки. В резистентных клетках отмечался более высокий уровень эритроидной и миелоидной дифференцировок, по сравнению с родительской линией.

В другой работе также было показано, что повышенный уровень экспрессии Р-гликопротеин-мРНК в клетках *K562*, обработанных бутиратом натрия, не связан с эритроидной дифференцировкой (Shibata et al., 1990). После обработки бутиратом натрия наблюдалось дозо-зависимое увеличение экспрессии Р-гликопротеин-мРНК в клетках *K562*, резистентных к адриамицину и винкристину. Гемин и митомицин С не влияли на уровень экспрессии Р-гликопротеин-мРНК. Авторы предполагают, что увеличение экспрессии Р-гликопротеин-мРНК, вероятно, может приводить к дифференцировке клеток *K562*.

Показано, что бутират натрия, гемин, 1- β -D-арабинофуранозилцитозин и эритроидный фактор дифференцировки (EDF) индуцируют эритроидную дифференцировку как в резистентных к винкристину клетках *K562*, так и клетках родительской линии. Уровень экспрессии *mdr*-гена в сублинии уменьшался после обработки EDF, но не после воздействия других индукторов. Следовательно, EDF регулирует функцию Р-гликопротеина в винкристин-резистентных клетках. Более того, EDF повышал чувствительность клеток сублинии к агентам множественной лекарственной устойчивости и подавлял экспрессию Р-гликопротеина (Okabe-Kado et al., 1991). Было также показано, что линия *K562*, резистентная к винбластину, была кросс-резистентна к доксорубицину и этопозиду, но оставалась чувствительной к цитозинарабинозиду, 6-тиохинолину. При этом MDR-фенотип не влиял на уровень синтеза гемоглобина в ответ на гемин, но увеличивал способность клеток дифференцироваться при обработке цитозинарабинозидом (Hait et al., 1993). Полученные результаты свидетельствуют, что индуцированная дифференцировка необходима в преодолении MDR-фенотипа.

Обработка клеток эритромиелолейкозной линии *K562* адриамицином, алкациномицином и геминном приводит к увеличению синтеза гемоглобина. Такой тип дифференцировки связан с изменением экспрессии трех мембранных антигенов: GPA, CD15 и TfR. Кроме того, показано, что в сублинии клеток *K562*, резистентной к адриамицину, также наблюдается дифференцировка в ответ на отмеченные выше индукторы. Однако только адриамицин и алкациномицин влияли на экспрессию этих трех указанных антигенов, в то время как гемин не оказывал подобного действия (Oum'hamed et al., 1993).

Используя линию *K562* и ее резистентную сублинию *K562/E15B*, была исследована дифференцировка этих клеток по двум направлениям: мегакариоцитарному – в ответ на обработку 12-О-тетрадеканойлфорбол-13-ацетатом (TPA) и эритроидному – после инкубации с бутиратом натрия. Обработка резистентной линии *K562/E15B* обоими типами индукторов приводила к появлению дифференцированного фенотипа, несмотря на повышенную экспрессию Р-гликопротеина. Причем при обработке клеток форболовым эфиром имела место повышенная экспрессия Р-гликопротеина, и, как следствие, происходило увеличение их резистентности и уменьшение накопления родамина-123 в этих клетках. В то время как для бутирата натрия подобного эффекта не наблюдалось. Таким образом, обработка резистентной линии форболовым эфиром приводит к изменению не только экспрессии Р-гликопротеина, но и его функциональной активности. Изложенные результаты подчеркивают важность изучения как экспрессии Р-гликопротеина в опухолевых клетках, так и функции этого белка при обработке дифференцирующими агентами (Marks et al., 1995).

Известно, что интерлейкин-1 и TNF α в комбинации с доксорубицином (DXR) усиливают антипролиферативную активность в доксорубицин-чувствительных (*B16* меланома, *Friend*, *K562*) и резистентных к доксорубицину клеточных линиях (*B16-DXR*, *FLC-DXR*, *K562-DXR*) *in vitro*. При этом экспрессия *mdr*-генов приводит к сверхэкспрессии Р-гликопротеина и кросс-резистентности к винкристину. TNF α обладал большей антипролиферативной активностью в резистентных клетках *B16* и *Friend* по сравнению с их родительскими вариантами. Комбинация TNF α и DXR приводила к синергическому ингибированию роста в родительских линиях *B16* и *K562*, и частично в MDR-сублиниях этих клеток. К тому же TNF α и DXR индуцировали эритроидную дифференцировку в клетках *K562*, а в

сублинии K562/DXR, кроме эритроидной, миелоидную дифференцировку. Авторы полагают, что комбинация DXR и TNF α необходима в преодолении MDR-фенотипа (Borsellino et al., 1994).

Анализ имеющихся в литературе данных, касающийся взаимосвязи индуцированной дифференцировки клеток опухолевых линий и индукции МЛУ, демонстрирует противоречивую картину. Как уже неоднократно отмечалось, индуцированная дифференцировка может сопровождаться экспрессией гена *mdr1* и повышением активности Р-гликопротеина (Borsellino et al., 1994; Marks et al., 1993, 1995). Данные других авторов, основанные на экспериментах *in vivo* человека, предполагают отсутствие достоверной взаимосвязи между уровнем экспрессии гена *mdr1* и степенью дифференцировки опухолевых клеток (Wang, Cai, 1998). Более того, с использованием клеток острого миелоидного лейкоза (ОМЛ) было показано, что менее зрелые клетки в образцах ОМЛ имеют пониженное накопление даунорубина и более высокий темп его выброса. Таким образом, дифференцированные клетки в образцах ОМЛ лучше накапливают и удерживают ксенобиотик (Knaust et al., 2000). Принципиально сходные результаты представлены в работе Римет и соавторов (Rimet et al., 1999). Клетки человеческой опухолевой линии HT29-D4 трансфецировали геном *mdr1* и индуцировали резистентность при инкубации с колхицином. Показано, что клетки полученных резистентных сублиний в меньшей степени способны к индукции дифференцировки, по сравнению с чувствительными к колхицину клетками.

2. Белки MRP и LRP в развитии множественной лекарственной устойчивости

Помимо Pgp МЛУ может определяться белком MRP (белок, ассоциированный с МЛУ, или *multidrug resistance associated protein*). Этот белок с молекулярной массой 190 кДа обеспечивает резистентность опухолевых клеток примерно к тому же кругу противоопухолевых препаратов, что и Pgp, он также является АТФ-зависимым и принадлежит к семейству ABC-транспортеров (Loe et al., 1996).

Хотя белок MRP определяет устойчивость клеток практически к тем же веществам, что и Pgp, однако спектр кросс-резистентности может отличаться. Клетки, экспрессирующие MRP, обычно проявляют меньшую кросс-резистентность к таксолу, чем клетки с Pgp-МЛУ. Обнаружено также, что для функционирования MRP необходим глутатион клетки. Следовательно, этот белок является одним из транспортеров конъюгатов глутатиона (насосы, обозначаемые GS-X) (Deeley, Cole, 1997; Borst et al., 1997).

Невысокие базальные уровни экспрессии MRP были обнаружены во всех клетках периферической крови, независимо от их дифференцировки (Loe et al., 1996). Имеются сведения о том, что в случаях острого миелолейкоза, резистентных к лечению, экспрессия MRP выше, чем в случаях, где достигнута полная ремиссия. Более высокое количество случаев, в которых клетки экспрессировали повышенные количества MRP, обнаружено при хроническом лимфолейкозе (Ставровская, 2000).

В отличие от белков Pgp и MRP открытый в 1993 г. белок МЛУ LRP (*lung-resistance-related-protein*; молекулярная масса 110 кДа) с помощью антител обнаруживается не на клеточной мембране, а в цитоплазме. Его экспрессируют клетки тканей, которые подвергаются токсическим воздействиям. Белок LRP является мажорным белком специфических клеточных органелл, рибонуклеопротеиновых частиц «vaults». Предполагают, что они могут участвовать в транспорте субстратов из ядра в цитоплазму. В клетке белок LRP нередко ассоциирован с везикулами и лизосомами, что позволяет связывать его функцию с транспортом и их секвестрацией внутри везикул (Ставровская, 2000). Имеются данные, свидетельствующие, что экспрессия LRP может быть причиной МЛУ при остром миелолейкозе (Wang, Xiao, 2012).

Несмотря на то что клиническая значимость белков MRP и LRP подтверждена недостаточно, в настоящее время проводятся исследования по поиску ингибиторов этих белков. Одним из таких ингибиторов является генистеин. Было найдено, что генистеин подавляет накопление даунорубина в клетках, гиперэкспрессирующих MRP, но не в клетках с гиперэкспрессией Pgp. Генистеин высокотоксичен и не применяется в клинической практике, однако он используется в тестах на функциональную активность MRP.

3. Система глутатиона и множественная лекарственная устойчивость

Глутатион (GSH) – трипептид, синтезируемый в организме из глутаминовой кислоты, цистеина и глицина (рис. 3). Важнейшими функциями глутатиона являются антиоксидантная, иммунопротекторная и детоксификационная. Нарушение регуляции метаболизма глутатиона может стать причиной возникновения злокачественных опухолей. Повышенное количество глутатиона обнаруживается в клеточных линиях, резистентных к алкилирующим соединениям (эмбихину, хлорбутину, мелфалану,

циклофосфамиду и др.). Химические взаимодействия между глутатионом и алкилирующими соединениями катализируются группой ферментов глутатион-S-трансфераз (GST), разные изоформы которых, вероятно, взаимодействуют с разными препаратами, повышая степень детоксикации лекарств. Таким образом, активация этих ферментов может определять резистентность клеток к лекарствам (Ставровская, 2000; Wang, Xiao, 2012).

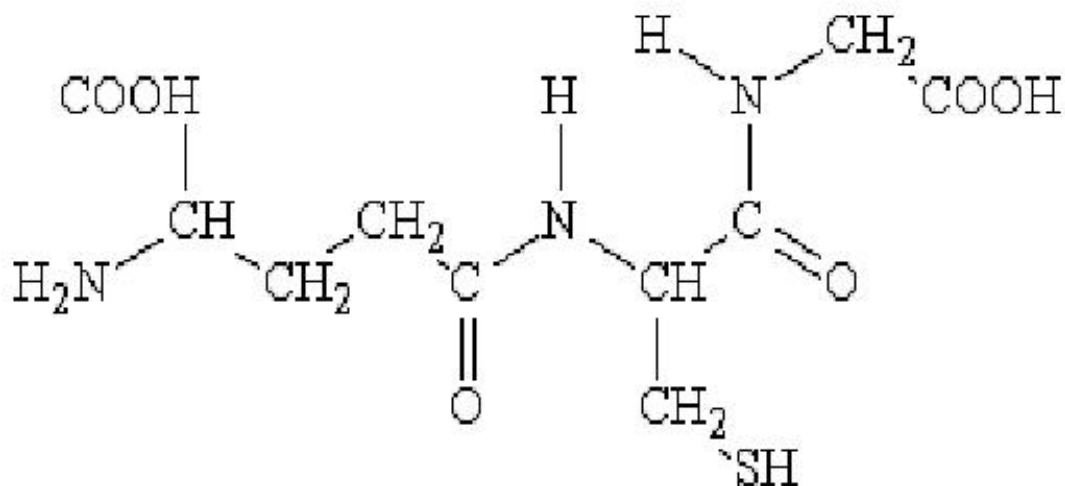


Рис. 3. Глутатион (γ-глутамилцистеинилглицин)
Fig. 3. Glutathione (γ-glutamyl-cysteinylglycine)

Было показано, что уровень GSH в клетках лейкоза *P388*, резистентных к циклоплатаму (амин(цилопентиламин)-S-малатоплатине (II)), был почти в 10 раз выше, по сравнению с родительскими клетками этой линии. При этом активность глутатионпероксидазы и глутатионредуктазы была в 2 раза, а GST – в 1,5 раза выше в клетках резистентного штамма по сравнению с чувствительным. Введение циклоплатаму мышам-опухоленосителям вызывало значительное увеличение уровня GSH в опухолевых клетках обоих штаммов, тогда как изменения в активности GSH-зависимых ферментов были выражены в меньшей степени. Полученные результаты свидетельствуют о том, что GSH-зависимые ферменты могут вносить существенный вклад в лекарственную устойчивость клеток лейкоза *P388* к циклоплатаму (Дедерер и др., 1995).

Ферменты, катализирующие синтез глутатиона в клетке, также могут иметь отношение к лекарственной устойчивости, однако их роль в МЛУ опухолевых клеток исследована недостаточно. С изменениями системы GSH может быть связана резистентность клеток не только к алкилирующим агентам, но и препаратам круга Pgp-МЛУ (антрациклинам и винкристину). Последнее указывает на то, что существуют общие механизмы регуляции *mdr*-генов и генов, участвующих в метаболизме глутатиона (Невзглядова, Шварцман, 1992).

Было показано, что в клеточной линии *MCF7*, резистентной к 4-нитрохинолин-1-оксиду (4-NQO) наблюдаются сверхэкспрессия Pgp и повышение активности GST. При этом такая синергетическая резистентность к 4-NQO связана с GST-зависимым увеличением образования 4-NQO-глутатион-конъюгатов, которые выводятся из клеток с помощью Pgp. Последнее необходимо для обеспечения полной защиты клеток от 4-NQO-токсичности (образования аддуктов с ДНК и цитотоксичности) (Morrow et al., 1998, 2000).

Таким образом, глутатион является компонентом для ряда ферментов, которые играют важную роль в защитной системе организма. Многие типы опухолей содержат много глутатиона, что позволяет

злокачественным клеткам повысить сопротивляемость к химио- и радиотерапии. Тем не менее процессы регуляции метаболизма глутатиона в опухолевых клетках нарушены, и использование в данном случае лекарственных препаратов направленного действия в комбинации с цитостатиками может повысить эффективность антиопухолевой терапии.

4. Механизмы множественной лекарственной устойчивости, связанные с p53 и белками Bcl-2-семейства

В последние годы интенсивно исследуются механизмы возникновения МЛУ, связанные с подавлением апоптоза, индуцированного цитостатическими агентами. Показано, что нарушение регуляции генов, участвующих в контроле апоптоза (онкосупрессора *p53* и генов семейства *bcl-2*), может приводить к приобретению клетками устойчивости к широкому спектру противоопухолевых препаратов – ДНК-тропным агентам (адриамицину, актиномицину D), антиметаболитам (5-фторурацилу), но не к соединениям, взаимодействующим с митотическим веретеном деления (колхицину, таксолу) (Miyashita, Reed, 1993; Hickman et al., 1994; Blagosklonny et al., 1997). В клинических исследованиях выявлена корреляция между уровнем экспрессии антиапоптотических генов *bcl-2* и *bcl-xL* в различных опухолях и их высокой устойчивостью к химиотерапевтическим препаратам (Krajewska et al., 1996). На экспериментальных моделях показано, что отсутствие функционального гена *bax*, а также сверхэкспрессия генов *bcl-2* и *bcl-xL* могут приводить к возникновению МЛУ (Minn et al., 1995; McCurrach et al., 1996). Описаны также клеточные линии, фенотип МЛУ которых обусловлен сразу несколькими из вышеупомянутых механизмов, то есть имеет мультифакториальную природу.

Как было отмечено выше, важнейшими элементами ответа клетки на стрессорные воздействия, в том числе на воздействие химиотерапевтических препаратов, являются ген *p53* и регулируемые им гены (Копнин, 2000; Чумаков, 2000). В норме ген *p53* активируется в ответ на различные повреждающие клетку воздействия, что приводит к остановке клеточного цикла и/или апоптозу. В результате поврежденные клетки либо удаляются из популяции, либо у них появляется возможность репарировать поврежденную ДНК. Изменения в гене *p53*, весьма частые в опухолях, обуславливают нарушения его нормальной функции и нарушение способности клеток вступать в апоптоз или останавливаться в контрольных точках клеточного цикла в ответ на повреждение. Таким образом, нарушения функции *p53 a priori* могут привести к изменениям чувствительности опухолевых клеток к воздействию химиотерапевтических препаратов, в частности, к развитию множественной лекарственной устойчивости (Ставровская, 2000).

В число индукторов, активирующих нормальный *p53*, входят агенты, различным образом индуцирующие повреждения ДНК, например, через изменение пула нуклеотидов в клетке, изменение редокс-потенциала (в частности, при накоплении активного кислорода), разрушение веретена митотического деления и др. (Glaccia et al., 1998). Клетки с мутантным *p53* чаще всего более резистентны к препаратам с разным механизмом действия (например, к цисплатину и 5-фторурацилу), чем клетки, содержащие в геноме дикий тип гена *p53*. Эти данные свидетельствуют о существенной роли *p53* в определении чувствительности злокачественных новообразований к химиотерапии (Ставровская, 2000).

Исследования регуляции *p53* показывают, что характер модификаций, активирующих этот белок в ответ на стимулы, зависит от стрессорного воздействия, от тканевой и видовой принадлежности клеток, от типа аминокислотной замены в мутантном *p53* (Glaccia et al., 1998). Различные повреждающие агенты разными способами активируют *p53*, и эта активация осуществляется через разные сигнальные пути клетки. Например, активация *p53* в ответ на повреждение ДНК приводит к гибели (апоптозу) фибробластов человека, в то время как размножение фибробластов грызунов лишь временно задерживается (Clarke et al., 1993). В одной из работ было обнаружено, что гиперэкспрессия *p53* в культивируемых клетках лёгкого человека линии H1299 преобладает. Однако цитотоксический эффект цисплатина защищает эти клетки от токсического действия вилецида (Wang et al., 1996). Напротив, в других клетках (например, в тимоцитах мыши) *p53* определяет индукцию апоптоза именно вилецидом (Clarke et al., 1993).

Значительная корреляция между уровнем экспрессии *p53* дикого типа и радиочувствительностью найдена при анализе клеточных линий опухолей человека, в частности лимфомы Беркитта и лимфобластом (Fan et al., 1994). Клеточные линии с высоким уровнем экспрессии *p53* испытывали задержку в периоде G₁ и были более радиочувствительны. Тимоциты, не синтезирующие *p53*, гораздо более резистентны к ионизирующим излучениям и этопозиду, чем *p53*-позитивные клетки, но сохраняют

нормальную чувствительность к глюкокортикоидам и кальциевым ионофорам (Lowe et al., 1993; Clarke et al., 1993).

Показано, что инкубация клеток клона K562, несущих трансфецированный ген температурочувствительного мутанта *p53* (K562/ts-*p53*), при 32 °C приводит к активации мутантного *p53* и индукции апоптоза, который запускается, по-видимому, в ответ на предшествующие повреждения ДНК. Форболовый эфир способен понизить экспрессию *p53* как в фибробластах, инкубированных с адриамицином, так и в клетках K562/ts-*p53* (при инкубации последних при пермиссивной температуре 32 °C), что сопровождается подавлением апоптоза указанных клеток (Magnelli et al., 1995).

Белки, синтез которых контролирует транскрипционный фактор *p53* (p21^{waf-1}, MDM), также могут влиять на чувствительность клеток к цитостатикам. Факты, полученные в пользу их значения для лекарственной устойчивости опухолевых клеток, сходны с полученными для *p53* (Ставровская, 2000).

Помимо опухолевых супрессоров на чувствительность клеток к различным цитостатическим агентам могут оказывать влияние антиапоптотические белки.

Так, показано влияние онкогена *bcl-2* и других генов семейства *bcl-2* на лекарственную устойчивость опухолевых клеток. Онкоген *bcl-2* участвует в процессе возникновения злокачественного новообразования в связи с тем, что он подавляет апоптоз (Копнин, 2000). Ген *bcl-2* принадлежит к большому семейству генов, продукты которых обладают как антиапоптотическим (например, Bcl-2, Bcl-X_L), так и проапоптотическим действием (Bax, Bad) на клетки (Adams, Cory, 1998). Кодированные этими генами полипептиды могут образовывать гомо- и гетеродимеры, которые в зависимости от составляющих компонентов определяют их влияние на апоптоз. Белок Bcl-2 способен тормозить апоптоз, вызываемый *p53* в ответ на генотоксические воздействия. Показано, что гиперэкспрессия Bcl-2 сообщает клеткам лекарственную устойчивость к различным химиотерапевтическим препаратам (Dive, 1997). Существуют данные, показывающие, что экспрессия гена *bcl-2* может рассматриваться как плохой прогностический признак при ряде новообразований, например, при раке мочевого пузыря, новообразованиях системы кроветворения лимфоидного и миелоидного рядов (Allouche et al., 1997).

Трансфекция различных клеточных линий *bcl-2* предотвращает их гибель при воздействии облучения, многочисленных химиотерапевтических препаратов, ингибитора протеинкиназ стауроспорина, ингибитора топоизомеразы II этопозиды, глюкокортикоидов и многих других. Однако Bcl-2 не подавляет гибель клеток-мишеней под влиянием цитотоксических лимфоцитов. Апоптоз, индуцированный через TNF и CD95, подавляется Bcl-2 в одних клеточных линиях и не ингибируется в других (Уманский, 1996).

Обнаружена интересная корреляция между уровнем Bcl-2, митохондриальной активностью и резистентностью к глюкокортикоидам различных линий лимфом человека и мыши (Smets et al., 1994). Более того, митохондриальные ингибиторы восстанавливают чувствительность резистентных клеточных линий к дексаметазону (Уманский, 1996).

Стабильная высокая экспрессия гена *bcl-x_L* в клетках линий-трансфектантов K562/*bcl-x_L* и HEL/*bcl-x_L* сопровождается подавлением апоптоза указанных клеток, запускаемого индукторами эритроидной дифференцировки (геминном и ретиноевой кислотой). При этом трансфекция гена *bcl-2* не затрагивает экспрессию маркеров эритроидной дифференцировки (в частности, ϵ -глобина) клеток в ответ на указанные индукторы (Benito et al., 1996).

Клетки человеческой гистоцитарной лимфомы U937 через 4 суток инкубации в присутствии блеомицина останавливаются в фазе G₀/G₁ клеточного цикла, приобретают признаки миелоидной дифференцировки (повышенную гранулярность и экспрессию CD11b) и подвергаются апоптозу. Инкубация клеток трансфектантов U937/*bcl-2* в присутствии блеомицина в течение 2х недель сопровождается замедленной экспрессией маркеров миелоидной дифференцировки при отсутствии признаков апоптоза и блока пролиферации (Guedez, Zucali, 1996).

Повышенная экспрессия продуктов генов *bcl-2* и *bcl-x_L* в клетках линий трансфектантов K562/*bcl-2* и K562/*bcl-x_L* подавляет апоптоз, индуцированный ингибитором фосфопроteinфосфатаз PP1 и PP2A оакадевой кислотой (Benito et al., 1997). По отношению к клеткам K562, HL-60 и меланомы B16 оакадевая кислота выступает также как индуктор дифференцировки.

В работе Рэя с сотрудниками (Ray et al., 1996) модуляция экспрессии Bcl-x_L-белка в клетках K562 достигалась путем трансфекции клеток родительской линии геном *bcl-x_S*. Известно, что белок Bcl-x_L в цитоплазме клеток может формировать комплекс с белком Bcl-x_S, что приводит к снижению свободного белка Bcl-x_L (Kharbanda et al., 1997). Показано, что повышенная экспрессия белка Bcl-x_S в

клетках-трансфектантах сопровождается усилением спонтанной и индуцированной (АраЦ и гексаметиленбисацетамид) эритроидной дифференцировки этих клеток и повышенной способностью к апоптозу в ответ на АраЦ (Ray et al., 1996). Усиление индуцированного апоптоза в ответ на этопозид и таксол наблюдается также в линии клеток-трансфектантов *MCF-7/bcl-x_s* (Sumantran et al., 1995).

Ряд препаратов, применяемых при лечении злокачественных новообразований, являются ингибиторами топоизомераз (топоизомеразы I, топоизомеразы II (Топо II)). В их круг входят соединения, стабилизирующие комплекс топоизомеразы-ДНК, который в нормальных условиях быстро распадается. Фермент топоизомеразы II является внутриклеточной мишенью ряда цитостатиков-антрациклинов, эпиподофиллотоксинов и аминокридинов. Топоизомеразы II играют важную роль при подготовке клеток к митозу, и, в частности, обеспечивает премитотическую конденсацию и сегрегацию хромосом. В клетках человека выявлены две формы Топо II – Топо II α и Топо II β , кодируемые разными генами. α -изоформа белка более чувствительна к ингибированию цитостатиками, чем β -форма (van der Zee et al., 1994). В исследованиях клеточных линий, устойчивых к ингибиторам Топо II, выявлены снижение активности и (или) экспрессии Топо II, изменения в субклеточной локализации фермента и экспрессия мутантной формы белка, устойчивого к ингибированию цитостатиками. К группе препаратов, к которым возникает этот тип резистентности, принадлежат адриамицин, рубомицин, митоксантрон, этопозид и др. Таким образом, большинство веществ, взаимодействующих с молекулой топоизомеразы II, являются также субстратами Pgp и MRP.

Этопозид (VP-16) является ингибитором топоизомеразы II, тем самым вызывая повреждения ДНК, что в дальнейшем может привести к остановке клеточного цикла и/или апоптозу. Показано, что VP-16 может стимулировать *c-jun* и *c-fos* м-РНК экспрессию в некоторых клеточных линиях, в частности K562 и HL-60. VP-16 в концентрации 10 мкМ индуцирует межнуклеосомальную деградацию ДНК в клетках линии HL-60 через 6 часов инкубации, а в клетках K562 наблюдаются незначительные повреждения ДНК только после обработки 100 мкМ этопозидом в течение 24 часов. Уровень экспрессии *c-jun* был одинаков в обеих клеточных линиях, однако синтез белка Bcl-2 в клетках HL-60 превышал в 13 раз аналогичный показатель в клетках K562 (Ritke, Yalowich, 1993).

При исследовании клеток хронического промиелолейкоза человека линии K562, устойчивых к этопозиду, были обнаружены снижение уровня экспрессии и активности ДНК-топоизомеразы II и увеличение экспрессии белка p85 по сравнению с клетками исходной линии K562. С другой стороны, скорость накопления этопозидом в клетках устойчивого варианта была существенно снижена при отсутствии увеличения экспрессии гена *mdr1*. Авторы предположили существование в данном случае особого механизма устойчивости к этопозиду, не связанного с увеличением содержания Р-гликопротеина в клеточной мембране. Однако при исследовании клеток линии K562, устойчивых к адриамицину и обладающих фенотипом МЛУ, были выявлены повышенная экспрессия и амплификация гена *mdr1* (Гринчук и др., 1998; Меликсетян и др., 1999). Очевидно, и этот тип МЛУ сосуществует иногда с другими механизмами лекарственной устойчивости в одних и тех же клетках.

Действие двух ингибиторов топоизомеразы II (амсакрина и доксорубина) на экспрессию онкогена *c-myc* в клетках линии K562 и сублинии K562/DoxR было показано в работе Клари и сотрудников (Clary et al., 1998). Отмечено уменьшение уровня экспрессии *c-myc* после обработки обоими ингибиторами, с более выраженным эффектом после воздействия амсакрина на резистентную к доксорубину линию. При этом амсакрин индуцировал апоптоз только в резистентной линии, в то время как к доксорубину обе линии были резистентны. Результаты свидетельствуют, что онкоген *c-myc* не влияет на резистентность клеток K562/DoxR, но может активировать апоптотические пути в этих клетках, не индуцируя апоптоз в родительской линии.

При использовании в качестве ингибиторов топоизомеразы II камптотецина (CPT) и этопозидом (VP-16) было обнаружено, что кинетика фрагментации связана с клеточной чувствительностью. В высоких концентрациях (выше EC₅₀) уровень фрагментации ДНК в чувствительных линиях (BV173, HL-60, U937) сильно превышал этот уровень в резистентных к обоим соединениям линиях (K562, KCL22). Длительная экспозиция этопозидом и камптотецином вызывала остановку клеточного цикла либо в G₂-, либо в S-периоде, что было связано как с клеточной чувствительностью, так и с высокими концентрациями использованных соединений (Dublez et al., 1995).

Таким образом, как анти-, так и проапоптотические белки могут влиять на развитие резистентности опухолевых клеток. Степень индукции такой резистентности зависит от гистогенетической принадлежности клеток.

5. Филадельфийская хромосома как одна из причин развития множественной

лекарственной устойчивости

Наряду с продуктами генов *bcl-2* и *bcl-x* способностью ингибировать апоптоз клеток, вызванный обработкой дифференцирующими агентами, обладает гибридный белок BCR/ABL. Данный белок является продуктом химерного гена, расположенного в аномальной хромосоме (филадельфийской хромосоме – Ph). Хромосома была впервые открыта и описана в 1960 г. учёными из Филадельфии (Пенсильвания, США): Питером Ноуеллом (Пенсильванский университет) и Дэвидом Хангерфордом (университет Темпл). Филадельфийская хромосома образуется вследствие реципрокной транслокации материала длинных плечей хромосом 9 и 22 — $t(9;22)(q34;q11)$ (рис. 4). В результате, к части BCR-гена из хромосомы 22 прикрепляется ABL-ген из хромосомы 9. Этот аномальный «слившийся» ген генерирует белок p210 или, иногда, p185. Белок является тирозин-киназой.

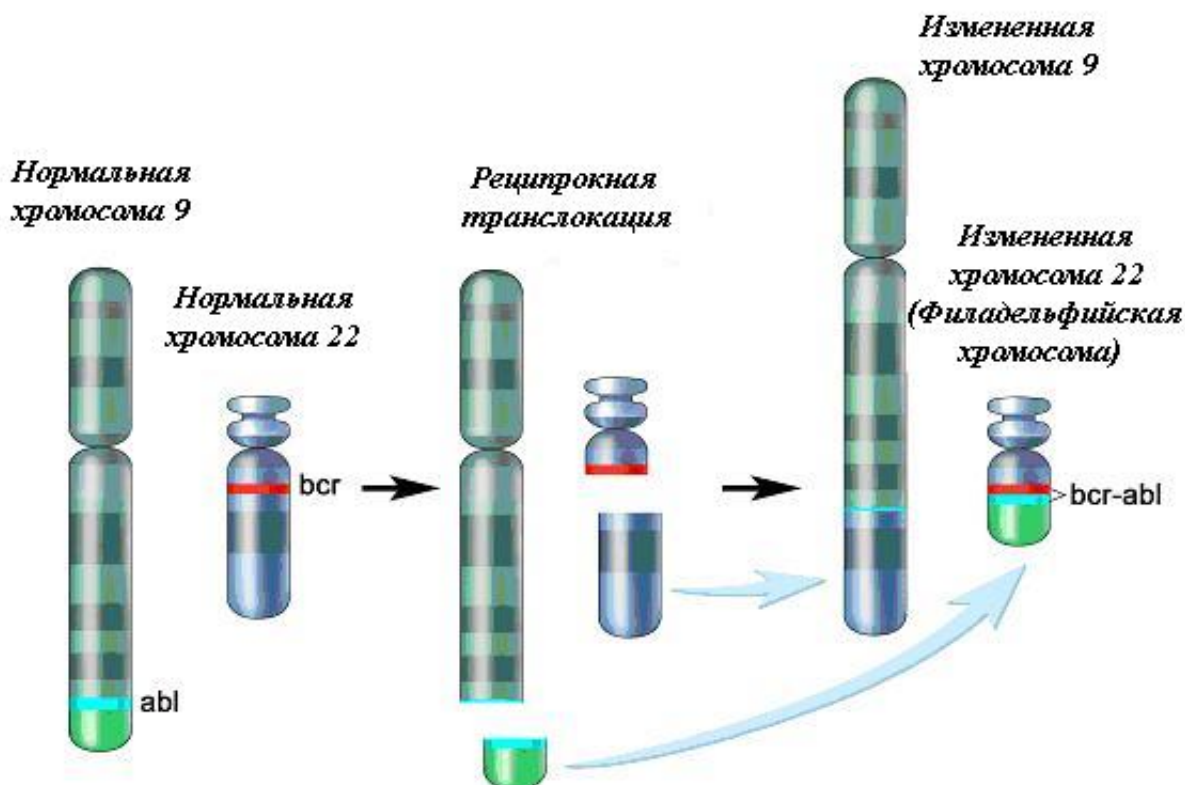


Рис. 4. Образование филадельфийской хромосомы (Ph-хромосомы)

Участок хромосомы 9 и участок хромосомы 22 отрываются и меняются местами (Острый лимфобластный лейкоз ..., 2012)

Fig. 4. The Philadelphia chromosome (Ph-chromosome) formation

A piece of chromosome 9 and a piece of chromosome 22 break off and switch places with each other (Acute lymphoblastic leukemia..., 2012)

Во многих случаях проявления хронического миелолейкоза и острого лимфобластного лейкоза связаны с экспрессией BCR/ABL-белка. Так, показано, что клетки K562 обычно являются резистентными к апоптотической индукции, вследствие повышенной экспрессии этого химерного белка. Однако другие исследователи, изучая воздействие ингибиторов топоизомеразы II (амсакрина и доксорубина), обнаружили, что амсакрин, и в меньшей степени доксорубин, могут индуцировать апоптоз в доксорубинрезистентных вариантах этой линии. Было также показано, что амсакрин в невысоких концентрациях способен уменьшать экспрессию *bcr/abl* на 20 % только в линии, резистентной к доксорубину, в то время как для доксорубина и этопозиды этого эффекта не наблюдалось. Амсакрин не влиял на экспрессию *bcl-x_L* резистентной линии. Таким образом, авторы подчеркивают роль *bcr/abl* в защите клеток против апоптоза и возможное использование специфических топоизомеразных ингибиторов в преодолении резистентности к апоптозу (Laroche-Clary et al., 2000).

Показано, что идарубин индуцирует экспрессию Bcl-2 в некоторых резистентных лейкемических

клеточных линиях (*U937*, *HL-60*, *K562*), которая может ингибироваться циклогексимидом и актиномицином D. Синтез Bcl-2 приводит к увеличению отношения Bcl-2/Bax только в линиях, резистентных к апоптотической индукции. При этом было замечено, что отношение Bcl-2/Bax отражает апоптотическую способность лучше, чем постоянно высокий уровень экспрессии Bcl-2 в этих клетках (Durrieu et al., 1999).

Исследования, проведенные Доу и сотрудниками (Dou et al., 1999), показали, что протеосомы могут играть роль в регуляции функции Bcr/Abl. Ингибирование протеосомальной активности, но не активности цистеиновых протеаз, приводит к запуску апоптотической программы в клетках линии *K562*. Это связано с тем, что протеосомальный ингибитор приводит к значительному уменьшению экспрессии онкопротеина Bcr/Abl, однако уровни c-Abl/p145 и Bcr/p160 оставались неизменными. Полученные результаты свидетельствуют, что ингибирование протеосомальной активности является достаточным для инактивации функций Bcr/Abl и активации апоптоза в клетках, резистентных к химиотерапии.

Тирозинкиназная активность онкогена *bcr/abl* приводит к трансформации гематопоэтических клеток. Показано, что тирозинкиназный ингибитор STI571 ингибирует *BCR/ABL*, *TEL/ABL*, *v-ABL*-киназную активность и снижает жизнеспособность клеток, трансформированных одним из этих онкогенов. В дальнейшем исследователями были получены две *BCR/ABL*-позитивные клеточные линии (*Ba/F3* и *K562*), обладавшие частичной резистентностью к STI571. В резистентной линии *Ba/F3.p210* была выявлена амплификация гена *BCR/ABL*, в отличие от линии *K562*, хотя в обеих клеточных линиях отмечено значительное увеличение экспрессии p210 BCR/ABL белка. Добавление STI571 к обеим резистентным линиям вызывает значительное уменьшение фосфорилирования клеточных белков по тирозину, что также было характерно и для чувствительных клеток. Однако ингибирование киназной активности было временным и частичным и не было связано с апоптотическим процессом. Таким образом, авторы подчеркивают, что резистентность к STI571 может иметь мультифакториальную природу (Weisberg, Griffin, 2000).

Несмотря на то что многие сигнальные молекулы могут активироваться Bcr/Abl-киназой, антиапоптотический путь, запускаемый онкогеном *bcr/abl*, остается до конца не выясненным. Хорита и сотрудники (Horita et al., 2000) показали, что интерлейкин-3-зависимая экспрессия антиапоптотического белка Bcl-x_L индуцируется Bcr/Abl посредством активации STAT5 (*signal transducer and activator of transcription*). Ингибирование Bcr/Abl-киназной активности в Bcr/Abl-экспрессирующих и CD34(+) клетках больных хроническим миелоидным лейкозом приводит к апоптозу, посредством подавления способности STAT5 взаимодействовать с *bcl-x*-промотором. Было замечено, что после ингибирования Bcr/Abl-киназы, экспрессия Bcl-x_L подавляется в хронической фазе быстрее, чем при бластном кризе. Последнее позволяет предположить, что это один из новых антиапоптотических путей, запускаемый Bcr/Abl, и модуляция этого пути, возможно, позволит исследователям преодолеть резистентность лейкозных клеток к некоторым химиотерапевтическим препаратам.

Аденовирус E1A может индуцировать апоптоз в BCR/ABL-экспрессирующих клетках и *LAMA-84* лейкемических клетках. Такая апоптотическая активность E1A связана с активацией каспазы-3 и поли(АДФ-рибозо)полимеразы. Благодаря трансфекции аденовируса E1A, клетки *K562*, резистентные к химиотерапии, становятся чувствительными к этопозиду и даунорубину. Следовательно, использование аденовируса E1A в комбинации с некоторыми химиотерапевтическими агентами можно рассматривать как перспективное направление для успешного лечения Bcr/Abl-экспрессирующих лейкозов (Stiewe et al., 2000).

Наряду с высокой экспрессией Bcr/Abl на резистентность клеток может оказывать влияние и активность протеинкиназы C (ПКС), в частности для резистентности клеток *K562* к таксол-индуцированному апоптозу. Обработка этих клеток таксолом приводит к увеличению активности ПКС. Напротив, Bcr/Abl-негативные миелолейкозные клетки *HL-60* были чувствительны к таксол-индуцируемому апоптозу, и в них не наблюдалась активация ПКС. Обработка клеток *K562* AG957 – специфическим ингибитором Bcr/Abl блокирует активацию ПКС, вызванную таксолом, и увеличивает их чувствительность к апоптозу (Jamieson et al., 1999).

