



<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. 3. № 4(12). Декабрь, 2014

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. Анохина, 20. Каб. 208.

E-mail: ecopri@psu.karelia.ru

<http://ecopri.ru>



© ФГБОУ «Петрозаводский государственный университет», 2012



Содержание Т. 3. № 4. 2014.

От редакции

Решительный шаг	3
------------------------	---

Методы экологических исследований

Коросов А. В., Хейкинен А. С.	Новый принцип определителя млекопитающих	4 - 17
-------------------------------	---	--------

Оригинальные исследования

Бугмырин С. В.	Calodium (Capillaria) hepaticum (Nematoda, Capillariidae) в островных популяциях мышевидных грызунов	18 - 30
Зорина А. А.	Формирование флуктуирующей асимметрии в процессе индивидуального развития <i>Betula pendula</i>	31 - 52
Родионов А. В., Коросов А. В., Голубев В. Е., Зародов А. Ю., Марковский А. В.	О возможном влиянии снижения возрастов рубки на объем неистощительного пользования лесом	53 - 67
Клёнина А. А., Бакиев А. Г.	О корреляционной связи формы яиц с их количеством в кладках обыкновенного ужа <i>Natrix natrix</i> (Linnaeus, 1758)	68 - 77

Рецензия

Линник Ю. В.	Философские аспекты зоогеографии	78 - 84
--------------	---	---------

Письма в редакцию

Черлин В. А.	Памяти Юрия Антоновича Чикина	85 - 97
--------------	--------------------------------------	---------

Синописис

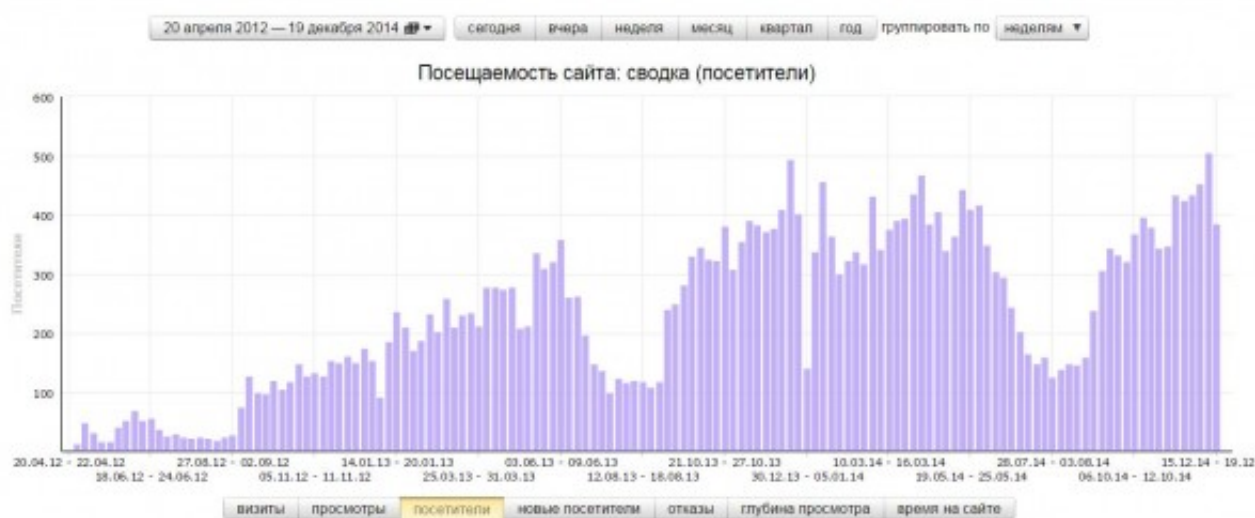
Антипина Г. С.	Черная книга	98 - 102
----------------	---------------------	----------



Решительный шаг

Уважаемые читатели, авторы и рецензенты!

Традиционно в последнем выпуске года имеет смысл уделить внимание теме популярности нашего электронного издания. К сожалению, она не выросла. На диаграмме регистрации числа посетителей хорошо видно, что динамика 2014 года повторяет динамику 2013 года – рост интереса к публикациям осенью и в начале зимы. Возможно, без Scopus ситуацию не исправить.



Редакция с волнением ожидает результатов очередного шага по развитию журнала. Мы собрали и направляем по инстанциям комплект документов, необходимых для включения журнала в Перечень ВАК.

*С неизменной готовностью к сотрудничеству,
редколлегия электронного журнала «Принципы экологии»*

References



УДК 599:57.08

Новый принцип определителя млекопитающих

КОРОСОВ

Андрей Викторович

Петрозаводский государственный университет,
korosov@psu.karelia.ru

ХЕЙКИНЕН

Алена Сергеевна

Петрозаводский государственный университет,
nikitinaalenka1606@mail.ru

Ключевые слова:

млекопитающие
определитель
бинарное дерево

Аннотация:

Построен определитель фауны млекопитающих Карелии по признакам нижней челюсти (у найденных в природе скелетов эта часть обычно сохраняется целой). Определитель не рассматривает никакие таксоны, кроме низшего, видового. Структура определителя соответствует сбалансированному «бинарному дереву». В нем реализован принцип равновероятного альтернативного выбора. Признаки для характеристики видов подобраны таким образом, чтобы на каждом шаге определения каждая теза и антитеза делили группу возможных видов пополам. При этом общее число шагов равно двоичному логарифму от числа видов, т. е. для определения любого вида местной фауны требуется всего около 6 шагов. Определитель получился очень компактным и удобным для использования в полевых условиях.

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. Л. Лобанов

Рецензент: Э. В. Ивантер

Опубликована: 26 февраля 2015 года

Введение

Ответственность за состояние природы (экологическая грамотность) должна начинаться с первичного знания об объектах природы, умения установить видовой состав природных комплексов. Только зная вид растения или животного, встреченного в природе, можно правильно построить свое (природоохранное) поведение на основе представлений о ценности этого представителя флоры и фауны.

Между тем современные определители, основанные на научных традициях и принципах, далеки от потребностей практики. Обычный определитель видов – это сложноструктурированный текст, практически недоступный обывателю. Объем специальной информации, которым нужно обладать, кажется избыточным. Например, чтобы дойти до обыкновенной полевки в определителе С. У. Строганова (1949), требуется ответить на 14 вопросов. Еще один распространенный недостаток – для идентификации видов требуется наличие качественного материала (останков взрослого животного), а также смешение признаков: нужно иметь в распоряжении то полную тушку, то целый череп.

В нашей статье предложен вариант определителя млекопитающих Карелии, обладающий минимальным объемом, упрощенной структурой и ориентированный на доступные фрагменты скелета животных.

Материалы

Для составления определителя видов млекопитающих Карелии мы использовали специальные и популярные определители, работы по систематике (Бобринский и др., 1944; Строганов, 1949; Олигер, 1955; Флинт, 1965; Наумов, 1979; Кузнецов, 1975; Ивантер, 1976; Сиивонен, 1979; Павлинов, Россолимо, 1987; Крускоп, 2002; Малькова и др., 2003; Карташев, 2004; Харитонов, 2014), коллекцию черепов млекопитающих кафедры зоологии и экологии Петрозаводского госуниверситета (8 видов), а также собственные сборы черепов (50 видов).

Традиционные методы исследований

Традиционные определители представляют собой результат кропотливой работы авторов над упорядочиванием известных (в основном морфологических) характеристик разных видов, которые по-разному выражены у разных видов. Зачастую авторы определителей являются и авторами таксономической системы, воплощенной в определителе. Понятно, что целью таких работ не может быть стремление сделать определитель общедоступным. В числе явных и скрытых логических оснований таких исследований можно назвать следующие. Во-первых, определители отображают филогенетические отношения, и определение вида идет по схеме таксономической иерархии: класс – отряд – семейство – род – вид. Во-вторых, используется дихотомический принцип деления групп – при наличии некой характеристики экземпляр относят к одной группе (таксону), при отсутствии – к другой. В-третьих, пользование определителями предполагает глубокое специальное знание морфологии изучаемых организмов. Четвертая особенность – отсутствие в структуре определителя известных из математики алгоритмов оптимального поиска. И последнее – широкое распространение имеют иррациональные «скобочные» варианты оформления текста определителей. В результате, с точки зрения пользователей, компоновку многих традиционных определителей видов нельзя назвать удачной ни по структуре поисковых «деревьев», ни по оформлению, ни по доступности для рядовых пользователей (Лобанов, 2012).

Изучение вариантов оптимизации определителей подсказывает следующие пути (Вахитов и др., 2009; Лобанов, 2010, 2012, 2013). Во-первых, рекомендуется отказаться от дихотомического принципа организации определителей, когда каждый шаг в определении видов состоит в определении принадлежности изучаемой особи к одной из двух групп по одному состоянию признака (мономодальность). Взамен предлагается рассматривать несколько состояний признака (полиомодальность), каждое из которых характерно для отдельной группы таксонов (политомический принцип); при такой организации число шагов определителя существенно сокращается. Во-вторых, предлагается использовать не одновходовые (рассмотрение одного признака), но многовходовые ключи (учет двух или нескольких признаков); это дает возможность исследователю выбирать путь определения вида, что удобно, например, при частичном повреждении объекта. В-третьих, для повышения эффективности определения необходимо использовать компьютер – как для создания наглядных интерактивных определителей, так и для анализа имеющейся информации для разработки оптимальных определителей. Для оценки диагностической ценности отдельных признаков и их состояний предлагается использовать широкий спектр математических методов, включая теорию информации и нейронные сети.

Вместе с тем в цитированных работах одно остается неизменным – определитель по-прежнему оперирует таксонами разного уровня (вид, род, ... класс). Его структура оказывается предзаданной структурой филогенетического дерева. На наш взгляд, отказ от приверженности к филогенетическому древу может существенно упростить структуру рабочего определителя видов животных и растений.

Оригинальные методы исследований

В нашем сообщении рассмотрен вариант определителя, в котором все естественные таксоны, кроме вида, элиминированы, а на отдельных шагах хода идентификации особи рассматриваются искусственные группы видов со сходным состоянием признака.

В основу определителя положены идеи теории информации (Угринович, 2003). Оптимальный поиск (на каждом шаге определения) можно осуществлять путем деления списка возможных видов на две группы, равных по объему, в которых виды отличаются по некоему ключевому признаку, т. е. имеют одно из двух состояний этого признака. Изучив данный признак у определяемой особи и отнеся ее к одной из двух групп, мы автоматически исключаем из рассмотрения другую группу, двукратно сокращая число оставшихся возможных вариантов (видов). Это очень эффективный ход определения, поскольку выбор одного из двух равновероятных состояний ($p_1 = p_2 = 0.5$) дает наибольший объем информации – один бит. Используя формулу информационной меры Шеннона, для случая

равновероятных ответов получаем $H = -\sum p_i \cdot \log_2 p_i = -(0.5 \cdot -1 + 0.5 \cdot -1) = 1$. Обычные же определители не выполняют этой рекомендации и на одном шаге определения дают меньший объем информации. Например, в определителе отрядов (Сииванен, 1979, с. 40-41) для отделения ластоногих от прочих 12 отрядов отводится одна теза. Общая информативность вопроса («Конечностей 2 пары?») составляет: $p_1 = 1/13 = 0.077$, $p_2 = 12/13 = 0.923$, $H = -\sum p_i \cdot \log_2 p_i = -(0.077 \cdot -3.7 + 0.923 \cdot -0.11) = 0.39$, т. е. в три раза ниже оптимального объема. Если остальные вопросы столь же малоинформативны, то объем определителя должен быть избыточно завышенным. Если же, напротив, весь определитель оформить как последовательный выбор одного из двух состояний ключевого признака, мы получим структуру бинарного сбалансированного дерева, высота которого «с n ключами обязательно меньше $(3/2) \cdot \log_2 n$ » (Нивергельт и др., 1977, с. 129). Примерную высоту такого иерархического дерева можно рассчитать с помощью двоичного логарифма $\log N$, где N – число элементов (Экоинформатика, 1992, с. 68). Например, в определителе (Малькова и др., 2003) для идентификации полевой мыши (1 из 73 видов) требуется пройти 16 тез, хотя при оптимальной организации достаточно иерархии в 6 уровней ($\log_2 73 = 6.189$). Для определения обыкновенной полевки в книге (Строганов, 1949) предлагается пройти 14 тез, теоретически же требуется всего 5-6 уровней иерархии ($\log_2 55 = 5.781$).