В работе Канг и сотрудников (Kang et al., 2000) показано, что апоптоз может индуцироваться после обработки некоторых клеточных линий PD98059 специфическим ингибитором MEK-киназ (MAPK и ERK-киназа (*extracellular signal-regulated kinase*)), но не после обработки сорбитолом. Сорбитол, как известно, является сильным активатором SAPK (*stress-activated protein kinase*) и p38-киназы. Было обнаружено, что клетки *K562* резистентны к сорбитолиндуцированному апоптозу, в то время как в линиях *Jurkat*, *HL-60* и *U937* после воздействия сорбитола отмечалась фрагментация ДНК. При этом

апоптозчувствительные клетки имели низкую активность JNK/SAPK и p38-киназы, сходную с активностью этих киназ в клетках K562 после обработки сорбитолом. Клетки K562 имеют высокий базальный уровень активности ERK/MAPK, по сравнению с другими, чувствительными к апоптозу, клеточными линиями. В дальнейшем в клетках линии HL-60 индуцированный сорбитолом апоптоз был предотвращен обработкой форбол-12-миристал-13-ацетатом, который активирует ERK/MAPK-пути. Авторы полагают, что ингибирование ERK/MAPK-пути, но не активация JNK/SAPK, способствует индукции апоптоза в клетках K562. Вместе с тем так же, как и в случаях других механизмов, характер влияния данной системы на лекарственную чувствительность опухолевых клеток не всегда однозначен и, очевидно, зависит от целого ряда параметров.

Заключение

Изложенные выше результаты изучения возникновения и формирования механизмов МЛУ опухолевых клеток показывают, что эти механизмы множественны. Установление новых генов и белков, обуславливающих защиту клетки от повреждений, а также изучение сигнальных путей клетки, в которые вовлечены эти белки, открывают новые перспективы для исследования существа механизмов МЛУ, разнообразие которых значительно затрудняет как диагностику причин устойчивости больных к химиотерапии, так и выработку разумных способов преодоления МЛУ. Тем не менее современные методы направленного синтеза химических реагентов, используемых в онкологической практике, в совокупности с методами направленной доставки химиопрепаратов в конкретный клеточный компартмент позволят в ближайшем будущем решить вопрос, связанный с преодолением МЛУ.

Библиография

Анисимов А. Г., Чекмасова А. А., Волкова Т. О., Немова Н. Н. Эритроидная дифференцировка сублиний клеток K562, резистентных к 2-(4'-диметил-аминостирил)хинолин-1-оксиду или 4-нитрохинолин-1-оксиду, значительно усиливается при обработке тимидином // Известия РАН. Сер. биол. 2003. № 1. С. 37-46.

Гамалей И. А., Березкина Е. В., Ковалева З. В., Игнатова Т. Н. Кинетика выхода родамина 123 из клеток с множественной лекарственной устойчивостью при действии ингибиторов энергетического метаболизма // Цитология. 1995. Т. 37. № 1/2. С. 118-125.

Биохимия: Учеб. для вузов, Под ред. Е.С. Северина. 2003. 779 с. URL: http://www.biochemistry.ru/biohimija_severina/B5873Part95-617.html (дата обращения 20.05.2012)

Гринчук Т. М., Липская Л. А., Арцыбашева И. В., Сорокина Е. А., Панышина Ю. Т., Игнатова Т. Н. Изменчивость кариотипа клеток китайского хомячка CHLV-79 RJK, характеризующихся множественной лекарственной устойчивостью, обусловленная амплификацией генов семейства MDR // Цитология. 1996. Т. 38. № 2. С. 161-171.

Гринчук Т. М., Липская Л. А., Васюхин В. И., Сорокина Е. А., Арцыбашева И. В., Игнатова Т. Н. Амплификация и сверхэкспрессия генов mdr в клетках китайского хомячка CHLV-79 RJK, устойчивых к бромистому этидию, сочетается с наличием кариотипических маркеров амплификации // Цитология. 1993. Т. 35. № 6/7. С. 86-97.

Гринчук Т. М., Павленко М. А., Липская Л. А., Сорокина Е. А., Тарунина М. В., Березкина Е. В., Ковалева З. В., Игнатова Т. Н. Устойчивость клеток хронического промиелолейкоза человека линии K562 к адриамицину коррелирует с направленной дестабилизацией генома – амплификацией гена MDR1 и неслучайными изменениями в структуре кариотипа // Цитология. 1998. Т. 40. № 7. С. 652-660.

Дедерер Л. Ю., Ланкин В. З., Коновалова А. Л., Горбачева Л. Б. Исследование биохимических механизмов резистентности к новому противоопухолевому препарату амин(циклопентиламин)-S-(-)-малатоплатине (II) (циклоплатаму) // Биохимия. 1995. Т. 60. № 4. С. 602-609.

Ерохина М. А., Ставровская А. А., Онищенко Г. Е. Реорганизация элементов цитоскелета и вакуолярной системы в опухолевых клетках на ранних этапах развития множественной лекарственной устойчивости // Цитология. 1997. Т. 39. № 11. С. 1038-1045.

Волкова Т. О. , Багина У. С. Множественная лекарственная устойчивость опухолевых клеток к химиотерапевтическим препаратам. Экологические аспекты // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 4-21.

Копнин Б. П. Мишени действия онкогенов и опухолевых супрессоров: Ключ к пониманию базовых механизмов канцерогенеза // Биохимия. 2000. Т. 65. № 1. С. 5-33.

Липская Л. А., Гринчук Т. М., Ефимова Е. В., Арцыбашева И. В., Сорокина Е. А., Васюхин В. И., Игнатова Т. Н. Амплификация и сверхэкспрессия генов семейства MDR в устойчивых к бромистому этидию клетках китайского хомячка CHO-K1 и в гибридах чувствительных и устойчивых клеток // Цитология. 1994. Т. 36. № 12. С. 1236-1244.

Меликсетян М. Б., Березкина Е. В., Павленко М. А., Гринчук Т. М. Исследование механизмов лекарственной устойчивости двух клеточных линий хронического промиелолейкоза человека линии K562, резистентных к ингибиторам ДНК-топоизомеразы II адриамицину и этопозиду // Цитология. 1999. Т. 41. № 7. С. 615-622.

Невзглядова О. В., Шварцман П. Я. Множественная устойчивость эукариотических клеток, обусловленная Р-гликопротеином // Молекуляр. биол. 1992. Т. 26. № 3. С. 487-499.

Некрасова Т. П. Различия в активности протеинкиназы С в клетках CHO-K1 и в клетках клонов этой линии, устойчивых к бромистому этидию // Цитология. 1993. Т. 35. № 8. С. 38-45.

Острый лимфобластный лейкоз у детей – Обзор. (Acute lymphoblastic leukemia in children. Overview.) URL: http://kyev-web.at.ua/index/ostryj_limfoblastnyj_lejkoz_u_detej_obzor/0-99 (дата обращения 20.5.2012)

Ставровская А. А. Клеточные механизмы множественной лекарственной устойчивости опухолевых клеток // Биохимия. 2000. Т. 65. № 1. С. 112-126.

Уманский С. Р. Апоптоз: молекулярные и клеточные механизмы // Молекуляр. биол. 1996. Т. 30. № 3. С. 487-502.

Чумаков П. М. Функция гена p53: выбор между жизнью и смертью // Биохимия. 2000. Т. 65. № 1. С. 34-47.

Adams J. M., Cory S. The Bcl-2 protein family: arbiters of cell survival // Science. 1998. Vol. 281. P. 1322-1326.

Allouche M., Bettaieb A., Vindis C., Rousse A., Grignon C., Laurent G. Influence of the Bcl-2 overexpression on the ceramide pathway in daunorubicin-induced apoptosis of leukemic cells // Oncogene. 1997. Vol. 14. № 15. P. 1837-1845.

Benito A., Lerga A., Silva M., Leon J., Fernandez-Luna J. L. Apoptosis of human myeloid leukemia cells induced by an inhibitor of protein phosphatases (okadaic acid) is presented by Bcl-2 and Bcl-X(L) // Leukemia. 1997. Vol. 11. P. 940-944.

Benito A., Silva M., Grillot D., Nuñez G., Fernández-Luna J. L. Apoptosis induced by erythroid differentiation of human leukemia cell lines is inhibited by Bcl-XL // Blood. 1996. Vol. 87. P. 3837-3843.

Biedler J.L. Drug resistance: genotype versus phenotype – thirty-second G. H. A. Clowes memorial award lecture // Cancer Res. 1994. Vol. 54. P. 666-678.

Blagosklonny M. V., Giannakakou P., El-Deiry W.-V., Kingston D. G., Higgs P. I., Neckers L., Fojo T. Raf-1/bcl-2 phosphorylation: a step from microtubule damage to cell death // Cancer Res. 1997. Vol. 57. P. 130-135.

Borsellino N., Crescimanno M., Flandina C., Flügge A., D'Alessandro N. Combined activity of interleukin-1 alpha or TNF-alpha and doxorubicin on multidrug resistant cell lines: evidence that TNF and DXR have synergistic antitumor and differentiation-inducing effects // Anticancer Res. 1994. Vol. 14. P. 2643-2648.

Borst P. Genetic mechanisms of drug resistance. A review // Acta Oncol. 1991. Vol. 30. P. 87-101.

Borst P., Kool M., Evers R. Do cMOAT (MRP2), other MRP homologues, and LRP play a role in MDR? // Sem.

Cancer Biol. 1997. Vol. 8. P. 205-213.

Chen C. J., Chin J. E., Ueda K., Clark D. P., Pastan I., Gottesman M. M., Roninson I. B. Internal duplication and homology with bacterial transport proteins in the mdr1 (P-glycoprotein) gene from multidrug-resistant human cells. // Cell. 1986. Vol. 47. P. 381-389.

Chin K.-V., Ueda K., Pastan I., Gottesman M. M. Modulation of activity of the promoter of the human MDR1 gene by Ras and p53 // Science. 1992. Vol. 255. P. 459-462.

Clarke A. R., Purdie C. A., Harrison D. J., Morris R. G., Bird C. C., Hooper M. L., Wyllie A. H. Thymocyte apoptosis induced by p53-dependent and independent pathways // Nature. 1993. Vol. 362. P. 849-858.

Clary A., Larrue A., Pourquier P., Robert J. Transcriptional down-regulation of c-myc expression in an erythroleukemic cell line, K562, and its doxorubicin-resistant variant by two topoisomerase II inhibitors, doxorubicin and amsacrine // Anticancer Drugs. 1998. Vol. 9. P. 245-254.

Deeley R., Cole S. Function, evolution and structure of multidrug resistance protein (MRP) // Sem. Cancer Biol. 1997. Vol. 8. P. 193-204.

Dive C. Avoidance of apoptosis as a mechanism of drug resistance // J. Intern. Med. 1997. Vol. 242. P. 139-145.

Dou Q. P., McGuire T. F., Peng Y., An B. Proteasome inhibition leads to significant reduction of Bcr-Abl expression and subsequent induction of apoptosis in K562 human chronic myelogenous leukemia cells // J. Pharmacol Exp. Ther. 1999. Vol. 289. № 2. P. 781-790.

Dublez L., Goldwasser F., Genne P., Pommier Y., Solary E. The role of cell cycle regulation and apoptosis triggering in determining the sensitivity of leukemia cells to topoisomerase I and II inhibitors // Leukemia. 1995. Vol. 9. № 6. P. 1013-1024.

Durrieu F., Belaud-Rotureau M. A., Lacombe F., Dumain P., Reiffers J., Boisseau M. R., Bernard P., Belloc F. Synthesis of Bcl-2 in response to anthracycline treatment may contribute to an apoptosis-resistant phenotype in leukemic cell lines // Cytometry. 1999. Vol. 36. № 2. P. 140-149.

Glaccia A. J., Kastan M. B. The complexity of p53 modulation: emerging patterns from divergent // Genes. Dev. 1998. Vol. 12. P. 2973-2983.

Guedez L., Zucali J. Bleomycin-induced differentiation of bcl-2-transfected U937 leukemia cells // Cell Growth Differ. 1996. Vol. 7. P. 1625-1631.

Fan S., El-Deiry W. S., Bae I., Freeman J., Jondle D., Bhatia K., Fornace A. J. Jr., Magrath I., Kohn K. W., O'Connor P. M. p53 gene mutations are associated with decreased sensitivity of human lymphoma cells to DNA damaging // Cancer Res. 1994. Vol. 54. P. 5824-5830.

Jamieson L., Carpenter L., Biden T. J., Fields A. P. Protein kinase C α activity is necessary for Bcr-Abl-mediated resistance to drug-induced apoptosis // J. Biol. Chem. 1999. Vol. 274. № 7. P. 3927-3930.

Hait W. N., Choudhury S., Srimatkandada S., Murren J. R. Sensitivity of K562 human chronic myelogenous leukemia blast cells transfected with a human multidrug resistance cDNA to cytotoxic drugs and differentiating agents // J. Clin. Invest. 1993. Vol. 91. № 5. P. 2207-2215.

Hickman J. A., Potten C., Merritt J., Fisherr T. Apoptosis and cancer chemotherapy // Phil. Trans. R. Soc. 1994. Vol. 345. P. 319-325.

Horita M., Andreu E. J., Benito A., Arbona C., Sanz C., Benet I., Prosper F., Fernandez-Luna J. L. Blockade of the Bcr-Abl kinase activity induces apoptosis of chronic myelogenous leukemia cells by suppressing signal transducer and activator of transcription 5-dependent expression // J. Exp. Med. 2000. Vol. 191. № 6. P. 977-984.

Kang C. D., Yoo S. D., Hwang B. W., Kim K. W., Kim D. W., Kim C. M., Kim S. H., Chung B. S. The inhibition of ERK/MAPK not the activation of JNK/SAPK is primarily required to apoptosis in chronic myelogenous leukemic K562 cells // *Leuk. Res.* 2000. Vol. 24. № 6. P. 527-534.

Kharbanda S., Pandey P., Schofield L., Israels S., Roncinske R., Yoshida K., Bharti A., Yuan Z. M., Saxena S., Weichselbaum R., Nalin C., Kufe D. Role for Bcl-xL as an inhibitor of cytosolic cytochrome C accumulation in DNA damage-induced apoptosis // *Proc Natl. Acad. Sci. USA.* 1997. Vol. 94. P. 6939-6942.

Knaust E., Porwit-MacDonald A., Gruber A., Xu D., Peterson C. Heterogeneity of isolated mononuclear cells from patients with acute myeloid leukemia affects cellular accumulation and efflux of daunorubicin // *Haematologica.* 2000. Vol. 85. P. 124-132.

Krajewska M., Moss S. F., Kraewski S., Song K., Holt P. R., Reed J. C. Elevated expression of Bcl-x and reduced Bak expression in primary rectal adenocarcinomas // *Cancer Res.* 1996. Vol. 56. P. 2422-2432.

Laroche-Clary A., Larrue A., Robert J. Down-regulation of bcr-abl and bcl-x(L) expression in a leukemia cell line and its doxorubicin-resistant variant by topoisomerase II inhibitors // *Biochem. Pharmacol.* 2000. Vol. 60. № 12. P. 1823-1828.

Loe D. W., Deepley R. G., Cole S. P. Biology of the multidrug resistance-associated protein, MRP // *Eur. J. Cancer.* 1996. Vol. 32 A. P. 945-957.

Lowe S. W., Schmitt E. M., Smith S. W., Osborne B. A., Jacks T. p53 is required for radiation-induced apoptosis in mouse thymocytes // *Nature.* 1993. Vol. 362. P. 847-849.

Magnelli L., Cinelli M., Chiarugi V. Phorbol esters attenuate the expression of the p53 in cells treated with doxorubicin and protect ts-p53/K562 from apoptosis // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 1995. Vol. 215. P. 641-645.

Marks D. C., Davey M. W., Davey R. A., Kidman A. D. Differentiation and multidrug resistance in response to drug treatment in the K562 human leukaemia cell line // *Br. J. Haematol.* 1993. Vol. 84. № 1. P. 83-89.

Marks D. C., Davey M. W., Davey R. A., Kidman A. D. Expression of multidrug resistance to differentiation in the K562 human leukaemia cell line // *Biochem. Pharmacol.* 1995. Vol. 50. № 4. P. 475-480.

McCurrach M. E., Connor T. M., Knudson M., Korsmeyer S. Bax-deficiency promotes drug resistance and oncogenic transformation by attenuating p53-dependent apoptosis // *Proc. Nat. Sci. USA.* 1996. Vol. 94. P. 2345-2349.

Miyashita T., Reed J. C. Bcl-2 oncoprotein blocks chemotherapy induced apoptosis in a human leukemia cell line // *Blood.* 1993. Vol. 8. P. 151-157.

Minn A., Rudin C. M., Boise L. H. Expression of Bcl-xL can confer multidrug resistant phenotype // *Blood.* 1995. Vol. 86. P. 1903-1907.

Morrow C. S., Diah S., Smitherman P. K., Schneider E., Townsend A. J. Multidrug resistance protein and glutathione S-transferase P1-1 act in synergy to confer protection from 4-nitroquinoline 1-oxide toxicity // *Carcinogenesis.* 1998. Vol. 19. № 1. P. 109-115.

Morrow C. S., Smitherman P. K., Townsend A. J. Role of multidrug-resistance protein 2 in glutathione S-transferase P1-1-mediated resistance to 4-nitroquinoline 1-oxide toxicities in HepG2 cells // *Mol. Carcinog.* 2000. Vol. 29. № 3. P. 170-178.

Neyfakh A. A. Use of fluorescent dyes as molecular probes for the study of multidrug resistance // *Exp. Cell Res.* 1988. Vol. 174. P. 168-176.

Волкова Т. О. , Багина У. С. Множественная лекарственная устойчивость опухолевых клеток к химиотерапевтическим препаратам. Экологические аспекты // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 4-21.

Okabe-Kado J., Hayashi M., Honma Y., Hozumi M., Tsuruo T. Inhibition by erythroid differentiation factor (activin A) of P-glycoprotein expression in multidrug-resistant human K562 erythroleukemia cells // *Cancer Res.* 1991. Vol. 51. № 10. P. 2582-2586.

Oum'hamed Z., Joly P., Broglio C., Dufer J., Desplaces A. Study of erythroid differentiation of K562 cells resistant to adriamycin // *Ann. Pharm. Fr.* 1993. Vol. 51. № 5. P. 239-249.

Ray S., Bullock G., Nunez G., Tang C., Ibrado A. M., Huang Y., Bhalla K. Enforced expression of Bcl-XS induced differentiation and sensitizes chronic myelogenous leukemia-blast crisis K562 cells to 1-beta-D-arabinofuranosylcytosine-mediated differentiation and apoptosis // *Cell Growth Differ.* 1996. Vol. 7. P. 1617-1623.

Rimet O., Mirrione A., Barra Y. Multidrug-resistant phenotype influences the differentiation of a human colon carcinoma cell line // *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 1999. Vol. 259. P. 43-49.

Ritke M. K., Yalowich J. C. Altered gene expression in human leukemia K562 cells selected for resistance to etoposide // *Biochem. Pharmacol.* 1993. Vol. 46. № 11. P. 2007-2020.

Roninson I. B. Structure and evolution of P-glycoprotein. Plenum Press, New York. 1991. P. 189-209.

Shibata H., Kanamaru R., Sato T., Ishioka C., Konishi Y., Ishikawa A., Wakui A., Tsuruo T. Increase in the level of P-glycoprotein mRNA expression in multidrug-resistant K562 cell lines treated with sodium butyrate is not accompanied with erythroid differentiation // *Jpn. J. Cancer Res.* 1990. Vol. 81. № 12. P. 1214-1217.

Smets L. A., Van den Berg J., Acton D., Top B., Van Rooij H., Verwijs-Janssen M. BCL-2 expression and mitochondrial activity in leukemic cells with different sensitivity to glucocorticoid-induced apoptosis // *Blood.* 1994. Vol. 84. P. 1613-1619.

Stromskaya T. P., Rybalkina E. Y., Shtil A. A., Zabolotina T. N., Filippova N. A., Stavrovskaya A. A. Influence of exogenous RAR alpha gene on MDR1 expression and P-glycoprotein function in human and rodent cell lines // *Br. J. Cancer.* 1998. Vol. 77. P. 1718-1725.

Stiewe T., Parssanedjad K., Esche H., Opalka B., Pützer B. M. E1A overcomes the apoptosis block in BCR-ABL + leukemia cells and renders cells susceptible to induction of apoptosis by chemotherapeutic agents // *Cancer Res.* 2000. Vol. 60. № 14. P. 3957-3964.

Sumantran V. N., Ealovega M. W., Nunez G., Clarke M. F., Wicha M. S. Overexpression of Bcl-XS sensitizes MCF-7 cells to chemotherapy-induced apoptosis // *Cancer Res.* 1995. Vol. 55. P. 2507-2510.

Teeter L. D., Ecksberg T., Tsai Y., Kuo M. T. Analysis of the chinese hamster P-glycoprotein-multidrug resistance gene pgp1 reveals that the AP-1 site is essential for full promoter activity // *Cell Growth Differ.* 1991. Vol. 2. P. 429-437.

van der Zee A. G. J., De Jong S., Keith W. N., Hollema H., Boonstra H., de Vries E. G. Quantitative and qualitative aspects of topoisomerase I and topoisomerase II α and II β in untreated and platinum/cyclophosphamide treated malignant ovarian tumours // *Cancer Res.* 1994. Vol. 54. P. 749-755.

Volkova T. O., Bagina U. S., Zykina N. S., Malysheva I. E., Poltorak A. N. Treatment of cells K562/4-NQO and K562/2-DQO with chemical compounds of multidrug resistance leads to apoptosis / *Bioinformatics of Genome Regulation and Structure / Systems of Biology - BGRS/SB-2010.* Novosibirsk, 2012. P. 40-42.

Wang S., Cai G. Clinical study of multi-drug resistance gene (MDR1) expression in primary ovarian cells // *J. Tongji. Med. Univ.* 1998. Vol. 18. P. 58-60.

Wang J., Xiao Z. RQ-PCR detection of GST- π and LRP genes in adult acute leukemia and its clinical significance // *Zhongguo Shi Yan Xue Ye Xue Za Zhi.* 2012. Vol. 20. № 1. P. 78-82.

Волкова Т. О. , Багина У. С. Множественная лекарственная устойчивость опухолевых клеток к химиотерапевтическим препаратам. Экологические аспекты // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 4–21.

Wang Q., Fan S., Eastman A., Worland P. J., Sausville E. A., O'Connor P. M. UCN-01: a potent abrogator of G2 checkpoint function in cancer cells with disrupted p53 // J. Nat. Cancer Inst. 1996. Vol. 88. № 14. P. 956-965.

Weisberg E., Griffin J. D. Mechanism of resistance to the ABL tyrosine kinase inhibitor STI571 in BCR/ABL-transformed hematopoietic cell lines // Blood. 2000. Vol. 95. № 11. P. 3498-3505.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта Правительства РФ (Постановление № 220), ГК № 11.G34.31.0052 (ведущий ученый - профессор А. Н. Полторак).

Ecological aspects of the multidrug resistance to chemotherapy agents

**VOLKOVA
Tatyana**

Petrozavodsk State University, VolkovaTO@yandex.ru

**BAGINA
Ulyana**

Petrozavodsk State University, lepsya@mail.ru

Keywords:

multidrug resistance
cancer cell lines
P-glycoprotein
glutathione-S-transferase
chemotherapeutic agents

Summary:

This paper presents generalized and analyzed literature data concerning the main mechanisms of the development of multidrug resistance (MDR) produced by tumour cells to chemotherapeutic agents. The conclusion is made about the biological role of acquired MDR phenotype for the tumour cell population.



УДК 597.828

Географическая изменчивость и половые различия по длине тела и возрастному составу у травяной лягушки: формирование и закономерности проявления

ЛЯПКОВ
Сергей Марленович

Московский государственный университет,
lyapkov@mail.ru

Ключевые слова:

длина тела
возраст
длительность сезона активности
географическая изменчивость
травяная лягушка
правило Бергмана
правило Ренша

Аннотация:

В результате анализа публикаций, содержащих данные по 70 локальным популяциям половозрелых особей травяной лягушки, включая данные автора, была выявлена направленная изменчивость среднего возраста по мере уменьшения длительности сезона активности и отсутствие таковой – для средней длины тела. Предложенное автором объяснение нелинейного изменения среднепопуляционных значений длины тела не противоречит другим моделям, объясняющим соответствие и несоответствие такой изменчивости правилу Бергмана, а также соответствует выявленным особенностям межпопуляционной изменчивости по темпам роста. Межпопуляционная изменчивость половых различий по размерам обусловлена не только темпами роста, но и различиями в возрастном составе, как между популяциями, так и внутри каждой из них. Поэтому направленность и выраженность половых различий не имеет четко выраженных закономерностей, а правило Ренша выполняется сравнительно редко.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 22 июня 2012 года

Опубликована: 10 июля 2012 года

Введение

Изучение закономерностей географической изменчивости размеров пойкилотермных позвоночных животных развивается в двух направлениях, которые до настоящего времени оставались слабо взаимосвязанными между собой. С одной стороны, это анализ литературных или собственных данных (полученных обычно на многочисленном музейном материале) по межпопуляционной изменчивости длины тела или каких-либо других характеристик общих размеров особей, принадлежащим к различным популяциям одного или нескольких видов, с целью выявления закономерностей, соответствующих известным зоогеографическим правилам Бергмана и Ренша (Adams, Church, 2008; Ashton, 2002; Ashton, Feldman, 2004; Blanckenhorn et al., 2006; Olalla-Tarraga, Rodriguez, 2007). Несмотря на то что первоначально правило Бергмана было сформулировано для гомойотермных животных (обзор см.: Watt et al., 2010), в последнее время становится все более популярным поиск закономерностей географической изменчивости у разнообразных групп пойкилотермных животных. В основе таких исследований положено представление о сильном влиянии климатической температуры на формирование размеров особей либо непосредственно в процессе онтогенеза, либо под влиянием отбора, влияющего на размеры или другие характеристики жизненного цикла, жестко связанные с размерами (Angilletta et al., 2004; 2004a; Liao, Lu, 2011; Olalla-Tarraga, Rodriguez, 2007). Второе направление в целом также основано на концепции тесной взаимосвязи характеристик жизненных циклов, в том числе и сложных, т. е. состоящих минимум из двух четко выраженных фаз – водной и наземной – таких как у многих видов амфибий. Исследования в рамках этого направления представляют

собой детальный анализ географической (межпопуляционной) изменчивости, как правило – одного, реже – немногих близких видов, преимущественно широкоареальных, при этом основное внимание уделяется взаимосвязям размеров с возрастным составом, выживаемостью на различных стадиях жизненного цикла, темпами достижения половой зрелости и репродуктивными характеристиками. Каждое из двух этих направлений, будучи ограниченным своими целями, может быть не лишено ряда недостатков. Для первого, «экстенсивного», направления один из наиболее очевидных недостатков – возможная неточность или неполнота литературных данных, обусловленные, в том числе, и их субъективным выбором. Так, например, в обширном исследовании внутривидовых изменений в широтном и высотном направлениях максимальной продолжительности жизни амфибий (Zhang, Lu, 2012) для такого хорошо изученного вида, как травяная лягушка, этот максимальный возраст принимается равным 8 годам, что представляет собой явно заниженную оценку (обзор см.: Hjernquist et al., 2012), а данные по другому хорошо исследованному виду с еще более обширным ареалом – остромордой лягушке (Glandt, Jehle, 2008) – вообще не приводятся. При детальном анализе одного или немногих видов велик риск возвести частные результаты в ранг общих закономерностей. Очевидно, что объединение сильных сторон этих двух направлений позволило бы осуществить не только «экстенсивный», но и более углубленный анализ. В связи с этим основной целью нашей работы стал обзор данных по географической изменчивости возрастного состава и размеров одного широкоареального пойкилотермного вида и выявление онтогенетических и эволюционных механизмов формирования такой изменчивости. В качестве широко распространенного вида с большой протяженностью ареала в широтном направлении была выбрана травяная лягушка *Rana temporaria* Linnaeus, 1758. Крайняя западная и юго-западная части ее ареала включают Англию и Ирландию, часть Пиренейского п-ва, Франции и Италии (Glandt, 2009), в то время как на севере Европы граница ее распространения заходит за полярный круг и ограничена пределами материка (Кутенков, 2009). Необходимость анализа данных не только по длине тела, но и по возрасту объясняется тем, что различия в размерах взрослых амфибий являются не только следствием неодинаковой скорости роста, обусловленной климатическими условиями, но и различиями в возрастном составе (обзор см.: Morrison, Hero, 2003). Кроме того, необходимо учитывать размерные половые различия, которые у бесхвостых амфибий обычно считают следствием не только полового, но и других форм отбора (прежде всего, отбора на плодовитость), обуславливающих более крупные размеры самок (Shine, 1979, 1989). Из литературы известно, что у амфибий изменение средних размеров в пределах их ареалов в направлении с юга на север (или от равнин в горы) часто происходит ненаправленно (обзор см.: Adams, Church, 2008; Svetkovic et al., 2008; Ficetola et al., 2010). Для травяной лягушки такое ненаправленное изменение длины тела с максимумом около 64° с. ш. было показано при исследовании 12 популяций, местообитания которых расположены на Скандинавском п-ве, вдоль 1600-километровой трансекты в направлении с юга на север (Laugen et al., 2005). Использование данных по возрастам тех же популяций показало, что в отличие от длины тела значения среднего возраста, а также возраста первого размножения и максимальной продолжительности жизни увеличиваются с юга на север направленно, достигая максимума в популяции с экстремально коротким сезоном активности, обитающей на 69° с. ш. (Hjernquist et al., 2012). Предлагаемое нами объяснение закономерностей межпопуляционной изменчивости размеров основано на рассмотрении особенностей особенностей жизненного цикла, и прежде всего демографических характеристик. Согласно этому подходу, причина выявленного отсутствия однотипной направленности изменения средних размеров состоит в неоднозначности соотношения между сокращением величины годовых приростов длины тела и увеличением продолжительности жизни в направлении с юга на север. Средние значения возраста взрослых особей увеличиваются в этом направлении потому, что первое размножение происходит во все более позднем возрасте, вследствие ограничения продолжительностью сезона активности. По той же причине наблюдается замедление темпов роста, как по достижении половой зрелости, так и у взрослых лягушек (Ляпков и др., 2009). При переходе от южной части ареала к центральной следует ожидать увеличения средних размеров, поскольку в этом случае средний возраст увеличивается более быстрыми темпами, в сравнении с темпами замедления роста. При дальнейшем продвижении к северной границе ареала темпы замедления роста должны возрастать сильнее, поэтому следует ожидать уменьшения средних размеров. Ситуация усложняется тем, что даже в пределах одной популяции обычно существуют половые различия и по темпам роста, и по возрасту первого размножения (данные по бурым лягушкам см.: Ляпков и др., 2004, 2007, 2010а). Половые различия в темпах роста обусловлены неодинаковыми затратами самок и самцов на репродукцию (Jonsson et al., 2009), и, как правило, самцы достигают половой зрелости в несколько более раннем возрасте, чем самки (Ляпков и др., 2004). Кроме того, половые различия в возрастном составе могут быть обусловлены различной выживаемостью самок и самцов (обзор см.: Morrison, Hero, 2003; Ляпков и др., 2007). В пределах одной популяции различия между полами в соотношении двух рассмотренных выше тенденций изменений темпов роста и среднего возраста будут определять направленность и степень выраженности половых различий по размерам, а соответствующие межпопуляционные изменения будут определять географическую изменчивость направленности и выраженности половых различий. Задачи нашей работы: 1. На основании литературных и собственных данных по географической изменчивости возрастного состава и размеров половозрелых травяных лягушек выявить характер зависимости среднего возраста и средней длины тела от широты и от длительности сезона активности, а также выяснить, выполняются ли для этого широкоареального вида правило Бергмана (в его варианте, сформулированном Реншем для внутривидовой изменчивости, см.: Blackburn et al., 1999) и правило Ренша; 2. Сопоставить выявленные

закономерности географической изменчивости с предложенным нами объяснением механизмов формирования и закономерностей проявления географической изменчивости длины тела.

Аналитический обзор

В качестве источника данных для нашего анализа мы использовали публикации (табл. 1), в которых имеются данные по средней длине тела и среднему возрасту половозрелых травяных лягушек, относящихся к приблизительно 70 пространственно разделенным популяциям, а также по длительности сезона активности местообитаний этих популяций. В ряде случаев средние значения длины тела или возраста были рассчитаны нами по оригинальным данным, представляющим собой возрастные или размерные распределения в виде таблиц или рисунков.

Для количественной характеристики климатических различий, соответствующих изменению широты или высоты над уровнем моря (у. м.), мы использовали величину длительности сезона активности, связанной с климатической температурой местообитаний популяций (Hjernquist et al., 2012). У взрослых травяных лягушек сезон активности начинается весной выходом с зимовки, вскоре после которого происходит их размножение, и заканчивается осенью уходом в зимовку. Длительность сезона активности во многих публикациях не приводится, и тогда эту величину рассчитывали на основании данных по фенологии (сроков выхода с зимовки, начала размножения, ухода в зимовку) или по географическим координатам (или высоте над у. м.) местообитаний исследованных популяций. В последнем случае длительность сезона активности определяли по числу дней в году, среднесуточная температура которых превышала +5 °C (Hjernquist et al., 2012). Величину половых различий по средним значениям длины тела и возраста оценивали с помощью отношения соответствующих средних значений у самок и самцов данной популяции, т. е. коэффициента Ловича – Гиббонса (LG_c – Lovich, Gibbons, 1992), по формулам: $age_LG_c = fem_age/mal_age$ (где fem_age – средний возраст самок, mal_age – средний возраст самцов); $SVL_LG_c = fem_SVL/mal_SVL$ (где fem_SVL – средняя длина тела самок, mal_SVL – средняя длина тела самцов). Далее мы анализировали зависимость между широтой (latitude) или длительностью сезона активности (T) местообитания данной популяции и средними значениями длины тела и возраста самцов и самок, а также зависимость от всех названных характеристик величины коэффициента Ловича – Гиббонса. Для количественной оценки и достоверности этих зависимостей мы вычисляли коэффициенты ранговой корреляции (R_s) между соответствующими характеристиками.

Кроме литературных данных, в анализе были использованы результаты наших опубликованных ранее исследований внутривидовой и географической изменчивости травяной лягушки (Ляпков, 2008; Ляпков и др., 2002, 2002а, 2004, 2004а, 2009). Поскольку результаты этих наших работ будут рассмотрены подробно, следует дать краткую характеристику исследованных популяций и населяемых ими местообитаний. Половозрелых травяных лягушек собирали во время размножения в нерестовых водоемах в 3 различных регионах на территории России и в одном – в Беларуси: Россия, Кировская обл., 58°40' N, 49°05' E (далее для краткости Киров); Московская обл., Звенигородская биостанция МГУ, 55°44'N, 36°51'E (далее ЗБС); Брянская обл., окрестности заповедника Брянский лес, 52°27'N, 33°53'E (далее – Брянск); Беларусь, Минская обл., Копыльский р-н, окрестности села Конюхи, 53°09'N, 27°26'E (далее Минск). Длительность сезона активности местообитаний популяций Минска и Брянска составляет 7 мес., популяции ЗБС – 6 мес., Кирова – 5 мес. У всех собранных особей измеряли длину тела и определяли возраст с помощью изготовления окрашенных срезов из середины диафиза голени (Смирина, 1972). Далее измеряли диаметры каждой из линий склеивания, видимых на срезах (т. е. линий, соответствующих каждой из зимовок, пережитых данной особью) и на основании этих данных производили ретроспективную оценку длины тела, соответствующей времени ухода в каждую из зимовок (Смирина, 1983). Поскольку возраст лягушек характеризуется распределением, отличающимся от нормального, для сравнения популяций по этому признаку использовали критерий Манна – Уитни (Глотов и др., 1982).

Обработку данных проводили с помощью пакета статистических программ STATISTICA 6.0 (StatSoft Inc.).

Таблица 1. Источники литературных данных по географической изменчивости длины тела и возраста травяной лягушки

Страна	Место сбора	Географические координаты	Источник
Франция	Восточная Франция, Servotte	47° N, 05° W	Augert, Joly, 1993
Франция	Восточная Франция, Thevenon	47° N, 05° W	Augert, Joly, 1993

Румыния	RetezatNational Park, горная популяция Taul Rades	45° N	Bancila et al., 2009
Румыния	RetezatNational Park, горная популяция Taul Judele	45° N	Bancila et al., 2009
Румыния	RetezatNational Park, горная популяцияIezilorLake	45° N	Bancila et al., 2009
Румыния	RetezatNational Park, горная популяцияSecatLake	45° N	Bancila et al., 2009
Англия	Северная Англия, Дурхам, горных прудов	55° 46' N, 01° 35' W	Beattie, 1987
Англия	Северная Англия, Дурхам, предгорных пруда	54° 46' N, 01° 35' W	Beattie, 1987
Англия	Линкольншир	53° 26' N	Cummins, 1986
Англия	Линкольншир	53° 26' N	Cummins, 1986
Англия	Норфолк	52° 42' N	Cummins, 1986
Англия	Кембриджшир	52° 26' N	Cummins, 1986
Англия	Кембриджшир	52° 26' N	Cummins, 1986
Англия	Девон	50° 31' N	Cummins, 1986
Швеция	Центральная Швеция, Umea	63° 30' N, 20° 15' E	Elmberg, 1987
Швеция	Центральная Швеция, Kraipe, 800 н. у. м.	65° 51' N, 16° 22' E	Elmberg, 1991a
Швеция	Центральная Швеция, Ammarnas, 410 н. у. м.	66° N, 16° E	Elmberg, 1991a
Швеция	Центральная Швеция, Umea	63° 30' N, 20° 15' E	Elmberg, 1991a
Германия	Эссен	51° 50' N, 07° E	Geisselmann et al., 1971
Ирландия	Клэр	53° 02' N, 09° 04' W	Gibbons, McCarthy, 1984
Ирландия	Клэр	53° 02' N, 09° 04' W	Gibbons, McCarthy, 1986
Испания	Сев. Испания, Страна Басков	43° 16' N	Gosa, 1998
Италия,	Сев. Италия, Альпы Rocciavre Natural Park, 1250 н. у. м.		Guarino et al., 2008
Франция	Альпы, 2000 н. у. м..	45° 20' N, 06° 42' E	Guyetant et al., 1988
Франция	Альпы, 2300 н. у. м.	45° 20' N, 06° 42' E	Guyetant et al., 1995
Швейцария	Цюрих, 655 м. н. у. м.	47° N, 08° E	Heusser, 1970
Швеция	Северная Швеция, Kiruna	67° 51' N, 21° 20' E	Hjernquist et al., 2012
Швеция	Центральная Швеция, Lindragen	59° 28' N, 13° 31' E	Hjernquist et al., 2012
Швеция	Южная Швеция, Tvedora	55° 42' N, 13° 26' E	Hjernquist et al., 2012
Россия	Ленинградская обл.		Ishchenko, 1996; Ищенко, 1968
Россия	Полярный Урал		Ishchenko, 1996; Ищенко, 1968
Беларусь,	Минская обл.		Ishchenko, 1996; Ищенко, 1968
Франция	Восточная Франция, Chardennet	47° N, 05° W	Joly, 1991
Франция	Восточная Франция, Neuf	47° N, 05° W	Joly, 1991
Франция	Восточная Франция, Roche	47° N, 05° W	Joly, 1991
Финляндия	Северная Финляндия, Kilpisjarvi, 485 н. у. м.	69° 04' N	Jonsson et al., 2009
Швеция	Центральная Швеция, Umea	64° 27' N, 20° 15' E	Jonsson et al., 2009
Швеция	Центральная Швеция, Varmland	59° 50' N	Jonsson et al., 2009
Швеция	Центральная Швеция, Uppland	60° N	Jonsson et al., 2009
Швеция	Центральная Швеция, Blekinge	56° 20' N, 14° 34' E	Jonsson et al., 2009
Швеция	Южная Швеция, Lund	55° 40' N, 13° 30' E	Jonsson et al., 2009
Швеция	Северная Швеция, Kiruna, 425 н. у. м.	67° 51' N, 21° 20' E	Jonsson et al., 2009; Hjernquist et al., 2012
Швеция	Центральная Швеция, Ammarnas, 410 н. у. м.	65° 54' N, 16° 18' E	Jonsson et al., 2009; Hjernquist et al., 2012
Польша	Краков	50° 05' N, 20° 08' E	Juszczuk et al., 1984
Словакия	Северо-восточная Словакия	49° N, 20° E	Kminiak, 1971
Финляндия	Naaravesi	64° 10' N, 25° 10' E	Koskela, Pasanen, 1974
Польша	Бржежины, 1000 м н. у. м.	50° N	Kozłowska, 1971
Польша	Чочоловска долина, 1000	53° N	Kozłowska, 1971

	м н. у. м.		
Польша	Завоя, 700 м н. у. м.	50° N	Kozłowska, 1971
Польша	Краков	50° 05' N, 20° 08' E	Kozłowska, 1971
Швеция	Центральная Швеция, Uppsala	59° 51' N, 17° 14' E	Laugen et al., 2005; Hjernquist et al., 2012
Франция	Альпы, 2300 н. у. м.	45° 20' N, 06° 42' E	Miaud et al., 1999; Miaud, Guyetant, 1998
Испания	Барселона	42° N, 02° E	Montori, Pascual, 1987
Англия	Ковентри и Варвикшир	50° 31' N	Navas, James, 2007
Франция	Бретань, северо-запад Франции	48° 06' 06" N, 01° 47' 47" W	Neveu, 2009; Neveu, pers.comm.
Финляндия	Хаапавеси	64° 10' N, 25° 10' E	Pasanen, Koskela, 1974
Финляндия	Сев. Финляндия, Kilpisjärvi	69° 04' N, 20° 46' E	Patrelle et al., 2012
Финляндия	Сев. Финляндия, Kilpisjärvi	69° 04' N, 20° 46' E	Plaiaşu et al., 2010
Финляндия	Сев. Финляндия, Kolari	67° 02' N	Plaiaşu et al., 2010
Швейцария	Альпы, 1930 м н. у. м.		Ryser, 1996
Швейцария	Берн, 600 м н. у. м.	47° N, 07° E	Ryser, 1988; Ryser, 1996
Германия	Эссен	51° 50' N, 07° E	Schluepmann, 1981
Австрия	Южная Австрия	46° 40' N, 14° 26' E	Sztatecsny et al., 2010
Швеция	Центральная Швеция, Ammarnas, 410	65° 54' N, 16° E	ter Schure et al., 2002
Швеция	Центральная Швеция, Umea	64° 27' N, 20° 15' E	ter Schure et al., 2002
Швеция	Центральная Швеция, Uppsala	59° 51' N, 17° 14' E	ter Schure et al., 2002
Швеция	Центральная Швеция, Blekinge	56° 20' N, 14° 34' E	ter Schure et al., 2002
Швеция	Южная Швеция, Lund	55° 40' N, 13° 30' E	ter Schure et al., 2002
Польша	Olsztyna (Ольштын)	54° N, 20° E	Tomasik, 1971
Франция	юго-зап. Франция, Страна Басков	43° 18' N, 01° 30' W	Vignes, 2010
Россия	Северное Предуралье		Анurfриев, Бобрецов, 1996

Наблюдения

Географическая изменчивость средних для популяций значений возраста и длины тела

Географическая изменчивость возраста

Средние для популяций значения возраста увеличиваются по мере уменьшения длительности сезона активности – и у самок, и у самцов (рис. 1) между этими величинами наблюдается сильная отрицательная корреляция (табл. 2). Изменение средних возрастов с увеличением широты происходило сходным образом, однако их корреляция была не такой сильной, хотя также достоверной (табл. 2). Это различие объясняется сравнительно невысокой (хотя и достоверной) корреляцией широты и длительности сезона активности, что связано с включением в анализ данных по горным популяциям, местообитания которых находятся в сравнительно низких широтах. Отметим также, что наши данные находятся в пределах выявленного диапазона изменений и в целом сходны с литературными (рис. 1).

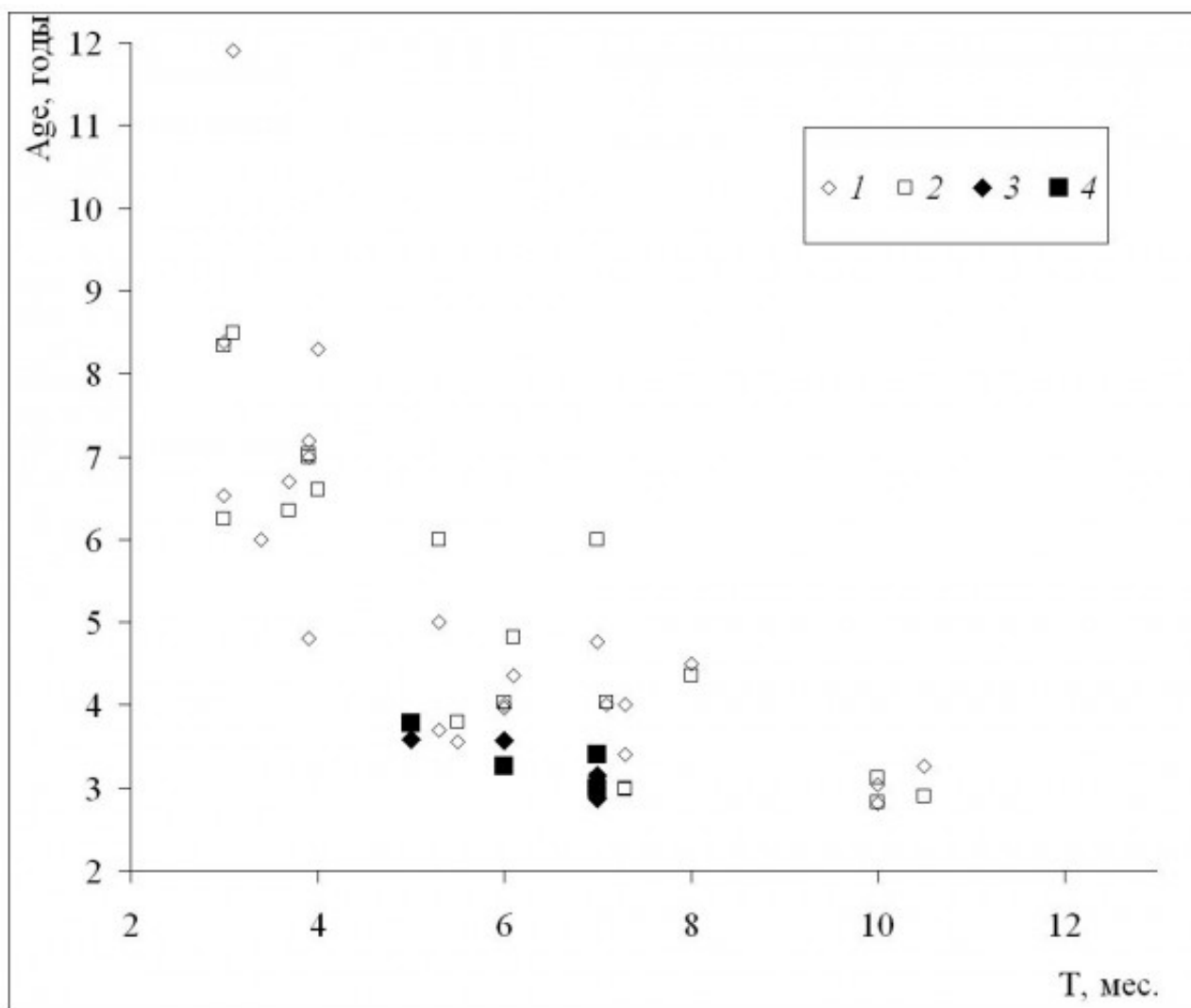


Рис. 1. Зависимость средних для популяций значений возраста (Age) от длительности сезона активности (T) местообитания данной популяции. 1 – самки, литературные данные, 2 – самцы, литературные данные, 3 – самки, наши данные, 4 – самцы, наши данные

Fig. 1. The dependence of population means of age(Age) on activity season duration (T) of population habitat. 1 – females, literature data, 2 – males, literature data, 3 – females, our data, 4 – males, our data

Таблица 2. Взаимосвязь характеристик местообитаний популяций травяной лягушки, средних для популяций значений возраста, длины тела и коэффициента Ловича-Гиббонса, согласно литературным и нашим данным. Достоверные различия ($p < 0.05$) отмечены полужирным шрифтом.

Коррелирующие характеристики		N	R_s	p
latitude	fem_age	26	0.506	0.008
latitude	mal_age	23	0.508	0.013
latitude	fem_SVL	65	-0.136	0.281
latitude	mal_SVL	51	0.045	0.755
latitude	age_LGc	13	-0.246	0.419
latitude	SVL_LGc	51	-0.341	0.014
latitude	active_period	73	-0.560	0.000
T	fem_age	28	-0.767	0.000
T	mal_age	25	-0.810	0.000
T	fem_SVL	67	-0.341	0.005
T	mal_SVL	53	-0.411	0.002
T	age_LGc	14	0.026	0.929
T	SVL_LGc	53	0.010	0.943

fem_age	mal_age	25	0.935	0.000
fem_SVL	mal_SVL	53	0.872	0.000
fem_SVL	SVL_LGc	53	0.705	0.000
mal_SVL	SVL_LGc	53	0.337	0.014
fem_age	fem_SVL	20	0.744	0.000
mal_age	mal_SVL	17	0.618	0.008

Примечание. *N* – объем выборки, *p* – уровень значимости.

Географическая изменчивость длины тела

Средние для популяций значения длины тела в отличие от возраста не изменяются столь закономерно с изменением длительности сезона активности (рис. 2) или широты (табл. 2). По мере уменьшения длительности сезона активности наблюдается небольшое увеличение длины тела и у самок, и у самцов (рис. 2), однако при значениях этой длительности, близких к минимальным, размеры особей уменьшаются. Другое отличие от изменений средних возрастов состоит в сильных межпопуляционных различиях при сходных значениях длительности сезона активности, на что указывают также слабая отрицательная (хотя и достоверная) корреляция средней длины тела с длительностью сезона активности и отсутствие достоверной корреляции с географической широтой (табл. 2). Следует также отметить, что максимальные значения средних размеров наблюдали в горных популяциях при значениях длительности сезона активности, далеких от максимального и минимального. Наши данные по среднепопуляционным размерам также в целом сходны с литературными.

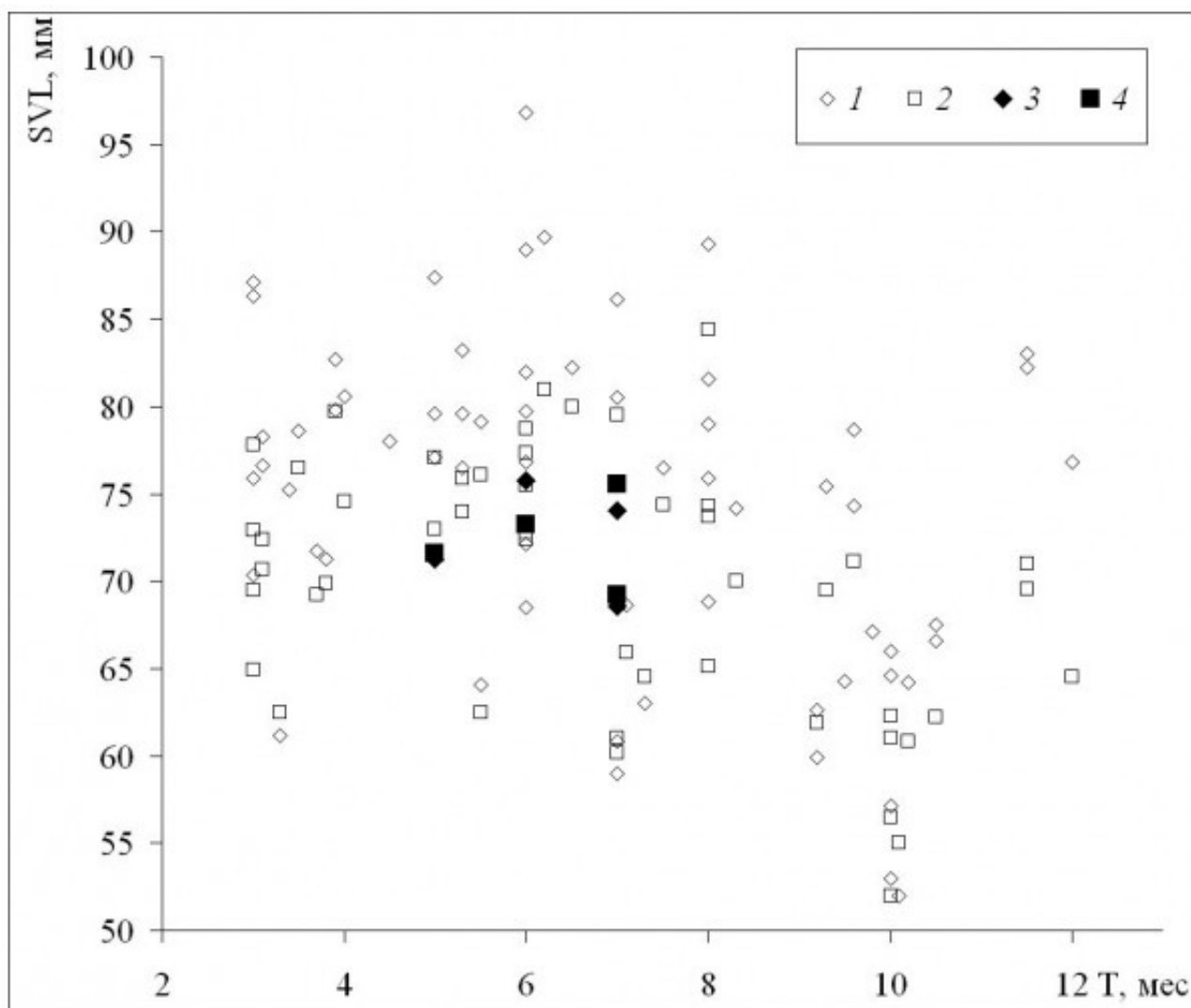


Рис. 2. Зависимость средних для популяций значений длины тела (SVL) от длительности сезона активности (T). 1 – самки, литературные данные, 2 – самцы, литературные данные, 3 – самки, наши данные, 4 – самцы, наши данные

Fig. 2. The dependence of population means of body length (SVL) on activity season duration (T). 1 – females, literature data, 2 – males, literature data, 3 – females, our data, 4 – males, our data

При сопоставлении средних значений длины тела и возраста может быть получена оценка масштабов географической изменчивости обеих этих характеристик. У самок (рис. 3) наблюдалось быстрое увеличение средних размеров в диапазоне средних возрастов приблизительно от 3 до 5 лет, а по мере дальнейшего «старения» средние размеры немного уменьшались. Сходная картина наблюдалась и у самцов (рис. 4), с той лишь разницей, что максимальные значения средних размеров соответствовали более старшему возрасту (6-7 лет). Выявленная форма зависимости подтверждает, что особи, относящиеся к популяциям из местообитаний со сравнительно низкими значениями длительности сезона активности и со средними возрастными, близкими к максимальным значениям, и особи со средними возрастными, близкими к максимальным значениям, не достигают максимально крупных размеров.

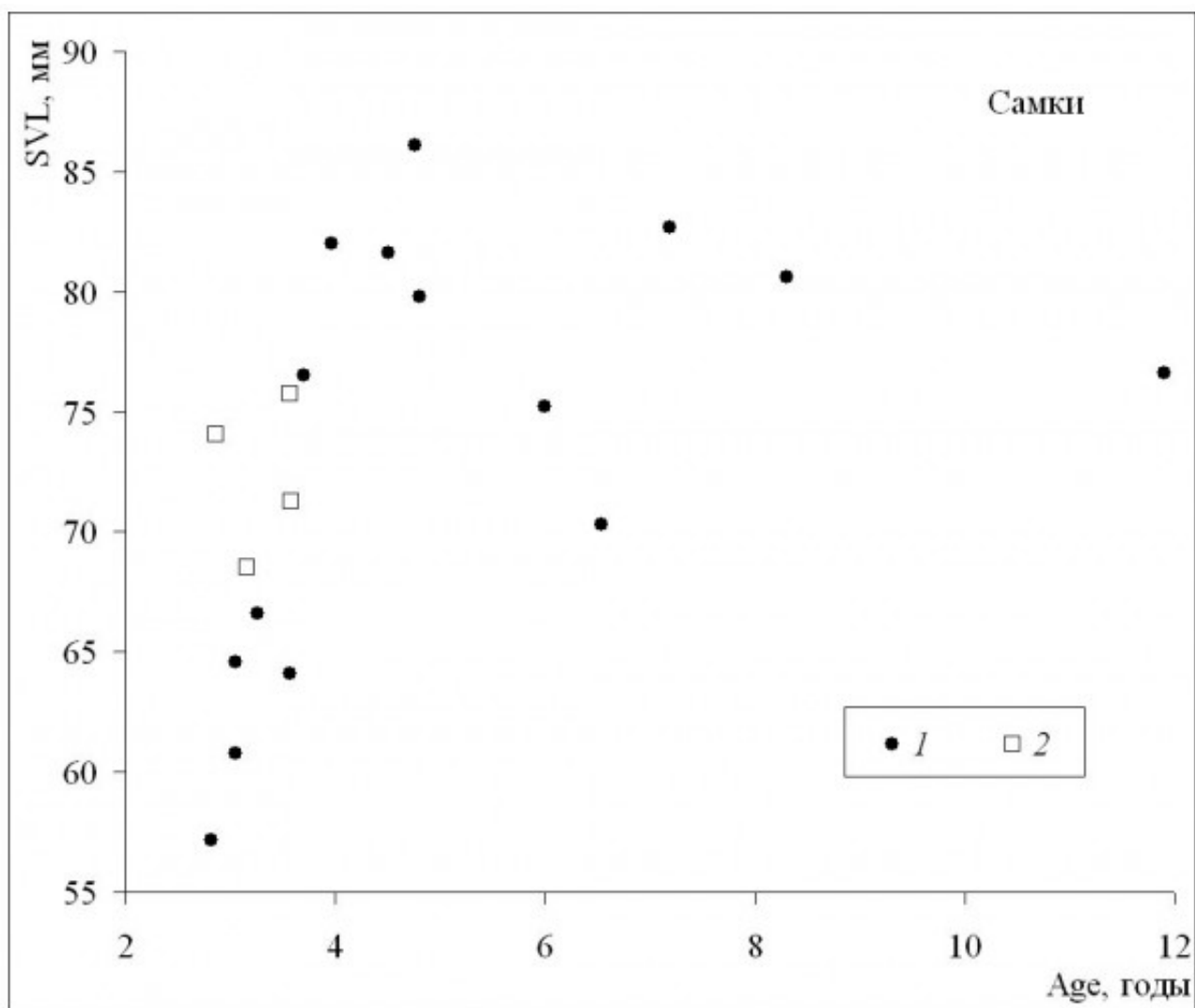


Рис. 3. Зависимость средних для популяций значений длины тела (SVL) от средних для популяций значений возраста (Age) у самок. 1 – литературные данные, 2 – наши данные

Fig. 3. The dependence of population means of body length (SVL) on population means of age(Age) in females. 1 – literature data, 2 – our data

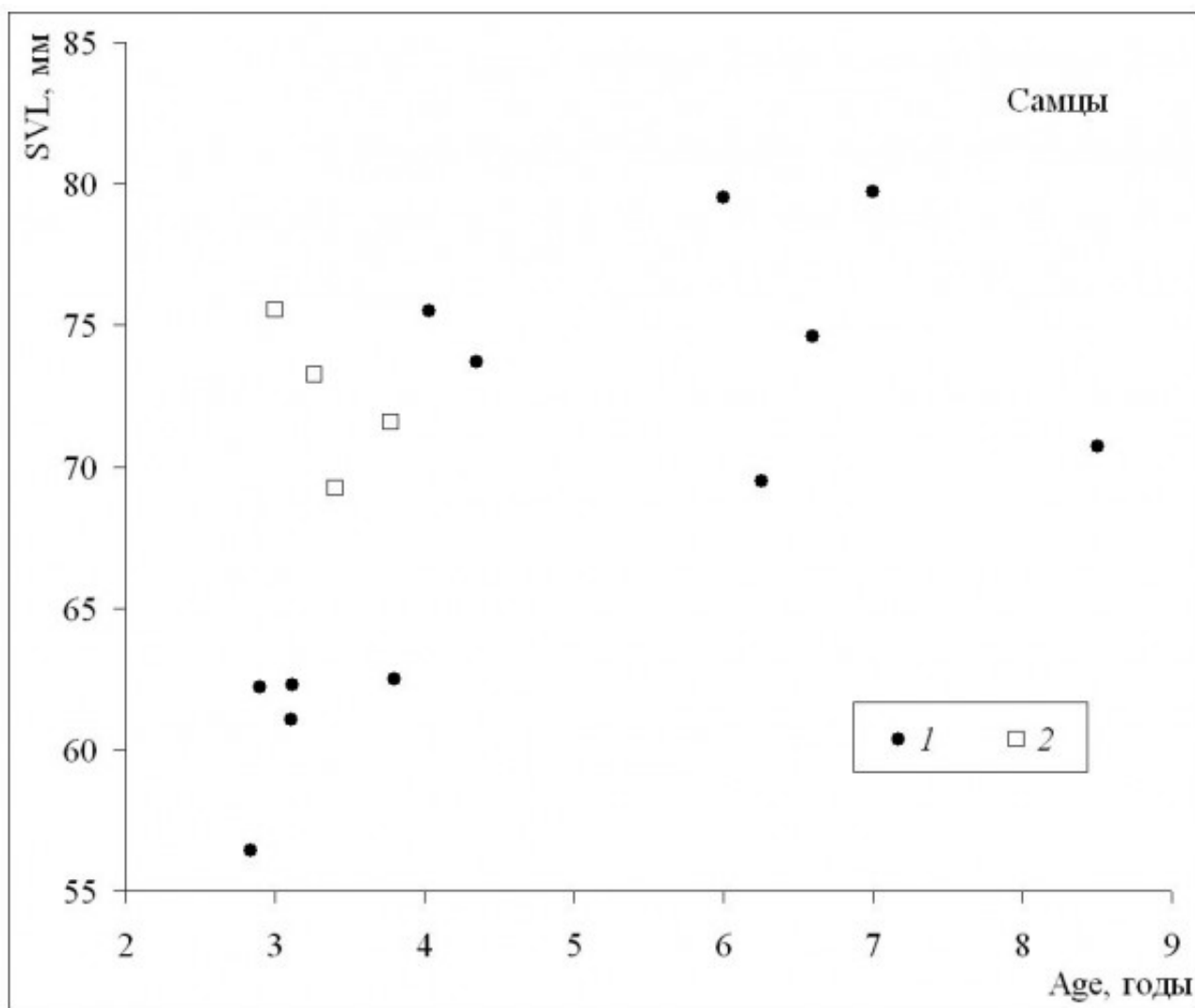


Рис. 4. Зависимость средних для популяций значений длины тела (SVL) от средних для популяций значений возраста (Age) у самцов. 1 – литературные данные, 2 – наши данные

Fig. 4. The dependence population means of body length (SVL) on population means of age (Age) in males. 1 – literature data, 2 – our data

Оценка темпов роста по достижении половой зрелости у особей из различных популяций возможна лишь при наличии данных по средним для каждого возраста значениям размеров. Такие данные встречаются в литературе сравнительно редко, и все результаты известных нам исследований, наряду с нашими данными, представлены в табл. 3. Согласно нашим данным, максимальными темпами роста характеризуются и самки, и самцы Брянска, хотя у другой южной популяции со сходной длительностью сезона активности (7 мес., Минск) темпы роста существенно ниже, и средние размеры в каждом из возрастов сходны с таковыми более северной популяции, у которой длительность сезона активности меньше на 2 мес. Сходные результаты наблюдались и при сравнении с литературными данными. Максимальными значениями средней длины тела в возрасте 2, 3 и 4 лет характеризовались особи из популяции итальянских Альп (Guarino et al., 2008) со сходной длительностью сезона активности (7 мес.), от которых лишь немного отставали особи из другой альпийской популяции (с длительностью сезона активности 8 мес.). Сравнительно низкие значения средней длины тела в каждом из возрастов (кроме возраста первого размножения) были у особей из более северных и высокогорных популяций (с длительностью сезона активности менее 7 мес.). Вместе с тем минимальными значениями средней длины тела в каждом из возрастов характеризовались особи южных популяций с наибольшими значениями длительности сезона активности (10–10.5 мес.). Следовательно, несмотря на максимальную длительность сезона активности, условия роста травяных лягушек в популяциях юго-западной части ареала далеки от оптимальных.

Таблица 3. Географическая изменчивость и возрастные различия длины тела (SVL, мм) половозрелых особей травяной лягушки.

Популяция Т, мес.	Возраст, годы	2	3	4	5	6	Все возраста	Источник
Западная Ирландия, Clare 10.5	SVL♂	61	63	66	67	66	62.2	Gibbons, McCarthy, 1984*
Восточная Франция, Servotte 10	SVL♀	55.8	61.2	64.2			62,27	Augert, Joly, 1993
Восточная Франция, Thevenon 10	SVL♂	59.7	66.5	69.6			64.57	
Швейцария, Берн, 600 м н. у. м. 8	SVL♂	51.8	59.9	61.0			57.16	Augert, Joly, 1993
Северная Италия, Rosciavre Natural Park, 1250 м н. у. м. 7	SVL♀	53.4	59.9	63.0			56.45	
Минск 7	SVL♂	66	70	73	78	79	73.7	Ryser, 1996
Брянск 7	SVL♀	68	72	78	87	89	81.6	
	SVL♂	64.96	73.73	80.43	80.71	82.98	79.5	Guarino et al., 2008
	SVL♀	67.90	79.86	81.83	77.10	96.80	86.1	
	SVL♂	62.25	68.96	72.58	70.67		69.23	наши данные
	SVL♀	63.43	68.48	72.54	77.00		68.54	
	SVL♂	68.15	76.17	81.85			74.05	наши данные
	SVL♀	66.29	76.86	81.22			75.56	
ЗБС 7	SVL♂	69.05	73.44	77.17	80.28	80.41	73.27	наши данные
	SVL♀	69.52	73.78	79.58	83.66	85.59	75.74	
Центральная Швеция, Umea 5.3	SVL♀		78	79	85	82	76.5	Elmberg, 1991 **
Киров 5	SVL♂	65.07	69.94	72.17	76.05	77.97	71.59	наши данные
	SVL♀	63.00	68.10	74.39	78.34	84.77	71.29	
Швейцария, Альпы, 1930 м н. у. м. 4	SVL♀			68	72	75	74.6	Ryser, 1996
Центральная Швеция, Ammarnas 3.9	SVL♀		62	77	80	78	79.8	Elmberg, 1991 **
Центральная Швеция, Kraipe 3.4	SVL♀				72	77	75.2	Elmberg, 1991 **
Северная Финляндия	SVL♂		62	68	70	75	70.7	Patrelle et al., 2012
Kilpisjarvi 3.1	SVL♀			59	76	78	76.6	
Франция, Альпы, 2300 м н. у. м. 3	SVL♂			70	72	74	77.8	Miaud et al., 1999
	SVL♀				82	84	86.3	

Примечания. Т - длительность сезона активности, * - в оригинальных публикациях данные в тексте или таблицах не приведены, для этой таблицы приблизительные значения взяты из рисунков, ** - данные по самцам не приводятся

Географическая изменчивость половых различий по возрасту и длине тела

Половые различия по возрасту и закономерности их географической изменчивости

Среднепопуляционные значения возраста самцов и самок (рис. 5) были, как правило, сходными во всем диапазоне значений возрастов. Сильные различия между полами наблюдались редко, также во всем диапазоне значений возрастов, и проявлялись чаще как преимущество самок. Величина коэффициента Ловича-Гиббонса не зависела ни от длительности сезона активности, ни от широты (табл. 2), что также указывает на более сильную зависимость направленности половых различий по возрасту от локальных условий, а не от направленных изменений в масштабах всего ареала. Согласно нашим данным, достоверных половых различий не выявлено в двух более южных популяциях, самки популяции ЗБС были достоверно старше самцов (по критерию Манна-Уитни: $Z = 4.65$; $p < 0.00$), а самцы Кирова – достоверно старше самок ($Z = -2.20$; $p < 0.02$).

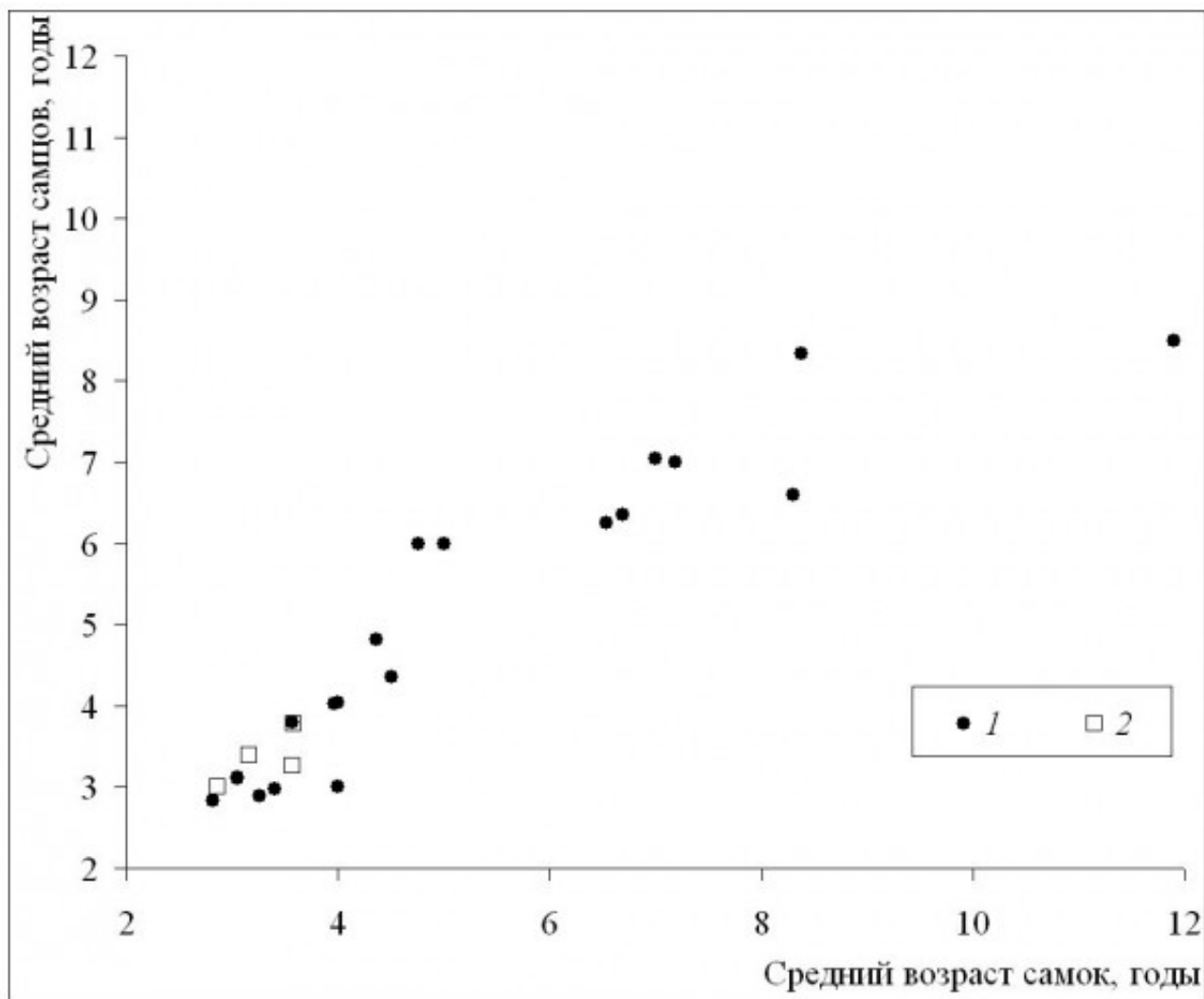


Рис. 5. Половые и межпопуляционные различия по среднему возрасту. 1 – литературные данные, 2 – наши данные

Fig. 5. Sexual and among-population differences in mean age. 1 – literature data, 2 – our data

Половые различия по длине тела и закономерности их географической изменчивости

Среднепопуляционные значения длины тела самок были сходными с таковыми самцов в диапазоне размеров самок от минимума до значения 72 мм, а у всех популяций с более крупными самками наблюдалось преимущество самок (рис. 6). Это означает, что при оптимальных условиях темпы роста самок выше, чем у самцов (при сходных значениях среднего возраста у обоих полов), что подтверждается также более сильной взаимосвязью коэффициента Ловича – Гиббонса (табл. 2) со средней длиной тела самок (рис. 7), в сравнении со средней длиной тела самцов (рис. 8). Однако, как

уже отмечалось, эти оптимальные условия не соответствуют каким-либо определенным значениям в диапазоне изменений длительности сезона активности: высокие значения коэффициента Ловича – Гиббонса наблюдались как при низких, так и при высоких значениях длительности сезона активности (рис. 9), а корреляция двух этих характеристик была недостоверной (табл. 2). Не вполне понятным остается наличие достоверной отрицательной корреляции коэффициента Ловича – Гиббонса с широтой (табл. 2).