Наш определитель организован в форме бинарного сбалансированного дерева – иерархически организованного множества (видов). На каждом уровне рассматриваемое множество видов разбивается на две группы примерно одинакового объема с использованием одного признака, имеющего два хорошо различимых состояния.

Технология создания определителя

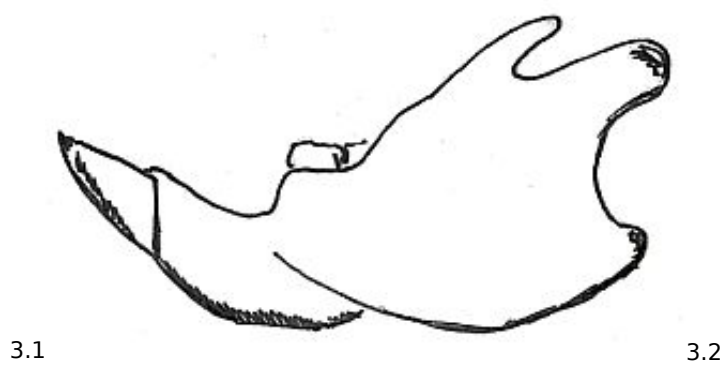
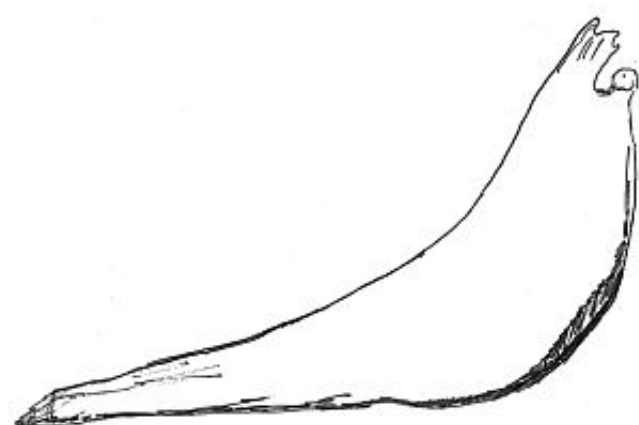
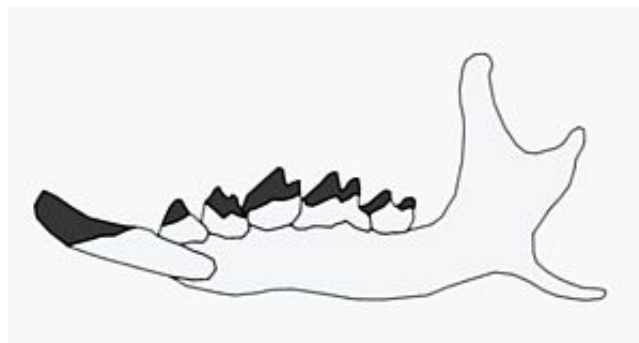
На первом этапе был определен набор признаков, которые предстояло изучить у выбранной группы животных и состояния которых вошли в текст определителя в качестве тез и антитез. Выбор признаков (частей тела, органов) должен быть целесообразным. Наша цель состояла в том, чтобы создать полевой определитель видов по их останкам, доступный для широкого круга пользователей, бывающих на природе. Практика показывает, что из числа останков животных, которые подвержены наименьшему разрушению в результате гниения или механических воздействий, можно назвать нижнюю челюсть черепа с зубами, которая и была выбрана нами в качестве носителя комплекса признаков.

На втором этапе создается сводная таблица характеристики выбранного органа для всех видов группы. В наш определитель вошло 60 видов млекопитающих Карелии (Ивантер, 2014). Небольшой фрагмент этой таблицы (табл. 1) отражает наши приоритеты – учет дискретных устойчивых признаки (число зубов, форма, топография), а размерные и относительные признаки пропорции использованы как дополнительные характеристики нижней челюсти.

Таблица 1. Фрагмент таблицы характеристик нижней челюсти млекопитающих

Вид	Количество зубов						Окраска вершин зубов	Форамен расположен на уровне
	I+C +pM+M	pM	pM +M	I	M	C		
Бурозубка обыкновенная	12	2	8	2	6	есть	бурая	вершины четвертого моляра
Бурозубка средняя	12	2	8	2	6	есть	бурая	вершины четвертого моляра
Бурозубка малая	12	2	8	2	6	есть	бурая	заднего края третьего моляра
Бурозубка крошечная	12	2	8	2	6	есть	бурая	вершины четвертого моляра
Кутора водяная	12	4	10	2	6	нет	бурая	четвертого моляра
Рысь	14	4	6	6	2	есть	белая	первого моляра
Кошка домашняя	14	4	6	6	2	есть	белая	первого моляра

На третьем этапе отыскивали те признаки, два состояния которых делит группу животных (на данном уровне иерархии) примерно пополам. Например, в представленной табл. 1 таким признаком является число предкоренных (pM) и число щечных (pM + M) зубов. В процессе работы было изучено большое число признаков, но в конечном итоге на разных ветвях дерева использовано всего 14 признаков (рис. 1). Для представления 60 видов млекопитающих Карелии требуется примерно $\log_2 60 = 5.9 \approx 6$ уровней. В нашем определителе для идентификации особи нужно ответить на 5-6 вопросов и только в двух случаях – на 7.



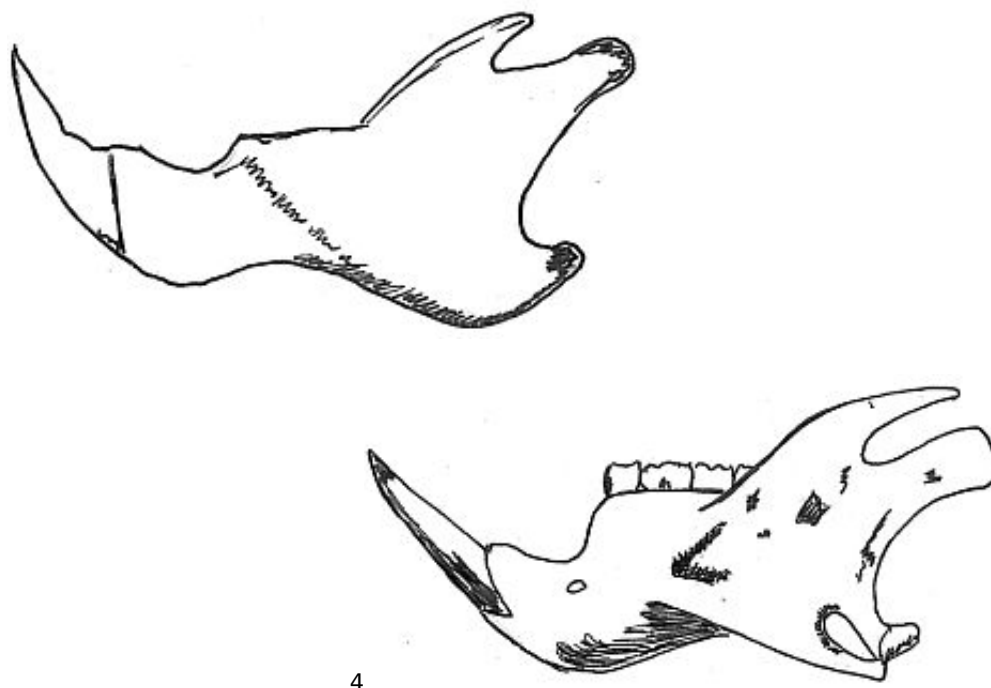


Рис. 1. Некоторые характеристики формы нижнечелюстной кости и зубов:

1.1 – на режущей поверхности резцов выступы есть (бурозубки), 1.2 – выступов нет (кутора обыкновенная и др.); 2.1 – венечный отросток высокий (лось), 2.2 – почти равен суставному (лошадь домашняя); 3.1 – вырезка между угловым и суставным отростком округлая (крыса серая), 3.2 – овальная (крыса черная); 4 – отверстие в угловом отделе нижней челюсти (соня лесная)

Fig.1. Some characteristics of the form of low jaw bones and teeth:

1.1 – on the cutting surface of the incisors there are protrusions (shrews), 1.2 – no protrusions (water shrew, etc.); 2.1 – coronoid process is high (elk), 2.2 – it is almost equal to the articular one (horse); 3.1 – cutting between the angular and articular process is rounded (gray rat) 3.2 – oval (black rat); 4 – a hole in the angular part of mandible (forest dormouse)

Последний этап построения определителя состоит в описании полученной структуры как процесса определения вида – с тезами и антитезами. В качестве эксперимента мы решили вовсе избавиться от нумерации тез и представить переходы между ними с помощью стрелок. Ключевой является схема переходов, представленная на рис. 2. Если признак изучаемого экземпляра соответствует тезе (ответ «да»), выполняется переход к следующей тезе или к названию вида, если не соответствует (ответ «нет»), выбирается антитеза, на которую указывает фигурная стрелка. При этом цвет стрелки выражает уровень иерархического подразделения. (Разбиение текста на блоки А, Б, В, Г выполнено с целью упростить форматирования pdf-файла.)

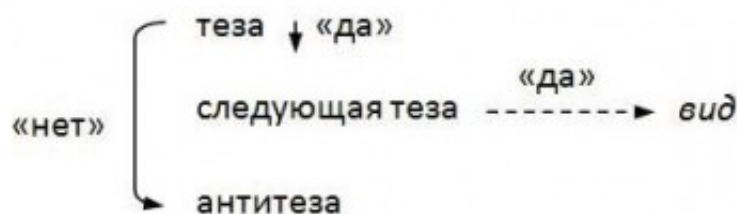
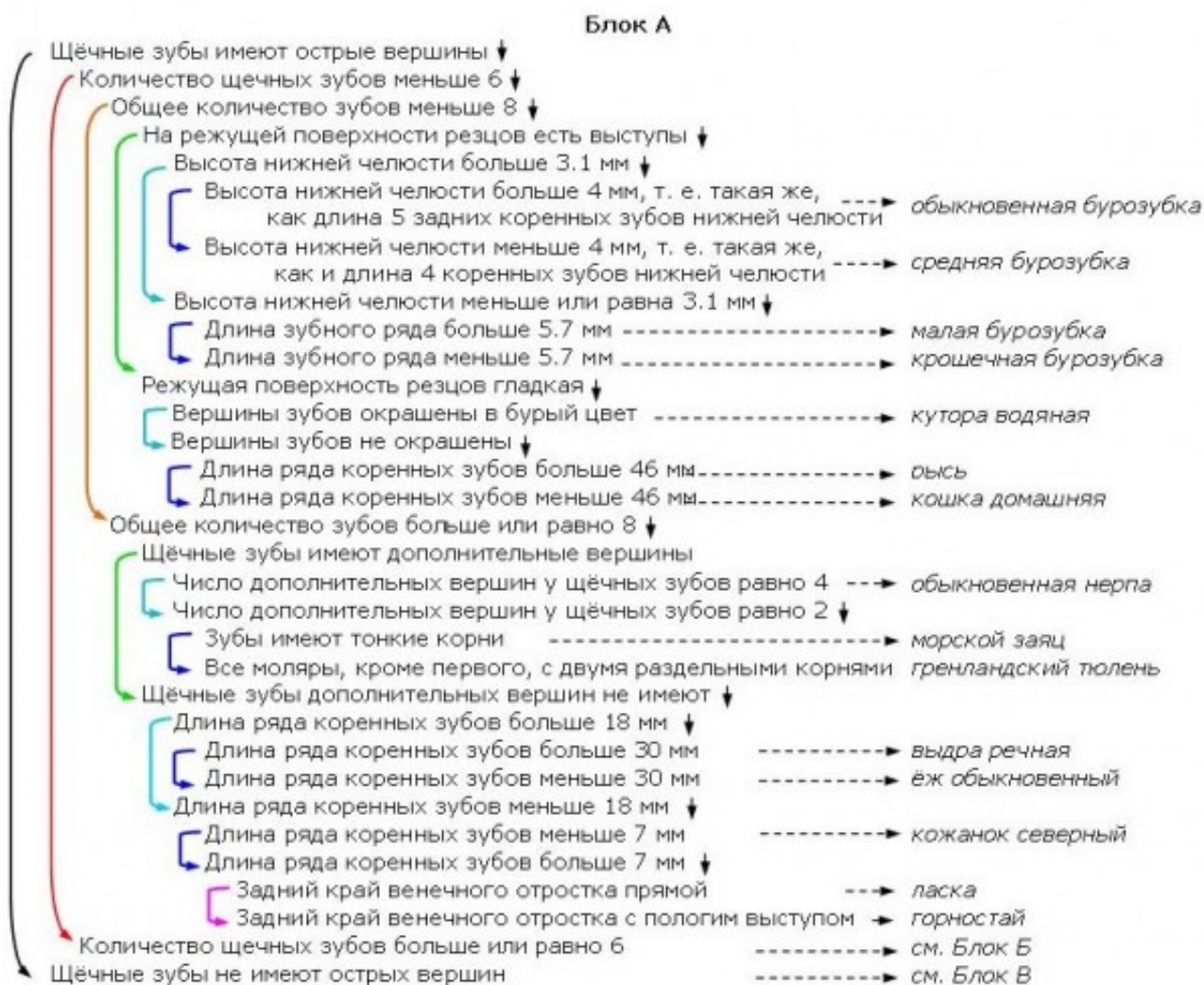