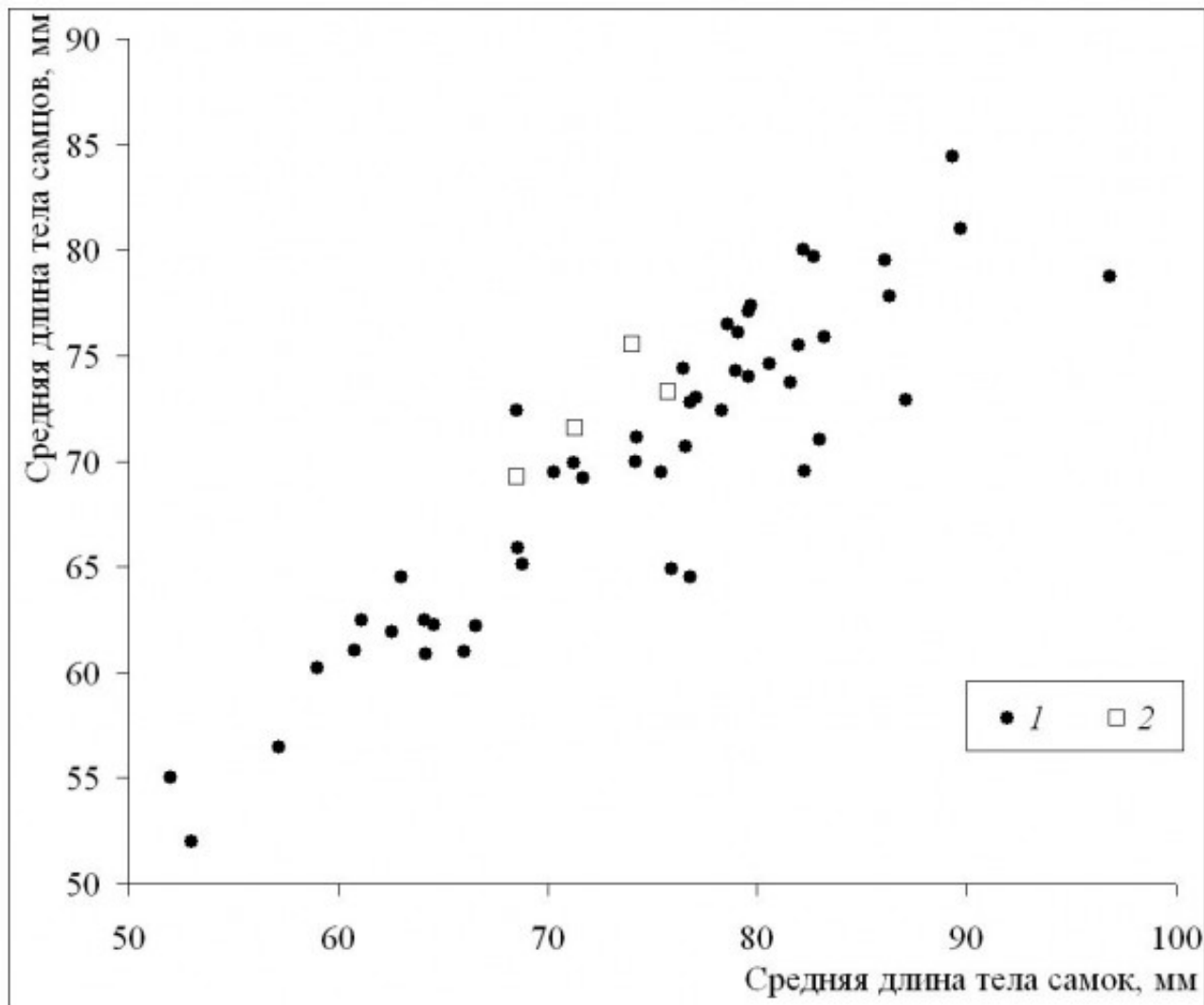


Рис. 6. Половые и межпопуляционные различия по средней длине тела. 1 – литературные данные, 2 – наши данные

Fig. 6. Sexual and among-population differences in mean body length. 1 – literature data, 2 – our data

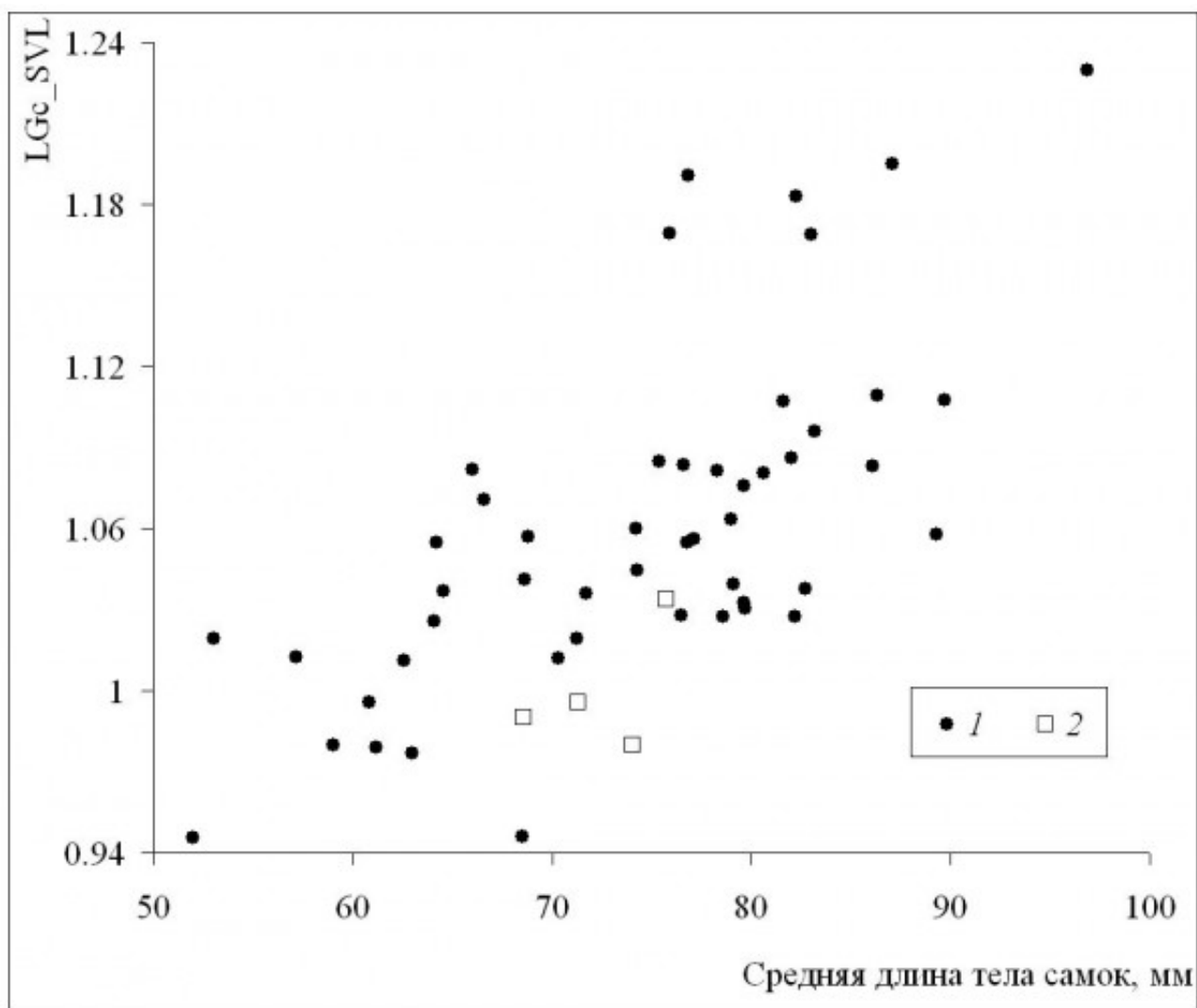


Рис. 7. Зависимость коэффициента Ловича-Гиббонса (LGc_SVL) от длины тела самок. 1 – литературные данные, 2 – наши данные

Fig. 7. The dependence of Lovich-Gibbons coefficient (LGc_SVL) on female body length. 1 – literature data, 2 – our data

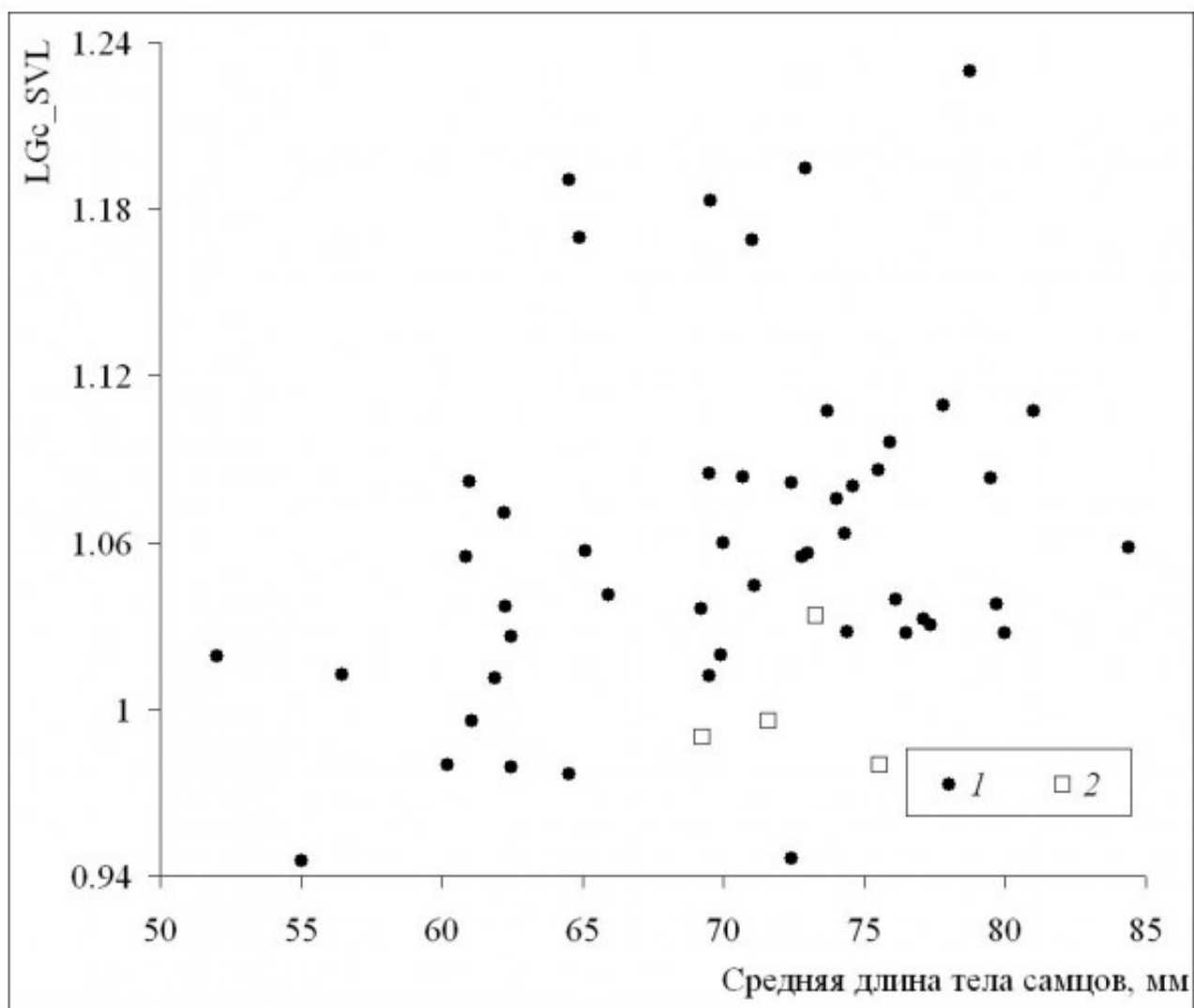


Рис. 8. Зависимость коэффициента Ловича - Гиббонса (LGc_SVL) от длины тела самцов. 1 - литературные данные, 2 - наши данные

Fig. 8. The dependence of Lovich-Gibbons coefficient (LGc_SVL) on male body length. 1 - literature data, 2 - our data

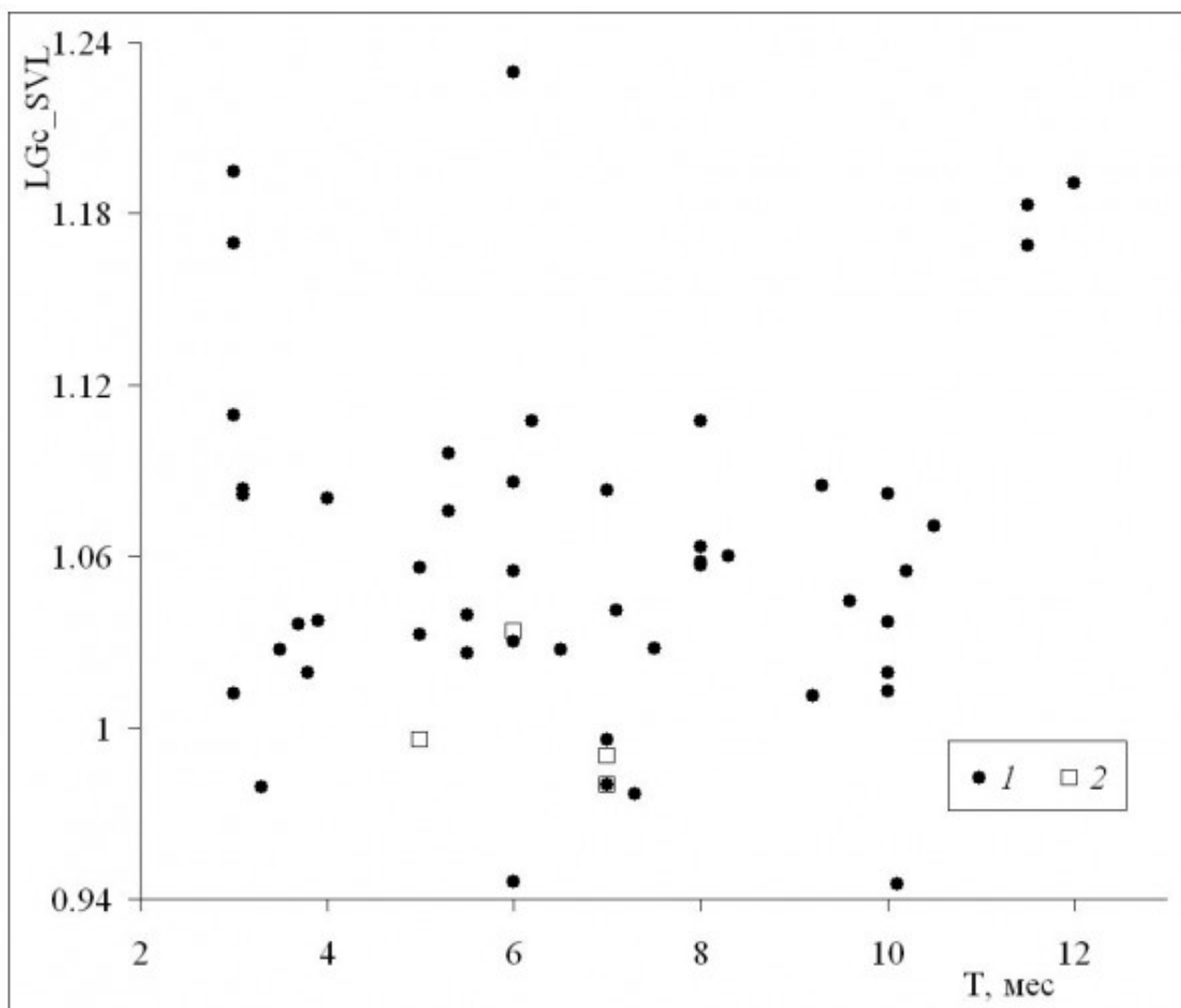


Рис. 9. Зависимость коэффициента Ловича – Гиббонса (LGc_SVL) от длительности сезона активности (T). 1 – литературные данные, 2 – наши данные

Fig. 9. The dependence of Lovich-Gibbons coefficient (LGc_SVL) on activity season duration (T). 1 – literature data, 2 – our data

Следует также отметить, что, согласно формальному определению (Blanckenhorn et al., 2006), более высокая межпопуляционная изменчивость длины тела выявлена у самок. В линейной модели $\lg(\text{fem_SVL}) = a + b \times \lg(\text{mal_SVL})$ (где fem_SVL – средняя длина тела самок, mal_SVL – средняя длина тела самцов) значение b составило 1,161, другими словами, длина тела самок увеличивается быстрее, чем у самцов.

Закономерности

Географическая изменчивость возрастного состава и ее вклад в различия между популяциями по длине тела

Закономерности географической изменчивости возраста

И у самцов, и у самок средние для популяций значения возраста по мере уменьшения длительности сезона активности увеличиваются, т. е. изменяются направленно. Это означает, что при продвижении на север или с увеличением высоты местности происходит не только направленное увеличение возраста первого размножения, но и увеличение в возрастном составе доли старших возрастов, что было особенно четко показано при исследовании 11 скандинавских популяций травяной лягушки (Hjernquist et al., 2012). Авторы названного исследования также разделяют общепринятое

мнение, согласно которому такое изменение возрастного состава возможно лишь при условии более высокой ежегодной выживаемости, не только до достижения половой зрелости, но и после каждого последующего размножения. Причины этой более высокой выживаемости не выявлены, но, предположительно, они связаны с меньшим прессом хищников в местообитаниях северных или горных популяций (Hjernquist et al., 2012; Patrelle et al., 2012). Следует также отметить, что более сильная корреляция средних возрастов с длительностью сезона активности, чем с широтой указывает на большее значение климатической температуры, а не других факторов среды (например, фотопериод), связанных с собственно широтой местности.

Кроме направленного увеличения среднего возраста с уменьшением длительности сезона активности происходит, как уже отмечалось, увеличение возраста первого размножения, а также максимальной продолжительности жизни, причем эта закономерность была выявлена не только для травяной (Miaud et al., 1999; Ляпков и др., 2009; Hjernquist et al., 2012), но и для остромордой лягушки (Ishchenko, 1996; Ляпков и др., 2010).

Закономерности географической изменчивости длины тела с учетом изменчивости возрастного состава

Выявленный ранее нелинейный характер зависимости среднепопуляционных размеров от широты травяных лягушек скандинавских популяций (Laugen et al., 2005; Hjernquist et al., 2012) проявляется, согласно нашему исследованию, и на большем протяжении ареала вида. Анализ различий по темпам роста северных и южных популяций позволяет считать главной причиной сравнительно мелких размеров особей из популяций с минимальной длительностью сезона активности сильное снижение темпов роста (по сравнению с особями из популяций с большей длительностью сезона активности), которое не компенсируется увеличением среднего возраста до максимальных значений. Вероятно, главной причиной такого сильного замедления роста является перераспределение ресурсов для запасаания резервных веществ, необходимых для переживания длительной зимовки, длящейся до 9 мес. (Jonsson et al., 2009).

Менее понятны причины сильного замедления роста у особей из южных популяций с длительностью сезона активности, близкой к максимальной. Можно предположить, что в течение этого сезона благоприятные для роста условия непостоянны и чередуются с менее благоприятными, засушливыми, условиями. Известно, например, что в равнинных популяциях травяной лягушки северной Испании и прилегающей территории Франции нерест сильно растянут: его начало связано с сезоном дождей в октябре, наибольшая активность икрометания приходится на конец ноября – начало декабря, и нерест длится до конца февраля или начала марта (Gosa, 1998; Vignes, 2010). Отметим также, что такое сильное замедление роста присуще далеко не всем южным популяциям: высоким значениям длительности сезона активности могут соответствовать не только малые, но и большие значения средней длины тела (рис. 2), что, с учетом низких значений средних возрастов, указывает на наличие не только низких, но и высоких значений средних для популяций темпов роста. Тенденция к увеличению изменчивости темпов роста была выявлена нами в популяциях Минска и Брянска (Ляпков, 2008), местообитания которых находятся в сравнительно высоких широтах ($T = 7$ мес.).

Следует отметить, что одно из первых описаний случаев нелинейного изменения с широтой размеров бесхвостых амфибий и змей принадлежит П. В. Терентьеву, и он же предложил для таких случаев название «правило оптимума» (Терентьев, 1950).

В связи с выявлением соответствия изменчивости длины тела некоторых видов бесхвостых амфибий правилу Бергмана была предложена простая графическая модель, объясняющая условия выполнения и не выполнения этого правила. Эта модель (Liao, Lu, 2011) рассматривает соотношение возраста и длины тела при первом размножении и предсказывает, что при увеличении широты, в случае сравнительно слабого замедления роста, размеры при наступлении половой зрелости будут превышать таковые у особей более южных популяций, однако при сильном замедлении роста соотношение изменится на противоположное. Эту модель, во многом сходную с нашим объяснением, можно рассматривать как более общую, т. е. допустить, что первоначально с увеличением широты будет наблюдаться сравнительно слабое замедление роста, а затем – более сильное. Отметим, что в отличие от предложенного нами объяснения эта модель не учитывает возможное увеличение среднего возраста по мере увеличения широты, т. е. сокращения длительности сезона активности.

Географическая изменчивость направленности и выраженности половых различий

Половые различия по возрасту и закономерности их географической изменчивости

Выявленная нами общая тенденция сильного преобладания самок по средним возрастам в популяциях из местообитаний с самым низким значением длительности сезона активности подтверждается исследованиями скандинавских популяций. В трех из этих популяций, местообитания которых расположены в самых высоких широтах, самки были старше самцов, в более южных – эта тенденция становилась менее выраженной (Hjernquist et al., 2012; Patrelle et al., 2012). На основании сравнительно несильной выраженности половых различий по среднему возрасту у особей из большинства популяций, кроме самых северных, можно заключить, что устойчивые и сильные половые различия, наблюдаемые при низких значениях T , связаны с существенно более поздним возрастом первого размножения самок по сравнению с самцами (Hjernquist et al., 2012; Patrelle et al., 2012). Еще одним важным фактором, обуславливающим сильные половые различия, может быть более высокая смертность самцов из этих северных популяций, однако убедительных свидетельств в пользу такого предположения не существует. В исследованной нами популяции ЗБС выживаемость взрослых самок и самцов травяной лягушки была сходной (Ляпков и др., 2004), в популяциях других видов бурых лягушек сильных половых различий также не выявлено (обзор см.: Ляпков и др., 2004).

Половые различия по длине тела и закономерности их географической изменчивости

Согласно данным по скандинавским популяциям (Hjernquist et al., 2012), «темпы скелетного роста», т. е. оценки скорости роста, полученные на основании промеров линий склеивания на срезах фаланг пальцев задних конечностей, были достоверно выше у самцов. Предположив, что «скелетный рост» соответствует росту тела, авторы сделали вывод о более высоких темпах роста тела самцов и далее объяснили большие средние значения длины тела самок из популяций высоких широт их сильным преобладанием по средним возрастам. Однако более быстрые темпы роста трубчатых костей у самцов, в сравнении с самками, не являются основанием для утверждения о более быстром росте тела. Причина в том, что отделы задних конечностей относительно длиннее и имеют относительно больший диаметр составляющих их трубчатых костей у самцов, несмотря на меньшую длину тела самцов, в сравнении с самками (Ляпков и др., 2004, 2004а).

Величина темпов роста самцов и самок может изменяться в зависимости от возраста даже в пределах одной популяции. Так, согласно результатам обратного расчисления длины тела (Ляпков, 2008; Ляпков и др., 2009), в возрасте одного года самцы всех четырех исследованных нами популяций были в среднем крупнее самок. По мере дальнейшего роста самки популяций ЗБС и Кирова постепенно обгоняли в размерах самцов и становились заметно крупнее в возрасте 3 или 4 лет, причем только в популяции ЗБС самки были достоверно крупнее самцов, поскольку в отличие от популяции Кирова самки популяции ЗБС были достоверно старше самцов. Самки двух южных популяций (Минска и Брянска) в возрасте 2 и 3 лет лишь догоняли, но не обгоняли самцов, и в итоге самцы были в среднем ненамного (и недостоверно) крупнее самок. Таким образом, как уже отмечалось, только у популяции ЗБС самки достоверно отличались от самцов более крупными размерами. В популяции Кирова половых размерных различий не было выявлено, а в двух южных популяциях самцы были ненамного (и недостоверно) крупнее самок.

Высокие темпы роста до достижения половой зрелости, вероятно, обеспечивают преимущество самцам уже при первом их размножении. Такой эффект полового отбора, несомненно, должен проявляться в той или иной степени в пределах всего ареала вида. В более старших возрастах самки, на которых влияет отбор на увеличение плодовитости, могут становиться крупнее самцов. Отсутствие общей закономерности географической изменчивости половых различий по темпам роста проявляется в том, что половые различия по длине тела в различных частях ареала ненаправленны или выражены слабо. В дополнение к материалам, приведенным на рисунках 6–9, следует упомянуть и другие литературные данные (которые не были проанализированы количественно из-за отсутствия информации о величине T). Средние значения длины тела больше у самок, чем у самцов на Полярном Урале (Топоркова, Зубарева, 1965), в южной Швеции (Loman, 1978), в Мордовии (самки: 71.84 мм, самцы: 68.94 мм – М. К. Рыжов, личн. сообщ.), однако не различаются в Прикарпатье и Закарпатье (Щербак, Щербань, 1980).

Очевидно, что закономерное изменение выраженности половых различий представляет собой, скорее, исключение из правила. Нам известна только одна выполненная на бесхвостых амфибиях работа, в которой показано направленное увеличение с широтой половых различий по длине тела. У двух видов австралийских лягушек, *Limnodynastes tasmaniensis* и *L. peronii*, была выявлена различная направленность половых различий по длине тела: у первого из двух видов самки крупнее самцов, у второго – мельче. Однако у каждого из этих видов коэффициент Ловича – Гиббонса достоверно увеличивался с широтой, причем у вида *L. tasmaniensis* по мере увеличения широты наблюдался переход

от приблизительно равных размеров полов к более крупным самкам (Schäuble, 2004). Отметим, что такое изменение выраженности полового диморфизма только в случае *L. tasmaniensis* соответствует объяснению на основе графической модели, предложенной в работе Бланкенхорна с соавт. (Fig. 1C – Blanckenhorn et al., 2006). На этом рисунке приводится 2 варианта: увеличение размеров с широтой, согласно правилу Бергмана, и их уменьшение, против правила Бергмана. По нашему мнению, в случае травяной лягушки следует использовать оба варианта, поскольку по мере увеличения широты сначала происходит увеличение размеров, а после достижения максимума – их уменьшение. Как уже отмечалось, с помощью анализа литературных данных нами было показано, что у травяной лягушки самки являются полом с более изменчивой длиной тела. Поэтому следует ожидать увеличения половых различий по мере увеличения размеров тела у особей обоих полов, а затем – уменьшения этих различий. Однако имеющиеся у нас литературные данные (рис. 9) указывают скорее на противоположный характер изменений: половые различия могут быть максимально выражены на юге и севере и менее выражены в центральной части ареала. Это также указывает на сравнительно редкое соответствие характера географической изменчивости половых различий правилу Ренша.

Заключение

В целом предложенное нами объяснение нелинейного изменения среднепопуляционных значений длины тела не противоречит предложенным ранее моделям, объясняющим соответствие и несоответствие такой изменчивости правилу Бергмана, а также соответствует выявленным особенностям географической изменчивости по темпам роста. Отсутствие направленной изменчивости и наличие максимума вблизи центральной части ареала травяной лягушки – следствие высоких темпов роста в сочетании со сравнительно высоким средним возрастом. Вместе с тем сравнительно небольшие размеры особей из популяций вблизи южной (юго-западной) границы ареала вида объясняются, кроме низких значений среднего возраста, также сравнительно низкими темпами их роста, несмотря на большую длительность сезона активности.

Кроме того, нами показано, что географическая изменчивость размеров для каждого из полов не зависит от направленности и выраженности половых различий у травяной лягушки. Географическая изменчивость половых различий по размерам обусловлена различиями не только в темпах роста, но и в возрастном составе, как между популяциями, так и внутри каждой из них. Поэтому направленность и выраженность половых различий не имеет четко выраженных закономерностей, а правило Ренша, в отличие от правила Бергмана, обычно не выполняется. Вероятно, выявленное разнообразие направленности половых различий является причиной того, что и у многих других видов экотермных позвоночных правило Ренша выполняется сравнительно редко (обзор см.: Blanckenhorn et al., 2006).

Библиография

- Ануфриев В. М., Бобрецов А. В. Амфибии и рептилии. Фауна европейского Северо-Востока России. Т. IV. СПб.: Наука, 1996. 130 с.
- Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. 264 с.
- Ищенко В. Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. М.: Наука, 1978. 148 с.
- Кутенков А. П. Экология травяной лягушки на Северо-Западе России. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2009. 140 с.
- Ляпков С. М. Географическая и возрастная изменчивость полового диморфизма по длине тела и темпам роста бурых лягушек // Вопросы герпетологии. Матер. 3-го Съезда герпетологического общества им. А. М. Никольского. Пущино; Москва, 2008. С. 262–267.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С. Структура изменчивости репродуктивных характеристик травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) и их взаимосвязь с размерами и возрастом // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 6. С. 719–733.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С. Демографические характеристики и динамика численности популяции травяной лягушки (*Rana temporaria* L.) // Зоол. журн. 2002. Т. 81. № 10. С. 1251–1259.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов травяной лягушки (*Rana temporaria*). 1. Демографические и морфометрические характеристики // Зоол. журн. 2004. Т. 83. № 11. С. 1375–1386.
- Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Северцов А. С. Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов

травяной лягушки (*Rana temporaria*). 2. Связь морфометрических особенностей самцов с их репродуктивным успехом // Зоол. журн. 2004а. Т. 83. № 12. С. 1448-1462.

Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Сербинова И. А., Корзун Е. В., Новицкий Р. В. Формирование направленной географической изменчивости особенностей жизненного цикла бурых лягушек // Современная герпетология. 2009. Т. 9. Вып. 3/4. С. 103-121.

Ляпков С. М., Корнилова М. Б., Марченковская А. А., Мисюра А. Н., Гассо В. Я. Особенности возрастного состава, размерных половых различий и репродуктивных характеристик у остромордой лягушки в южной части ареала // Герпетологические исследования в Казахстане и сопредельных странах: сб. ст. Алматы, 2010. С. 150-165.

Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. Половые различия темпов роста и выживаемости у остромордой лягушки (*Rana arvalis*) после завершения метаморфоза // Зоол. журн. 2007. Т. 86. № 4. С. 475-491.

Ляпков С. М., Черданцев В. Г., Черданцева Е. М. Географическая изменчивость полового диморфизма остромордой лягушки (*Rana arvalis*) как результат различия репродуктивных стратегий // Журн. общ. биол. 2010а. Т. 71. № 4. С. 337-358.

Смирин Э. М. Годовые слои в костях травяной лягушки // Зоол. журн. 1972. Т. 51. № 10. С. 1529-1534.

Смирин Э. М. Прижизненное определение возраста и ретроспективная оценка размеров тела серой жабы (*Bufo bufo*) // Зоол. журн. 1983. Т. 62. № 3. С. 437 - 444.

Терентьев П. В. Влияние климатической температуры на размеры змей и бесхвостых земноводных // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56. № 2. С. 14-23.

Топоркова Л. Я., Зубарева Э. Л. Материалы по экологии травяной лягушки на Полярном Урале // Тр. Ин-та биологии. УФ АН СССР. 1965. Вып. 38. С. 189-194.

Щербак Н. Н., Щербань М. И. Земноводные и пресмыкающиеся Украинских Карпат. Киев: Наукова думка, 1980. 268 с.

Adams D. C., Church J. O. Amphibians do not follow Bergmann's rule // *Evolution*. 2008. Vol. 62 N 2. P. 413-420.

Angilletta, M. J., Niewiarowski P. H., Dunham A. E., Leache A. D., Porter W. D.. Bergmann's clines in ectotherms: illustrating a life-history perspective with sceloporine lizards // *Am. Nat.* 2004. Vol. 164. P. E168-E183.

Angilletta M. J., Steury T. D., Sears M.W. Temperature, growth rate, and body size in ectotherms: Fitting pieces of a life-history puzzle // *Integ. Comp. Biol.* 2004a. Vol. 44. P. 498-509.

Ashton K. G. Do amphibians follow Bergmann's rule? *Can. J. Zool.* 2002. Vol. 80. P. 708-716.

Ashton K. G., Feldman C. R. Bergmann's rule in nonavian reptiles: turtles follow it, lizards and snakes reverse it // *Evolution*. 2003. Vol. 57. P. 1151-1163.

Augert D., Joly P. Plasticity of age at maturity between two neighbouring populations of the common frog (*Rana temporaria* L.) // *Can. J. Zool.* 1993. Vol. 71. N 1. P. 26-33.

Bancila R. I., Plaiasu R., Cogalniceanu D. Effect of latitude and altitude on body size in the common frog (*Rana temporaria*) populations // *Studiis Cercetari, Biologie*. 2009. Vol. 17. P. 43-46.

Beattie R. C. The reproductive biology of common frog (*Rana temporaria*) populations from different altitudes in northern England // *J. Zool.* 1987. Vol. 211. P. 387-398.

Blackburn T. M., Gaston K. J., Loder N. Geographic gradients in body size: a clarification of Bergmann's rule. *Diversity and Distributions*. 1999. Vol. 5. P. 165-174.

Blanckenhorn W. U., Stillwell R. C., Young K. A., Fox C. W., Ashton K. G. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? // *Evolution*. 2006. Vol. 60. N 10. P. 2004-2011.

Cummins C. P. Temporal and spatial variation in egg size and fecundity in *Rana temporaria* // *J. Anim. Ecol.* 1986. Vol. 55. P. 303-316.

Cvetkovic D., Tomasevic N., Ficetola G. F., Crnobrnja-Isailovic J., Miaud C. Bergmann's rule in amphibians: combining demographic and ecological parameters to explain body size variation among populations in the common toad *Bufo bufo* // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* 2008. Vol. 47. N 2. P. 171-180.

Elmberg J. Random mating in a boreal population of European common frogs *Rana temporaria* // *Hol. Ecol.* 1987. Vol. 10. P. 193-195.

Elmberg J. Ovarian cyclicity and fecundity in boreal common frogs *Rana temporaria* L. along a climatic gradient // *Funct. Ecol.* 1991. Vol. 5. P. 340-350.

Ficetola G. F., Scali S., Denoël M., Montinaro G., Vukov T. D., Zuffi M. A. L., Padoa-Schioppa E. Ecogeographical variation of body size in the newt *Triturus carnifex*: comparing the hypotheses using an information-theoretic approach // *Global Ecology and Biogeography*. 2010. Vol. 19. P. 485-495.

Geisselmann B., Flindt R., Hemmer, H. Studien zur Biologie, Ökologie und Merkmalsvariabilität der beiden Braunfroscharten *Rana temporaria* L. und *Rana dalmatina* Bonaparte // *Zool. Jb. Syst.* 1971. Vol. 98. P. 521-568.

- Gibbons M. M., McCarthy T. K. Growth, maturation and survival of frogs *Rana temporaria* L. // *Hol. Ecol.* 1984. Vol. 7. N 4. P. 419-427.
- Gibbons M. M., McCarthy T. K. The reproductive output of frogs *Rana temporaria* (L.) with particular reference to body size and age // *J. Zool.* 1986. Vol. A209. N 4. P. 579-593.
- Glandt D., Jehle R. (Hrsg) Der Moorfrosch, *Rana arvalis* Nilsson 1842. Aktuelles aus Forschung und Schutzpraxis // *Zeitschrift für Feldherpetologie. Supplement.* 2008. Bd. 13. 496 S.
- Glandt D. Taschenlexikon der Amphibien und Reptilien Europas. Wiebelsheim: Quelle & Meyer Verlag, 2009. 636 p.
- Gosa A. El declive de una poblacion costera cantabricade *Rana bermeja* (*Rana temporaria*) // *Munibe.* 1998. N 59. P. 59-71.
- Guarino F. M., Di Gia I. Sindaco R. Age structure in a declining population of *Rana temporaria* from northern Italy // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae.* 2008. Vol. 54. N 1. P. 99-112.
- Guyetant, R., Brosse, S., Herold, J.-P., Pinston, H. Etude de la croissance et du developpement de Grenouilles rouses *Rana temporaria* L. en altitude (Alpes du nord) // *C.R. Seances Soc. Biol.* 1988. Vol. 182. P.301-307.
- Guyetant, R., Miaud, C., Battesti, Y., Nelva, A. Caracteristiques de la reproduction chez la Grenouille rousse *Rana temporaria* L. (Amphibia, Anura) en altitude (Massif de la Vanoise, Alpes du Nord, France) // *Bull. Soc. Herpetol. Fr.* 1995 Vol. 71-72. P. 13-21.
- Heusser H. Ansiedlung, Ortstreue und Populationsdynamik des Grasfrosches (*Rana temporaria*) an einem Gartenweiher // *Salamandra/* 1970. Vol. 6. P. 80-87.
- Hjernquist M. B., Soderman F., Jonsson K. I., Herczeg G., Laurila A., Merilä J. Seasonality determines patterns of growth and age structure over a geographic gradient in an ectothermic vertebrate // *Oecologia.* 2012 Vol. 169.
- Ishchenko V.G. Problems of demography and declining populations of some euroasiatic brown frogs // *Russian J. Herpetol.* 1996. Vol. 3. N 2. P. 143-151.
- Joly P. Variation in size and fecundity between neighbouring populations in the common frog, *Rana temporaria* // *Alytes.* 1991. Vol. 9. N 3. P. 79-88.
- Jonsson K. I., Herczeg G., O'Hara R. B., Soederman F., ter Schure A. F. H., Larsson P., Merila J. Sexual patterns of prebreeding energy reserves in the common frog *Rana temporaria* along a latitudinal gradient // *Ecography.* 2009. Vol. 32. N 5. P. 831-839.
- Juszczyk W., Krawczyk S., Zakrzewski M., Zamachowski W., Zysk A. Morphometric structure of population of *Rana temporaria* (L.), hibernating together with other amphibians in aquatic environment // *Acta Biol. Cracov., Ser.Zool.* 1984. Vol. 26. P. 39-50.
- Kminiak M. Biometrische Untersuchungen der Populationen einiger Amphibienarten auf dem Gebiet Spisska Magura // *Zool. Listy* 1971. Vol. 20. P. 29-38.
- Koskela P., Pasanen S. The wintering of the common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // *Aquilo. Ser. Zool.* 1974. Vol. 15. P. 1-17.
- Kozłowska M. Differences in the reproductive biology of mountain and lowland common frogs, *Rana temporaria* L // *Acta Biol. Cracov., Ser.Zool.* 1971. Vol. 14. N 1. P. 17-32.
- Laugen A. T., Laurila A., Jönsson K. I., Fredrik F., Merilä J. Do common frogs (*Rana temporaria*) follow Bergmann's rule? // *Evolutionary Ecology Research.* 2005. Vol. 7. P. 717-731.
- Liao W., Lu X.. Adult body size = f (initial size + growth rate x age): explaining the proximate cause of Bergman's cline in a toad along altitudinal gradients // *Evol. Ecol.* 2011. Vol. 25. P. 1-12.
- Loman J. Growth of brown frogs *Rana arvalis* Nilsson and *R. temporaria* L. in South Sweden // *Ekol. Pol.* 1978. Vol. 26. N 2. P. 287-296.
- Lovich J. E., Gibbons J. W. A review of techniques for quantifying sexual size dimorphism // *Growth, development and aging.* 1992. Vol. 56. N 4. P. 269-281.
- Miaud C., Guyetant R. Plasticite et selection sur les traits de vie d'un organisme a cycle vital complexe, la grenouille rousse *Rana temporaria* (Amphibien: Anoure) // *Bull. Soc. zool. Fr.* 1998. Vol. 123, No 4. P. 325-344.
- Miaud C., Guyetant R., Elmberg J. Variations in life-history traits in the common frog *Rana temporaria* (Amphibia: Anura): a literature review and new data from the French Alps // *J. Zool.* 1999. Vol. 249. P. 61-73.
- Montori A., Pascual X. Contribucion al estudio de *Rana temporaria* L. (Amphibia, Ranidae) en Santa Fe Del Monsteny (Barcelona). II. Ciclo biologico // *Misc. zool.* 1987. Vol. 11. P. 299-307.
- Morrison C., Hero J.-M. Geographic variation in life-history characteristics of amphibians: a review // *Journal of Animal Ecology.* 2003. V.72. P. 270-279.
- Navas C. A., James R. S. Sexual dimorphism of extensor carpi radialis muscle size, isometric force, relaxation rate and stamina during the breeding season of the frog *Rana temporaria* Linnaeus 1758 // *J. Exp. Biol.* 2007. Vol. 210. P. 715-721.

- Neveu A. Incidence of climate on common frog breeding: Long-term and short-term changes // *Acta Oecologica*. 2009. Vol. 35. P. 671-678.
- Olalla-Tarraga, M. A., Rodriguez M. A.. Energy and interspecific body size patterns of amphibian faunas in Europe and North America: anurans follow Bergmann's rule, urodeles its converse // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2007. V.16. P. 606-617.
- Pasanen S., Koskela P. Seasonal and age variation in the metabolism of the common frog, *Rana temporaria* L., in northern Finland // *Comp. Biochem. Physiol.* 1974. Vol. 47A. P. 635-654.
- Patrelle C., Hjernquist M.B., Laurila A., Soderman F., Merila J. Sex differences in age structure, growth rate and body size of common frogs *Rana temporaria* in the subarctic // *Polar Biology*. 2012. Vol. 35. (on-line first).
- Plaiasu R., Bancila R. I., Cogalniceanu D. Body size variation in *Rana temporaria* populations inhabiting extreme environments // *Ovidius University Annals of Natural Sciences. Biology – Ecology Series*. 2010 Vol. 14. P. 121-126.
- Ryser J. Determination of growth and maturation in the common frog, *Rana temporaria*, by skeletochronology // *J. Zool.* 1988. Vol. 216. P. 673-685.
- Ryser J. Comparative life histories of a low- and high-elevation population of the common frog *Rana temporaria* // *Amphibia-Reptilia*. 1996. Vol. 17. P. 183-195.
- Schäuble H. Variation in body size and sexual dimorphism across geographical and environmental space in the frogs *Limnodynastes tasmaniensis* and *L. peronii* // *Biological Journal of the Linnean Society*. 2004. Vol. 82. N 1. P. 39-56.
- Schluepmann M. Grasfrosch // *Abh. Landesmus. Nafurk. Muenster*, 1981. Vol. 4. P. 103-112.
- Shine R. Sexual selection and sexual dimorphism in the amphibian // *Copeia*. 1979. N 2. P. 297-306.
- Shine R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: a review of the evidence // *Quart. Rev. Biol.* 1989. Vol. 64. N 4. P. 419-461.
- Sztatecsny M., Strondl C., Baierl A., Ries C., Hoedl W. Chin up: are the bright throats of male common frogs a condition-independent visual cue? // *Animal Behav.* 2010. Vol. 79. N 4. P. 1-8.
- ter Schure A. F. H., Larsson P., Merila J., Jonsson K. I. Latitudinal fractionation of polybrominated diphenyl ethers and polychlorinated biphenyls in frogs (*Rana temporaria*) // *Environ. Sci. Technol.* 2002. Vol. 36. P. 5057-5061.
- Tomasik L. A comparative study on the morphological characters of adult specimens of the grass frog *Rana temporaria* Linnaeus, 1758 and moor frog *Rana arvalis* Nilsson, 1842 // *Acta Zool. Cracov.* 1971. Vol. 16. N 3. P. 217-280.
- Vignes J.C. Caracteristiques biologiques de la reproduction de la Grenouille rousse (*Rana temporaria*) dans une population a l'extreme sud-ouest de la France // *Munibe*. 2010. N 58. P. 131-148
- Watt C., Mitchell S., Salewski V. Bergmann's rule; a concept cluster? // *Oikos*. 2010. Vol. 119. P. 89-100.
- Zhang L., Lu X., 2012 Amphibians live longer at higher altitudes but not at higher latitudes // *Biol. J. Linn. Soc.* 2012. Vol. 106. N 3. P. 623-632.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ – БРФФИ № 06-04-81027 и № 10-04- 90042. Автор благодарен М. К. Рыжову и Andre Neveu за любезно предоставленные неопубликованные данные по длине тела травяных лягушек.

Geographical variation and sexual differences of body length and age composition in *Rana temporaria*: the ontogenetic development and phenotypic trends

LYAPKOV
Sergey

Lomonosov Moscow State University, lyapkov@mail.ru

Keywords:

body length
age
duration of the season of activity

Summary:

The analysis of literature data on the mean values of age and body length of adult individuals of widespread species *Rana temporaria* from about 70 spatially separated populations,

geographic variation
grass frog
typically Bergman
usually Renshaw

including our published data, was conducted. The evident trend in population mean age increase with the decrease of the of activity season length was revealed as well as the absence of that trend in the mean body length, with the maximal mean value in body length being near central part of the range. Our explanation of non-linear trend in the mean values of body length does not contradict other models of geographic variability explaining the correspondence and discrepancy with the Bergman rule. In addition our explanation corresponds to the revealed features of interpopulation variation in growth rate. The revealed trend of variation in the mean body length is resulted from both growth rate decrease and mean age increase with the decrease in the length of activity season. The relatively low mean values of body length in populations from south and southern-west borders of the range are explained not only by low mean age but by lower growth rate despite high length of activity season. The interpopulation variation in body length is determined not only by body length but by age composition differences both between and within population. Therefore, the direction and intensity of sexual differences have not distinct trends, and the correspondence to Rensch rule (in contrast to Bergman rule) is rarely observed.



УДК 595.789:574.1:57.087.1

Оценка встречаемости и относительного обилия видов в фаунистических исследованиях на примере дневных бабочек Финляндии (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea)

ГОРБАЧ
Вячеслав Васильевич

Петрозаводский государственный университет,
gorbach@psu.karelia.ru

СААРИНЕН
Киммо

Институт аллергологии и окружающей среды Южной Карелии, Kimmo.Saarinen@allergia.fi

Ключевые слова:

встречаемость
относительное обилие
10-балльная логарифмическая шкала
дневные бабочки

Аннотация:

Современное фаунистическое исследование помимо составления списка видов предполагает оценку ряда экологических параметров, в частности их встречаемости и обилия. Такие оценки обычно субъективны. Мы предлагаем унифицировать методики, используя 10-балльные логарифмические шкалы. В качестве примера использовали данные учетов дневных бабочек в Финляндии за 1991–2011 годы. Все виды были дифференцированы по встречаемости и относительному обилию. Стохастичность в распределениях можно уменьшить подгонкой эмпирических частот под теоретическую модель.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 25 июня 2012 года

Опубликована: 25 ноября 2013 года

Введение

Под встречаемостью обычно понимают долю проб от их общего числа, в которых присутствует вид, под относительным обилием – долю особей вида в выборке. Эти показатели призваны дифференцировать виды по их распространенности и численности. В фаунистических работах используют относительное обилие в форме балльных оценок, основанных на субъективных представлениях о статусе того или иного вида – очень редкий, редкий, обычный вид и т. д. Встречаемость описывают, например, как спорадично, локально или широко распространенный вид. Поскольку изучаемые выделы обычно не сопоставимы по величине и интенсивности обследования, а имеющиеся коллекции не отвечают требованию пропорциональности сборов, то структурировать их с использованием количественных мер некорректно. Для данных, собранных по унифицированным методикам, количественные шкалы применимы (Палий, 1965; Зайцев, 1974; Песенко, 1982 и др.), но такие выборки, как правило, невелики: исследования проводят на относительно небольших территориях в течение одного или нескольких сезонов. Реализация национальных программ мониторинга отдельных групп организмов, в частности дневных бабочек (IBMS; NAFI; UKBMS и др.), во многом снимает ограничения подобного рода. Целю данной работы является поиск оптимального способа оценки распространенности и численности организмов.

Традиционные методы исследований

Основу предлагаемого метода составляют два апробированных подхода.

1). Использование 10-балльных шкал для описания встречаемости и обилия видов, в том числе и дневных бабочек (Marttila et al., 1991). Материалом служат коллекции и наблюдения. Принадлежность объектов к классам определяют с помощью словесных характеристик. Положительными сторонами данного подхода является двурядная система оценки статуса видов (встречаемость / обилие) и число градаций, оптимальное для структурирования многовидового населения обширных территориальных выделов. Основной недостаток кроется в отсутствии ясных критериев для определения ширины большинства классовых интервалов.

2). Оценка относительного обилия видов по 5-балльной, ограниченной сверху логарифмической шкале (Песенко, 1982). В этом случае используют количественные показатели, полученные в результате учетов, отбора проб и т. д. Величина классового интервала такой шкалы имеет последовательно увеличивающуюся длину шага, рассчитываемую по правилу геометрической прогрессии со знаменателем $d = N^{1/k}$, где N – объем выборки, k – число классов. Значение верхней границы a -го класса определяется как $N^{a/k}$, где $a = 1, 2 \dots, k$. Величина a -го классового интервала вычисляется по формуле $b_a = N^{a/k} - N^{(a-1)/k}$. Балл, характеризующий объект с n числом наблюдений в выборке объемом N , является целым числом и заключен в промежутке $k \log_N n \leq a \leq (k \log_N n + 1)$. Преимущество данного подхода заключается в наличии формальных критериев для дифференциации видов. Основным ограничением является невозможность получить выборки, адекватно описывающие население обширных территорий.

Оригинальные методы исследований

Реализуемые в ряде стран программы мониторинга позволяют получать необходимую количественную информацию из множества географических точек. Соответственно, появляется возможность изучать структуру населения животных обширной территории, используя логарифмические шкалы (Песенко, 1982). Мы предлагаем применять 10-балльные шкалы и оценивать с их помощью не только обилие, но и встречаемость видов. При этом следует иметь в виду, что имеющиеся базы данных содержат разного рода погрешности. В программах мониторинга участвует множество сменяющих друг друга коллекторов, которые имеют разную квалификацию и не всегда строго придерживаются стандартной методики. Сюда же добавляется неравномерность в размещении учетных площадок и различная периодичность их использования.

По этим причинам смещения оценок встречаемости неизбежны. Например, информации по густонаселенным районам относительно больше, чем по малонаселенным, крупные бабочки относительно чаще попадают в выборку, чем малозаметные, редкие виды привлекают больше внимания, чем обычные и т. д. Увеличение объемов выборок снижает величину ошибок репрезентативности, но не снимает проблемы полностью. Однако стохастичность в балльных оценках встречаемости и обилия вида может проявляться даже при небольших изменениях объема выборок. Уменьшить изменчивость можно, подгоняя размер полученных после шкалирования частотных классов под некие заданные распределения частот. Такие распределения должны иметь более стабильную структуру по сравнению с наблюдаемыми частотами и в идеале представлять одну из известных теоретических моделей (например, равномерное или нормальное). Основным критерий отбора – отсутствие значимых отличий эмпирического распределения от теоретического.

Алгоритм подгонки эмпирического распределения под теоретическое состоял в следующем. По результатам натурного исследования совокупность видов дифференцировали по встречаемости и обилию, используя 10-балльную шкалу. Далее состав групп видов корректировали за счет изменения групповой принадлежности видов, имеющих оценки обилия, близкие к границам классовых интервалов. Например, если первый класс эмпирического распределения (группа видов) включал большее число вариантов (видов), чем должно быть исходя из выбранного распределения, то лишние варианты (виды, имеющие максимальные для данной группы значения исходных показателей) добавляли во второй класс. Если в итоге во втором классе оказывалось меньше видов, чем следует из теоретической модели, то сюда перемещали виды с самой низкой встречаемостью (или обилием) из третьего класса и т. д. Манипуляции проводили до тех пор, пока отличия между эмпирическими и подобранными частотами не обнулялись. В результате удается получить более адекватное описание генеральной совокупности, общей структуры биоразнообразия изучаемой группы.

В качестве примера взяли результаты учетов дневных бабочек в Финляндии (Marttila et al., 1999;

Saarinen et al., 2003). Бабочек учитывали на маршрутах в квадратах 10×10 км в 1991–2011 годах (рис. 1). Использовали метод трансект Полларда, модифицированный для целей мониторинга (Pollard, Yates, 1993). Общее число обследованных квадратов – 2092, число зарегистрированных бабочек – 4325249 (NAFI). Варианты шкал представлены в табл. 1 и 2.

Встречаемость и относительное обилие оценено для всех бабочек, известных с территории Финляндии к настоящему времени (табл. 3).

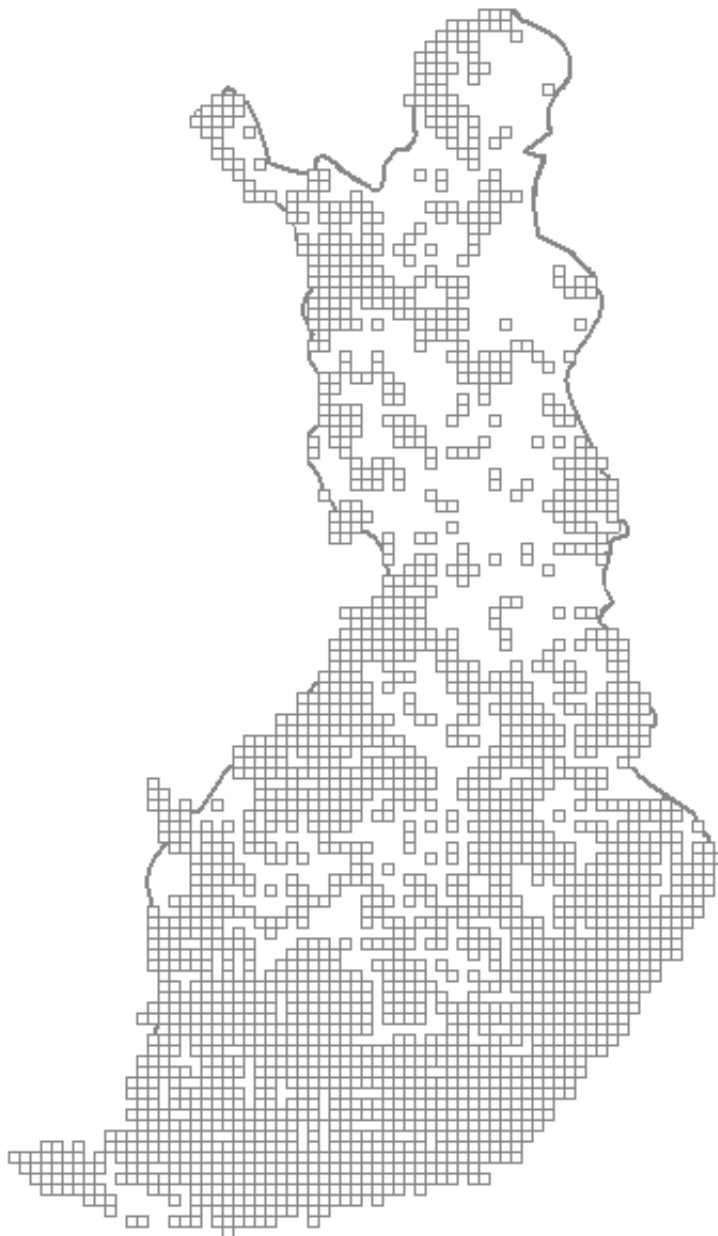


Рис. 1. Сеть квадратов 10×10 км, в которых проводили учеты в 1991–2011 гг. по программе мониторинга бабочек Финляндии (NAFI)

Fig. 1. 10×10 km grid squares in which the butterflies were counted over 1991–2011

Таблица 1. 10-балльная шкала для оценки встречаемости видов
Table 1. 10-point scale for measurement of the species occurrence

Балл (point), <i>a</i>	Границы классового интервала, квадраты (limits of the class range, squares)				Словесные характеристики (verbal graduation)
	нижняя (lower), <i>n(a)</i> _{min}	верхняя (upper), <i>n(a)</i> _{max}	<i>N</i> = 2092		
			<i>n(a)</i> _{min}	<i>n(a)</i> _{max}	
1	1	<i>N</i> ^{0.1}	1	2	Единично ¹ (single)
2	<i>N</i> ^{0.1+1}	<i>N</i> ^{0.2}	3	5	Единично ² (sporadic)
3	<i>N</i> ^{0.2+1}	<i>N</i> ^{0.3}	6	10	Очень локально ¹ (extremely local)
4	<i>N</i> ^{0.3+1}	<i>N</i> ^{0.4}	11	21	Очень локально ² (very local)
5	<i>N</i> ^{0.4+1}	<i>N</i> ^{0.5}	22	46	Локально ¹ (local)
6	<i>N</i> ^{0.5+1}	<i>N</i> ^{0.6}	47	98	Локально ² (limited)
7	<i>N</i> ^{0.6+1}	<i>N</i> ^{0.7}	99	211	Умеренно ¹ (rather limited)
8	<i>N</i> ^{0.7+1}	<i>N</i> ^{0.8}	212	453	Умеренно ² (rather widespread)
9	<i>N</i> ^{0.8+1}	<i>N</i> ^{0.9}	454	974	Широко (widespread)
10	<i>N</i> ^{0.9+1}	<i>N</i>	975	2092	Повсеместно (very widespread)

* – число квадратов (10×10 км), в которых вид был встречен хотя бы один раз

Таблица 2. 10-балльная шкала для оценки относительного обилия видов
Table 2. 10-point scale for measurement of the species relative abundance

Балл (point), <i>a</i>	Границы классового интервала, экз. (limits of the class range, exx.)				Словесные характеристики (verbal graduation)
	нижняя (lower), <i>n(a)</i> _{min}	верхняя (upper), <i>n(a)</i> _{max}	<i>N</i> = 4325249		
			<i>n(a)</i> _{min}	<i>n(a)</i> _{max}	
1	1	<i>N</i> ^{0.1}	1	5	Уникальный (unique)
2	<i>N</i> ^{0.1+1}	<i>N</i> ^{0.2}	6	21	Очень редкий ¹ (extremely rare)
3	<i>N</i> ^{0.2+1}	<i>N</i> ^{0.3}	22	98	Очень редкий ² (very rare)
4	<i>N</i> ^{0.3+1}	<i>N</i> ^{0.4}	99	451	Редкий ¹ (rare)
5	<i>N</i> ^{0.4+1}	<i>N</i> ^{0.5}	452	2080	Редкий ² (moderately rare)
6	<i>N</i> ^{0.5+1}	<i>N</i> ^{0.6}	2081	9585	Обычный ¹ (rather common)
7	<i>N</i> ^{0.6+1}	<i>N</i> ^{0.7}	9586	44178	Обычный ² (common)
8	<i>N</i> ^{0.7+1}	<i>N</i> ^{0.8}	44179	203615	Многочисленный ¹ (moderately numerous)
9	<i>N</i> ^{0.8+1}	<i>N</i> ^{0.9}	203616	938448	Многочисленный ² (numerous)
10	<i>N</i> ^{0.9+1}	<i>N</i>	938449	4325249	Массовый (very abundant)

* – общее число зарегистрированных особей вида

Таблица 3. Встречаемость и относительное обилие бабочек в Финляндии.

n_{sq} – число квадратов 10×10 км, в которых вид был встречен хотя бы один раз в 1991–2011 гг.; a_{oc} – встречаемость (балл); n_i – общее число зарегистрированных на маршрутах особей; a_{ab} – относительное обилие (балл). Виды расположены в порядке возрастания a_{oc} , внутри классовых интервалов – по возрастанию n_i ; в графе a_{oc}/a_{ab} статус ряда видов изменен в соответствии с подобранными распределениями (рис. 2 и 3) переводом в следующий или предыдущий класс по a_{oc} и (или) a_{ab} . Номенклатура дана по каталогу чешуекрылых Финляндии (Checklist...).

Table 3. Species occurrence and relative abundance of the butterflies in Finland.

n_{sq} – number of 10×10 km squares, where each species was recorded at least once in 1991–2011; a_{oc} – occurrence of a species (point); n_i – total records of the specimens; a_{ab} – relative abundance of a species (point). The species are classified in order of increasing a_{oc} and inside of each class according to increasing n_i ; the status of some species in column a_{oc}/a_{ab} was changed after the fitting frequency (Figs. 2 & 3) by transfer to the next or previous class a_{oc} or a_{ab} , or both. Nomenclature follows checklist of the Finnish Lepidoptera (Checklist...).

Вид (species)	n_{sq}	a_{oc}	n_i	a_{ab}	a_{oc}/a_{ab}
<i>Iphiclidus podalirius</i>	1	1	1	1	1/1
<i>Pieris callidice</i>	1	1	1	1	1/1
<i>Leptidea reali</i>	2	1	2	1	1/2
<i>Boloria improba</i>	1	1	324	4	1/4
<i>Scolitantides vicrama</i>	2	1	6562	6	1/6
<i>Nymphalis vaualbum</i>	3	2	3	1	2/2
<i>Colias crocea</i>	4	2	6	2	2/3
<i>Maniola lycaon</i>	5	2	6	2	2/3
<i>Pyrgus andromedae</i>	5	2	299	4	2/4
<i>Colias tyche</i>	4	2	801	5	2/4
<i>Plebeius glandon</i>	3	2	1183	5	2/5
<i>Limenitis camilla</i>	7	3	7	2	3/3
<i>Nymphalis polycoloros</i>	9	3	12	2	3/3
<i>Glaucopsyche arion</i>	8	3	337	4	3/4
<i>Boloria napaea</i>	9	3	1093	5	3/5
<i>Nymphalis xanthomelas</i>	11	4	28	3	3/3
<i>Boloria polaris</i>	16	4	488	5	4/4
<i>Satyrus w-album</i>	20	4	626	5	4/4
<i>Oeneis bore</i>	19	4	864	5	4/5
<i>Colias hecla</i>	15	4	984	5	4/5
<i>Lycaena helle</i>	21	4	1035	5	5/5
<i>Boloria titania</i>	13	4	1248	5	4/5
<i>Scolitantides orion</i>	19	4	1297	5	4/5
<i>Boloria thore</i>	12	4	1394	5	4/5
<i>Cupido minimus</i>	12	4	1717	5	4/5
<i>Euphydryas iduna</i>	15	4	1821	5	4/5
<i>Melitaea diamina</i>	18	4	2760	6	4/6
<i>Euphydryas aurinia</i>	17	4	3268	6	4/6
<i>Lycaena dispar</i>	27	5	161	4	5/3
<i>Argynnis laodice</i>	46	5	205	4	5/4
<i>Hesperia comma</i>	33	5	460	5	5/4
<i>Pararge aethine</i>	25	5	789	5	5/4
<i>Oeneis norna</i>	30	5	1799	5	5/5
<i>Parnassius apollo</i>	22	5	2102	6	5/5
<i>Erebia polaris</i>	25	5	2102	6	5/5
<i>Boloria chariclea</i>	33	5	2602	6	5/6
<i>Melitaea cinxia</i>	25	5	4211	6	5/6
<i>Parnassius mnemosyne</i>	34	5	7009	6	5/6
<i>Colias hyale</i>	47	6	256	4	6/4
<i>Apatura ilia</i>	52	6	440	4	6/4
<i>Erebia disa</i>	52	6	782	5	6/4
<i>Cupido argiades</i>	51	6	797	5	6/4
<i>Glaucopsyche alexis</i>	85	6	1265	5	6/5
<i>Favonius quercus</i>	64	6	1474	5	6/5
<i>Maniola jurtina</i>	59	6	1792	5	6/5
<i>Apatura iris</i>	98	6	2122	6	6/5
<i>Plebeius nicias</i>	70	6	3713	6	6/6
<i>Hipparchia semele</i>	85	6	5207	6	6/6
<i>Erebia pandrose</i>	61	6	7734	6	6/6
<i>Pyrgus centaureae</i>	128	7	1006	5	7/5
<i>Pyrgus alveus</i>	122	7	1254	5	7/5
<i>Thecla betulae</i>	128	7	1591	5	7/5
<i>Satyrus pruni</i>	140	7	1976	5	7/5
<i>Issoria lathonia</i>	107	7	2582	6	7/6
<i>Erebia embla</i>	205	7	2632	6	7/6
<i>Boloria frigga</i>	184	7	3904	6	7/6
<i>Argynnis niobe</i>	203	7	4681	6	7/6
<i>Araschnia levana</i>	193	7	7920	6	7/6

Вид (species)	n_{sq}	a_{oc}	n_i	a_{ab}	a_{oc}/a_{ab}
<i>Carterocephalus palaemon</i>	224	8	2139	6	7/6
<i>Boloria freija</i>	224	8	4771	6	7/6
<i>Pieris daplidice</i>	249	8	5148	6	8/6
<i>Plebeius artaxerxes</i>	393	8	8805	6	8/6
<i>Pararge aegeria</i>	341	8	9847	7	8/6
<i>Coenonympha tullia</i>	395	8	9944	7	8/6
<i>Lycaena hippothoe</i>	437	8	10439	7	8/6
<i>Oeneis jutta</i>	318	8	10491	7	8/6
<i>Argynnis paphia</i>	313	8	11934	7	8/7
<i>Euphydryas maturna</i>	271	8	12577	7	8/7
<i>Plebeius eumedon</i>	414	8	18264	7	8/7
<i>Coenonympha pamphilus</i>	447	8	19416	7	8/7
<i>Coenonympha glycerion</i>	360	8	39605	7	8/7
<i>Papilio machaon</i>	755	9	7077	6	9/6
<i>Limenitis populi</i>	488	9	7824	6	9/6
<i>Pyrgus malvae</i>	508	9	9938	7	9/6
<i>Boloria aquilonaris</i>	483	9	12660	7	9/7
<i>Pieris brassicae</i>	603	9	19135	7	9/7
<i>Boloria eunomia</i>	500	9	20226	7	9/7
<i>Carterocephalus silvicola</i>	695	9	22664	7	9/7
<i>Lycaena phlaeas</i>	632	9	22828	7	9/7
<i>Colias palaeno</i>	889	9	23587	7	9/7
<i>Pieris rapae</i>	551	9	24020	7	9/7
<i>Pararge petropolitana</i>	700	9	24225	7	9/7
<i>Melitaea athalia</i>	675	9	30787	7	9/7
<i>Celastrina argiolus</i>	841	9	31001	7	9/7
<i>Plebeius icarus</i>	714	9	35136	7	9/7
<i>Anthocharis cardamines</i>	889	9	39277	7	9/7
<i>Plebeius semiargus</i>	769	9	39632	7	9/7
<i>Vanessa cardui</i>	855	9	41503	7	9/7
<i>Leptidea sinapis</i>	843	9	41935	7	9/7
<i>Plebeius optilete</i>	948	9	43843	7	10/7
<i>Argynnis adippe</i>	662	9	45623	8	9/8
<i>Argynnis aglaja</i>	818	9	46847	8	9/8
<i>Plebeius idas</i>	796	9	55846	8	9/8
<i>Plebeius amandus</i>	822	9	65526	8	9/8
<i>Pararge maera</i>	800	9	66937	8	9/8
<i>Aporia crataegi</i>	748	9	68017	8	9/8
<i>Nymphalis c-album</i>	878	9	72280	8	9/8
<i>Ochlodes sylvanus</i>	918	9	85092	8	9/8
<i>Vanessa atalanta</i>	788	9	97145	8	9/8
<i>Brenthis ino</i>	954	9	127203	8	10/8
<i>Plebeius argus</i>	850	9	128592	8	9/9
<i>Erebia ligea</i>	914	9	152540	8	9/9
<i>Nymphalis io</i>	796	9	221913	9	9/9
<i>Thymelicus lineola</i>	921	9	223396	9	9/9
<i>Nymphalis antiopa</i>	1014	10	59948	8	10/8
<i>Boloria euphrosyne</i>	1085	10	73379	8	10/8
<i>Boloria selene</i>	1076	10	113623	8	10/8
<i>Lycaena virgaureae</i>	991	10	124634	8	10/8
<i>Callophrys rubi</i>	1126	10	251861	9	10/9
<i>Nymphalis urticae</i>	1166	10	268344	9	10/9
<i>Gonepteryx rhamni</i>	1068	10	272522	9	10/9
<i>Aphantopus hyperantus</i>	1018	10	469684	9	10/10
<i>Pieris napi</i>	1352	10	470884	9	10/10

Распределение видов по встречаемости имеет относительно выровненную структуру (рис. 2). Отличия от равномерного распределения ($\chi^2 = 53.99$, $df = 9$, $p < 0.001$) обусловлены, прежде всего, вкладом широко распространенных видов ($a_{oc} = 9$). Уменьшение частоты этой варианты до теоретического уровня устраняет выявленную дифференциацию ($\chi^2 = 9.99$, $df = 9$, $p = 0.351$). Вторая по значимости причина отличий – низкая доля спорадически встречающихся видов ($a_{oc} = 1, 2, 3$). Учет этих особенностей позволил подобрать модель, сводящую к минимуму исходную стохастичность, но при этом сохраняющую общую структуру данных. В результате подгонки эмпирических частот к выбранному распределению частот изменили статус 6 видов (табл. 3). Классу $a_{oc} = 2$ добавлена одна варианта, поскольку на верхней границе интервала оказались два вида с одинаковой встречаемостью (*Maniola lycaon* и *Pyrgus andromedae*).

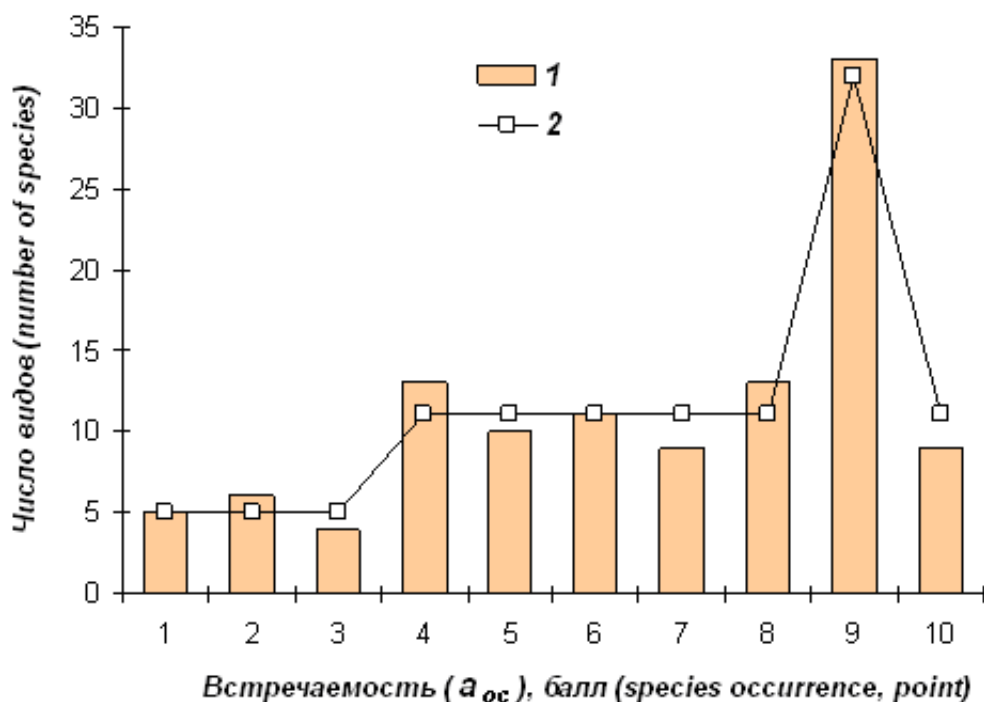


Рис. 2. Распределение видов по встречаемости. 1 – эмпирические частоты; 2 – подобранная модель; отличия незначимы ($\chi^2 = 1.97$, $df = 4$, $p = 0.992$)

Fig. 2. The distribution of species according to the occurrence. 1 – empirical frequency, 2 – selected model; the difference is non-significant ($\chi^2 = 1.97$, $df = 4$, $p = 0.992$)

Дифференциация видов по обилию вполне удовлетворительно описывается нормальным (логнормальным, учитывая имевшее место логарифмическое преобразование исходных значений на этапе шкалирования) распределением частот (рис. 3). После внесения поправок 9 видов получили более высокие балльные оценки, 15 – более низкие, чем изначально было определено используемой шкалой (табл. 3).

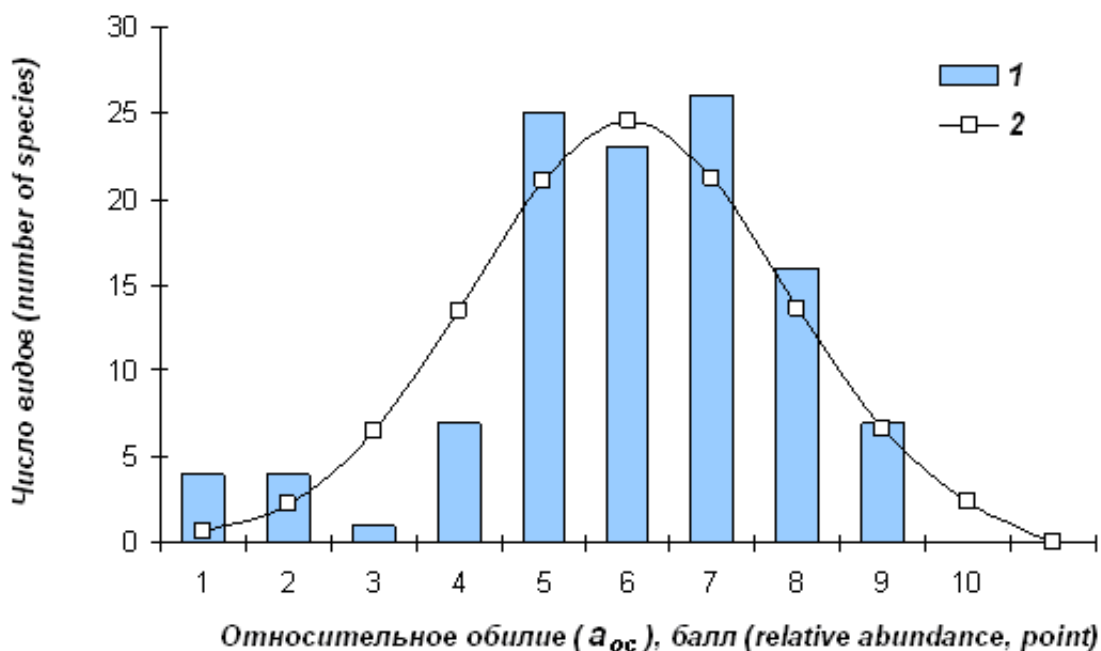


Рис. 3. Распределение видов по относительному обилию. 1 – эмпирические частоты; 2 –

теоретические частоты (нормальное распределение); отличия незначимы ($\chi^2 = 5.89$, $df = 4$, $p = 0.208$)

Fig. 2. The distribution of species according to relative abundance. 1 – empirical frequency, 2 – theoretical frequency (normal distribution); the difference is non-significant ($\chi^2 = 5.89$, $df = 4$, $p = 0.208$)

Обсуждение

В рамках предложенного метода объединены преимущества двух традиционных подходов. Сохранив исходную 10-балльную двурядную систему (встречаемость / обилие), для дифференциации видов мы использовали количественные критерии. Балльные оценки на основе логарифмических шкал позволяют уменьшать диспропорции в массивах исходных данных, неизбежно возникающие вследствие отличий «качества» учетов, наличия «пробелов», ошибок наблюдений и получать обобщенные характеристики видов (табл. 3). Данный метод удобен для описания структуры населения беспозвоночных животных крупных географических объектов, начиная с уровня ландшафта, а баллы обилия могут быть использованы и для описания структуры сообществ.

Подгонка полученных распределений под выбранные модели призвана стабилизировать групповую принадлежность видов. Задача коррекции оценок обилия имеет более простое решение, поскольку закономерности распределения значимостей неплохо изучены (Коросов, 2007). Известно, что большие выборки организмов определенной таксономической группы, обитающих на территории с разнообразными биотопами, дают логнормальное распределение частот (Гиляров, 2007). Анализируемый материал не составляет исключения (рис. 2) и поэтому подгонка эмпирических частот, преследующая цель дать более адекватное описание генеральной совокупности, здесь вполне обоснована. Что касается встречаемости, то закономерности в распределении частот неясны. Вместе с тем это менее вариабельная характеристика, чем обилие. В большинстве беспозвоночные животные ведут оседлый образ жизни, встречаясь из года в год в одних и тех же местах. Процессы расселения даже у таких подвижных насекомых как бабочки, обычно охватывают территории, по площади сопоставимые с исследованными квадратами (Горбач, Кабанен, 2009; Горбач и др., 2010). По этой причине полученные оценки вряд ли нуждаются в существенных поправках. Серьезные ошибки в определении статуса видов здесь могут возникать лишь вследствие использования бинарных значений (вид присутствует или отсутствует в списке из определенной точки). Точность оценок можно повысить введением формальных критериев, позволяющих удалять из базы данных выборки с неполными списками видов.

Рассмотренный пример показывает, что основу фауны дневных бабочек Финляндии составляют широко распространенные виды (Рис. 2), локальных видов немного. Наиболее стабильны группы бабочек с относительным обилием $a_{ab} > 4$ (Рис. 3). Первые три класса слабо дифференцированы: добавление небольшого числа случайных величин может существенно изменять статус объектов. Сопоставление встречаемости и относительного обилия видов выявило в каждой из этих групп две составляющие (табл. 3). Прежде всего, это виды, существенного дрейфа которых не предвидится. Для видов *Boloria improba*, *Scolitantides vicrama*, *Pyrgus andromedae*, *Colias tyche*, *Plebeius glandon*, *Glaucopsyche arion* и *Boloria napaea* на территории Финляндии уже давно обнаружены несколько локальных относительно многочисленных популяций. Все остальные бабочки, за исключением беляночки *Leptidea reali*, являются типичными мигрантами, статус которых может существенно варьировать во времени в зависимости от интенсивности потоков особей с сопредельных территорий (Pöyry et al., 2009). Это наиболее неустойчивый компонент рассматриваемых совокупностей. Например переливница *Apatura ilia*, принадлежащая к числу регулярно встречающихся видов, еще десять лет назад даже не числилась в списках дневных бабочек Финляндии. Беляночка *L. reali*, ранее не отличавшаяся от *L. sinapis*, не столь редка, как следует из имеющихся данных, и в дальнейшем, по-видимому, будет смещать свое расположение на обеих шкалах вправо.

Заключение или выводы

Рассмотренный метод балльных оценок представляет собой один из возможных вариантов дифференциации многовидового населения беспозвоночных животных исследуемой территории. Преимущество перед традиционными описаниями встречаемости и обилия видов в фаунистических работах состоит в формализации критериев для определения статуса видов. Основой служат объективные характеристики, полученные в результате учетов. Балльные оценки подвержены меньшей изменчивости от сезона к сезону, чем исходные количественные показатели, и поэтому больше подходят для описания структуры фауны. Их использование позволяет уменьшить диспропорции

Горбач В. В. , Сааринен К. Оценка встречаемости и относительного обилия видов в фаунистических исследованиях на примере дневных бабочек Финляндии (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 45–53.

исходных выборок, неизбежно возникающих при объединении материалов, поступающих в базы данных из многочисленных и не всегда равноценных источников. Как показывает рассмотренный пример с бабочками Финляндии, двурядная схема (встречаемость/обилие) устанавливает ясные критерии для различения среди редких форм локально распространенных оседлых видов и видов-мигрантов. Относительно многочисленные виды с низкой встречаемостью, как правило, наиболее уязвимы и должны рассматриваться в качестве первых кандидатов на включение в списки охраняемых животных.

Библиография

Гиляров А. М. От ниш к нейтральности в биологическом сообществе // Природа. 2007. № 11. С. 29–37.

Горбач В. В., Кабанен Д. Н. Пространственная организованность популяции черного аполлона (*Parnassius mnemosyne*) в условиях Заонежья // Зоол. журн. 2009. Т. 88. № 12. С. 1493–1505.

Горбач В. В., Сааринен К., Резниченко Е. С. К экологии тополевого ленточника *Limenitis populi* (Lepidoptera, Nymphalidae) Восточной Фенноскандии // Зоол. журн. 2010. Т. 89. № 11. С. 1340–1349.

Зайцев Г. Н. Построение шкал балльной оценки // Биометрические методы. М., 1974. С. 30–45. Коросов А. В. Специальные методы биометрии. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2007. 364 с.

Палий В. Ф. Об определении обилия в фаунистических исследованиях // Сборник энтомологических работ. Фрунзе, 1965. С. 112–121.

Песенко Ю. А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 288 с.

Checklist of Finnish Lepidoptera – an updated version: Lasiocampoidea – Geometroidea. URL: <http://www.luomus.fi/elaintiede/hyonteiset/perhoset/5.htm> (дата обращения: 30.05.2012). IBMS – The Irish Butterfly Monitoring Scheme. URL: <http://www.butterflies.biodiversityireland.ie> (дата обращения: 14.05.2012).

Marttila O., Aarnio H., Haahtela T., Ojalainen P. Suomen päiväperhoset. Toinen, täydennetty painos. Helsinki: Kirjayhtymä, 1991. 362 p.

Marttila O., Saarinen K., Jantunen J. The national butterfly recording scheme in Finland: first seven-year period 1991 – 1997 // *Nota Lepid.* 1999. Vol. 22. № 1. P. 17–34.

NAFI – Päiväperhosseurantana. URL: http://www.luomus.fi/nafi/nafi_stat.php (дата обращения: 14.04.2012).

Pollard E., Yates T. J. Monitoring butterflies for ecology and conservation. The British butterfly monitoring scheme. London: Chapman & Hall, 1993. 274 p.

Pöyry J., Luoto M., Heikkinen R. K., Kuussaari M., Saarinen K. Species traits explain recent range shifts of Finnish butterflies // *Global Change Biology*. 2009. Vol. 15. № 3. P. 732–743.

Saarinen K., Lahti T., Marttila O. Population trends of Finnish butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea, Papilionoidea) in 1991–2000 // *Biodiv. Conserv.* 2003. Vol. 12. № 10. P. 2147–2159.

UKBMS – The United Kingdom Butterfly Monitoring Scheme. URL: <http://www.ukbms.org> (дата обращения: 14.05.2012).