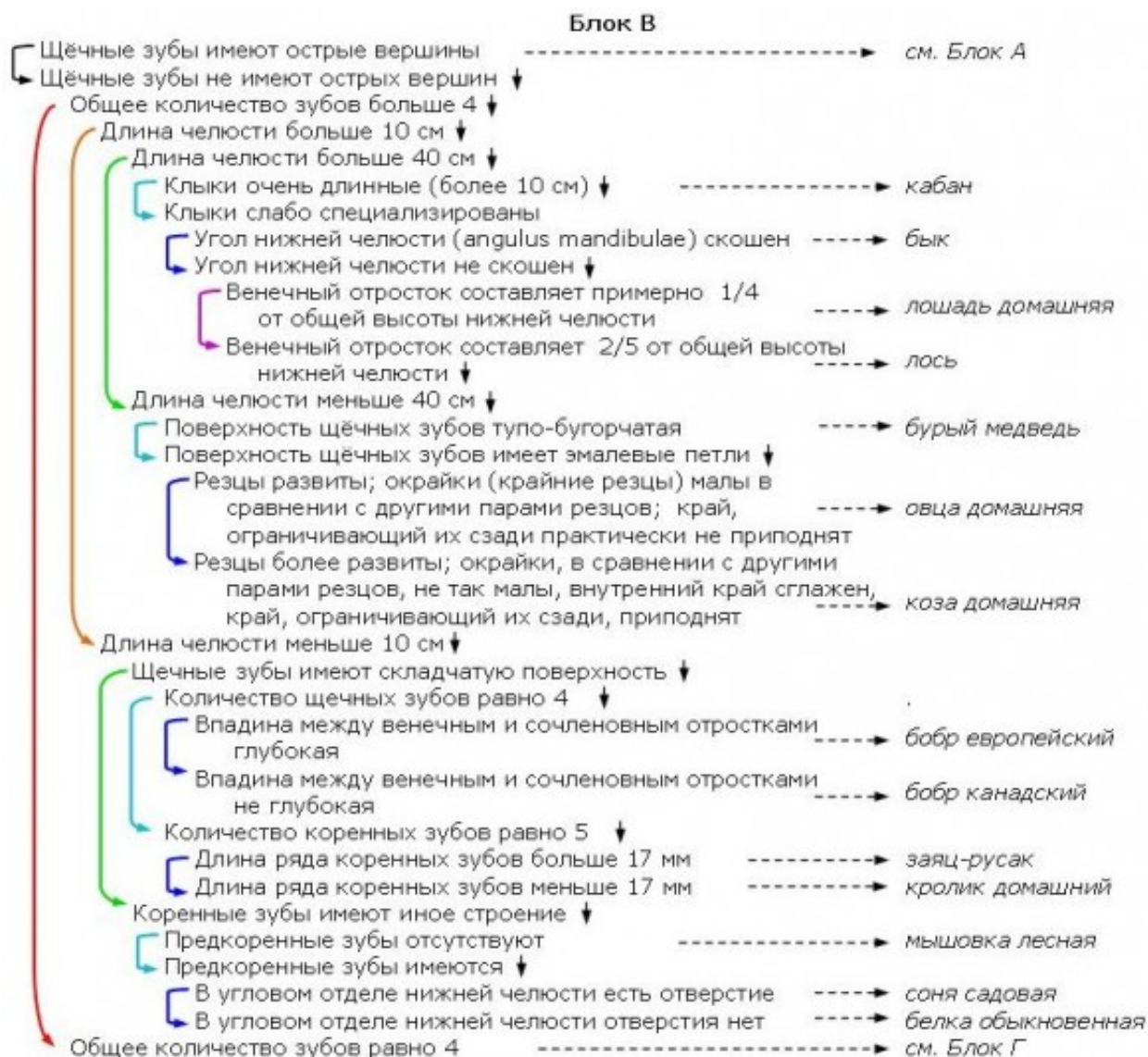
Рис. 2. Схема переходов по стрелкам для утвердительных и отрицательных ответов

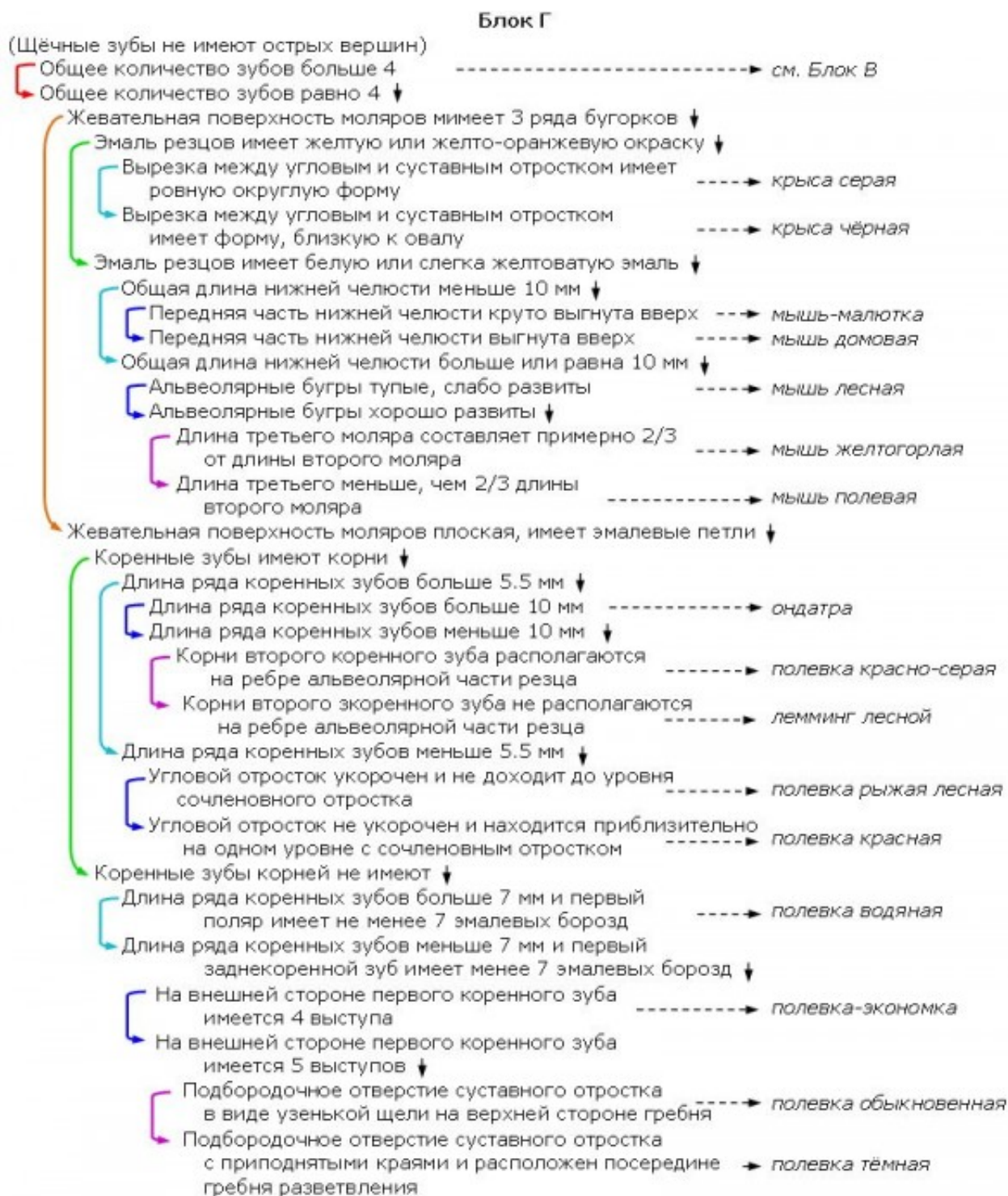
Fig.2. the diagram of the transfer on arrows for positive and negative replies.

В процессе идентификации особи следует рассматривать признаки только одной половинки нижней челюсти.









Обсуждение

Мы стремились показать принцип организации небольшого, простого, общедоступного полевого определителя животных. Определители разных групп позвоночных и беспозвоночных представителей региональной фауны, использующие предлагаемый принцип, могут легко уместиться под одной обложкой небольшой книжки.

Нетрудно предвидеть некоторые направления критики нашего предложения.

Полное игнорирование филогенетической системы в структуре определителя всегда можно назвать слабой стороной его дидактических функций. Однако нет необходимости убеждать специалиста-биолога в реальности филогенетических отношений, а отдельное издание такого

определителя можно снабдить таблицей таксономической субординации в качестве справочного материала. Специальные определители тоже никто не отменяет. Другой, положительной, стороной оказывается устойчивость такого определителя к изменению представлений о филогенетических отношениях и таксономических подразделениях – русские названия видов, только которыми и оперирует определитель, всегда остаются неизменными, а изменение принадлежности того или иного вида к другому роду или семейству совершенно не скажется на структуре определителя.

Второй контраргумент, на наш взгляд, серьезнее. Исходя из идеи максимально быстрого способа достижения ответа на таксономический вопрос, каждая теза определителя должна делить видовой список не просто на две равные по числу видов группы, но на две группы, выбор которых должен быть равновероятным (только тогда при ответе мы получаем 1 бит информации). Однако разные виды имеют разную численность и размеры тела, так что в природе легче можно обнаружить останки крупных и обычных животных, чем мелких и редких. Вероятно, региональные дихотомические определители должны учитывать это обстоятельство. В то же время создание универсального (межрегионального) определителя по указанному признаку просто невозможно в силу географической изменчивости встречаемости разных видов.

Наконец, в нашем определителе сохраняется дихотомический принцип – по терминологии А. Л. Лобанова (2012) – бинарный (дихотомический) одновходовый ключ, в нем не реализованы политомические ключи, эффективные для компьютерных вариантов. Поскольку мы рассматриваем полевой «бумажный» вариант определителя, мы отказались от ключей с несколькими вариантами выбора. По сути во время выбора одной из нескольких тез в политомическом ключе и человек, и компьютер осуществляют серию попарных сравнений и дихотомических выборов (в компьютере эти операции закодированы в одном операторе). Однако подобрать такие 3-5 групп видов (для использования в политомическом ключе), чтобы вероятности их выбора были одинаковы (условие максимальной информативности), гораздо сложнее, чем подобрать 2 группы для дихотомического ключа.

Лишний раз хочется отметить, что в нашем определителе используется доступный орган – нижняя челюсть, признаки которого достаточно редко используются в определителях. Изменчивость ее характеристик изучена слабо; по этой причине некоторые границы мерных признаков, дифференцирующие близкие виды, в дальнейшем могут уточняться.

Характеристики видов, используемые в дихотомических ключах, были позаимствованы нами из опубликованных определителей и которые не всегда очевидны для неспециалистов и понятны только зоологам. Оптимизировать предложенный определитель можно, отыскивая более простые и более явные диагностические состояния признаков.

Напрашиваются и другие направления исследований. Фактически отсутствуют внятные определители видов животных по их следам и результатам жизнедеятельности. Почти нет простых определителей птиц и хотя бы самых распространенных беспозвоночных. В какой-то мере это относится и к определителям флоры. Очевидно, что с распространением Интернета и мобильной связи определители могут стать мобильным приложением для планшетов и смартфонов, и работа над их простотой и доступностью должна идти уже сейчас (Лобанов, 2012).

Заключение или выводы

Вниманию читателей представлен вариант биологического определителя видов, в основу которого положено не филогенетическое, но дихотомическое сбалансированное дерево, обеспечивающее наиболее информативный выбор хода определения видов и 2–3-кратное сокращение числа тез по сравнению с традиционными определителями. Для диагностики любого вида фауны млекопитающих Карелии достаточно ответить всего на 6 вопросов.

Предлагаемый определитель рассчитан для использования в поле (при наличии трупов животных), поэтому в качестве диагностических признаков выбраны характеристики нижней челюсти – органа, который подвержен наименьшему разрушению как при гниении, так и при механических повреждениях животного.

Представленный определитель будет полезен как для профессиональных биологов, так и для членов природоохранных организаций, студентов, школьников и просто любителей природы.

Развиваемый принцип структурирования информации по видовой диагностике может быть распространен на определители других групп животных и растений.

Библиография

Бобринский Н. А., Кузнецов Б. А., Кузякин А. П. Определитель млекопитающих СССР [The mammals of the USSR]. М.: Советская наука, 1944. 440 с.

Вахитов А. Т., Граничин О. Н., Кирейчук А. Г., Лобанов А. Л. Параллельный алгоритм обучения для интерактивного политомического определителя биологических видов [A parallel algorithm for interactive learning polytomous determinant of species] // Научный сервис в сети Интернет: масштабируемость, параллельность, эффективность / Труды Всероссийской суперкомпьютерной конференции (21–26 сентября 2009 г. Новороссийск) М.: Изд-во МГУ, 2009. С. 332–334. http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/pdf/vakhitov_et_al_2009-1.pdf (дата обращения 10.12.2014)

Ивантер Э. В. Млекопитающие Карелии [Mammals of Karelia]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2014. 292 с.

Ивантер Т. В. О видовой диагностике и внутривидовой таксономии землероек Карелии // Экология птиц и млекопитающих северо-запада СССР . Петрозаводск, 1976. С. 59–68.

Карташев Н. Н. Практикум по зоологии позвоночных [Workshop on Vertebrate Zoology]. М.: Аспект Пресс, 2004. 384 с.

Крускоп С. В. Млекопитающие Подмоскovie [Mammals of Moscow suburbs]. М.: МГСЮН, 2002. 172 с.

Кузнецов Б. А. Определитель позвоночных животных фауны СССР. Ч. 3. Млекопитающие [Determinant of vertebrate fauna of the USSR. Part 3. Mammals]. М.: Просвещение, 1975. 208 с.

Лобанов А. Л. Почему достижения биологической диагностики не отражаются в определителях жуков? [Why the achievements of biological diagnostics are not reflected in the determinants of beetles?] / Доклад 28 августа 2012 г. на 14-м съезде РЭО // Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи. 2012. URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/res2012l.htm> (дата обращения 10.12.2014)

Лобанов А. Л. Диагностическая ценность качественных и количественных признаков в компьютерных определителях [The diagnostic value of qualitative and quantitative traits in computer determinants] // Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи. 2013. URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/diagval2.htm> (дата обращения 10.12.2014)

Лобанов А. Л. Определители жуков и биологическая диагностика [Determinants of beetles and laboratory diagnostics] // Жуки (Coleoptera) и колеоптерологи. 2010. URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/syst8.htm> (дата обращения 10.12.2014)

Малькова М. Г., Сидоров Г. Н., Богданов И. И., Крючков В. С., Станковский А. П. Млекопитающие: справочник-определитель (серия «Животные Омской области») [Mammals: directory-determinant (series "Animals of the Omsk region")]. Омск: ООО «Издатель-Полиграфист», 2003. 277 с.

Наумов Н. П. Зоология позвоночных. Ч. 2. Пресмыкающиеся, птицы, млекопитающие [Vertebrate Zoology. Part 2: reptiles, birds and mammals]. М.: Высшая школа, 1979. 272 с.

Нивергельт Ю., Фаррар Дж., Рейнгольд Э. Машинный подход к решению математических задач [Machine approach to solving mathematical problems]. М.: Мир, 1977. 352 с.

Олигер И. М. Краткий определитель позвоночных животных [Short determinant of vertebrates]. М.: Государственное учебно-педагогическое издательство Министерства просвещения РСФСР, 1955. 139 с.

Павлинов И. Я., Россолимо О. Л. Систематика млекопитающих СССР [Systematics of mammals of the USSR]. М.: Изд-во МГУ, 1987. 285 с.

Сиивонен Л. Млекопитающие Северной Европы [Mammals of Northern Europe]. М.: Лесная промышленность, 1979. 232 с.

Строганов С. У. Определитель млекопитающих Карелии [Mammals of Karelia]. Петрозаводск: Издание Карело-Финского гос. университета, 1949. 201 с.

Угринович Н. Д. Информатика и информационные технологии: Учебник для 10–11 классов [Computer science and information technology]. М.: БИНОМ. Лаборатория знаний, 2003. 512 с.

Флинт В. Е. Млекопитающие СССР [Mammals of the USSR]. М.: Мысль, 1965. 438 с.

Харитонов Я. Я. Определение объектов живой природы [Determination of wildlife] // ZooFirma. URL: <http://www.zoofirma.ru/nasekomye/letnie-shkolnye-praktiki-po-presnovodnoj-gidrobiologii/1635-opredelenie-obektov-zhivoj-prirody.html> (дата обращения 10.12.2014)

Экоинформатика: Теория. Практика. Методы и системы [Ecoinformatics Theory. Practice. Methods and systems] / [Ю. А. Арский, Ю. Ф. Захаров, В. А. Калущков и др.]; под ред. В. Е. Соколова; Рос. акад. наук, М-во экологии и природ. ресурсов Рос. Федерации. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 519 с.

Благодарности

Авторы признательны Ф. В. Федорову за консультации по определению некоторых видов млекопитающих, благодарны С. А. Гильбо и многим студентам эколого-биологического факультета Петрозаводского госуниверситета за помощь в поисках, сборе, добыче и обработке костного материала млекопитающих.

New principle of mammals guidebook

KOROSOV
Andrey

Petrozavodsk State University, korosov@psu.karelia.ru

HEIKINEN
Alena

*Petrozavodsk State University,
nikitinaalenka1606@mail.ru*

Keywords:

mammalia
checklist
binary tree

Summary:

The checklist of mammal fauna of Karelia on the basis of the lower jaw (in the skeletons found in the nature, this part remains whole) was built. It does not consider any taxons except the lowest, specific. The structure of the checklist corresponds to balanced "binary tree". It incorporates the principle of equiprobable alternative sampling. The signs to characterize species are selected in such a way that at each step of determining each thesis and antithesis group would divide the group of two possible species into halves. Wherein the total number of steps equals to the binary logarithm of the number of species, i.e. to detect any kind of local flora is necessary only about six steps. The checklist results very compact and convenient in the field.

References

- Bobrinskiy N. A. Kuznecov B. A. Kuzyakin A. P. The mammals of the USSR. M.: Sovetskaya nauka, 1944. 440 p.
- Vahitov A. T. Granichin O. N. Kireychuk A. G. Lobanov A. L. A parallel algorithm for interactive learning polytomous determinant of species, Nauchnyy servis v seti Internet: masshtabiruemost', parallel'nost', effektivnost', Trudy Vserossiyskoy superkomp'yuternoy konferencii (21–26 sentyabrya 2009 g. Novorossiysk) M.: Izd-vo MGU, 2009. P. 332-334. http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/pdf/vahitov_et_al_2009-1.pdf (data obrascheniya 10.12.2014)
- Ivanter E. V. Mammals of Karelia. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2014. 292 p.
- Ivanter T. V. O vidovoy diagnostike i vnutrividovoy taksonomii zemleroek Karelii, Ekologiya ptic i mlekoopitayuschih severo-zapada SSSR . Petrozavodsk, 1976. P. 59–68.
- Kartashev N. N. Workshop on Vertebrate Zoology. M.: Aspekt Press, 2004. 384 p.
- Kruskop S. V. Mammals of Moscow suburbs. M.: MGSYuN, 2002. 172 p.
- Kuznecov B. A. SR. Ch. Determinant of vertebrate fauna of the USSR. Part 3. Mammals. M.: Prosveschenie, 1975. 208 p.
- Lobanov A. L. Why the achievements of biological diagnostics are not reflected in the determinants of beetles?, Doklad 28 avgusta 2012 g. na 14-m s'ezde REO , Zhuki (Coleoptera) i koleopterologi. 2012. URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/res2012l.htm> (data obrascheniya 10.12.2014)
- Lobanov A. L. The diagnostic value of qualitative and quantitative traits in computer determinants, Zhuki (Coleoptera) i koleopterologi. 2013. URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/diagval2.htm> (data obrascheniya 10.12.2014)
- Lobanov A. L. Determinants of beetles and laboratory diagnostics, Zhuki (Coleoptera) i koleopterologi. 2010. URL: <http://www.zin.ru/animalia/coleoptera/rus/syst8.htm> (data obrascheniya 10.12.2014)
- Mal'kova M. G. Sidorov G. N. Bogdanov I. I. Kryuchkov V. S. Stankovskiy A. P. Mammals: directory-determinant

(series "Animals of the Omsk region"). Omsk: OOO «Izdatel'-Poligrafist», 2003. 277 p.

Naumov N. P. Vertebrate Zoology. Part 2: reptiles, birds and mammals. M.: Vysshaya shkola, 1979. 272 p.

Nivergel't Yu. Reyngol'd E. Machine approach to solving mathematical problems. M.: Mir, 1977. 352 p.

Oliger I. M. Short determinant of vertebrates. M.: Gosudarstvennoe uchebno-pedagogicheskoe izdatel'stvo Ministerstva prosvescheniya RSFSR, 1955. 139 p.

Pavlinov I. Ya. Rossolimo O. L. Systematics of mammals of the USSR. M.: Izd-vo MGU, 1987. 285 p.

Siivonen L. Mammals of Northern Europe. M.: Lesnaya promyshlennost', 1979. 232 p.

Stroganov S. U. Mammals of Karelia. Petrozavodsk: Izdanie Karelo-Finskogo gos. universiteta, 1949. 201 p.

Ugrinovich N. D. Computer science and information technology. M.: BINOM. Laboratoriya znaniy, 2003. 512 p.

Flint V. E. Mammals of the USSR. M.: Mysl', 1965. 438 p.

Haritonov Ya. Ya. Determination of wildlife, ZooFirma. URL: <http://www.zoofirma.ru/nasekomye/letnie-shkolnye-praktiki-po-presnovodnoj-gidrobiologii/1635-opredelenie-obektov-zhivoj-prirody.html> (data obrascheniya 10.12.2014)

Ecoinformatics Theory. Practice. Methods and systems, [Yu. A. Arskiy, Yu. F. Zaharov, V. A. Kaluckov i dr.]; pod red. V. E. Sokolova; Rop. akad. nauk, M-vo ekologii i prirod. resursov Rop. Federacii. SPb.: Gidrometeoizdat, 1992. 519 p.



УДК 591.69-932

***Calodium (Capillaria) hepaticum* (Nematoda, Capillariidae) в островных популяциях мышевидных грызунов**

БУГМЫРИН

ИБ КарНЦ РАН, sbugmyr@mail.ru

Сергей Владимирович

Ключевые слова:

нематоды
Calodium hepaticum (*Hepaticola hepatica*)
рыжая полевка
Myodes glareolus
островной эффект

Аннотация:

Приводятся данные по распространению нематоды *Calodium (Capillaria) hepaticum* на островах Кижского архипелага. Материал собран в 2005–2014 гг. на 18 островах и материковой части Кижского шхерного района. Обследовано 346 особей мышевидных грызунов, относящихся к двум видам – рыжая полевка (301 экз.) и темная полевка (45 экз.). Встречаемость и индекс обилия нематод составили соответственно 16.6 % и 1.1 экз. у *M. glareolus* и 11.1 % и 0.3 экз. у *M. agrestis*. Наибольшая зараженность характерна для половозрелых особей, связи интенсивности инвазии с полом хозяина не выявлено. Определенное влияние на экстенсивность инвазии и индекс обилия нематод оказывает площадь острова и изолированность. Обсуждаются причины высокой численности *C. hepaticum* в островных экосистемах севера. Ключевыми факторами устойчивого существования паразита могут быть: благоприятный гидротермический режим почвы береговой (прибрежной) зоны; возможность длительного существования вне организма хозяина и каннибализм как основной путь циркуляции инвазии в изолированных популяциях мелких млекопитающих.

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: Б. В. Ромашов

Рецензент: Е. П. Иешко

Получена: 29 декабря 2014 года

Опубликована: 26 февраля 2015 года

Введение

Голарктический вид *Calodium hepaticum* (Bancroft 1893) Moravec 1982 (син.: *Capillaria hepatica*, *Hepaticola hepatica*) – паразит с прямым циклом развития и широким кругом хозяев (Spratt, Singleton, 2001; Fuehrer, 2014). В организме дефинитивного хозяина личинки достигают половозрелости через три недели. Самки откладывают яйца в соединительную ткань печени, хищники, поедая зараженных грызунов, рассеивают яйца со своими экскрементами. Во внешней среде яйца могут оставаться жизнеспособными несколько лет (Spratt, Singleton, 2001). Роль депонирующих хозяев могут выполнять дождевые черви и некоторые жесткокрылые (некрофаги), в пищеварительном тракте которых яйца развиваются и достигают инвазионности за 26–30 дней (Ромашов, 1983).