Measuring the species occurrence and relative abundance in faunal studies: a case study of Finnish butterflies (Lepidoptera: Hesperioidea,

Papilionoidea)

GORBACH
Vyacheslav

Petrozavodsk State University, gorbach@psu.karelia.ru

SAARINEN
Kimmo

*South Karelia Allergy and Environment Institute,
Kimmo.Saarinen@allergia.fi*

Keywords:

species occurrence
relative abundance
10-point logarithmic scale
butterflies

Summary:

Any faunal study in addition to the list of species assumes an evaluation of their occurrence and abundance. These estimates are usually subjective. We propose to unify the methods, using 10-point logarithmic scale. As an example, the results of day butterfly counts in Finland (1991–2011) were used. All the species were differentiated according to the occurrence in 10x10 km squares and relative abundance. Stochasticity in the distribution of the empirical frequencies can be reduced by fitting to a theoretical model.



УДК 28.08:22.172

О противоречии между статистическими параметрами динамики популяций

КОРОСОВ

Андрей Викторович

Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru

Ключевые слова:

имитационная модель
динамика численности
возрастной состав
темпы репродукции
многолетние средние
темная полевка

Аннотация:

Построена модель, имитирующая динамику численности темной полевки (*Microtus agrestis*) в течение одного года. Цель моделирования состояла в том, чтобы воспроизвести значения популяционных характеристик, осредненных за длительный период натурных наблюдений. Оказалось, что многолетние средние значения популяционных характеристик не могут наблюдаться ни в один год жизни популяции. Модельная популяция со средней многолетней динамикой возрастного состава не может поддерживать среднюю многолетнюю динамику численности. Многолетние средние значения популяционных показателей противоречат друг другу, поскольку получены при усреднении данных для разных фаз динамики численности и состава популяции.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 29 июня 2012 года

Опубликована: 09 июля 2012 года

Введение

Для описания динамики численности животных широко используются усредненные по годам показатели (численности популяции, доли разновозрастных животных и др.). При этом значения популяционных показателей, полученные в разные годы, выступают в роли выборки независимых вариантов. Фактически же разные состояния популяции в смежные годы (выраженные демографическими показателями), связаны причинно-следственными связями, информация о которых, однако, при простом статистическом обобщении остается невыясненной. Статистические оценки популяционных свойств могут создать противоречивый образ популяции, не способной к существованию с такими параметрами. Исследование преемственности изменений состояния популяции доступно практически только динамическому моделированию – даже в простой форме имитационной модели (Коросов, 2002). В отличие от статистических параметров модельные (динамические) параметры характеризуют не видимую данность, но структуру взаимоотношений переменных. Параметры адекватной динамической модели «по условию» согласованы друг с другом и могут непротиворечиво описывать феномен популяционной динамики. Положим целью дальнейшего изложения построение динамической имитационной модели, которая должна реализовать усредненное описание динамики популяции.

Традиционные методы исследований

В качестве объекта моделирования возьмем популяцию темной полевки, детально изученную в Карелии (Ивантер, 1975; Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., 1986). Все характеристики получены путем непосредственного подсчета числа животных того или иного статуса среди отловленных в ловушки с последующим расчетом их соотношений в общем объеме выборки.

Темная полевка – вид-эфемер. Перезимовавшие особи весной созревают и приступают к размножению, новорожденные быстро растут и наряду с зимовавшими принимают участие в размножении. К осени зимовавшие успевают дать по 3–5 выводков, а сеголетки — по 1–3 выводка. Плодовитость в среднем по всем группам составляет 5.69 экз./самку. Особи, рожденные в конце лета и осенью, не растут, не созревают и остаются зимовать до следующей весны (Ивантер, 1975, с. 172–189). В

течение сезона численность популяции (N) в среднем возрастает с 0.05 до 0.35 экз./100 давилко-суток (наблюдения за 36 лет; Ивантер, 1975, с. 189, рис. 57). От весны к осени доля зимовавших (Pad) постепенно падает (от 1 до 0.01), доля созревающих сеголетков (Aj) и общая доля половозрелых животных всех возрастов (Pa) сначала растут, потом падают (наблюдения за 26 лет; Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., 1986, с. 72, 74, табл. 6, 9). Все значения получены пересчетом таблицы 5 первоисточника (табл. 1).

Таблица 1. Средние значения параметров динамики популяции темной полевки

	N	Pad	Pa	Aj
май	0.05	1	1	0
июнь	0.09	0.33	0.66	0.46
июль	0.25	0.18	0.73	0.68
август	0.3	0.08	0.55	0.48
сентябрь	0.35	0.01	0.12	0.35

Оригинальные методы исследований

Модель имитирует цикл воспроизводства популяции с весны до осени. Взрослые самки могут повторно рожать уже через 22 дня, у прибылых самок с момента их зачатия до первых родов проходит минимум 40 дней. В среднем репродуктивный цикл особи приближается к одному месяцу (Ивантер, 1975), поэтому временной шаг модели принят за 1 месяц. В состав модели входит большое число переменных, между которыми установлены следующие взаимоотношения (табл. 2). На каждом шаге модели зимовавшие особи (численностью Nad) входят в состав половозрелых (Na), доля выживших в течение этого месяца составляет Sa . Новорожденные (Nn) выживают лишь частично (Sn), оставшиеся (Nns) пополняют группу сеголетков (Nj_i). Кроме них в эту группу входят все молодые особи, выжившие на предыдущем шаге (Nj_{i-1}). Какая-то доля особей из этой смешанной ювенальной группы выживает (Njs, Sj). Среди прибылых есть половозрелые (Nja_i), их число рассчитывается как доля (Aj) от выживших прибылых (Njs). Вместе с зимовавшими взрослые прибылые особи образуют группу взрослых (Na). Все половозрелые животные размножаются (плодовитость E). Зимовавшие и прибылые в сумме и образуют популяцию (численностью N'). В модели рассчитаны и относительные объемы групп: доля в популяции зимовавших особей (Pad') и доля в популяции половозрелых особей (зимовавших и сеголетков совместно) (Pa').

Таблица 2. Уравнения динамической модели (на примере июля, строка 7 в табл. 3)

Описание процесса	Алгебраическое уравнение	Формула Excel
Выживание части зимовавших	$Nad_i = Nad_{i-1} \cdot Sa$	F7=F6*F\$2
Появление новорожденных	$Nn_i = Na_{i-1} \cdot E$	G7=L6*E\$2
Выживание части новорожденных	$Nns_i = Nn_i \cdot Sn$	H7=G7*G\$2
Новорожденные пополняют группу прибылых	$Nj_i = Nns_i + Njs_{i-1}$	I7=H7+J6
Выживание части прибылых	$Njs_i = Nj_i \cdot Sj$	J7=I7*H\$2
Созревание прибылых	$Nja_i = Njs_i \cdot Aj_i$	K7=J7*E7
Расчет числа всех взрослых	$Na_i = Nad_i + Nja_i$	L7=F7+K7
Расчет общей численности	$N_i = Nad_i + Nj_i$	M7=F7+I7
Расчет доли зимовавших	$Pad_i = Nad_i / N_i$	N7 = F7/M7
Расчет доли взрослых	$Pa_i = Na_i / N_i$	O7 = L7/M7

В число модельных переменных входят оценки численности 8 групп ($Nad, Nn, Nns, Nj, Njs, Nja, Na, N'$) и относительные объемы двух групп (Pad', Pa'). Среди них только три явных переменных – N', Pad', Pa' , которые сравниваются со своими аналогами в блоке эмпирических данных. Все остальные переменные ($Nad, Nn, Nns, Nj, Njs, Nja, Na$) – скрытые. Большая дробность представления модели введена для большей прозрачности расчетов. Общая архитектура модели отображена в табл. 2 (настройка модели уже проведена).

В число параметров модели входят следующие величины:

– доля созревающих особей для каждого месяца (A_j^i);

- плодовитость (E); поскольку в модели учтены особи обоих полов, в расчетах использовали значение $E = 5.69 / 2 = 2.85$ (число молодых на пару родителей);
- выживаемость для 3 групп (S_a, S_n, S_j), три этих значения подбирались в процессе настройки модели.

Основой для настройки модели послужили эмпирические данные по сезонной динамике трех популяционных характеристик (N, Pad, Pa), усредненные за много лет (табл. 1, блок B4:E9 в табл. 3). Комплементарные им значения модельных переменных N', Pad', Pa' вычисляются в модели в блоке M4:O9. Для оценки различий между моделью и реальностью (в качестве функции невязки) выступали суммы квадратов разности между исходными (N, Pad, Pa) и модельными (N', Pad', Pa') переменными (блок P4:R10). Поскольку настройка модели идет по трем переменным одновременно, в качестве весов для каждого из трех отдельных значений функции невязки были взяты обратные значения средних арифметических (блок B10:D10). Общая функция невязки есть сумма произведений частных функций невязки на свои весовые коэффициенты (ячейка S11). Настройка модели выполнялась с помощью встроенного в Excel макроса «Поиск решения» (см.: Коросов, 2002).

Таблица 3. Имитационная система динамической модели воспроизводства популяции темной полевки

S11		=SUMM(P11:R11)																	
	A	B	C	D	E	F	G	H	I	J	K	L	M	N	O	P	Q	R	S
1					E	S_a	S_n	S_j											
2					2.9	0.74	0.46	0.84											
3		Усредненные данные								Модельные данные									
4		N	Pad	Pa	A_j	Nad	Nn	Nns	N_j	Njs	Nja	Na	N'	Pad'	Pa'	ϕN	ϕPad	ϕPja	ΦB
5	май	0.1	1	1	0	0.05	0	0	0	0	0	0.05	0.05	1	1	0.000	0.000	0.000	
6	июнь	0.1	0.33	0.66	0.46	0.04	0.14	0.07	0.07	0.06	0.03	0.06	0.10	0.36	0.61	0.000	0.001	0.002	
7	июль	0.3	0.18	0.73	0.68	0.03	0.18	0.08	0.14	0.12	0.08	0.11	0.16	0.17	0.64	0.007	0.000	0.007	
8	август	0.3	0.08	0.55	0.48	0.02	0.30	0.14	0.25	0.21	0.10	0.12	0.27	0.07	0.45	0.001	0.000	0.011	
9	сентябрь	0.4	0.01	0.12	0.35	0.02	0.35	0.16	0.37	0.31	0.11	0.13	0.39	0.04	0.33	0.001	0.001	0.041	
10	B=	4.81	3.13	1.64											Φ =	0.01	0	0.06	0.1
11															$\Phi*B$ =	0.05	0.01	0.1	0.2

Настройка модели дает однозначное решение при любых стартовых значениях параметров (от 0.01 до 1, хотя иногда требует двукратный запуск макроса): коэффициенты выживаемости составляют для взрослых $S_a = 0.74$, для новорожденных $S_n = 0.46$, для сеголетков в целом $S_j = 0.84$.

При этих параметрах динамика модельных переменных в общих чертах соответствует эмпирическим усредненным данным (табл. 3). Например, снижение доли зимовавших (Pad) модель описывает практически идентично с реальностью (1, 0.36, 0.17, 0.07, 0.04 и 1, 0.33, 0.18, 0.08, 0.01). Модель статистически адекватна исходным данным, тем не менее полного совпадения статистических и модельных описаний нет! Как видно на иллюстрациях, динамика усредненной численности (N) и доли половозрелых особей (Pa) существенно отличается от модельных значений (табл. 2, рис. 1, 2).

При анализе отличий динамики численности полевков, прежде всего, бросается в глаза «горб» значений, приходящийся на июль натурные оценки ($N = 0.25$) существенно превышают модельные ($N' = 0.16$ экз./100 ловушко- суток). То же можно сказать и для доли взрослых особей: в июле и августе их в среднем больше (Pa), чем выходит по модели (Pa').

Модель не может воспроизвести средние многолетние характеристики популяции.

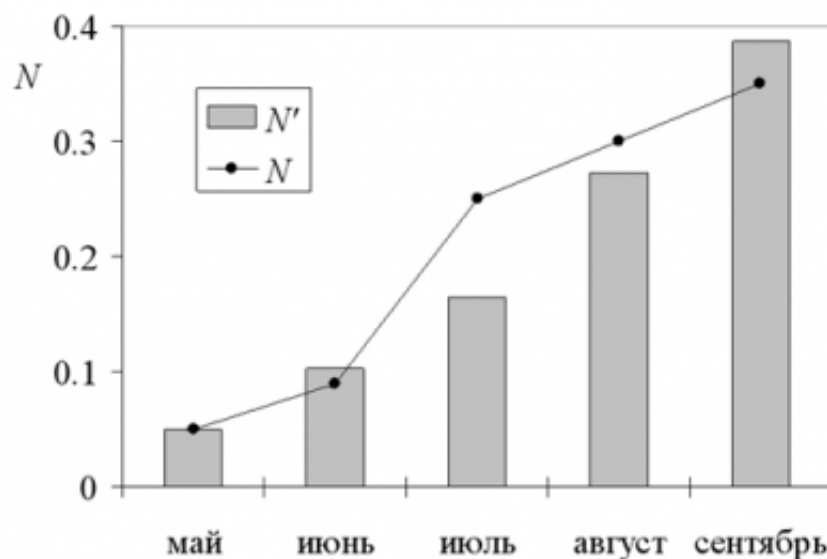


Рис. 1. Динамика численности темной полевки (N , экз./100 ловушко- суток)(%)
Fig. 1. The population dynamics of dark voles (N , ind./100 trap-nights)

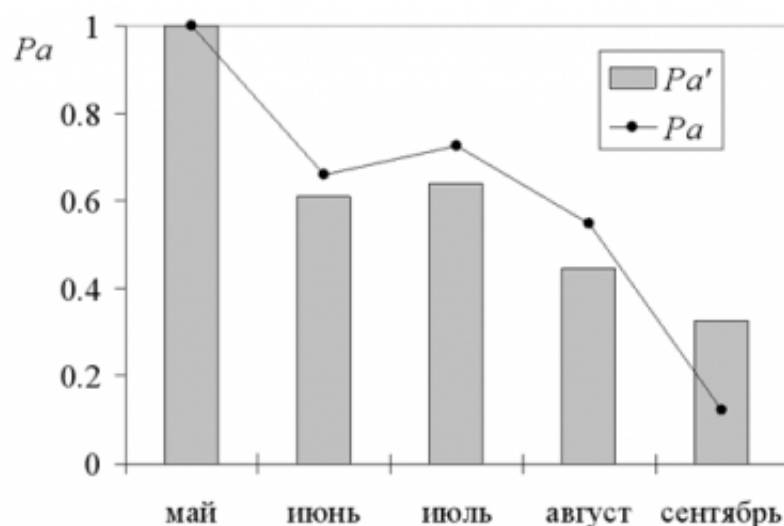


Рис. 2. Доля половозрелых прибылых
Fig. 2. The shares of mature individuals among young

Обсуждение

Почему модель, даже опираясь на эмпирические основания (переменные N , A_j , E), не может воспроизвести средние показатели динамики? Модельные переменные связаны однозначными зависимостями, взаимно детерминированы и не могут быть иными. Жесткость модельных конструкций заставляет искать существо указанных различий в свойствах усредненных демографических характеристик.

Как обобщение многолетних данных, эти значения в высшей степени устойчивы, и добавление новых материалов практически не смещает средние. С другой стороны, усреднялись данные, характеризующие разные уровни численности, фазы динамики и темпы воспроизводства популяции (Ивантер, 1975). В годы пика численности (7 из 36 лет наблюдений) размножение животных начиналось раньше, и максимум численности приходился на июль – август (N , рис. 1). В годы с низким обилием зверьков (29 из 36) максимум достигался лишь к октябрю (рост численности был близок к экспоненте). Взвешенная усредненная кривая столь разных динамических рядов летом образуется сглаженный «горб» (не так ярко выраженный, как при пике). При этом средний уровень численности оказывается существенно ниже, чем на пике, но много более высоким, чем во время депрессии. То же можно сказать

и о доле половозрелых особей (P_a , рис. 2). В годы пика численности она велика весной и в начале лета, а во второй его половине и осенью резко снижается (за счет вымирания зимовавших и прохолостания сеголетков). В годы с низкой численностью, напротив, доля взрослых приближается к 100% даже осенью, когда размножение еще не закончилось. Усреднение сглаживает отличия между кривыми динамики и к отчетливому «горбу» в середине лета добавляет лишь очень слабо выраженный «хвост» в сентябре.

Усредненные статистические характеристики, с одной стороны, навязывают модели довольно большой объем размножающихся животных (через A_j и P_a), а с другой – довольно низкие (и неравномерные!) темпы нарастания численности (через N). Однако оказалось, что модельная популяция со *средней многолетней* динамикой возрастного состава не может поддерживать *среднюю многолетнюю* динамику численности. Моделирование выявляет внутреннее противоречие усредненных характеристик популяционной динамики: репрезентативное усредненное описание динамики популяции оказывается не вполне адекватным; популяция не живет «в среднем».

Модель можно критиковать как грубое построение, не учитывающее все генерации прибылых. Однако при увеличении дробности ситуация не поменялась бы: какие бы из генераций ни доминировали, но при данном (среднем) уровне численности мы все равно имеем данный (средний) объем половозрелых животных, которые не могут воспроизвести данный (средний) уровень численности, а могут только – *иной* (более низкий летом и более высокий осенью).

Можно критиковать модель и за то, что она основывается на неких расчетных (умозрительных) величинах выживаемости животных (S_a , S_n , S_j), которые практически невозможно верифицировать, оценить в природе: «что вложишь в модель, то и получишь на выходе».

На наш взгляд, напротив, в возможности оценивать «невидимые» популяционные параметры заключается главная сила моделирования. При поверхностном статистическом описании исследователь может высказывать любые гипотезы о причинах, определяющих тот или иной характер динамики численности. Например, можно предполагать, что выживаемость животных разного возраста одинакова, или не одинакова, или может меняться в течение изучаемого сезона. Эти умозаключения в равной мере проникновенны и безответственны, поскольку простая статистическая обработка не позволяет их проверить.

Моделирование же вводит эти величины в круг предметно обсуждаемых параметров популяции, которые выражают закономерные соотношения наблюдаемых феноменологических характеристик и предопределяют ход популяционной динамики. В частности, модель показала, что выживаемость ниже всего у новорожденных, высока у взрослых сеголетков, а у зимовавших имеет промежуточное значение ($S_a = 45\%$, $S_j = 84\%$, $S_n = 74\%$; табл. 3, блок F1:H2). Полученные цифры пока недостаточны для каких либо существенных заключений (учитывая их безусловное отличие на разных фазах популяционной динамики). Тем не менее модель указала на конкретные противоречия статистической информации о популяции.

Наиболее же существенно, что только опыт моделирования позволил поставить вопрос, о том, сколько фаз динамики численности необходимо описать (пусть и статистически), чтобы составить общее, полное, но непротиворечивое описание динамики популяции? Достаточно ли для темной полевки (учитывая ее в целом невысокую численность) описать динамику только для двух качественно различных состояний – «в годы высокой численности» и «в годы низкой», или же динамика сложной популяционной системы вообще не поддается усреднению без потери адекватности?

Заключение или выводы

Усредненные характеристики хода популяционной динамики содержат большой объем невыявленной информации о функционировании биосистемы. Моделирование позволяет извлечь дополнительную информацию из популяционных статистических характеристик в форме коэффициентов пропорциональности между ними.

Усредненные популяционные характеристики могут противоречить друг другу, создавая ложный образ популяции, которая фактически не способна к существованию с такими параметрами. Популяция не живет «в среднем».

Имитационные динамические модели даже в простой алгебраической форме позволяют выяснить причинно-следственные отношения между ключевыми показателями популяционной динамики и наметить направления дальнейших исследований популяционной динамики.

Библиография

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.

Ивантер Э. В., Ивантер Т. В. К экологии темной полевки (*Microtus agrestis* L.) // Экология наземных позвоночных Северо-Запада СССР. Петрозаводск, 1986. С. 64–91.

Коросов А. В. Имитационное моделирование в среде MS Excel (на примерах из экологии). Петрозаводск, 2002. 212 с.

Коросов А. В. Экология обыкновенной гадюк (*Vipera berus* L.) на Севере (факты и модели). Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 264 с.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Института “Открытое общество. Фонд содействия” (Фонд Сороса – Россия).

On the contradiction between the statistical parameters of population dynamics

**KOROSOV
Andrey**

Petrozavodsk state university, korosov@psu.karelia.ru

Keywords:

simulation model
population dynamics
age structure
reproductive rates
multiannual averages
field vole

Summary:

A model simulating the dynamics of the field vole (*Microtus agrestis*) numerosity during one year was built. The purpose of modeling was to reproduce the values of population characteristics, averaged over a long period of field observations. It was found that long-term average population characteristics can not be observed in any one year of simulated population life. A model population with an average long-term dynamics of age structure can not sustain long-term population dynamics. Long-term average values of population characteristics contradict each other, because they are obtained by averaging data for different phases of population dynamics and composition of the population.



УДК 168.2:591.531

Логические аспекты выделения и классификации трофических групп животных

ХАБИБУЛЛИН
Винер Фаритович

*Башкирский государственный университет,
herpetology@mail.ru*

Ключевые слова:

жесткокрылые
питание
трофические группы
описательная классификация
сущностная классификация

Аннотация:

В работе обсуждаются преимущества использования сущностного подхода к построению классификации трофических групп животных (на основе вариации признака, лежащего в основании классификации – объекта питания) по сравнению с описательным подходом (группируются наблюдаемые явления). Проанализирован пример построения классификации трофических групп жуков. Предложено раздельное использование (на разных уровнях единой или в трех самостоятельных классификациях) таксономического, мереологического, экологического оснований.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 29 мая 2012 года

Опубликована: 25 ноября 2013 года

Введение

В экологии животных питание рассматривается как одна из важнейших форм связи организма со средой (Наумов, 1963). На основе изучения питания выделяются трофические группы животных, создаются экологические классификации, изучаются пути приспособления организмов к среде (Чернова, Былова, 2007). Во многом на основании изучения потребляемых пищевых объектов делаются выводы о роли животных в природе и значении для человека. Классификация – это эффективный способ выявления и фиксации объекта исследования. Классификация позволяет организовать, упорядочить и систематизировать наличное знание; придает нашему мышлению логическую строгость и четкость. В разных областях биологии предложено много вариантов эмпирических классификаций. В качестве иллюстрации мы разберем конкретный пример детальной и наиболее полной классификации типов питания насекомых (проект «Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи») (Лобанов, 2012). Поскольку в публикации название «типа питания» дается как название группы животных (мицетофаги, фитофаги...), в дальнейшем мы будем говорить о «трофических группах» животных. Для примера мы проанализируем лишь первую часть классификации, где среди мицетофагов (или микофагов – потребителей грибов), выделено шесть групп: 1 – миксомицетофаги – потребители слизевиков (миксомицетов); 2 – спорофаги – потребители спор грибов; 3 – ксиломицетофаги – обитатели древесины, потребляющие произрастающие на древесине грибы или культивирующие их в ней для своего питания; 4 – копромицетофаги – обитатели экскрементов животных, потребляющие развивающиеся там грибы; 5 – сапромицетофаги – потребители грибов на заключительных этапах их разложения; 6 – зоомицетофаги – обитатели трупов животных, потребляющие развивающиеся на зоо субстрате грибы. Большинство применяемых при выделении трофических групп животных подходов феноменологичны. Алгоритм действий обычно таков: описываются обнаруженные случаи поедания того или иного пищевого объекта, по названиям которых именуются трофические группы животных-потребителей. Затем из выделенных таким образом групп составляется список, а совокупность полученных группировок называют «классификацией трофических групп». На наш взгляд, такой описательный подход не вскрывает сущности исследуемых явлений. Цель

работы – обосновать необходимость применения сущностного, а не описательного подхода к выделению и классификации трофических групп животных.

Традиционные методы исследований

Описательная классификация

Классификации, в которых лишь констатируется факт существования классов А, В, С исследуемых объектов О, называются описательными: «Все исследуемые объекты О суть в определенном отношении или А, или В, или С...» (Розова, 1964. С.70) (рис., 1).

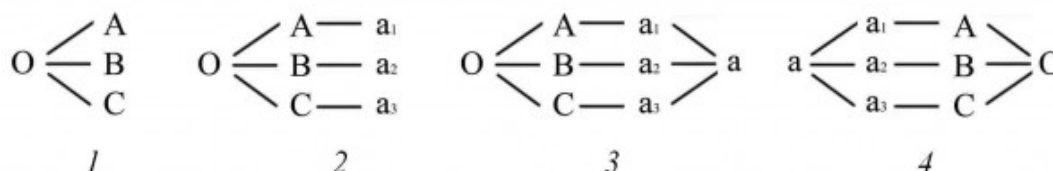


Рис. Схема перехода от описательной к сущностной классификации классов А, В, С классифицируемого объекта О по состояниям a_1 , a_2 , a_3 фактора а, взятого в качестве основания построения классификации (по: Розова, 1964, с изменениями). 1 – описательная классификация; 2 – описательная классификация с объяснением; 3 – переходное положение от описательной к сущностной классификации; 4 – сущностная классификация

Fig. Scheme of transition from descriptive to intrinsic classification. А, В, С – classes of classifying object О. a_1 , a_2 , a_3 – variations of the factor а as a base for intrinsic classification construction (modified from: Rosova, 1964). 1 – descriptive classification; 2 – descriptive classification with explanation; 3 – transition from descriptive to intrinsic classification; 4 – intrinsic classification

Формализуем обсуждаемый пример и опишем в терминах, приведенных на рисунке: О – классифицируемый объект – жуки, питающиеся грибами; А, В, С – обсуждаемые трофические группы 1-6 (миксомицетофаги, спорофаги и пр.); а – объект питания (грибы), взятый в качестве основания для построения сущностной классификации; a_1 , a_2 , a_3 – состояния фактора «объект питания» (грибы).

Любая научная классификация должна быть, как минимум, логически корректной. Логической основой построения классификаций является операция деления понятий, потому при классифицировании предметов должны выполняться четыре правила деления понятий (Ивин, 2000), специфицированные относительно этой процедуры. Эмпирический характер описательного способа не позволяет соблюсти логические правила построения классификации. Заметим, что в примере все шесть групп выделены на одном и том же (первом) шаге построения классификации, т. е. имеют равный ранг, что облегчает проверку выполнения правил деления.

1. Правило единственного основания состоит в том, что на каждой ступени деление должно вестись только по одному основанию. При описательном способе правило не выполняется. Члены деления выделены по различным признакам: таксономической принадлежности (первая группа), поедаемой части пищевого объекта (вторая группа), состояния (степени разложения) пищевого объекта (пятая), местонахождения пищевого объекта (третья, четвертая, шестая). Вариант совершенствования может заключаться либо в разработке нескольких классификаций (в каждой – свое основание деления), либо модификации единой классификации в многоуровневую, с единым на каждом уровне основанием.

2. Правило соразмерности предполагает, что сумма объемов членов деления должна равняться объему делимого понятия. Оно также не выполняется. Имеет место неполнота деления, когда выделенные члены деления в сумме не покрывают всего объема делимого понятия. Сумма потребителей групп 1-6 (миксомицетофаги, спорофаги и пр.) меньше объема делимого понятия (все мицетофаги). Пропущены, например, потребители мицелия сумчатых грибов.

3. Правило разграниченности требует, чтобы члены деления взаимно исключали друг друга. Это правило не выполняется. Деление в обсуждаемом примере неисключающее – члены деления пересекаются. Например, некоторые спорофаги (группа 2) одновременно являются и ксиломицетофагами (группа 3).

4. Правило непрерывности гласит, что деление должно осуществляться путем перехода от родового понятия к ближайшим его видам (нарушение этого правила ведет к ошибке «скачок в делении»). Это правило в целом выполняется. Однако заметим, что в определении групп 3, 4, 6 включен добавочный признак – «обитание на том или ином субстрате», отсутствующий в определениях других

групп и, строго говоря, являющийся излишним.

Рассматриваемый пример классификации трофических групп основан на описании эмпирических данных о проявлениях изучаемого явления (фактах поедания тем или иным видом жуков того или иного вида корма). В таких описательных построениях основание классификации структурно еще не выделено из перечня классов, те или иные значения основания классификации целиком совпадают с содержанием понятия о соответствующем классе (непосредственное основание). Этот индуктивный, описательный по своей природе подход не позволяет проникнуть в сущность проблемы и объяснить, почему именно данный пищевой объект потребляется данным потребителем, и, тем более, не дает возможности предсказать, какой еще объект может служить пищей для данного потребителя. Описательная классификация не может ответить на вопрос, почему выделяется именно эта трофическая группа, а не другая (например, почему выделена группа спорофагов, а не группа потребителей плодовых тел или сумок грибов).

Протестируем каждую из шести групп обсуждаемой классификации на «описательность».

Первая группа (миксомицетофаги) выделена на основании таксономической принадлежности объектов питания (миксомицеты), тогда как другие возможные варианты специализации (аскомицеты, или базидиомицеты) не рассматриваются. Иными словами, полученная схема феноменологична: есть сведения о поедании конкретного объекта – под него выделена и трофическая группа. В пользу этого говорит и тот, факт, что авторам «...приходилось только вставлять в нее [классификацию – В. Х.] пропущенные термины, о которых напоминали коллеги и посетители сайта», т. е. схема постоянно пополняется вновь обнаруженными (и новыми для авторов схемы) феноменами.

Вторая группа – спорофаги (потребители спор грибов). Понятие «споры» выделено на мереологической основе, как часть некоего целого, в данном случае как часть гриба. В обсуждаемой схеме нет трофических групп, потребляющих другие части грибов.

Системность прослеживается в оформлении третьей, четвертой и шестой групп животных – они выделены на основании субстратов, на которых произрастают грибы: соответственно древесина, экскременты и трупы животных. Однако остались невыделенными другие субстраты и произрастающие на них грибы как пищевые объекты для невыделенных же трофических групп их потребителей.

Для характеристики пятой группы (сапромицетофаги) введен дополнительный признак – этап разложения пищевого объекта.

Оригинальные методы исследований

Сущностная классификация

Первым шагом по пути совершенствования классификации должен стать поиск связи классов А, В, С (тех или иных трофических групп) с какими-то специфическими факторами (обозначаемых как a_1 , a_2 , a_3) для каждого из классов (в примере это объекты питания). Установив такие закономерные связи, классификация приобретает переходный характер между описательной и сущностной (Розова, 1986) и становится описательной классификацией с объяснением (рис., 2). Выявление такой связи означает переход от простой констатации факта существования изучаемых классов к знанию закономерности их образования. В обсуждаемой классификации – это переход от констатации факта существования, например спорофагов, к осознанию того, что поедаемый объект – споры – является структурной частью объекта питания, наряду с другими частями грибов.

Второй и заключительный шаг – понимание того, что специфика классов обусловлена спецификой фактора а. Происходит обращение классификации – переход из положения 3 в положение 4 (рис., 3 и 4). Получаем сущностную классификацию: «Все исследуемые объекты (трофические группы) суть в определенном отношении или А, или В, или С... в зависимости от фактора а (объекта питания)» (Розова, 1986, с. 56).

Тавтологичность выражений «микофаги, питающиеся объектами» и «объекты, которыми питаются микофаги» только кажущаяся. Выявляется новое опосредованное основание классификации – фактор (пищевой объект). Он выступает как диагностический признак каждого класса (трофической группы) в отдельности, а совокупность этих признаков (набор пищевых объектов) – как диагностический признак всей системы (трофических групп) в целом. Фактически мы переходим от классификации собственно потребителей к классификации пищевых объектов и уже затем на их основе выделяем и классифицируем трофические группы потребителей.

Можно предложить два варианта совершенствования классификации трофических групп микофагов. Первый – разработка трех независимых классификаций. В первой в качестве основания используем таксономическое положение потребляемых объектов питания. На первом уровне этой классификации получим группы потребителей высших таксонов (отделов) грибов: оомицетофаги,

аскомицетофаги, бизидиеметофаги и т. п. На втором и далее уровнях выделяем более низкие таксоны грибов (порядок, класс и т. д.) и соответственно их потребителей. Например, для оомицетофагов это будут потребители сапролегниевых (*Saprolegniales*), пероноспоровых (*Peronosporales*), лептомиевых (*Leptomitales*) грибов. Глубина деления и детальность классификации зависят от целей, стоящих перед исследователем. Тот факт, что мы не располагаем эмпирическими данными о поедании жуками этих таксонов грибов, не должен вести к отрицанию существования трофических групп потребителей этих пищевых объектов. Теоретически (дедуктивно) выделив и постулировав их существование, мы можем предсказать существование животных - потребителей именно этих групп грибов; более того, подобные схемы могут служить основанием для разработки программы полевых и/или лабораторных исследований по изучению трофики животных.

Для построения второй классификации в качестве мереологического основания используем признак «потребление различных частей грибов». На первом уровне этой классификации можно выделить группы потребителей мицелия, плодового тела, спор. На втором уровне – потребители разных форм мицелия (пленки, склероции, стромы и пр.), различных форм плодовых тел (шляпконожечные, сидячие и пр.), различных форм спор (спорангиоспоры или конидии). Выделение частей тела грибов зависит от достижений микологии.

Для построения третьей классификации в качестве основания используем экологические признаки объектов питания. Например, типы субстратов, на которых произрастают грибы. Ввиду труднообозримого многообразия возможных субстратов выделим известные и значимые для экологии грибов виды субстратов: древесина, экскременты, трупы животных, дополнив ее временной группой «прочие субстраты» (которую, при необходимости, можно «разобрать» на несколько вполне определенных групп). На втором уровне этой классификации каждый из типов субстратов можно подразделить на подтипы, например (как уже предложено в обсуждаемой схеме), по степени их разложения – начальной, промежуточной, заключительной. Предварительно необходимо формализовать (желательно квантифицировать) границы между этими этапами. Можно использовать в качестве основания деления и другие экологические признаки, например размер потребляемых объектов.

Возможен вариант единой классификации. При этом на первом уровне используем одно и только одно основание – таксономическое положение объекта питания. На втором уровне деления в границах установленных групп выделяем подгруппы, используя опять-таки одно и только одно основание – потребляемые части объекта питания. На третьем и следующих уровнях используем тот или иной экологический признак. Очередность используемых на разных уровнях признаков жестко не фиксирована. Можно начать с «экологии» (типы субстратов), продолжить «мереологией», а закончить «таксономией».

Заключение или выводы

Таким образом, классификация является одним из эффективных способов, позволяющих организовать, упорядочить и систематизировать наличное знание. Любая научная классификация должна быть логически корректной, т. е. необходимо соблюдать логические правила деления понятий (единственного основания, соразмерности, разграниченности, непрерывности).

Часто встречающиеся описательные классификации лишь констатируют факт существования классов исследуемых объектов. Для построения сущностной классификации необходимо совершить переход от простой констатации факта существования изучаемых классов к знанию закономерности их образования. Таким образом, построение сущностной классификации осуществляется на основе вариации признака, лежащего в ее основании. Сущностный подход имеет универсальный характер и может быть применен для любых объектов, при изучении которых используются иерархические классификации.

На примере классификации трофических групп жесткокрылых можно предложить два варианта построения сущностной классификации. Первый – разработка трех независимых классификаций с использованием таксономического (разные таксоны пищевого объекта), мереологического (различные части пищевого объекта), экологического оснований. Второй вариант – создание единой классификации с использованием на каждом уровне деления единственного из трех упомянутых выше оснований.

Библиография

Ивин А. А. Логика. М.: Гардарики, 2000. 352 с.

Наумов Н. П. Экология животных. М.: Высшая школа, 1963. 618 с.

Розова С. С. Научная классификация и ее виды // Вопросы философии. 1964. № 8. С. 69-79.

Розова С. С. Классификационная проблема в современной науке. Новосибирск: Наука, 1986. 224 с.
Чернова Н. М., Былова А. М. Общая экология. М.: Дрофа, 2007. 411 с.

Лобанов А. Л. Питание // Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи. URL:
<http://www.zin.ru/Animalia/coleoptera/rus/biol3.htm> (дата обращения 26.05.2012).

Logical aspects of specification and classification of animal trophic groups

**KHABIBULLIN
Viner**

Bashkir State University, herpetology@mail.ru

Keywords:

Coleoptera
nutrition
trophic groups
descriptive classification
intrinsic classification

Summary:

The advantage of intrinsic deductive approach to the classification of animal trophic groups classification (according to the variation sign, underlying the classification – the nutrition object) over the descriptive inductive one (observed phenomena are grouped) is discussed.. This approach is strongly logical and has such advantages as unified terminology and prognostic capability. In deductive approach one should use the single concept “food object” taken as the basis. The trophic groups of Coleoptera are analyzed as an example. We propose to use the taxonomic, mereological and ecological features as basis for classification. There can be a single classification with unique basis at each level of classification or three different classifications with three different logical bases.



УДК 582:001.4

Влияние фрагментации местообитаний на эпифитный лишайниковый покров сосны на примере таежного города

ГАЙДЫШ
Ирина Сергеевна

*Петрозаводский государственный университет,
irinabikera@yandex.ru*

ТАРАСОВА
Виктория Николаевна

*Петрозаводский государственный университет,
vika18@sampo.ru*

МАРКОВСКАЯ
Евгения Фёдоровна

*Петрозаводский государственный университет,
volev@sampo.ru*

Ключевые слова:

фрагментация местообитаний
эпифитные лишайники
сосна обыкновенная
город

Аннотация:

Проанализированы основные показатели эпифитного лишайникового покрова стволов сосны обыкновенной в зависимости от площади естественных сосновых сообществ, оставленных на территории г. Костомукши. Показано, что основные параметры лишайникового покрова тесно связаны с площадью оставленных на территории города фрагментов леса. Максимальные значения показателей видового разнообразия и покрытия лишайников встречаются во фрагментах сосновых сообществ площадью более 1-2 га.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 05 июня 2012 года

Опубликована: 10 июля 2012 года

Введение

Фрагментация – расчленение обширных местообитаний на изолированные участки, которые слишком ограничены для того, чтобы поддерживать характерный видовой состав долгое время, представляет собой одну из главных причин снижения общего биоразнообразия (Meffe, 1997; Лосев, 2006 и др.). Лишайники, являясь чувствительными организмами к антропогенному нарушению, обладают большим потенциалом в изучении влияния фрагментации на экосистемы (Esseen, Renhorn, 1998). Исследования по этой теме начались сравнительно недавно – с конца прошлого века. За это время опубликовано несколько десятков работ, выполненных в бореальных, реже в тропических и субтропических лесах в Европе, Северной и Южной Америке. Часть исследований посвящена изучению влияния фрагментации местообитаний на общее разнообразие лишайников (Svoboda et al., 2010 и др.); выделяются потенциально уязвимые к фрагментации виды лишайников (Dettki et al., 1998). Другое направление в этой области образуют исследования, касающиеся изучения так называемого краевого эффекта (edge effect), складывающегося на окраинах лесных растительных сообществ, граничащих с открытыми пространствами, в том числе вырубками (Rheault et al., 2003; Gignac, Dale, 2005; Boudreault et al., 2008; Hedenes, Ericson, 2008 и др.). В ряде работ оцениваются возможности распространения отдельных редких видов лишайников в ландшафтах, подверженных высокой степени фрагментации лесной растительности (Esseen, Renhorn, 1998; Keon, Muir, 2002; Esseen, 2006; Coxson, Stevenson, 2007, и др.), в том числе и с применением методов молекулярной биологии (Otólor et al., 2011). Однако выявленных закономерностей все еще недостаточно для детальной оценки влияния на лишайники такого сложного явления, как фрагментация местообитаний. И это связано, в первую очередь, с разнообразием специфических экологических условий, складывающихся в разных сообществах, различиями в биологии и экологии видов, разными жизненными стратегиями отдельных лишайников, а также с технической

трудностью изучения и сложностью интерпретации полученных результатов. Вопрос о размере фрагмента, необходимого для поддержания качественных и количественных характеристик лишайникового покрова, пока остается открытым. Имеющаяся в литературе информация, в основном касается лесных естественных территорий, в которых влияние загрязнения не значительно и не учитывается. Вместе с тем в городских условиях следует ожидать более выраженного эффекта воздействия фрагментации местообитаний на такие организмы как лишайники, являющиеся высокочувствительными к загрязнению воздушной среды (Бязров, 2002). Цель исследования - выявление закономерностей формирования лишайникового покрова стволов сосны под влиянием фрагментации местообитаний в сосновых сообществах на территории г. Костомукши.

Материалы

Город Костомукша построен на северо-западе Республики Карелия в 1983 г., площадь 4046 км², население около 30 тыс. человек (по данным 2010 г.). Возникновение города связано со строительством Костомукшского горно-обогатительного комбината (КГОКа). Растительность района относится к подзоне северной тайги с преобладанием сосновых лесов (Волков, 2008). Город относительно комбината расположен в противоположной стороне действия преобладающих ветров; жилищное строительство и проведение коммуникаций - с учетом максимального сохранения участков леса.

На территории города повсеместно встречаются фрагменты естественных насаждений - сосняков зеленомошных с разным уровнем антропогенного нарушения (рис. 1). Основными видами нарушений являются рекреация (вытапывание, кострища, механическое повреждение деревьев, выгул домашних животных) и загрязнение. Согласно имеющимся данным, в 2009 г. Костомукшским городским округом (в том числе и комбинатом) было выброшено в атмосферу 45.6 тыс. т загрязняющих веществ, что составляет 41 % всех выбросов в Карелии. В состав основных выбросов комбината входят твердые вещества - 11 %, диоксид серы - 82 %, оксид углерода - 3.1 % и оксиды азота - 3.3 %. При этом вклад автотранспорта в суммарные выбросы города составляет 9.6 %, из них оксида углерода - 69.2 %, оксидов азота - 41.5 % (Государственный доклад..., 2010).



Рис. 1. Местоположение исследованных фрагментов сосновых сообществ в г. Костомукша.
Fig. 1. Location of the investigated fragments of pine forest in Kostomuksha town.

Методы

Для каждого изученного фрагмента была определена его площадь (га) при помощи компьютерной программы MapInfo. В пределах каждого фрагмента случайным образом отбирались по 8 деревьев сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.), соответствующих следующим параметрам: прямостоячие, внешне не поврежденные, возрастом более 100 лет, высотой 19–22 м, диаметром ствола 22–28 см, радиусом кроны 1.3–2.1 м. Описания эпифитного лишайникового покрова производились при помощи рамки 10×20 см у основания ствола и на высоте 130 см от земли с двух сторон света (север и юг) (Горшков, 1990). В описаниях оценивали следующие характеристики: видовое разнообразие, общее проективное покрытие и покрытия отдельных видов лишайников. Всего было выполнено 1792 описания на 448 деревьях. Для анализа общего видового разнообразия и встречаемости лишайников были учтены все виды, обитающие на стволах деревьев на высоте от 0 до 2 м.

Для каждого фрагмента были рассчитаны следующие показатели эпифитного лишайникового покрова: общее число видов, среднее число видов в описании, среднее общее проективное покрытие, встречаемость и покрытие отдельных видов лишайников. Обработка данных выполнена на основе регрессионного анализа в среде StatGraphics (Ивантер, Коросов, 2003).

Результаты

Видовой состав эпифитных лишайников на стволах сосны в условиях г. Костомукши насчитывает 25 видов. Согласно литературным данным, на территориях, непосредственно граничащих с городом – в заповеднике «Костомукшский», а также в промышленной зоне г. Костомукши, на стволах сосны встречается 42 вида лишайников (Фадеева, Дубровина, 1995). Таким образом, на территории города выявлено около 60 % потенциально возможного биоразнообразия лишайников. Общее проективное покрытие лишайников в отдельных описаниях варьирует от 0 до 85 %, составляя в среднем 10 %. Число описаний без лишайников – 548 (31 %). Число видов в описаниях изменяется от 0 до 9. Доминантными видами являются *Hypogymnia physodes*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Imshaugia aleurites*, виды рода *Cladonia*, что типично для Фенноскандии и Северо-Запада России (Горшков, 1990; Halonen et al., 1991; Bruteig, 1993; Гимельбрант, Ростова, 1998; Катенина, 1999; Горшков, Тарасова, 2000; Лебедева, 2004 и др.). Единично встретились такие виды,

как *Alectoria sarmentosa*, *Cladonia macilenta*, *Pseudevernia fufruraceae*. В 6 фрагментах сосновых сообществ был обнаружен вид *Bryoria fremontii*, занесенный в Красную книгу Российской Федерации и Республики Карелия (1988, 2007).

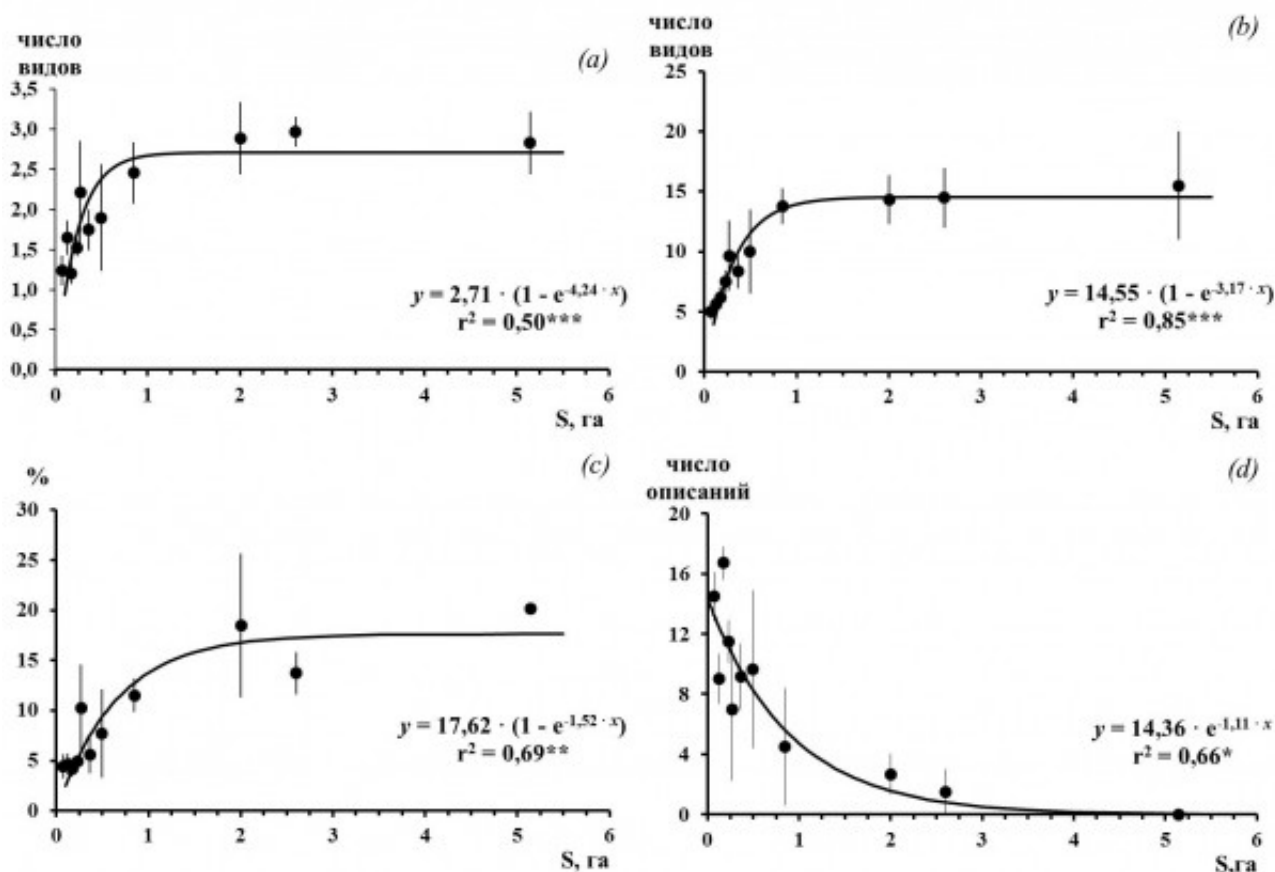


Рис. 2. Среднее число видов в описании (а), общее число видов во фрагменте (б), среднее общее покрытие лишайников (с) и число описаний без лишайников (д) во фрагментах сосновых сообществ разной площади на территории г. Костомукши. 1 – среднее арифметическое и его ошибка; 2 – коэффициент аппроксимации; 3 – уровень значимости, соответственно 0.05 (*), 0.01(**) и 0.001 (***)

Fig. 2. The average number of lichen species in the sample plots (a), the total number of lichen species in fragments (b), the average total lichen cover (c) and the number sample plots without lichens (d) in fragments of pine forests in Kostomuksha. 1 – the mean and its error; 2 – coefficient of regression; 3 – the level of significance, respectively, 0.05 (*), 0.01 (**) and 0.001 (***)

Площадь 56 изученных фрагментов естественных сосновых насаждений варьирует от 0.04 до 6.13 га. Средняя площадь фрагмента составляет 0.62 га, 49 фрагментов (88 %) имеют площадь менее 1 га. Более мелкие фрагменты находятся, как правило, в центральной части города, а более крупные – на окраине. Выявлена статистически значимая зависимость между площадью сосновых насаждений и основными характеристиками эпифитного лишайникового покрова (рис. 2). Так, общее проективное покрытие лишайников, общее число видов, среднее число видов в описании с увеличением площади сосновых насаждений увеличиваются, а число описаний без лишайников, напротив, снижается. Стабилизация значений характеристик видового разнообразия (общего и среднего числа видов) регистрируется в насаждениях площадью 1 га и выше. Характеристики обилия – общее проективное покрытие лишайников и процент описаний с лишайниками достигают максимума и в дальнейшем не изменяются в сообществах площадью 2 га и более.

Обсуждение

Одной из основных причин снижения разнообразия и обилия лишайников при фрагментации местообитаний является невозможность сообщества поддерживать стабильные условия микроклимата во фрагментах малой площади (Gignas, Dale, 2005; Coxson, Stevenson, 2007; Esseen, 2006; Hedenes, Ericson, 2008; Svoboda et al., 2010). Так, показано, что значения микроклиматических параметров (освещенность, температура, влажность) в зависимости от расстояния от края фрагмента стабилизируются лишь на расстоянии 12-30 м (Gignas, Dale, 2005). Кроме этого, предполагается, что

данный фактор влияет на общий гидрологический режим территорий, и в ландшафтах с высокой степенью фрагментации уровень влажности в целом ниже, чем в менее фрагментированных (Svoboda et al., 2010). Поэтому ожидается, что ответ видов, чувствительных к уровню влажности, на действие фрагментации, будет более выраженным. Например, в исследовании, касающемся семейства *Collemetaceae* (изобилиующего гигрофильными видами) показано, что виды рода *Collema* оказались более чувствительными к действию краевого эффекта, чем род *Leptogium* (Hedenes, Ericson, 2008).

Другая причина «эффекта фрагментации» связана со способностью размножения некоторых видов преимущественно фрагментами талломов (Dettki, 1998; Dettki et al., 1998; Keon, Muir, 2002; Hilmo et al., 2005 и др.). И иногда наличие источника новых талломов для успешного расселения вида является более важным, чем наличие подходящих субстратов и микроклиматических условий. Этот факт был показан в исследовании роста трансплантатов талломов редкого вида *Usnea longissima*, размножающегося фрагментами слоевищ (Keon, Muir, 2002). Однако часто оба фактора влияют одновременно. Так, для хвойных лесов показано, что биомасса и длина талломов *Alectoria sarmentosa* (с данным типом размножения) увеличиваются от края вглубь леса и максимальные значения этих показателей отмечены в Швеции на расстоянии 58 м от опушки, в Канаде – 25-50 м (Esseen, Renhorn, 1998; Essen, 2006). Авторы предположили, что для расселения данного вида важны также наличие подходящего субстрата и стабильные показатели микроклимата. На опушке леса талломы *Alectoria sarmentosa* получают физические повреждения сильным ветром.

В лишенофлоре г. Костомукши лишь у одного вида - *Alectoria sarmentosa* - преобладает такой тип размножения, но этот вид не может оказать заметного влияния на показатели лишайникового покрова. Остальные виды размножаются спорами полового размножения и специализированными органами вегетативного размножения – соредиями и изидиями, и, вероятно, этот процесс не зависит от фрагментации.

Вопрос о необходимом минимальном размере фрагмента, способном поддерживать высокие показатели биоразнообразия и обилия лишайников, пока остается открытым. В исследовании, выполненном в 27 фрагментах площадью от 0.03 до 4 га в хвойных лесах Канады, низкая биомасса *Usnea* spp. была зарегистрирована в семи массивах, наименьших по площади (*Bryoria* spp., *Evernia mesomorpha*); зависимости параметров лишайников от размера фрагментов лесных насаждений не выявлено (Rheault et al., 2003). В другом канадском исследовании, биомасса видов родов *Bryoria*, *Evernia*, *Usnea* возрастала от края фрагмента вглубь сообщества, стабилизация значений регистрировалась на расстоянии 30 м (Boudreault et al., 2008). Для осиновых лесов Канады, например, минимальный размер фрагмента, в котором возможно поддержание микроклимата, сохранение биоразнообразия и обилия мхов и лишайников, составляет 900 м² (Gignac, Dale, 2005). В нашем исследовании выявлена необходимость сохранения более крупных фрагментов лесных сообществ (1–2 га). Вероятно, на лишайники из небольших лесных массивов, расположенных в городе, оказывает влияние не только нарушение микроклимата, но и фоновое городское загрязнение, приводящее к усилению «эффекта фрагментации».

Заключение

В условиях урбанизированных территорий размер фрагментов растительного сообщества, обеспечивающий поддержание видового разнообразия лишенобиоты, увеличивается более чем в 10 раз. Проведенные исследования показали, что размеры фрагментов естественного леса на территории города таежной зоны определяются не только зональным типом растительности, но и фактором загрязнения, что приводит к необходимости увеличения их минимальной площади до 1-2 га.

Библиография

- Бязров Л. Г. Лишайники в экологическом мониторинге. М.: Научный мир, 2002. 336 с.
- Волков А. Д. Типы леса Карелии. Петрозаводск: Изд-во КарНЦ РАН, 2008. 180 с.
- Гимельбрант Д. Е., Ростова Н. С. Вертикальная изменчивость структуры лишайникового покрова и биотические группировки эпифитных лишайников сосны (*Pinus sylvestris* L.) на Валаамском архипелаге // Комплексные природоведческие исследования на Северо-Западе России: Валаамская и Кургальская экспедиции СПбОЕ: Тр. С.-Петербургского общества естествоиспытателей. СПб, 1998. Т. 92. Сер. 1. С. 29-42.
- Горшков В. В. Изменение во внеярусной растительности при атмосферном загрязнении // Влияние промышленного атмосферного загрязнения на сосновые леса Кольского полуострова. Л, 1990. С. 145-167.

- Горшков В. В., Тарасова В. Н. Влияние лесных пожаров на эпифитный лишайниковый покров сосновых лесов южной Карелии // Раст. ресурсы. 2000. Т. 36. № 1. С. 18-29.
- Государственный доклад о состоянии окружающей среды Республики Карелия в 2009 г. / Мин-во сел., рыб. хоз-ва и экологии Республики Карелия. Петрозаводск, 2010. 296 с.
- Ивантер Э. В., Коросов А. В. Введение в количественную биологию: Учеб. пособие. Изд-во ПетрГУ, Петрозаводск, 2003. 304 с.
- Катенина О. А. Эпифитные лишайники в составе лишенофлоры Новгородской области // Новости систематики низших растений. СПб.: Наука, 1999. Т. 33. С. 130-138.
- Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 364 с.
- Красная книга РСФСР: Растения. М.: Росагропромиздат, 1988. 591 с.
- Лебедева М. Ю. Видовой состав эпифитных лишайников сосны севера русской равнины (на примере Карелии, Ленинградской, Московской и Новгородской областей) // Новости систематики низших растений. СПб.: Наука, 2004. Т. 37. С. 271-284.
- Лосев К. С. Преобразование естественных ландшафтов // Современные глобальные изменения природной среды. В 2 т. Т. 2. М.: Научный мир, 2006. С. 203-212.
- Фадеева М. А., Дубровина Н. Н. Материалы к флоре лишайников заповедника "Костомукшский" и промышленной зоны г. Костомукши // Флористические исследования в Карелии. Вып. 2. Петрозаводск, 1995. С. 68-84.
- Boudreault C., Bergeron Y., Drapeau P., Lo'pez L. M. Edge effects on epiphytic lichens in remnant stands of managed landscapes in the eastern boreal forest of Canada // Forest Ecology and Management. № 255. 2008. P. 1461-1471.
- Bruteig I. E. Large-scale survey of the distribution and ecology of common epiphytic lichens on *Pinus sylvestris* in Norway // Ann. Bot. Fenn. 1993. Vol. 30. № 3. P. 161-179.
- Coxson D. S., Stevenson S. K. Influence of high-contrast and low-contrast forest edges on growth rates of *Lobaria pulmonaria* in the inland rainforest, British Columbia // Forest Ecology and Management. 2007. № 253. P. 103-111.
- Dettki H. Verbreitung von Fragmenten zweier Bartflechtenarten // Sauteria. 1998. № 9. P. 123-131.
- Dettki H., Edman M., Esseen P-A., Hedenes H., Jonsson BG., Kruys N., Moen J., Renhorn K-E. Screening for species potentially sensitive to habitat fragmentation // Ecography. 1998. Vol. 21. № 6. P. 649-652.
- Esseen P-A. Edge influence on the old-growth forest indicator lichen *Alectoria sarmentosa* in natural ecotones // Journal of Vegetation Science. 2006. № 17. P. 185-194.
- Esseen P-A., Renhorn K. E. Edge effects on an epiphytic lichen in fragmented forests // Conservation Biology. 1998. Vol. 12. № 6. P. 1307-1317.
- Gignac L. D., Dale M. R. T. Effects of fragment size and habitat heterogeneity on cryptogam diversity in the low-boreal forest of western Canada // The Bryologist. 2005. Vol. 108. № 1. P. 50-66.
- Halonen P., Hyvärinen M., Kauppi M. The epiphytic lichen flora on conifers in relation to climate in the Finnish middle boreal subzone // Lichenologist. 1991. Vol. 23. № 1. P. 61-72.
- Hedenes H., Ericson L. Species occurrences at stand level cannot be understood without considering the landscape context: cyanolichens on aspen in boreal Sweden // Biological Conservation. 2008. Vol. 141. № 3. P. 710-718.
- Hilmo O., Hytteborn H., Holien H. Do different logging strategies influence the abundance of epiphytic chlorolichens? // Lichenologist. 2005. Vol. 37. № 6. P. 543-553.
- Keon D. B., Muir P. S. Growth of *Usnea longissima* across a variety of habitats in the Oregon Coast Range // The Bryologist. 2002. Vol. 105. № 2. P. 233-242.
- Meffe G. K., Carroll C. R., and contributors. Principles of conservation biology / 2nd ed. Sunderland. Massachusetts, USA: Sinauer Association Publish., 1997. 729 p.
- Ot'olara M. G., Mart'nez I., Belinchyn R., Widmer I., Aragyn G., Escudero A., Scheidegger C. Remnants fragments preserve genetic diversity of the old forest lichen *Lobaria pulmonaria* in a fragmented Mediterranean mountain forest // Biodiversity and Conservation. 2011. № 20. P. 1239-1254.
- Rheault H., Drapeau P., Bergeron Y., Esseen P-A. Edge effects on epiphytic lichens in managed black spruce forests of eastern North America // Canadian Journal of Forest Research. 2003. Vol. 33. № 1. P. 23-32.
- Svoboda D., Peksa O., Veselá J. Epiphytic lichen diversity in central European oak forests: assessment of the effects of natural environmental factors and human influences // Environmental Pollution. 2010. Vol. 158. № 3. P. 812-819.

Effect of forest fragmentation on the epiphytic lichen cover of pine trunks on the example taiga town

GAIGYSH
Irina

Petrozavodsk State University, irinabikera@yandex.ru

TARASOVA
Viktoria

Petrozavodsk State University, vika18@sampo.ru

MARKOVSKAJA
Evgenyja

Petrozavodsk State University, volev@sampo.ru

Keywords:

forest fragmentation
epiphytic lichens
pine
town

Summary:

The main characteristics of epiphytic lichen cover on pine trunks depending on the area of natural pine forest in Kostomuksha (north Karelia) were analysed. The town of Kostomuksha was built so that to provide the conservation of forest sites. 56 fragments with the area of 0.04 - 6.13 ha were studied. The average area of fragment is 0.62 ha, with 49 fragments (88%) having the area less than 1 ha. Biodiversity and lichen cover were studied in the each fragment with using framework 10x20 cm. 1792 sample plots were made on 448 trees. The total lichens cover varies from 0 to 85%, averaging 10%. 25 species of lichens were found. The number of species in the sample plots varies from 0 to 9. Dominant species found are *Hypogymnia physodes*, *Parmeliopsis ambigua*, *P. hyperopta*, *Imshaugia aleurites*, *Cladonia*. Species *Alectoria sarmentosa*, *Cladonia macilenta*, *Pseudevernia fufruraceae*, *Bryoria fremontii* were less common. It was shown that the main parameters of lichen cover are closely related to the size of the area left in the city forest fragments. The maximum values of species diversity and cover of lichens were found in the fragments of more 1-2 hectares.



УДК 575.82

Периферические популяции политипического вида и их роль в эволюционном процессе

ИВАНТЕР
Эрнест Викторович

*Петрозаводский государственный университет,
ivanter@petsu.ru*

Ключевые слова:

периферические популяции

Аннотация:

Анализируются микроэволюционные явления, протекающие в периферических популяциях политипических видов животных. Характерные для периферии ареала структурно-популяционные перестройки видового населения и резкие и неритмичные флуктуации численности способствуют усилению генетического оборота и повышению наследственной изменчивости. Наряду с ужесточением отбора, учащением хромосомных рекомбинаций и оживлением мутационных и генетико-автоматических процессов это активизирует эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию новым видом новых территорий, смене экологической ниши, формированию новых популяций и даже видов. Периферические популяции – важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 05 июня 2012 года

Опубликована: 08 июля 2012 года

Введение

Проблема популяционной организации видового населения включает множество аспектов, в том числе и кардинальный вопрос о так называемом системном эволюционном прогрессе, проявляющемся в прогрессивном усложнении системной организации природы и формировании соответствующих надорганизменных биосистем – от популяций и биоценозов до биосферы в целом. Но если идея о прогрессивной морфофизиологической эволюции традиционно, еще со времен Ж. Ламарка и Ч. Дарвина, уделялось и уделяется достаточно большое внимание (позднее она нашла достойное воплощение в классических работах А. Н. Северцова, 1925, 1939; И. И. Шмальгаузена, 1940, 1946; Дж. Г. Симпсона, 1948 и др.), то концепция системного прогресса как важнейшей составляющей единого процесса органической эволюции по-прежнему остается почти не затронутой исследованиями. Между тем эволюционный процесс, исходя и из концепции того же Ч. Дарвина, и в еще большей мере из самых современных научных представлений, целиком и полностью протекает не на уровне организма, а в недрах видовых населений (популяций), которые, как известно, и являются элементарными единицами эволюции (Тимофеев-Ресовский, 1974; Майр, 1968, 1974; Dobzhansky, 1937, 1970). Настоящее сообщение посвящено именно таким микроэволюционным явлениям, протекающим в популяциях мегаареальных политипических видов организмов и одновременно являющимся прямым следствием их сложной пространственной структуры. При этом сама усложненная популяционная организация политипических видов, являясь результатом прогрессивной эволюции, с одной стороны, придает виду требуемую адаптивную устойчивость и функциональную лабильность, а с другой – обеспечивает необходимую микроэволюционную активность, способность к адаптивному преобразованию и широкой экспансии за границы ареала.

Результаты

Согласно современным представлениям (Haldane, 1955; Mayr, 1963, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1973), размеры, форма и географическое положение ареала отражают обычно не только биологические свойства вида, но и направления и характер его исторического расселения. Этим, а также экологическими особенностями популяции, обусловленными ее местонахождением в структуре ареала, определяются величина, конфигурация, плотность и динамика популяционного населения, а также масштаб и характер генетико-автоматических процессов (дрейф генов, межпопуляционный генетический обмен и т. п.).

В географическом центре видового ареала чаще всего располагаются комплексы оптимальных физико-географических и биоценотических условий для особей данного вида. Поэтому именно здесь наблюдаются наибольшая средняя плотность населения и максимальные размеры популяционных ареалов и численностей особей в популяциях, а также наибольшая насыщенность различными, в основном доминантными мутациями.

Проведенный нами анализ популяционной организации большого ряда политипических видов млекопитающих и птиц, и прежде всего детальное изучение их северных приграничных популяций, показал, что на периферии ареала условия для жизни вида обычно резко ухудшаются, в связи с чем наблюдается проявление мозаичного распределения как самих популяций внутри вида, так и их собственного населения, формирование популяций с относительно небольшими по размерам ареалами и малой численностью особей, а также гораздо чаще происходит характерное изменение наследственной внутри- и межпопуляционной изменчивости. Все это существенно стимулирует протекающие на периферии ареала активные микроэволюционные процессы. У видов, продолжающих активно расселяться в определенном направлении, популяции близ той границы видового ареала, которая расположена в направлении расселения, могут быть достаточно большими как по ареалу, так и по численности особей. Отсюда и особый характер наследственной изменчивости периферических популяций, на что обращал внимание еще Н. И. Вавилов (1935). На периферии видовых ареалов повышается вероятность существования относительно небольших и изолированных друг от друга популяций, в связи с чем возрастает и вероятность выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций.

Периферия видового ареала характеризуется, таким образом, двумя основными особенностями. С одной стороны, уменьшение размеров популяции и увеличение давления изоляции между ними повышает вероятность случайного выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций и полиплоидов и тем самым появляются условия для оживления явлений первичного формообразования. С другой стороны, по периферии видовых ареалов обычно наблюдаются экстремальные для данного вида абиотические и биотические условия среды обитания, что, в свою очередь, может способствовать возникновению географической изменчивости, характеризующей внутривидовые таксоны, путем изменения векторов отбора (Тимофеев-Ресовский и др., 1973).

Из работ Дж. Холдейна (Haldane, 1955) и Э. Майра (Mayr, 1963, 1970) известно, а теперь подтверждено более поздними, в том числе и нашим исследованиями, что давление отбора на периферии не только сильнее, но и отличается по характеру отбора от его давления в центре ареала. Центральные популяции, находясь в наиболее благоприятных для вида экологических условиях, обычно достигают большей численности, регулируемой главным образом зависящими от плотности факторами. В популяциях же с низкой численностью, обитающих в экстремальных условиях периферии ареала, действует главным образом отбор на приспособленность к факторам, не зависящим от плотности. Большую роль в обновлении генофонда периферических популяций играют и характерные для них популяционные волны – резкие и неритмичные перепады численности.

Следует иметь в виду и то обстоятельство, что относительная структурная гомозиготность на периферии ареала создает, согласно работам Х. Карсона (Carson, 1958, 1965), возможность для повышения числа хромосомных рекомбинаций. При этом предполагается, что краевые популяции, обитающие не только в более суровых для вида, но и более колеблющихся условиях, способны, благодаря большему числу хромосом, участвующих в свободной рекомбинации, к лучшей генетической адаптации к новым условиям. Наконец, как отмечал М. Уайт (White, 1959), уменьшение полиморфизма и сбалансированности гетерозигот, которое мы находим в периферических (а особенно в изолированных) популяциях, снижает генетический гомеостаз и уменьшает эволюционную инертность этих популяций. Они гораздо более способны ответить на новое и усиленное давление отбора и, следовательно, воспользоваться новыми эволюционными возможностями, чем популяции из «самого сердца» вида. Таким образом, периферия ареала предоставляет видовому населению все три необходимых эволюционных фактора – во-первых, более широкую наследственную изменчивость в лице

учащенных мутационных и хромосомных вариаций, во-вторых, усиленный, благодаря экстремальной и изменчивой, среде пресс естественного отбора и, в-третьих, более выраженные и многообразные по форме процессы изоляции. К этому следует добавить и характерные для периферии ареалов популяционные волны, ведущие к значительному оживлению генетико-автоматических процессов.

Нами проведен анализ географических особенностей популяционной организации и многолетней динамики численности ряда широко распространенных, политипических видов мелких млекопитающих Палеарктики. В основном это виды, относящиеся к так называемым г-стратегам, т. е. организмам с низкой индивидуальной стойкостью, компенсируемой приобретенной в процессе эволюции высокой популяционной стойкостью – сложной популяционной организацией, ведущей к появлению эффективных компенсаторных (авторегуляторных) механизмов популяционной адаптации. Среди них рыжая, красная и темная полевки, лесная мышовка, лесной лемминг, водяная полевка, обыкновенная, малая и средняя бурозубки. Кроме них в анализ включен и ряд охотничье-промысловых видов, таких как белка, ондатра, летяга, заяц-беляк, крот, куница, лось и глухарь, многие из которых представляют К-стратегов, т. е. виды с высокой индивидуальной стойкостью и, соответственно, с низкими темпами популяционной динамики и слабой выраженностью компенсаторных популяционных механизмов. Эти исследования подтвердили известное положение о том, что в экологическом центре (оптимуме) видовой ареала плотность популяций не только выше, но и устойчивее, тогда как на периферии она колеблется в широком диапазоне (с большей амплитудой). Для центра ареала характерны относительно регулярные, ритмичные, небольшой амплитуды (не более 15–20 крат) колебания, находящиеся в более высоком диапазоне численности, а для периферии – резкие (амплитуда до 100 и более крат) и расположенные в низком диапазоне колебания с нерегулярным рваным ритмом, связанные в основном с соответствующими изменениями экзогенных внешних факторов.

Итак, в условиях пессимума популяция сильно разрежена, не обладает достаточно действенным популяционным контролем и численность ее лимитируется в основном внешними факторами, отличающимися крайним непостоянством и аритмией. Напротив, в зоне оптимума при высокой плотности населения и совершенстве внутренней организации популяция более устойчива и ритмична. Она находится в стабильно благоприятных условиях и вооружена более эффективными механизмами компенсаторной регуляции, приводящей плотность популяции в соответствие с ресурсами биоценоза.

Резкие флуктуации периферических популяций способствуют генетическому обороту (через «популяционные волны») и, наряду с ужесточением отбора, специфической перестройкой пространственной, возрастной и генетической структуры, возникновением временных изолятов, сокращением обмена генами, усилением хромосомных рекомбинаций и другими явлениями, создающими предпосылки для быстрого обновления генофонда, обеспечивают эволюционные преобразования, ведущие к завоеванию видом новых территорий, смене экологической ниши, формированию новых популяций и даже видов. О генетических предпосылках этих явлений мы уже говорили. Остается пояснить экологические факторы дополнительной эволюционной активности периферических популяций, связанные с упомянутой выше перестройкой их пространственной и возрастной структуры.

В первом случае речь идет о закономерной смене характера территориального размещения населения с равномерного при высокой численности на неравномерный, мозаичный, формирующий постоянные резерваты и их изоляцию при снижении численности, а во втором – о динамической смене возрастных аспектов популяции мелких грызунов, служащей эффективным механизмом авторегуляции численности (Ивантер, 1975, Ивантер и др., 1985).

К периферии видовой ареала «рассыпается» оптимальный комплекс абиотических и биотических условий существования данного вида и в связи с этим проявляется мозаичность распределения популяций, формирование небольших по размерам и численности микропопуляций и характерное изменение наследственной внутри- и межпопуляционной изменчивости. На периферии видových ареалов, как уже говорилось, повышается возможность формирования относительно небольших и изолированных друг от друга популяций, в связи с чем возрастает вероятность выщепления и гомозиготизации рецессивных мутаций. Этим самым периферия видовой ареала может поставлять «кандидатов» для процессов первичного формообразования. Более выражены и гораздо четче и рельефнее проявляются в периферийных зонах видовой ареала и такие специфические структурно-популяционные адаптации, как эффект А. Деннеля, упомянутый выше процесс закономерной смены сезонно-возрастных генераций, компенсаторная нейро-гуморальная (через стресс) авторегуляция численности и ряд других (Ивантер, 1975, 2010, Ивантер и др., 1985; Ивантер, Макаров,

2001).

Заключение

Рассмотренные особенности пространственной дифференциации вида определяют их значение в качестве важных эколого-генетических механизмов микроэволюционного процесса, протекающего по-разному в центре и на периферии видового ареала. Отсюда неоднозначность выполняемых центральными и периферическими популяциями эволюционно-экологических функций. Первые обеспечивают поддержание фенотипической специфичности вида, его места и биоценотических функций в экосистеме, сохранение его экологической и генетической нормы (посредством стабилизирующего отбора, усиления обмена генами, унификации генофонда и т. д.), вторые же составляют эволюционный потенциал и резерв вида и реализуют его тенденции к экспансии за границы ареала и переходу в новую экологическую нишу. Периферические популяции – важнейшие эволюционные форпосты вида. Именно здесь разворачиваются главные эволюционные события, приводящие к адаптивному формообразованию и открывающие пути к дальнейшему расселению вида. Адаптация периферических популяций постоянно находится в стадии становления, и то обстоятельство, что полной приспособленности так и не достигается, определяет постоянную готовность вида к микроэволюционным перестройкам в ответ на изменения среды.

Библиография

- Вавилов Н. И. Ботанико-географические основы селекции. М.: Сельхозгиз, 1935. 410 с.
- Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР. Л.: Наука, 1975. 247 с.
- Ивантер Э. В. Периферические популяции политипического вида как форпосты микроэволюционного процесса // Чарльз Дарвин и современная биология. СПб.: Нестор-История, 2010. С. 277-281.
- Ивантер Э. В., Ивантер Т. В., Туманов И. Л. Адаптивные особенности мелких млекопитающих: Эколого-морфологические и физиологические аспекты. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Ивантер Э. В., Макаров А. М. Территориальная экология землероек-бурозубок. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2001. 273 с.
- Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса. М.: Изд-во Думнова, 1925. 139 с.
- Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1939. 610 с.
- Симпсон Дж. Г. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1948. 358 с.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
- Carson H. L. The population genetics of *Drosophila robusta* // Adv. Genet. 1958. Vol. 9. P. 1-40.
- Carson H. L. Chromosomal morphism in geographically widespread species of *Drosophila* // The Genetics of Colonizing Species. New York: Academic Press, 1965. P. 87-105.
- Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. 2th ed. New York: Columbia Univ. Press, 1937. 364 p.
- Dobzhansky Th. Genetics of the Evolutionary Process. New York: Columbia Univ. Press, 1970. 505 p.
- Haldane J. B. S. Populations genetics // New Biol. 1955. Vol. 18. P. 34-51.
- Mayr E. Animal Species and Evolution. Cambridge: Belknap Press of Harvard University Press, 1963. 870 p.
- Mayr E. Populations, species, and evolution. Cambridge: Press of Harvard University, 1970. 457 p.
- White M. J. D. Speciation in animals // Austral. J. Sci. 1959. Vol. 22. P. 32-39.

Peripheral populations of polytypic species and its role in the evolutionary process

**IVANTER
Ernest**

Petrozavodsk state university, ivanter@petrsu.ru

Keywords:

peripheral populations

Summary:

Microevolutional phenomena proceeding in the peripheral populations of polytypic animal species were analyzed. It was shown that the structural and population rearrangement of species population typical for the periphery of the natural habitat and the sharp and irregular number fluctuations contribute both to the enhancement of genetic turnover and to

the increase of hereditary variability. Along with more strict selection, more frequent chromosomal recombination and the enhancement of the mutation and genetical automatic processes it activate the evolutionary changes leading to the gain of new territories by the species, the change of an ecological niche and the formation of new populations and even species. Peripheral populations are the most important outposts of the species evolution. It is here that the major evolutionary events unfold, resulting in the adaptive morphogenesis and opening the way for further moving of species.



УДК 591.524.11

Анализ влияния освоенности речных бассейнов на качество вод методами ГИС

ИВИЧЕВА

Ксения Николаевна

ФГБНУ Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства,
ksenya.ivicheva@gmail.com

ФИЛОНЕНКО

Игорь Владимирович

ФГБНУ Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства,
igor_filonenko@mail.ru

Ключевые слова:

малые реки
водосборный бассейн
ландшафт
антропогенное воздействие
бентос
геоинформационные системы
биотические индексы

Аннотация:

При помощи ГИС-технологий проведено картирование водосборов ряда рек Вологодско-Грязовецкого и Верхнесухонского ландшафтов Вологодской области. Методами геоинформационного анализа выполнена оценка освоенности речных бассейнов, для чего снимок земной поверхности классифицирован методом ISODATA на три категории: участки, занимаемые лесами, территории, занятые сельскохозяйственными угодьями, и населенные пункты. Выявлена зависимость величины антропогенного присутствия с биотическими индексами, отражающими качество вод по состоянию сообществ макрозообентоса.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 23 июня 2012 года

Опубликована: 25 ноября 2013 года

Введение

Малые реки и их водосборные бассейны подвергаются интенсивному антропогенному воздействию. Широкое применение для характеристики состояния водотоков получила их экологическая оценка по состоянию гидробионтов. В то же время степень антропогенного воздействия на водные экосистемы часто выражается в относительных категориях. Данные дистанционного зондирования земли позволяют проводить формальный анализ земной поверхности с помощью ГИС-технологий. В настоящей работе сделана попытка количественно выразить уровень освоенности водосборов и связать последний с качеством вод данных водотоков, оцененных по состоянию объектов макрозообентоса.

Материалы

Для исследования были выбраны р. Вологда, протекающая через административный центр, и еще 9 водотоков в центральной части Вологодской области (рис. 1). Все они являются правыми притоками 1, 2 и 3-го порядка р. Сухоны. Водотоки расположены в пределах двух ландшафтов: Вологодско-Грязовецкого и Верхнесухонского. Водотоки были выбраны с учетом разного уровня освоенности местности, по которой они протекают: от лесных рек, до рек, расположенных большей частью на территории города (табл. 1). Для р. Вологда, как одной из наиболее загрязненных рек в области, приводятся данные по трем участкам наблюдений: одна станция в верхнем течении и две в нижнем – до города и после города.