В Карелии *C. hepaticum* регистрировался в 1960-х гг. у водяной полевки (Мозговой и др., 1966), в настоящее время этот вид распространен в районе Кижского архипелага, при этом на некоторых небольших островах зараженность полевков составляла более 50 % с высокой интенсивностью инвазии (Бугмырин и др., 2015). Сходная ситуация – гиперинвазия островных популяций мелких млекопитающих

– ранее отмечалась и другими исследователями (Herman, 1981; Resendes et al., 2009). Специфика ситуации, наблюдаемой в Карелии, заключается в локальном распространении этой нематоды, когда вид отсутствует в регионе, но при этом многочислен в островных биоценозах.

Цель работы – изучение особенностей распространения *C. hepaticum* и поиск факторов, определяющих высокую зараженность островных популяций мышевидных грызунов.

Материалы

Материал собран в августе 2005–2007, 2012–2014 гг. Мелкие млекопитающие были отловлены на 18 островах и материковой части (д. Подъельники) Кижского шхерного района (рис. 1). Методом неполного гельминтологического вскрытия обследовано 346 особей мышевидных грызунов, относящихся к двум видам – рыжая полевка *Myodes glareolus* Schreber 1780 (301 экз.) и темная полевка *Microtus agrestis* Linnaeus 1761 (45 экз.). Количество учтенных нематод *C. hepaticum* составило 334 экз.

Методы

При сборе и обработке материала применяли стандартные зоологические и паразитологические методики (Коросов, 1994; Аниканова и др., 2007).

Отловы мелких млекопитающих на каждом острове выполнялись ловушками Геро, выставленными в линию по 25–100 шт. на 1–4 суток. Кратность отловов на каждом острове различалась: от однократных (в какой-то один год) до шестикратных (в каждый год исследования).

По степени развития генеративной системы выделяли 2 класса зрелости рыжей полевки: молодые и взрослые животные. Молодые (неполовозрелые) самки имеют нитевидную матку, влагалище – без пробки; у самцов – мелкие семенники (3 мм) и придатки (1 мм). У взрослых (половозрелых) самок матка утолщена, во влагалище после оплодотворения появляется хрящевая пробка, на поздних стадиях беременности видны эмбрионы, у рожавших на рогах матки остаются плацентарные пятна. У самцов увеличиваются семенники (11–12 мм) (Коросов, 1994).

Основной объем работы по определению и подсчету *C. hepaticum* выполнялся в полевых условиях. Печень мелких млекопитающих просматривалась компрессорным методом, с использованием стереомикроскопа (увеличение 14х). Заключение о заражении грызунов нематодами делалось по наличию в паренхиме печени взрослых червей (их останков) и (или) яиц. Количество нематод в одной печени, в большинстве случаев, – число локальных (от разных самок) «кладок». Живые нематоды отмечались единично, фиксировались в 70° спирте, последующее видовое определение (Рыжиков и др., 1976) выполнялось в лаборатории после изготовления временных глицериновых препаратов.

Для оценки относительной численности паразитов рассчитывались следующие показатели: экстенсивность инвазии (ЭИ, %), индекс обилия (ИО, экз.), интенсивность инвазии (ИИ, экз.), отношение дисперсии к индексу обилия (степень агрегированности), константа негативно биномиального распределения (k) и вероятность согласования наблюдаемого распределения с моделью негативного бинома (p) (Аниканова и др., 2007). Расчеты всех показателей заражения и их сравнение проводились в программе Quantitative Parasitology 3.0 (Rozsa et al., 2000).

При изучении распространения нематод по островам применяли однофакторный дисперсионный анализ, корреляционный анализ (коэффициенты Пирсона и Спирмена) и множественную регрессию (Коросов, Горбач, 2010). В анализ брались по 11 характеристик для каждого острова (табл. 1): наличие нематод (1 или 0) в островной популяции мышевидных грызунов; экстенсивность инвазии; индекс обилия; наличие личинок цестод (0 или 1) как показатель присутствия хищных животных (диссеминаторов) на острове; общее количество обнаруженных видов гельминтов; логарифм площади острова (га); изолированность (минимальное расстояние (в км) до материка или крупного острова Б. Леликовский или Клименецкий); число вскрытых и средний вес рыжих полевок; относительная численность рыжей полевки и мелких млекопитающих.

Исследования проводились с использованием оборудования «Центра коллективного пользования научным оборудованием ИБ КарНЦ РАН».

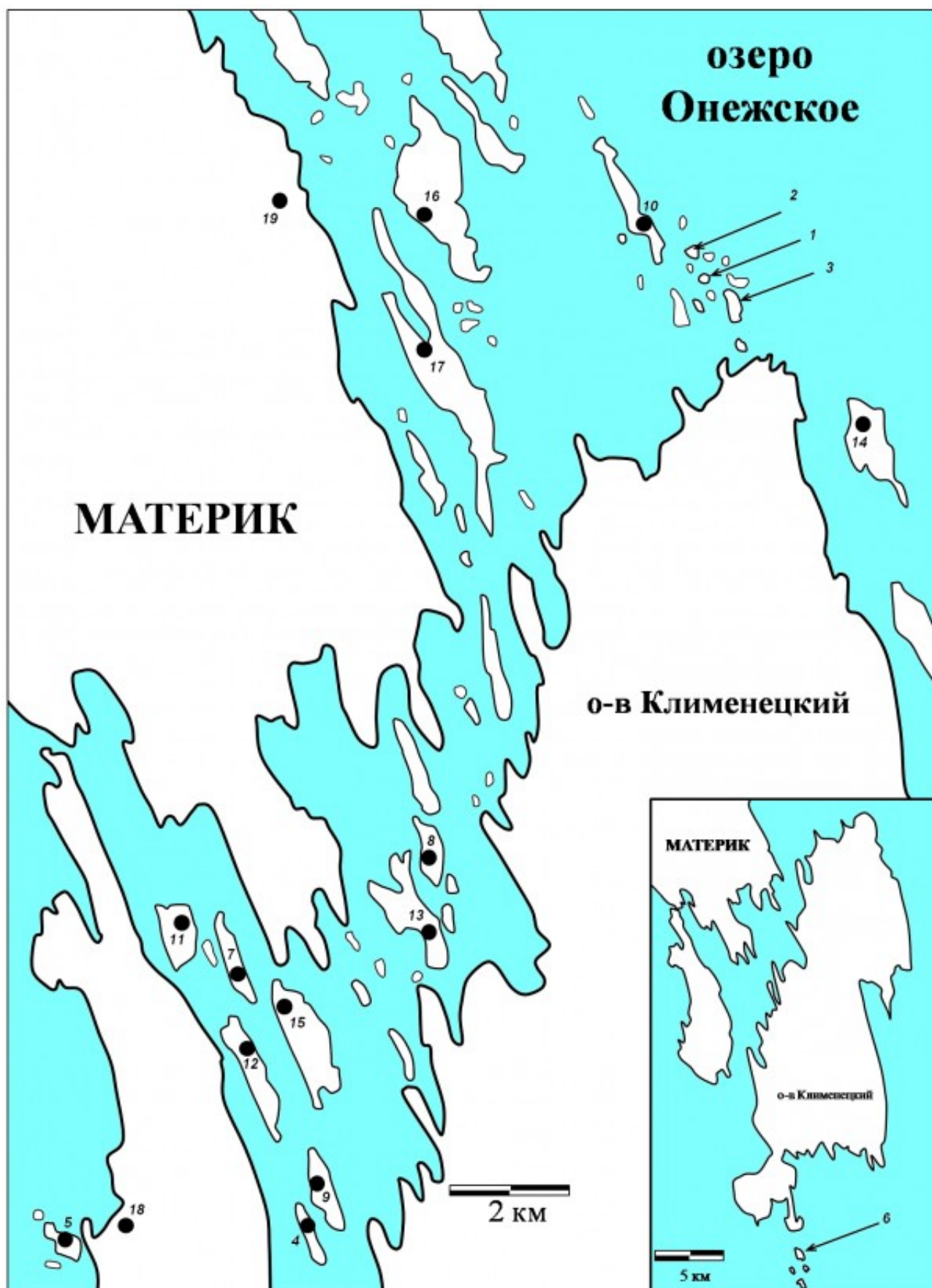


Рис. 1. Карта-схема района исследования: 1. Грибной, 2. Сато, 3. Яблонь, 4. Куйвохта, 5. Ламбинский, 6. Лесной, 7. Мьяль, 8. Карельский, 9. Людской, 10. Долгий, 11. Колгов, 12. М. Леликовский, 13. Букольников, 14. С. Олений, 15. Ерницкий, 16. Волков, 17. Кижы, 18. Б. Леликовский, 19. Подъельники

Fig. 1. The map of the studied region.

Таблица 1. Характеристики изучаемых островов*

Table 1. Characteristics of the studied islands*

Остров	Ct	Sp	Ig S	Isol	N Mgl	W	числ. Mgl	числ. мм
	1	2	3	4	5	6	7	8
Б. Леликовск кий	0	3	3.26	0	19	20.2	9.5	18.5
Букольник о	0	2	1.81	0.4	5	16.9	2.5	11.5
Волков	0	1	2.3	1.3	1	24	0.8	0.8
Грибной	1	5	0.3	1.4	21	18.9	14	19.3
Долгий	1	5	1.63	2	11	25.1	2.2	2.6
Ерницкий	0	2	2.01	0.2	10	18	2	5.6
Карельский	0	6	1.5	0.8	19	17.6	9.5	15.5
Кизи	0	2	2.31	0.6	4	19	0.3	0.9
Колгов	0	1	1.69	0.3	5	23.2	2.5	8.5
Куйвода	0	8	1.18	0.5	98	17.4	32.7	42
Ламбинский	0	0	1.18	0.1	1	17	0.5	9
Лесной	0	1	1.18	1.3	13	20.4	3.7	4.3
Людской	0	0	1.6	0.4	2	28	0.8	1.6
М. Леликовск кий	0	1	1.76	0.1	33	17.8	7.8	15.1
Мяль	0	1	1.49	0.5	18	23.8	4.1	8.4
Подъельник и	1	10	3.3	0	21	18.6	7.1	10.9
С. Олений	0	3	1.87	0.7	7	25.7	2.3	5.7
Сато	0	4	0.38	1.8	4	24.6	3.2	5.6
Яблонь	0	1	0.59	1.1	9	24	6	6

* – значения экстенсивности инвазии и индекса обилия *C. hepaticum* приведены в таблице 3. Ct – наличие личинок цестод; Sp – общее количество обнаруженных видов гельминтов; Ig S – логарифм площади острова (га); Isol – изолированность (минимальное расстояние (в км) до материка или крупного острова); N Mgl – число вскрытых рыжих полевок; W – средний вес рыжих полевок (гр); числ. Mgl – относительная численность рыжей полевки; числ. мм – относительная численность мелких млекопитающих (экз. на 100 ловушко-суток).

* Values of prevalence and abundance of *C. hepaticum* are shown in Table 3. Note: 1 – presence of larval cestodes; 2 – total number of detected helminth species; 3 – logarithm of the island area (ha); 4 – isolation (minimum distance (km) to the mainland or large island); 5 – number of bank voles; 6 – mean weight of bank voles (g); 7 – relative abundance of bank vole; 8 – relative abundance of small mammals (spm. per 100 trap-days).

Результаты

Распределение *Calodium hepaticum* в популяции хозяина

Нематоды *C. hepaticum* были отмечены у двух видов мышевидных грызунов рыжей и темной полевки. Показатели заражения для каждого вида хозяина приведены в табл. 2. Значения индекса обилия, экстенсивности и интенсивности инвазии *C. hepaticum* выше у рыжей полевки, вместе с тем значимые различия ($p \leq 0.05$) получены только при сравнении индексов обилия. Распределение нематод в популяции обоих видов носит выраженный агрегированный характер (низкие значения константы k) и согласуется с моделью негативного биномиального распределения (табл. 2).

Анализ зависимости численности нематоды от степени зрелости рыжей полевки показал, что наибольшая зараженность характерна для половозрелых особей (см. табл. 2). Эта тенденция прослеживается как у самцов, так и у самок. Во всех случаях различия экстенсивности инвазии, интенсивности и индекса обилия значимы ($p \leq 0.05$). Степень агрегированности нематод (отношение дисперсии к средней численности) у неполовозрелых особей низкая вследствие отсутствия гиперинвазий, а распределение не согласуется с моделью негативного бинома. Низкая зараженность молодых животных по сравнению со зрелыми отмечается и при анализе полевок разного веса (рис. 2). Все наблюдаемые различия зараженности между самками и самцами рыжей полевки разных возрастных/весовых групп были незначимыми.

Таблица 2. Показатели встречаемости и относительной численности *Calodium hepaticum* в популяциях 2 видов полевок

Table 2. Parameters of the prevalence and abundance of *Calodium hepaticum* in the populations of 2 species of voles

	N	ЭИ, % [I ЭИ]	ИО, экз[I ИО]	ИИ, экз[I ИИ]	Дис/ИО	k	p
хозяева							
рыжая полевка	301	16.6 [13-21]	1.1 [0.7-1.5]	6.4 [4.9-8.4]	12.3	0.06	*
темная полевка	45	11.1 [4-24]	0.3 [0.04-1.1]	2.6 [1-4.2]	6.4	0.07	*
половозрастные группы рыжей полевки							
ювенильные самцы	81	11.1 [5.7-20.2]	0.21 [0.09-0.38]	1.9 [1.2-2.3]	2.1	-	ns
ювенильные самки	62	6.5 [2.2-15.9]	0.21 [0.06-0.48]	3.2 [1-4]	3.6	-	ns
зрелые самцы	27	41 [23-60]	3.7 [1.8 - 7]	9.2 [5.3 - 15]	11.4	0.18	**
зрелые самки	76	33 [23- 44]	2.5 [1.5- 3.9]	7.6 [5.2-10.6]	12.4	0.14	*

Примечание. N – объем анализируемой выборки хозяев; ЭИ – экстенсивность инвазии, ИО – индекс обилия, I – доверительный интервал 95 %; Дис/ИО – отношение дисперсии и индекса обилия; k – константа НБ распределения; p – уровень значимости НБ распределения (ns – не согласуется с НБР ($p < 0.05$); * – $0.05 \leq p < 0.25$; ** – $0.25 \leq p < 0.75$).

Note: N – host sample size; ЭИ – prevalence, ИО – abundance, I – 95 % confidence interval; Дис/ИО – Variance/Abundance ratio; p – NB distribution significance level (ns – is inconsistent with NBD ($p < 0.05$); * – $0.05 \leq p < 0.25$; ** – $0.25 \leq p < 0.75$); k – NB distribution constant.

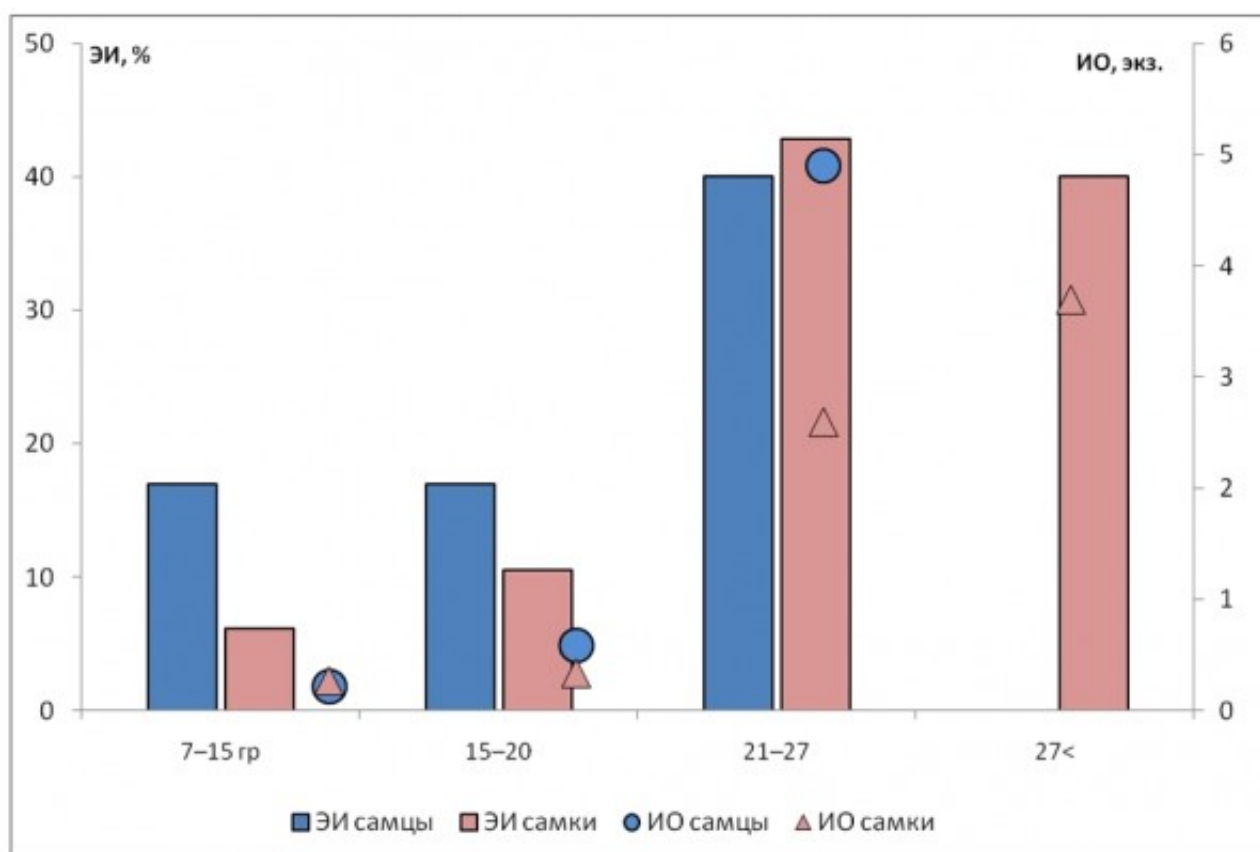


Рис. 2. Зараженность *C. hepaticum* самцов и самок рыжей полевки разных весовых групп
Fig. 2. Prevalence and abundance of *C. hepaticum* in male and female bank voles of different weight

Распределение *Calodium hepaticum* по островам

Из 19 мест (18 островов и материк), где проводились отловы мелких млекопитающих, *C. hepaticum* была отмечена в 12 (табл. 3). Наиболее высокие значения экстенсивности инвазии и индекса обилия из островов, где выборка животных была более 15 особей, наблюдались на о. Грибной (ЭИ = 57 %; ИО =

2.7) и о. Мяль (44 %; ИО = 5.8). Только в двух случаях распределение паразитов согласовывалось с моделью негативного бинома.

Таблица 3. Встречаемость *C. hepaticum* на разных островах
Table 3. Prevalence and abundance of *C. hepaticum* in small rodent populations from 18 islands and the mainland (№ 19)

№	Название острова	S, га	Вскрыто грызунов n	<i>C. hepaticum</i>			
				ЭИ, %	ИО	k	p
1	Грибной	2	21	57	2.7	0.46	**
2	Сато	2.4	4	50	0.8	-	-
3	Яблонь	3.9	9	0	0	-	-
4	Куйвохда	15	99	5	0.1	-	-
5	Ламбинский	15	9	0	0	-	-
6	Лесной	15	14	0	0	-	-
7	Мяль	31	18	44	5.8	-	ns
8	Карельский	32	24	12	0.1	-	ns
9	Людской	40	2	0	0	-	-
10	Долгий	43	11	64	4.9	-	-
11	Колгов	49	6	0	0	-	-
12	М. Леликовский	57	48	17	1.0	0.07	***
13	Букольников	65	10	30	0.3	-	-
14	С. Олений	74	7	14	0.3	-	-
15	Ерницкий	102	10	0	0	-	-
16	Волков	198	1	100	5.0	-	-
17	Кизи	203	6	67	4.7	-	-
18	Б. Леликовский	1800	21	0	0	-	-
19	Подъельники	>	22	5	0.7	-	-

Примечание. № – соответствует обозначению на рис. 1; S – площадь острова (га); ЭИ, % – экстенсивность инвазии; ИО – индекс обилия; k – константа НБ распределения; p – уровень значимости НБ распределения (- – недостаточно данных для расчетов; ns – не согласуется с НБ распределением ($p < 0.05$); ** – $0.25 \leq p < 0.75$; *** – $p \geq 0.75$).

Note: № of notation corresponds to Fig. 1; S – area of the island (ha); n – host sample size; ЭИ, % – prevalence, ИО – abundance, k – NB distribution constant; p – significance level of NB distribution (- – not enough data for calculations; ns – not consistent with the negative binomial distribution ($p < 0.05$); ** – $0.25 \leq p < 0.75$; *** – $p \geq 0.75$).

Значимые положительные коэффициенты корреляции (Спирмена и Пирсона) между показателями численности нематод и выбранными характеристиками островов (из табл. 1) получены для пар «Экстенсивность инвазии – изолированность» (минимальное расстояние до материка) и «наличие нематод – количество обнаруженных видов гельминтов» (табл. 4).

Многофакторный регрессионный анализ (множественная регрессия) зависимости численности нематод (зависимыми переменными брались присутствие нематод, экстенсивность инвазии или индекс обилия) от характеристик острова не выявил значимых регрессионных связей (коэффициент детерминации регрессионного уравнения $R^2 < 0.3$, а коэффициенты регрессии факторов не значимы ($p \gg 0.05$)).

По результатам однофакторного дисперсионного анализа (табл. 5) определенное влияние на экстенсивность инвазии и индекс обилия нематод оказывает площадь острова ($\lg S$). Действие остальных характеристик на численность нематод не выявлено ($p \geq 0.05$).

Таблица 4. Значения коэффициентов корреляции Пирсона (верху справа) и Спирмена (внизу слева)

Table 4. Pearson correlation coefficients (top right) and Spearman (bottom left)

	Ch	Pr	Ab	Ig S	Isol	N Mgl	числ. Mgl	числ. мм	W	Ct	Sp
Ch		0.62*	0.45	0.01	0.29	0.24	0.24	0.20	-0.11	0.34	0.51*
Pr	0.89*		0.85*	-0.06	0.49*	-0.21	-0.19	-0.28	0.24	0.19	-0.06
Ab	0.86*	0.96*		0.03	0.22	-0.15	-0.16	-0.22	0.24	0.15	-0.12
Ig S	0.08	0.06	0.10		-0.56*	-0.07	-0.17	-0.09	-0.14	0.05	0.17
Isol	0.34	0.48*	0.40	-0.52*		-0.14	-0.07	-0.26	0.44	0.31	0.08
N Mgl	0.22	-0.07	0.02	-0.04	-0.12		0.96*	0.91*	-0.39	0.05	0.58*
числ. Mgl	0.21	-0.07	-0.02	-0.29	-0.03	0.84*		0.95*	-0.38	0.11	0.60*
числ. мм	0.13	-0.19	-0.16	-0.18	-0.38	0.67*	0.80*		-0.52*	0.04	0.54*
W	-0.09	0.14	0.16	-0.05	0.47*	-0.36	-0.30	-0.65*		-0.02	-0.30
Ct	0.33	0.26	0.38	0.00	0.20	0.40	0.21	0.13	0.05		0.60*
Sp	0.57*	0.24	0.27	0.10	0.18	0.56*	0.53*	0.42	-0.19	0.54*	

Примечание. * – значимые корреляции ($p < 0.05$); Ch – наличие *C. hepaticum* на острове, Pr – экстенсивность инвазии *C. hepaticum*, Ab – индекс обилия *C. hepaticum*. Остальные обозначение – как в табл. 1.

Note: * – significant correlations ($p < 0.05$); Ch – presence of *C. hepaticum* on the island, Pr – prevalence of *C. hepaticum*, Ab – abundance of *C. hepaticum*. The rest of the notations as in Table 1.

Таблица 5. Результаты однофакторного дисперсионного анализа

Table 5. Results of single-factor analysis of variance

	SS	df	MS	F	P-значение
ЭИ - IgS					
Между группами	20807.1	16	1300.45	156	0.0064
Внутри групп	16.7	2	8.3		
Итого	20823.8	18			
ИО - IgS					
Между группами	163.08	16	10.2	3058	0.0003
Внутри групп	0.006	2	0.003		
Итого	163.086	18			

Обсуждение

Основной результат работы – обнаружение высокой численности *C. hepaticum* (максимальные значения для Европейского Севера) и широкого распространения этого вида в островных популяциях мышевидных грызунов.