Таблица 1. Исследованные водотоки и станции отбора проб макрозообентоса

Река	Ландшафт	Длина, км	Место отбора проб от истока, км	Координаты	Грунты
Верховья Вологды	Вологодско-Грязовецкий	155	37	59°26'51" с. ш. 39°4'47" в. д.	песчано-валунные
Вологда перед городом	Вологодско-Грязовецкий	155	110.2	59°14'44" с. ш. 39°48'2" в. д.	песчаные
Вологда после города	Верхнесухонский	155	132.8	59°12'57" с. ш. 39°59'25" в. д.	илистые
Комья	Вологодско-Грязовецкий	39	30.6	59°2'49" с. ш. 40°18'28" в. д.	галечно-песчаные
Лухта	Вологодско-Грязовецкий	31	20.7	59°1'56" с. ш. 40°15'51" в. д.	песчаные
Лоста	Вологодско-Грязовецкий	38	13.2	59°9'20" с. ш. 40°1'25" в. д.	песчаные
Лежа	Вологодско-Грязовецкий	178	132.5	59°5'45" с. ш. 40°24'11" в. д.	глинисто-песчаные
Содема	Вологодско-Грязовецкий	15	14.4	59°13'22" с. ш. 39°53'41" в. д.	илистые
Шограш	Вологодско-Грязовецкий	20	20.6	59°12'16" с. ш. 39°56'21" в. д.	илистые
Делевка	Верхнесухонский	3	2.6	59°12'56" с. ш. 39°58'11" в. д.	илистые
Толшма	Верхнесухонский	33	11	59°10'16" с. ш. 40°33'56" в. д.	глинисто-песчаные
Черный Шингарь	Верхнесухонский	21	18.5	59°10'13" с. ш. 40°38'47" в. д.	галечно-песчаные

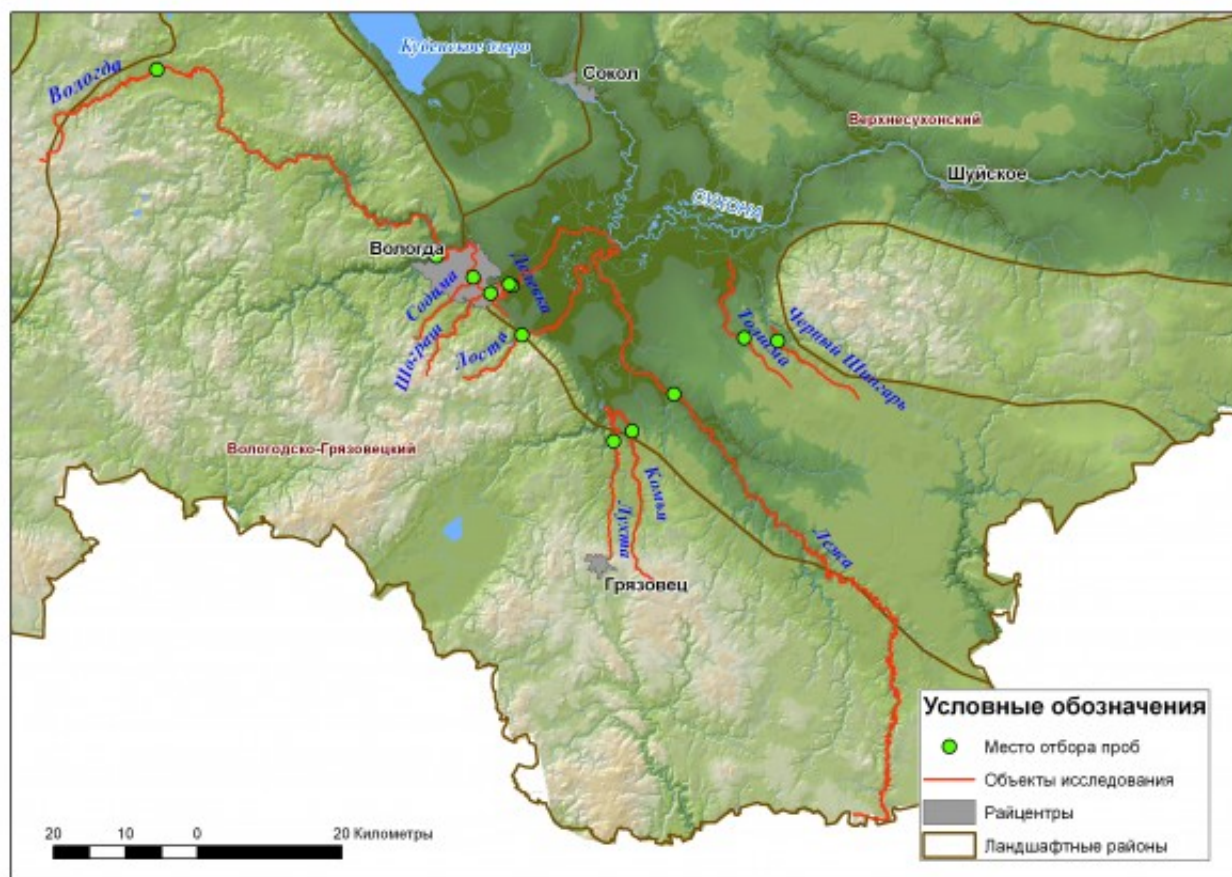


Рис. 1. Схема расположения исследованных рек на территории Вологодской области
Fig. 1. Arrangement of the studied rivers in Vologda region

Методы

Для работы с пространственными данными был использован программный пакет ArcGIS 10. В

качестве векторной основы была взята гидрологическая сеть из базы данных Вологодской лаборатории ФГБНУ «ГосНИОРХ». В качестве растровой основы были использованы космические снимки земной поверхности мультиспектральной (6 диапазонов) съемки 30-метрового разрешения, сделанные камерой ETM+ спутника Landsat7 Геологической службы США (USGS) за период 2000–2007 гг. Тематическая обработка снимков Landsat проводилась с помощью Windows-приложения ScanEx Image Processor.

Изначально для каждого водотока с помощью модуля ArcGIS Spatial Analyst инструментом Hydrology были построены участки водосборов от истока до точки отбора проб (точка отбора проб задавалась в качестве устья). Для р. Вологды в связи со значительным отличием степени освоенности водосбора были построены три водосборных полигона. Далее в рамках векторной основы площади водосборов каждой реки была проведена классификация снимков Landsat в приложении ScanEx Image Processor методом ISODATA. Далее снимок земной поверхности классифицировался в процентном отношении по трем категориям: участки, занимаемые лесами, территории, занятые сельскохозяйственными угодьями, и населенные пункты. В исследуемом районе территории, занятые лесами, подвергаются минимальному антропогенному воздействию, а территории населенных пунктов – максимальному. Поскольку основной задачей было разделение участков водосбора по уровню антропогенного воздействия, то в первую категорию вместе с лесами были включены заболоченные территории, а во вторую к сельскохозяйственным землям добавлены дороги, так как в районе исследования большинство из них не имеет покрытия.

Отбор проб макрозообентоса осуществлялся в сроки максимального развития бентосных организмов: один раз в 2010 г. (конец апреля – пик весеннего половодья) и дважды в 2011 г. (в подледный период – в начале и в последних числах апреля). На р. Вологде пробы также отбирались в период летней межени в начале августа 2011 г.

Отбор проб проводился по стандартной методике штанговым дночерпателем ГРС-21 0,0045 м² (Методические рекомендации..., 1983). На каждой станции производилось по 3 выемки грунта для получения одной объединенной пробы. Также проводились смывы с камней. Пробы промывались газом № 17 и фиксировались 40%-м раствором формальдегида. При камеральной обработке определяли систематическое положение организмов, численность и биомассу по группам. Всего было отобрано 34 количественные и 7 качественных проб.

Исходя из систематического положения организмов и количественных показателей макрозообентоса, был рассчитан ряд индексов: индекс Гуднайта – Уитли, индекс Кинга и Болла, индекс Вудивиса и индекс Майера (Баканов, 2000). Данные индексы наиболее просты для расчета, не требуют тщательного определения до вида и выбраны нами с целью установления общей тенденции зависимости биотических индексов от степени освоенности водосбора.

Для расчета значений коэффициента корреляции использован пакет анализа Microsoft Excel.

Результаты

В результате проведенного анализа было установлено соотношение участков на водосборах рек, имеющих разное покрытие на земной поверхности (табл. 2). Закономерно, что доля лесов наименьшая на водосборах тех водотоков, которые протекают либо по территории административного центра (г. Вологда), либо вблизи него, или же через крупные населенные пункты. Высокая доля сельскохозяйственных угодий, в свою очередь, косвенно свидетельствует об освоенности данной территории. Для ряда водотоков она превышает 50% водосборной площади. Доля территорий, занятых населенными пунктами, высока для водотоков, расположенных вблизи административного центра или через него протекающих. В свою очередь, часть из исследованных рек совсем не имела населенных пунктов на территории своих водосборов. Заболоченные территории, представленные повсеместно, ввиду минимального хозяйственного использования в данной местности, были отнесены вместе с лесами к малоосвоенным территориям.

Таблица 2. Доля территории водосборного бассейна, в разной степени освоенная человеком, по данным классификации снимков земной поверхности ETM+ спутника Landsat7

Река	Площадь участка водосбора, км ²	Доля на водосборе, %				
		лесов	сельхозугодий	населенных пунктов	болот	водоемов
Вологда, верховья	170.35	87.16	12.84	-	-	-

Вологда, перед городом	1371.87	59.4	36.19	2.8	0.5	1.11
Вологда, после города	2776.15	57.82	27.57	13.23	0.4	0.98
Комья	90.74	57.74	41.01	1.25	-	-
Лухта	151.42	39.09	53.04	7.88	-	-
Лоста	49.19	29.78	56.65	12.78	-	0.79
Лежа	1623.42	69.37	28.56	4.85	2.18	-
Содема	40.61	6.08	50.33	43.59	-	-
Шограш	65.8	15.84	60.41	23.75	-	-
Делевка	29.32	-	40.3	59.7	-	-
Толшма	26.32	82.2	11.7	-	6.63	-
Черный Шингарь	95.88	61.08	22.76	-	3.11	-

Соответствующие значения биотических индексов для разных водотоков приведены в табл. 3. Оценка качества поверхностных вод показала, что наиболее загрязненные водотоки – это р. Вологда на участке после города, р. Содема, р. Делевка, р. Шограш. Наименее загрязненные – р. Толшма и р. Черный Шингарь. Качество вод на данных водотоках согласно, ГОСТ 17.1.3.07-82, колеблется от I-II (Толшма, Черный Шингарь) до VI (Вологда на участке после города). Показатели биотических индексов позволили нам разделить водотоки на три группы по степени антропогенного влияния (Ивичева, Филоненко, 2012).

Таблица 3. Индексы качества вод исследуемых водотоков Вологодской области

Река	Индекс Гуднайта – Уитли	Индекс Кинга и Болла	Индекс Майера	Индекс Вудивиса
Вологда, верховья	28.14	13.86	19	8
Вологда, перед городом	62.33	2.47	14	6
Вологда, после города	90.63	0.39	5	1
Комья	25.78	10.77	21	8
Лухта	41.26	3.29	19	7
Лоста	46.82	2.39	8	4
Лежа	50	0.51	10	3
Содема	97.18	0.016	6	2
Шограш	97.18	0.18	9	2
Делевка	97.18	0.13	6	2
Толшма	14.87	8.91	23	8
Черный Шингарь	11.58	27.13	22	8

Корреляционная зависимость площадей водосборов занятых лесами, сельскохозяйственными угодьями и населенными пунктами представлена в табл. 4. Индекс Гуднайта-Уитли, значение которого увеличивается при загрязнении, показывает отрицательную связь с долей на водосборе лесов и болот (малоосвоенные территории) и положительную с долей сельскохозяйственных угодий и населенных пунктов (освоенные территории). Значения остальных индексов, наоборот, уменьшаются при увеличении загрязнения, поэтому они показывают положительную корреляцию с малоосвоенными территориями и отрицательную – с освоенными. При этом корреляция доли сельскохозяйственных угодий на водосборе с различными индексами слаба, а с рядом индексов вообще не прослеживается.

Таблица 4. Значения коэффициентов корреляции биотических индексов и участков водосборного бассейна с разным покрытием

Биотический индекс	Доля на водосборе		
	лесов, болот	сельхоз. угодий	населенных пунктов
Индекс Гуднайта – Уитли	-0.75	0.53	0.74
Индекс Кинга и Болла	0.52	-0.53	-0.51
Индекс Майера	0.67	-0.48	-0.62
Индекс Вудивиса	0.65	-0.45	-0.6

Обсуждение

Степень освоенности человеком территорий водосбора отражается на качестве вод в водотоке. Высокая доля, занятая лесами и болотами (малоосвоенных территорий), сказывается положительным образом на качестве вод. Об этом свидетельствуют высокие коэффициенты корреляции (до 0.75). Освоенные же территории (населенные пункты), наоборот, негативно влияют на качество вод. Населенные пункты влияют на водоток как непосредственно путем сброса сточных вод предприятий, коммунальных хозяйств, стоков ливневых канализаций и др., так и за счет пассивного смыва в водотоки различных веществ. Сельскохозяйственные угодья на исследуемой территории, в свою очередь, показали слабое влияние на качество вод. Сельское хозяйство Вологодской области в последние десятилетия развивается довольно слабо. Многие территории в настоящее время не возделываются, поля зарастают. В целом же зависимость качества вод от наличия сельскохозяйственных угодий прослеживается, хотя и не в столь значительной степени, как от населенных пунктов (табл. 3).

Среди биотических индексов наибольшую зависимость от степени освоенности водосбора демонстрирует индекс Гуднайта – Уитли, наименьшую – индекс Кинга и Болла. Возможно, индекс Гуднайта – Уитли является наиболее показательным для оценки качества поверхностных вод в данном случае, поскольку основан на соотношении численности олигохет, свидетельствующих об органическом загрязнении.

Наиболее вероятно, что высокая зависимость качества вод по биотическим индексам от степени освоенности водосбора будет столь же характерна для всех речных бассейнов Сухонско-Двинской ландшафтной области (Максутова, Воробьев, 2007). Скорее всего, аналогичная зависимость на западе Вологодской области будет менее выраженной за счет большого количества озер северо-западной и высокой заболоченности юго-западной ее части. Предположим, что общая тенденция будет характерна для всех территорий Северо-Запада России, имеющих умеренный уровень антропогенной освоенности. Все биотические индексы, использованные для анализа, обнаруживают высокую степень корреляции с уровнем антропогенной освоенности территории и могут быть использованы, исходя из возможности сбора материала, для их расчета.

Заключение

Таким образом, выявлена зависимость качества вод по биотическим индексам от степени освоенности водосбора. Для исследованных водосборных бассейнов лесопокрываемые и заболоченные участки, как малоосвоенные территории, не отражаются негативно на качестве вод в водотоке. Большие площади на водосборе, занятые населенными пунктами, обнаруживают высокую степень зависимости с биотическими индексами, характеризующими качество вод как низкое.

Следующим шагом изучения выявленной закономерности должно быть определение такой величины антропогенной освоенности (отраженной на космическом снимке), при которой биотические индексы свидетельствуют о низком качестве вод. В этом случае первичную характеристику состояния качества вод территории можно будет проводить уже на основе данных дистанционного зондирования.

Библиография

Методические рекомендации по сбору и обработке материалов при гидробиологических исследованиях на пресноводных водоемах. Зообентос и его продукция. Л., 1983. 47 с.

Баканов А. И. Использование зообентоса для мониторинга пресноводных водоемов (обзор) // Биология внутренних вод. 2000. № 1. С. 68–82. ГОСТ 17.1.3.07–82

«Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков». 12 с.

Ивичева К. Н., Филоненко И. В. Оценка качества поверхностных вод рек центральной части Вологодской области по показателям макрозообентоса // IV Международная студенческая электронная научная конференция «Студенческий научный форум». 15 февраля – 1 марта 2012 года. URL: <http://www.rae.ru/forum2012/2/1459> (дата обращения: 25.06.2012)

Максутова Н. К., Воробьев Г. А. Ландшафты // Природа Вологодской области. Вологда: Издательский Дом Вологжанин, 2007. С. 300–328.

Assessment of the influence of the river pool development on the water quality by means of GIS methods

IVICHEVA
Ksenya

*State Research Institute of Lake and River Fisheries,
ksenya.ivicheva@gmail.com*

FILONENKO
Igor

*State Research Institute of Lake and River Fisheries,
igor_filonenko@mail.ru*

Keywords:

small rivers
drainage area
landscape
human-induced impact
benthos
geoinformation systems
biotic indexes

Summary:

The mapping of a number of drainage basins of Vologda-Gryazovets and Verkhnesukhonsky visual environments in the Vologda region was carried out with the help of GIS methods. GIS analysis methods enabled to assess the river pool development, for that purpose the picture of terrestrial surface was classified by the method of ISODATA into three classes: wood areas, agricultural areas and The dependence between human-induced impact and the biotic indexes representing the water quality according to the macrozoobenthos communities condition.



УДК 598.2/.9:504.74.54

Репродуктивные показатели птиц в техногенно загрязненном ландшафте

КУРАНОВ
Борис Дмитриевич

Томский государственный университет,
Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Ключевые слова:

птицы
радиохимическое загрязнение
среды
репродуктивные показатели

Аннотация:

Изучены репродуктивные показатели рябинника, садовой камышевки и мухоловки-пеструшки в зоне радиохимического загрязнения среды. У всех видов птиц в импактной зоне не наблюдается снижения плотности гнездования, величины кладки и объема яиц по сравнению с контролем. У мухоловки-пеструшки в импактной зоне повышена эмбриональная смертность, а у рябинника и садовой камышевки отмечено увеличение птенцовой смертности. У рябинника прослеживается достоверное влияние техногенных факторов на успешность размножения, у других видов данный эффект не наблюдается.

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 11 мая 2012 года

Опубликована: 25 ноября 2013 года

Введение

Техногенная нагрузка приводит у животных к нарушению физиологических процессов и изменению важнейших популяционных показателей. Среди техногенно загрязненных ландшафтов большой научный интерес представляют территории, подверженные влиянию выбросов предприятий ядерно-топливного цикла. Это связано с возможностью возникновения физиологических изменений у животных, приводящих к ухудшению репродуктивных функций, что может отрицательно сказаться на воспроизводстве популяций в зоне радиоактивного и химического загрязнения среды (Ильенко, Рябцев, 1980; Соколов, Ильенко, 1980; Безель, 2006).

Материалы

Исследования проведены в 1994–2008 гг. в Томской области на территории, подверженной воздействию выбросов Сибирского химического комбината (СХК) (импактная зона). Контрольный участок располагался в южных окрестностях Томска в 23–25 км от комбината в направлении, противоположном господствующим ветрам.

Основной задачей СХК с 1955 по 2008 г. являлось производство оружейного плутония. В зоне влияния СХК имеются различные радионуклиды, редкие и редкоземельные элементы, соединения фтора, оксиды азота и другие химические агенты. Указанная зона в соответствии с преобладающими ветрами имеет отчетливую северо-восточную ориентацию. Ее протяженность составляет около 120 км при ширине 30 км, что составляет площадь около 3600 км² (Рихванов, 1997). Опытная площадка (площадь – 24 га) располагалась в 0,5–1 км от объектов комбината в зоне основного рассеивания выбросов. Контрольный участок (20 га) находился в 23–25 км от комбината в направлении, противоположном господствующим ветрам. Удельная активность Cs¹³⁷ в почве на опытной площадке составила 180,2 (133,1–249,0), в контроле – 17,6 Бк/кг. Соответственно средний показатель площадной активности радиоцезия составил 0,63 и 0,06 Ки/км² при средней мощности экспозиционной дозы,

соответственно, 15.9 мкр/ч и 11.0 мкр/ч. В районе наблюдений доминируют вторичные осиново-березовые леса с участием хвойных пород.

Прослежена судьба 394 гнезд рябинника (*Turdus pilaris*), 433 – садовой камышевки (*Acrocephalus dumetorum*) и 1147 – мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*).

Методы

Успешность размножения оценивали как отношение числа слетков к суммарному числу отложенных яиц в гнездах уцелевших до вылета птенцов. Эмбриональную смертность (суммарная доля неоплодотворенных яиц и яиц с погибшими эмбрионами) определяли по кладкам с известным результатом вылупления, гибель части выводка – от числа вылупившихся птенцов в гнездах, уцелевших до вылета. Величину успешного вывода рассчитывали для гнезд, из которых вылетел, по крайней мере, один птенец. Объем яиц вычисляли по формуле $V = 0.51 \times LB^2$, где L – длина яйца (мм), B – максимальный диаметр (мм) (Hoyt, 1979).

Результаты

Плотность гнездования. Плотность гнездования рябинника в импактной зоне составила 7.3, контроле – 7.5 гнезд / га. Занятость искусственных гнездовий мухоловкой-пеструшкой в импактной зоне составила 94.1% и 93.0% в контроле. Средний расчетный показатель гнездовой плотности вида с учетом линейного типа развески синичников составил 104.6 гнезд / 10 га в импактной зоне и 103.0 гнезд / 10 га в контроле. У садовой камышевки в опыте показатель плотности гнездования примерно на 30% больше по сравнению с контролем и составил, соответственно, 5.1 гнезд / га и 4.0 гнезд / га.

Величина кладки и объем яиц. Не обнаружено достоверных различий в начальной плодовитости и объеме яиц, а также их вариабельности у всех видов птиц в участках сравнения (таблица).

Успешность и продуктивность размножения. Эмбриональная смертность у мухоловки-пеструшки в импактной зоне достоверно больше по сравнению с контролем. У рябинника и садовой камышевки достоверные различия по данному показателю между опытными и контрольными популяциями отсутствуют (таблица). Случаи эмбриональной гибели всех яиц в кладке наблюдались у рябинника и мухоловки-пеструшки, причем только у птиц на опытном участке. Особенно показательным видом в этом отношении является мухоловка-пеструшка, у которой в импактной зоне обнаружено 7 кладок с неразвившимися зародышами.

Таблица. Репродуктивные показатели модельных видов птиц в разных зонах

Зона	Величина кладки	Объём яиц, мм ³	Эмбрио-нальная смертность, %	Гибель части выводка, в уцелевших гнездах, %	Успешность размножения в уцелевших гнездах, %
Рябинник					
Импактная	5.75±0.04 (n=267)	6801±70 (n=182)	5.1	9.9*	84.6±1.1*
Контроль	5.76±0.04 (n=188)	6808±81 (n=256)	4.4	5.2	90.4±1.0
Садовая камышевка					
Импактная	5.40±0.03 (n=288)	1713±9 (n=221)	3.3	5.3*	90.8±0.9
Контроль	5.39±0.03 (n=188)	1719±5 (n=765)	4.2	2.3	92.6±1.1
Мухоловка-пеструшка					
Импактная	6.88±0.03 (n=1188)	1669±7 (n=359)	6.8*	4.7	89.1± 0.4
Контроль	6.92±0.06 (n=238)	1657±5 (n=1152)	4.6	5.6	88.3±0.9

* Достоверные отличия от контрольного показателя (p < 0.05)

В зоне техногенного загрязнения установлено достоверное увеличение частичной птенцовой смертности у рябинника и садовой камышевки. У мухоловки-пеструшки значимые различия по данному показателю между опытом и контролем отсутствуют.

Успешность гнездования и размер выводка в уцелевших до вылета гнездах достоверно меньше у опытной популяции рябинника, что определяется совокупным влиянием на успех размножения повышенной эмбриональной и частичной птенцовой смертности у вида в импактной зоне. У мухоловки-пеструшки и садовой камышевки существенных различий между опытными и контрольными популяциями по данным показателям не обнаружено.

Обсуждение

Имеются данные, что в радиационно загрязненном ландшафте у ряда видов птиц наблюдается снижение гнездовой численности, тогда как у других видов численность не меняется или нарастает (Габер и др., 1991; Габер, 1993; Лебедева, 1994). Сходство показателей плотности у изученных видов в импактной зоне СХК и контроле свидетельствует о высоком качестве условий на опытной территории, влияющих на численность изученных видов в сезон размножения, таких как структура фитоценозов и обеспеченность пищей.

Результаты исследований влияния радиохимического загрязнения среды на плодовитость и оологические параметры птиц неоднозначны. В ряде случаев отмечено снижение размера кладки и объема яиц (Галинская, Габер, 1991; Бельский, Ляхов, 1995; Muller et al., 2005), в других случаях этого не наблюдалось (Габер, Галинская, 1993; Кусенков, 1993; Фадеева, Константинов, 1998). Отсутствие различий между опытными и контрольными популяциями по обсуждаемым показателям свидетельствует о том, что у птиц в импактной зоне не нарушаются процессы овуляции и продуцирования кладок, а также о сходном качестве трофических условий в опыте и контроле. Таким образом, на начальной стадии гнездового цикла, включающего занятие гнездовых участков и откладку яиц, влияние техногенных факторов на изученные виды птиц не наблюдается.

Снижение выживаемости эмбрионов птиц в условиях радиохимического загрязнения ландшафта отмечено в нескольких работах (Микитюк, 1993; Muller et al., 2005). Приведенные нами данные свидетельствуют о эмбриотоксичных свойствах среды импактной зоны. Однако при существующем уровне загрязнения опытной территории это приводит к увеличению уровня гибели зародышей не у всех видов. По-видимому, мухоловка-пеструшка является наиболее чувствительной к техногенному загрязнению среды на эмбриональной стадии. При этом смертность эмбрионов у этого вида в опыте и контроле в отдельные периоды их развития существенно не отличается. Следовательно, техногенные факторы не влияют избирательно на отдельные этапы эмбриогенеза, а только пропорционально увеличивают смертность зародышей в разные периоды их развития.

Повышение уровня птенцовой смертности при радиохимическом загрязнении среды отмечено у нескольких видов птиц (Микитюк, 1993; Бельский, Ляхов, 1995; Muller et al., 2005). У мухоловки-пеструшки и обыкновенной чечевицы (*Carpodacus erythrinus*) в условиях загрязнения среды тяжелыми металлами отмечена повышенная смертность птенцов (Бельский, 1996, 2010).

Характерно, что птенцы у рябинника и садовой камышевки в опыте и контроле чаще погибали в течение первых 4 суток жизни. Данный временной интервал соответствует первому этапу постэмбрионального развития многих воробьиных птиц (Познанин, 1979). На этот этап развития у птенцовых видов птиц приходится первый критический период постэмбриогенеза (Родимцев, 2004). Основную причину повышенной смертности птенцов в первые сутки их жизни автор видит в асинхронности вылупления молодых. Птенцы, вылупившиеся первыми, имеют повышенные шансы на выживание (Родимцев, 2004). По нашим данным, соотношение кладок с разным количеством яиц у исследованных видов в опыте и контроле существенно не отличается. Поэтому следует исключить возможную связь асинхронности вылупления птенцов и повышения частичной птенцовой смертности у рябинника и садовой камышевки в импактной зоне. Вероятно, увеличение частичной птенцовой смертности у этих видов в опыте, причем в первые дни после вылупления, говорит о снижении жизнеспособности потомства еще в период эмбриогенеза. Так, вблизи зоны отчуждения ЧАЭС при высокой эмбриональной смертности немногочисленные птенцы у озерной чайки (*Larus ridibundus*) и речной крачки (*Sterna hirundo*) погибали в течение первых суток жизни (Микитюк, 1993).

Таким образом, у двух модельных видов птиц на опытной территории наблюдается достоверное увеличение частичной птенцовой смертности, что, скорее всего, обусловлено влиянием техногенных факторов. Наиболее вероятной причиной повышенной смертности молодых в опыте является снижение жизнеспособности потомства еще в период эмбриогенеза, что сказывается на выживаемости птенцов при переходе к новому типу питания после вылупления. Установлено, что у изученных видов птиц в зоне техногенного загрязнения доля эмбрионов с различными отклонениями от нормального развития увеличивается в 1.2-3.5 раза. У зародышей всех видов птиц в импактной зоне наблюдается существенное увеличение частоты и спектра аномалий развития, многие из которых могут значительно снижать жизнеспособность организма (Куранов, 2009). Наиболее вероятной причиной повышения частоты эмбриональных патологий у птиц в зоне влияния предприятий ядерно-топливного цикла является сочетанное воздействие на зародыши комплекса химических агентов в сочетании с большими дозами ионизирующего облучения.

Снижение успеха размножения в условиях радиационного и химического загрязнения ландшафта отмечено у некоторых видов птиц (Габер, 1993; Лебедева, 1994; Бельский, Ляхов, 1995). По

нашим данным, достоверное влияние техногенных факторов на конечный результат размножения прослеживается только у рябинника, а у других видов данный эффект не наблюдается. Мы связываем наблюдаемые различия с особенностями питания модельных видов. Дрозды собирают корм в более загрязненных ярусах биогеоценоза, которыми являются поверхность земли и подстилка (Ильенко, 1974) и, вероятно, поэтому испытывают большее техногенное воздействие по сравнению с мухоловкой-пеструшкой и садовой камышевкой.

Аналогичные изменения репродуктивной биологии можно ожидать у других видов птиц, гнездящихся на территориях, испытывающих совместное радиационное и химическое загрязнение среды. При этом дозовая нагрузка ионизирующего облучения может быть сравнительно небольшой, но при совместном воздействии с химическими агентами способной оказывать заметное влияние на организм в период эмбриогенеза. Увеличение эмбриональной и птенцовой смертности в описанных условиях возможно у птиц, собирающих корм в разных биогоризонтах. Однако вероятность снижения репродуктивного успеха наиболее велика у видов с наземным способом сбора корма.

Заключение

Наши наблюдения не обнаружили достоверных различий в размере кладки и объеме яиц, а также их вариабельности у всех видов птиц в зоне радиохимического загрязнения среды и в контроле. Это свидетельствует о том, что у птиц в импактной зоне не нарушаются процессы овуляции и продуцирования кладок.

У птиц в импактной зоне наблюдается повышение смертности потомства, причем в основном в период раннего онтогенеза, включающего эмбриональный период и начальный этап выкармливания птенцов. Увеличение птенцовой смертности в первые дни после вылупления, говорит о снижении жизнеспособности потомства еще в период эмбриогенеза.

Аналогичные изменения репродуктивной биологии возможны у других видов птиц, обитающих в условиях совместного радиационного и химического загрязнения среды, причем при относительно небольших дозах ионизирующего облучения.

Библиография

Безель В. С. Экологическая токсикология: популяционный и биоценотический аспект. Екатеринбург: Изд-во «Голицынский», 2006. 280 с.

Бельский Е. А. Размножение и ранний онтогенез воробьиных птиц при техногенном загрязнении среды обитания: Автореф. дис... канд. биол. наук. Екатеринбург, 1996. 18 с.

Бельский Е. А. Экология птиц импактных регионов: Автореф. дис... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2010. 39 с.

Бельский Е. А., Ляхов А. Г. Оценка состояния птиц наземных экосистем на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа (ВУРС) // Механизмы поддержания биологического разнообразия: Матер. конф. Екатеринбург, 1995. С. 14-16.

Габер Н. А. Изменение численности и особенности размножения воробьиных птиц в 30-километровой зоне Чернобыльской АЭС в 1989-1992 гг. // Радиобиологический съезд. Киев, 20-25 сентября 1993 г.: Тез. докл. Пушино, 1993. Ч. 1. С. 197.

Габер Н. А., Галинская И. А. Воздействие радиационного загрязнения на размеры и форму яиц мухоловки-пеструшки // Современные проблемы оологии: Матер. 1-го Междунар. совещ. Липецк, 14-18 сентября. Липецк, 1993. С. 49-51.

Габер Н. А., Галинская И. А., Микитюк А. Н. Стрижи и ласточки в зоне ЧАЭС // Матер. 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Витебск, 17-20 сентября 1991 г. Минск: Наука и техника, 1991. Кн.1. Ч. 2. С. 125-126.

Галинская И. А., Габер Н. А. Анализ изменчивости некоторых оологических параметров в кладках большой синицы // Матер. 10-й Всесоюз. орнитол. конф. Витебск, 17-20 сентября 1991 г. Минск: Наука и техника, 1991. Кн.1. Ч. 2. С. 136.

Куранов Б. Д. Репродуктивные показатели птиц в техногенно загрязненном ландшафте // Принципы экологии. 2012. № 2. С. 83-88.

Ильенко А. И. Концентрирование животными радиоизотопов и их влияние на популяцию. М.: Наука, 1974. 168 с.

Ильенко А. И., Рябцев И. А. Проблемы радиоэкологии птиц // Проблемы и задачи радиоэкологии животных. М.: Наука, 1980. С. 69-97.

Куранов Б. Д. Гнездовая биология птиц урбанизированного и техногенно загрязненного ландшафта: Автореф. дис... д-ра биол. наук. Томск, 2009. 50 с.

Кусенков А. Н. Ооморфология и радиоактивное загрязнение окружающей среды // Современные проблемы оологии: Матер. 1-го Междунар. совещ. Липецк, 14-18 сентября. Липецк, 1993. С. 84-85.

Лебедева Н. В. Популяции большой синицы и мухловки-пеструшки на территории Восточно-Уральского радиоактивного следа // Докл. Академии наук. 1994. Т. 335. № 4. С. 535-537.

Микитюк А. Ю. Успех воспроизводства популяций птиц водно-болотных экосистем радиохимически загрязненных ландшафтов // Радиобиологический съезд. Киев, 20-25 сентября 1993 г.: Тез. докл. Пушино, 1993. Ч. 2. С. 686-687.

Познанин Л. П. 1979. Эколого-морфологический анализ онтогенеза птенцовых птиц. М.: Наука, 1979. 296 с.

Рихванов Л. П. Общие и региональные проблемы радиоэкологии. Томск: Изд-во Томского политехн. ун-та, 1997. 384 с.

Родимцев А. С. Этапность и критические периоды раннего онтогенеза птиц: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2004. 39 с.

Соколов В. Е., Ильенко А. И. Проблемы и задачи радиоэкологии животных // Проблемы и задачи радиоэкологии животных. М.: Наука, 1980. С. 3-13.

Фадеева Е. О., Константинов В. М. Изменчивость метрических признаков яйца в колониях грача (*Corvus frugilegus*) при разном уровне химического и радиоактивного загрязнения // Современные проблемы оологии: Матер. 2-го Междунар. совещ. стран СНГ. Липецк, 14-16 октября 1998 г. Липецк: Изд-во ЛГПИ, 1998. С. 16-18.

Hoyt D. F. Practical methods of estimating volume and fresh weight of birds eggs // Auk, 1979. Vol. 96. № 1. P. 73-77.

Muller A. P., Mousseau T.A., Milinevsky G., Peklo A., Pysanets E., Szyp T. Condition, reproduction and survival of barn swallows from Chernobyl // J. Anim. Ecol. 2005. Vol. 74. № 6. P. 1102-1111.

The reproductive parameters in birds at technogenic contaminated environment

KURANOV
Boris

Tomsk state university, Kuranov@seversk.tomsknet.ru

Keywords:

birds
radiochemical contamination
reproductive parameters

Summary:

The reproductive parameters in Fieldfare, Blyth reed warbler and Pied flycatcher in the zone of radiochemical contamination was studied. Nesting density, clutch size and egg volume of all bird species in the impact zone are not reduced. in comparison with the controls. In Pied flycatcher the embryonic mortality is

increased in the impact zone, while in Fieldfare and Blyth reed warbler increased chick mortality is noted. In Fieldfare significant influence of technogenic factors on the breeding success is traced. In other species this effect is not observed.



Книга, которую нужно читать

ИЛЮХА

Виктор Александрович

ФГБУН Институт биологии Карельского научного
центра РАН, ilyukha@bio.krc.karelia.ru

© 2012 Петрозаводский государственный университет

Получена: 09 июля 2012 года

Опубликована: 09 июля 2012 года

В последнее время, время глобальной компьютеризации, книг, касающихся компьютерного моделирования, или, по крайней мере, так называемых, появляется огромное количество. При этом, во многих случаях даже беглого просмотра хватает, чтобы понять, что никакой связи с моделированием, кроме упоминания слова, в названии книга вообще не имеет. Недавно вышедшая в издательстве Карельского научного центра РАН книга В. В. Меншуткина «Эссе об эволюции сложных систем. С лирическими отступлениями», является приятным исключением. Во-первых, подкупает уже само название книги, хотя, прочитав книгу, понимаешь, что автор нарочито постарался дать «несерьезное» заглавие серьезным вещам. Во-вторых, после прочтения книги хочется еще раз ее перечитать, а такое желание вызывают лишь редкие книги. И причина тут всего одна – складывается впечатление, что автор выразил твои же мысли, но более четко и ёмко. Кроме того, это взгляд на проблему в некоем другом измерении. В-третьих, поражает разнообразие тех областей, для которых автором рассмотрены принципы эволюции – это технические системы, языки программирования, любимый автором город и даже человеческое общество. Следует заметить, что какие бы системы не рассматривались, они являются либо биологическими, либо антропогенными.

Лирические отступления, которые в большом количестве присутствуют в тексте, при внимательном рассмотрении являются вовсе или, скорее, не только лирическими, поскольку вводят читателя в суть рассматриваемой проблемы, а само их оформление (в тексте четко написано где лирическое отступление начинается и где его окончание) подтверждает глубокое знание автором еще древних версий языков программирования, когда была необходимость указывать, где у подпрограммы начало, а где конец.

В. В. Меншуткин часто упоминает заседания ученого совета Института эволюционной физиологии и биохимии им. И. М. Сеченова (когда-то в Ленинграде, а ныне в Санкт-Петербурге), на которых он учился физиологическим и биохимическим премудростям у своих коллег. Мне также в течение трех лет довелось присутствовать на таких заседаниях и к тому же еще и заседаниях философского институтского семинара. Тогда нас, молодых аспирантов, удивляли не великолепные научные доклады маститых ученых, а порой неожиданные вопросы тех, кто занимается ну совершенно непонятной работой, которая называется «моделирование». Оказывалось, что их взгляд на вещи помогает увидеть те причинно-следственные связи, не которые обычно исследователи не обращают внимания или даже не задумываются о них.

Приятно и то, что в книге практически отсутствуют неточности. Единственная, которую удалось заметить, это то, что «Энеиду» на украинский язык «перелицевал» не Коцюбинский, а Котляревский, но от этого не пострадала ни «Энеида», ни книга В.В. Меншуткина. Круг читателей книги, очевидно, будет чрезвычайно широк – от студентов самых разнообразных специальностей до умудренных опытом исследователей, которые пока еще не решились перейти к моделированию изучаемых ими процессов.



Библиография

Меншуткин В. В. Эссе об эволюции сложных систем. С лирическими отступлениями. Петрозаводск, 2012. 136 с.

The book which is necessary for reading

**ILYUKHA
Viktor**

*Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian
Academy of Sciences, ilyukha@bio.krc.karelia.ru*