На исследованной территории первостепенным хозяином нематод служит массовый вид мелких млекопитающих рыжая полевка. По величине экстенсивности инвазии, составившей около 17 %, *C. hepaticum* является самым многочисленным в компонентном гельминтогостальном сообществе *Myodes glareolus* в Кижском шхерном районе (Бугмырин и др., 2015). Именно полигостальность этих нематод (отсутствие узкой хозяйинной специфичности) при наличии благоприятных абиотических условий позволяет паразиту постоянно поддерживать свою высокую численность за счет самого многочисленного хозяина в конкретном регионе и временном периоде (Ромашова, 2003; Чечулин и др., 2011).

Агрегированный тип распределения *C. hepaticum* в популяциях рыжей и темной полевков и согласование с моделью негативного биномиального – типично для большинства паразитов и свидетельствует о стабильности паразито-хозяйинных отношений (Павлов, Иешко, 1986; Иешко и др.,

2009). В этом случае большая часть животных имеют небольшое число паразитов, а единичные особи имеют высокую зараженность. Ведущими механизмами, формирующими агрегированное распределение, можно назвать гетерогенность хозяев по восприимчивости к заражению и мозаичность нахождения инвазий во внешней среде.

Отчасти одним из таких фактор может быть возраст животного. В нашем исследовании показано значительное увеличение зараженности с возрастом рыжей полевки, когда наибольшую паразитарную нагрузку несут половозрелые самцы и самки, а встречаемость нематод у молодых животных носит случайный характер. Мы не располагаем данными, чтобы разбить группу половозрелых животных на зимовавших и прибылых и сравнить их зараженность. По аналогии с имеющимися сведениями по Карелии (Ивантер, 1975) можно утверждать, что значительное большинство половозрелых полевок в наших сборах – это животные первого помета текущего года, родившиеся в конце весны – начале лета. По-видимому, в этот период преимущественно происходит заражение *C. hepaticum* и основные предпосылки для этого – бедная кормовая база, преобладание животного корма (дождевые черви, жесткокрылые), каннибализм (массовая гибель в зимний период). Отсутствие связи экстенсивности и интенсивности инвазии нематод с полом животного позволяет говорить, что имеющиеся различия самцов и самок рыжей полевки (в двигательной активности, иммунореактивности, поведении и др.) не становятся решающими факторами, влияющими на зараженность *C. hepaticum*. Положительные возрастные тренды интенсивности инвазии *C. hepaticum* и отсутствие связи с полом животного ранее были показаны для разных видов хозяев (Herman, 1981; Childs et al., 1988; Ромашова, 2003; Чечулин и др., 2011).

Наблюдаемая картина – распространение *C. hepaticum* в островных биоценозах, вроде бы, логичная и предсказуемая. Перед нами типичные изолированные популяции животных, что предполагает преимущественное заражение паразитами с простым циклом развития. Однако возникает вопрос – почему именно этот вид получил такие преференции, а не другие более многочисленные в Карелии типичные паразиты рыжей полевки (например, нематоды сем. Heligmosomidae)?

Сходная ситуация – высокая численность *C. hepaticum* – была отмечена на оз. Мичиган, где на отдельных островах зараженность грызунов достигала 100 %, в то время как на материке встречаемость нематоды была невысокой (Herman, 1981). В качестве ведущего фактора называется возросший уровень каннибализма в изолированных популяциях оленьего хомячка *Peromyscus maniculatus*, приводящий к поддержанию высоких значений инвазий (Herman, 1981). О высоком адаптивном потенциале *C. hepaticum* к длительному существованию в изолированных популяциях свидетельствуют и данные о зараженности животных в зоопарках (Redrobe et al., 2005) и городах (Childs et al., 1988). Во втором случае было показано, что крысы, отловленные в жилых помещениях, имели более высокий уровень экстенсивности и интенсивности инвазии по сравнению с крысами из парков и скверов.

Важную роль в рассейвании яиц *C. hepaticum* и агрегации инвазионного начала во внешней среде играют хищники. В некоторых случаях именно с ними связывают широкое распространение *C. hepaticum* в природных популяциях мелких грызунов (Spratt, Singleton, 2001). Специальные исследования по изучению численности хищных млекопитающих в районе Кижского архипелага не проводились, вместе с тем одним из показателей их присутствия на острове можно считать встречаемость у грызунов личинок цестод сем. Taeniidae. По результатам корреляционного и дисперсионного анализов связь между зараженностью полевок личинками цестод и нематодами не выявлена.

Одним из ключевых факторов непрерывной циркуляции паразитов является численность хозяина. Возможно, высокая (по сравнению с материком) плотность популяции грызунов, периодически отмечаемая на небольших островах Кижского архипелага (Коросов, 2005), создает благоприятные условия для поддержания локальной численности *C. hepaticum* и распространения нематод на соседние биотопы (пассивный перенос яиц с водой между островами).

Вместе с тем решающим фактором существования этого вида в условиях Карелии, по-видимому, выступает абиотический. Гигротермический режим, необходимый для сохранения яиц, складывается только в хорошо увлажненных прибрежных биотопах. Выраженный гигрофильный преферендум биотопического распределения *C. hepaticum* отмечался и в других географических частях ареала (Canning et al., 1973; Singleton et al., 1991; Resendes et al., 2009; Чечулин и др., 2011). По нашим данным, косвенно это может подтверждаться результатами проведенного дисперсионного анализа, выявившими зависимость численности нематод от площади острова, а отсутствие значимых регрессионных связей рассмотренных характеристик островов и численности нематод может быть следствием равновероятной возможности существования *C. hepaticum* на любом из них.

Заключение

Ключевыми факторами в поддержании высокой численности *C. hepaticum* в островных экосистемах севера могут быть:

- 1) благоприятный гидротермический режим почвы береговой (прибрежной) зоны;
- 2) возможность пассивного переноса между островами;
- 3) возможность длительного существования вне организма хозяина (яйцо во внешней среде может сохранять инвазивность до трех лет);
- 4) каннибализм как основной путь циркуляции инвазии в изолированных популяциях.

Библиография

Аниканова В. С., Бугмырин С. В., Иешко Е. П. Методы сбора и изучения гельминтов мелких млекопитающих: Учебное пособие [Methods of collection and study of helminthes in small mammals]. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. 145 с.

Бугмырин С. В., Коросов А. В., Беспятова Л. А., Иешко Е. П. Гельминтофауна рыжей полевки *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) Кижского архипелага [Helminth fauna of the bank vole *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) in the Kizhi Archipelago] // Паразитология. 2015. Т. 49. № 1. С. 61–71.

Ивантер Э. В. Популяционная экология мелких млекопитающих таежного Северо-Запада СССР [Population ecology of small mammals in the North-Western taiga of the USSR]. Л.: Наука, 1975. 240 с.

Иешко Е. П., Бугмырин С. В., Аниканова В. С., Павлов Ю. Л. Особенности динамики и распределения численности паразитов мелких млекопитающих [Patterns in the dynamics and distribution of parasite abundance in small mammals] // Труды Зоологического института РАН. 2009. Т. 313. № 3. С. 319–328.

Коросов А. В. Организация летней практики по зоологии позвоночных животных [Organization of field practice in zoology of vertebrates]: Учебное пособие. Петрозаводск, 1994. 67 с.

Коросов А. В. Островное население мелких млекопитающих [Island populations of small mammals] // 10 лет экологическому мониторингу музея-заповедника «Кижы». Итоги, проблемы, перспективы (материалы научно-практического семинара). Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2005. С. 141–147.

Коросов А. В., Горбач В. В. Компьютерная обработка биологических данных [Computer processing of biological data]: Методическое пособие. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2010. 84 с.

Мозговой А. А., Семенова М. К., Мищенко Р. И., Цыбатова С. В. К гельминтофауне грызунов и зайцев Карелии [On the helminth fauna of rodents and hares in Karelia] // Труды ГЕЛАН АН СССР. 1966. Т. 17. С. 95–103.

Павлов Ю. Л., Иешко Е. П. Модель распределения численности паразитов [Model of parasite abundance distribution] // Доклады академии наук СССР. 1986. Т. 289. С. 746–748.

Ромашов Б. В. Особенности жизненного цикла *Hepaticola hepatica* (Nematoda, Capillariidae) [The life cycle of *Hepaticola hepatica* (Nematoda, Capillariidae)] // Паразитологические исследования в заповедниках: Сб. тр. М.: ЦНИЛ Главохоты, 1983. С. 49–58.

Ромашова Н. Б. Экология и биоразнообразие гельминтов мышевидных грызунов в условиях островных лесов Центрального Черноземья [Ecology and biodiversity of rodent helminths in fragmented forests of Central Chernozem]: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Воронеж, 2003. 23 с.

Рыжиков К. М., Гвоздев Е. В., Токобаев М. М., Шалдыбин Л. С., Мацаберидзе Г. В., Меркушева И. В., Надточий Е. В., Хохлова И. Г., Шарпило Л. Д. Определитель гельминтов грызунов фауны СССР. Нематоды и акантоцефалы [Key of helminths of rodents in the USSR. Nematodes and Acanthocephalans]. М.: Наука, 1979. 272 с.

Чечулин А. И., Карпенко С. В., Панов В. В. Экологические особенности заражения нематодой *Hepaticola hepatica* (Bancroft, 1893), Hall, 1916 (Nematoda, Capillariidae) грызунов юга Западной Сибири [Ecology of *Hepaticola hepatica* infection in rodents in southern West Siberia] // Сибирский экологический журнал. 2011. Т. 18. № 4. С. 563–569.

Canning E. U., Cox F. E. G., Croll N. A., Lyons K. M. The natural history of Slapton Ley Nature Reserve: VI studies on the parasites // *Field Studies*. 1973. Vol. 3. № 5. P. 681–718.

Childs J. E., Glass G. E., Korch G. W. The comparative epizootiology of *Capillaria hepatica* (Nematoda) in urban rodents from different habitats of Baltimore, Maryland // *Canadian Journal of Zoology*. 1988. Vol. 66. № 12. P. 2769–2775.

Fuehrer H.-P. An overview of the host spectrum and distribution of *Calodium hepaticum* (syn. *Capillaria hepatica*): part 1 – Muroidea // *Parasitology Research*. 2014. Vol. 113. № 2. P. 619–640.

Herman T. B. *Capillaria hepatica* (Nematoda) in insular population of the deer mouse *Peromyscus maniculatus*: cannibalism or competition for carcasses? // *Canadian Journal of Zoology*. 1981. Vol. 59. № 5. P. 776–784.

Redrobe S. P., Patterson-Kane J. C. *Calodium hepaticum* (syn. *Capillaria hepatica*) in Captive Rodents in a Zoological Garden // *Journal of Comparative Pathology*. 2005. Vol. 133. № 1. P. 73–76

Resendes A. R., Amaral A. F. S., Rodrigues A., Almeria S. Prevalence of *Calodium hepaticum* (Syn. *Capillaria hepatica*) in house mice (*Mus musculus*) in the Azores archipelago // *Veterinary Parasitology*. 2009. Vol. 160. № 3–4. P. 340–343.

Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // *Journal of Parasitology*. 2000. Vol. 86. P. 228–232.

Singleton G. R., Spratt D. M., Barker S. C., Hodgson P. F. The geographic distribution and host range of *Capillaria hepatica* (Bancroft) (Nematoda) in Australia // *International Journal for Parasitology*. 1991. Vol. 21. № 8. P. 945–957.

Spratt D. M., Singleton G. R. Hepatic Capillariasis / Samuel W. M., Pybus M. J., Kocan A. A. (Eds.). *Parasitic Diseases of Wild Mammals*. Iowa State University Press, Ames, IA, 2001. P. 365–379.

Благодарности

Автор выражает благодарность профессору ПетрГУ А. В. Коросову за организацию экспедиций и всестороннее участие в проведении многолетних исследований; с. н. с. ИБ КарНЦ РАН Л. А. Беспятовой и студентам эколого-биологического факультета ПетрГУ Ю. М. Коросовой, С. А. Коросову, Т. Э. Гриценко, В. В. Амозовой за помощь при сборе полевого материала; заведующему лабораторией паразитологии животных и растений ИБ КарНЦ РАН Е. П. Иешко за общее руководство работой.

Финансовое обеспечение исследований в разные годы осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания (№ темы 51.4, № г. р. 01201358738); грантов РФФИ (№ 05-04-97506-р_север_а) и Министерства образования и науки России (соглашение № 8101).

Calodium (Capillaria) hepaticum (Nematoda, Capillariidae) in insular small rodent populations

BUGMYRIN
Sergey

IB KarRC RAS, sbugmyr@mail.ru

Keywords:

Calodium hepaticum (Hepaticola hepatica)
nematodes
bank vole
insular

Summary:

The data on the distribution of the nematode *Calodium hepaticum* (Bancroft 1893) Moravec 1982 (syn.: *Capillaria hepatica*, *Hepaticola hepatica*) on the islands of Kizhi Archipelago are reported (N 62°00'; E 35°12'). Samples were collected on 18 islands and the mainland part of the Kizhi skerries region in the period from August 2005 till 2014. The method of partial helminthological dissection was applied to 346 specimens of rodents belonging to two species – the bank vole *Myodes glareolus* Schreber 1780 (301 spm.) and the field vole *Microtus agrestis* Linnaeus 1761 (45 spm.). The prevalence and the abundance index of nematode were 16.6% and 1.1 in *M. glareolus* and 11.1%; 0.3 in *M. agrestis*, respectively. The highest prevalence and abundance of *C. hepaticum* were detected in mature voles. No sex-related differences were found. *C. hepaticum* was present in 12 of 19 sampling sites. On the islands where the sample number (host individuals) was over 15, the highest prevalence and abundance values were 57% and 5.8 spm., respectively. Significant positive coefficients of correlation (Spearman's and Pearson's ones) between nematode numbers and characteristics of the island were found in the pair «Prevalence – degree of isolation» (0.48 and 0.49). Single-factor analysis of variance showed that the size of the island had some effect on the nematode invasion prevalence and abundance. However, no significant regression relationship between the prevalence and abundance of nematodes and characteristics of an island was revealed by multivariate regression analysis (multiple regression): the coefficient of determination of the regression equation $R^2 < 0.3$, and the regression coefficients were insignificant. The reasons for high abundance of *C. hepaticum* in northern insular ecosystems are discussed. Possible key factors for the stable vitality of the parasite populations are: 1) favourable hydrothermal conditions of the soil in the shore (littoral) zone; 2) the possibility of passive transfer between islands; 3) the ability to survive outside the host for a long time (an egg can remain invasive in the external environment for up to three years); and 4) cannibalism as the main pathway of vermination circulation in isolated populations of small mammals.

References

- Anikanova V. S. Bugmyrin S. V. Ieshko E. P. Methods of collection and study of helminthes in small mammals. Petrozavodsk: KarNC RAN, 2007. 145 p.
- Bugmyrin S. V. Korosov A. V. Bespyatova L. A. Ieshko E. P. Helminth fauna of the bank vole *Myodes glareolus* (Schreber, 1780) in the Kizhi Archipelago, *Parazitologiya*. 2015. T. 49. No. 1. C. 61–71.
- Ivanter E. V. Population ecology of small mammals in the North-Western taiga of the USSR. L.: Nauka, 1975. 240 p.
- Ieshko E. P. Bugmyrin S. V. Anikanova V. S. Pavlov Yu. L. Patterns in the dynamics and distribution of parasite abundance in small mammals, *Trudy Zoologicheskogo instituta RAN*. 2009. T. 313. No. 3. C. 319–328.

Bugmyrin S. *Calodium* (*Capillaria*) *hepaticum* (Nematoda, Capillariidae) in insular small rodent populations // *Principy èkologii*. 2014. Vol. 3. № 4. P. 18–30.

Korosov A. V. Organization of field practice in zoology of vertebrates: Uchebnoe posobie. Petrozavodsk, 1994. 67 p.

Korosov A. V. Island populations of small mammals, 10 let ekologicheskomu monitoringu muzeya-zapovednika «Kizhi». Itogi, problemy, perspektivy (materialy nauchno-prakticheskogo seminara). Petrozavodsk: Karel'skiy nauchnyy centr RAN, 2005. C. 141–147.

Korosov A. V. Gorbach V. V. Computer processing of biological data: Metodicheskoe posobie. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2010. 84 p.

Mozgovoy A. A. Semenova M. K. Mischenko R. I. Cybatova S. V. On the helminth fauna of rodents and hares in Karelia, Trudy GELAN AN SSSR. 1966. T. 17. P. 95–103.

Pavlov Yu. L. Ieshko E. P. Model of parasite abundance distribution, Doklady akademii nauk SSSR. 1986. T. 289. P. 746–748.

Romashov B. V. The life cycle partf *Hepaticola hepatica* (Nematoda, Capillariidae), Parazitologicheskie issledovaniya v zapovednikah: Sb. tr. M.: CNIL Glavohoty, 1983. P. 49–58.

Romashova N. B. Ecology and biodiversity of rodent helminths in fragmented forests of Central Chernozem: Avtoref. disp. ... kand. biol. nauk. Voronezh, 2003. 23 p.

Ryzhikov K. M. Gvozdev E. V. Tokobaev M. M. Shaldybin L. S. Macaberidze G. V. Merkusheva I. V. Nadtochiy E. V. Hohlova I. G. Sharpilo L. D. SR. Key of helminths of rodents in the USSR. Nematodes and Acanthocephalans. M.: Nauka, 1979. 272 p.

Chechulin A. I. Karpenko S. V. Panov V. V. Ecology of *Hepaticola hepatica* infection in rodents in southern West Siberia, Sibirskiy ekologicheskiy zhurnal. 2011. T. 18. No. 4. P. 563–569.

Canning E. U., Cox F. E. G., Croll N. A., Lyons K. M. The natural history of Slapton Ley Nature Reserve: VI studies on the parasites, Field Studies. 1973. Vol. 3. No. 5. P. 681–718.

Childs J. E., Glass G. E., Korch G. W. The comparative epizootiology of *Capillaria hepatica* (Nematoda) in urban rodents from different habitats of Baltimore, Maryland, Canadian Journal of Zoology. 1988. Vol. 66. No. 12. P. 2769–2775.

Fuehrer H, P. An overview of the host spectrum and distribution of *Calodium hepaticum* (syn. *Capillaria hepatica*): part 1 – Muroidea, Parasitology Research. 2014. Vol. 113. No. 2. P. 619–640.

Herman T. B. *Capillaria hepatica* (Nematoda) in insular population of the deer mouse *Peromyscus maniculatus*: cannibalism or competition for carcasses?, Canadian Journal of Zoology. 1981. Vol. 59. No. 5. P. 776–784.

Redrobe S. P., Patterson-Kane J. C. *Calodium hepaticum* (syn. *Capillaria hepatica*) in Captive Rodents in a Zoological Garden, Journal of Comparative Pathology. 2005. Vol. 133. No. 1. P. 73–76

Resendes A. R., Amaral A. F. S., Rodrigues A., Almeria S. Prevalence of *Calodium hepaticum* (Syn. *Capillaria hepatica*) in house mice (*Mus musculus*) in the Azores archipelago, Veterinary Parasitology. 2009. Vol. 160. No. 3–4. P. 340–343.

Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts, Journal of Parasitology. 2000. Vol. 86. P. 228–232.

Singleton G. R., Spratt D. M., Barker S. C. Hodgson P. F. The geographic distribution and host range of *Capillaria hepatica* (Bancroft) (Nematoda) in Australia, International Journal for Parasitology. 1991. Vol. 21. No. 8. P. 945–957.

Bugmyrin S. *Calodium* (*Capillaria*) *hepaticum* (Nematoda, Capillariidae) in insular small rodent populations // *Principy èkologii*. 2014. Vol. 3. № 4. P. 18–30.

Spratt D. M., Singleton G. R. Hepatic Capillariasis, Samuel W. M., Pybus M. J., Kocan A. A. (Eds.). *Parasitic Diseases of Wild Mammals*. Iowa State University Press, Ames, IA, 2001. P. 365–379.



УДК 591.3

Формирование флуктуирующей асимметрии в процессе индивидуального развития *Betula pendula*

ЗОРИНА

Анастасия

Александровна
Ключевые слова:

флуктуирующая асимметрия
морфогенез
листовая пластинка
онтогенез
береза повислая
модели формирования

Петрозаводский государственный университет,
zor-nastya@yandex.ru

Аннотация:

Формирование величины флуктуирующей асимметрии в течение индивидуального развития особей исследуется на примере листовой пластинки березы повислой (*Betula pendula* Roth) с о. Климецкий (Онежское озеро, Республика Карелия). Установлена достоверная зависимость уровня асимметрии метрических вегетативных признаков от стадии морфогенеза листа – показатели изменяются в течение вегетационного периода года. Возрастное состояние березы повислой оказывает статистически значимое влияние на величину ее флуктуирующей асимметрии. При этом тренды изменчивости уровней асимметрии в течение онто- и морфогенеза особей и их органов достоверно отличаются у разных групп признаков. Пять изученных свойств листовой пластинки были сгруппированы в три характеристики с разной реакцией на их развитие. Модель «компенсаторного роста» соответствует установленным закономерностям в изменчивости показателей асимметрии в процессе индивидуального развития березы повислой.

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. А. Нижегородцев

Получена: 07 января 2015 года

Опубликована: 26 февраля 2015 года

Введение

Показатели флуктуирующей асимметрии широко используются при характеристике состояния природных популяций, их динамики и структуры, как обоснование при установлении популяционных границ, для изучения микроэволюционных преобразований, в качестве индикаторов отклонения условий среды от оптимальных в целях биомониторинга и т. д. (Palmer, Strobeck, 2003; Захаров, 2001; Методические..., 2003; Гелашвили и др., 2004; Зорина, 2010). Несмотря на активное применение метрик асимметрии с целью изучения надорганизменных биосистем, ее величина отражает внутрииндивидуальную изменчивость фенотипа, проявляется на уровне отдельного организма. Она характеризует случайную изменчивость развития особи в пределах ее нормы реакции и используется для оценки «стабильности развития» и «онтогенетического шума» (Mitton, 1993; Leung, Forbes, 1997; Захаров, 2001; Palmer, Strobeck, 2003; Зорина, 2010).

Количество публикаций, в которых обсуждаются вопросы естественной динамики показателей флуктуирующей асимметрии в процессе онтогенеза отдельной особи, явно недостаточно для полноценного изучения фоновой изменчивости ее величины в природных условиях (Developmental..., 2003; Зорина, Коросов, 2009; Зорина, 2010). Асимметрия отдельных признаков или их комплекса оценивается для особи, находящейся на определенной стадии развития, а для ее органов – в

конкретный период морфогенеза. Однако в зависимости от возраста или стадии морфогенеза величина и изменчивость многих признаков может значительно меняться, так же как само качество особи со временем не остается постоянным (Cheverud et al., 1983; Kimball et al., 1997; Leung, Forbes, 1997; Kellner, Alford, 2003).

Без серьезного внимания к проблемам теоретического осмысления явления использование показателей асимметрии может быть биологически бесполезно (Palmer, Strobeck, 2003). Изучение природных закономерностей на онтогенетическом уровне организации жизни необходимо для понимания механизма процессов, протекающих на других уровнях, в том числе на популяционном (Leung, Forbes, 1997; Developmental..., 2003). Сложность реализации наследственной информации при развитии как отдельных признаков, так и всего фенотипа особи определяет проблемы, возникающие при изучении данного вопроса. В настоящее время выделяют по меньшей мере семь моделей формирования флуктуирующей асимметрии (Kellner, Alford, 2003).

Для достижения цели нашего исследования – изучения изменчивости величины флуктуирующей асимметрии в процессе индивидуального развития березы повислой – решались следующие задачи:

1. Оценить изменение показателей асимметрии близкородственных особей березы повислой в зависимости от их возрастного состояния.
2. Изучить динамику величины асимметрии метрических признаков листа в течение его морфогенеза.
3. Установить модель формирования уровня асимметрии в течение индивидуального развития березы повислой.

Материалы

Сбор листьев березы повислой проводился на о. Климецкий (Онежское озеро, Республика Карелия) во второй половине лета 2007 г. На зарастающем сенокосном лугу (более 2 км от береговой линии острова, равнина с ровницами, на лугу участки с разной степенью и возрастом зарастания) были выбраны по 10 деревьев только тех возрастных состояний, которые хорошо отличаются друг от друга по внешним признакам: имматурные (im), виргинильные (vir), генеративные молодые (g1), генеративные средневозрастные (g2), генеративные старые (g3), постгенеративные сенильные (s) (Лантратова, Сони́на, 2005). При формировании выборок стремились учесть однородные условия произрастания деревьев, исключая любые факторы внешней среды, существенно влияющие на асимметрию листьев, кроме их возрастного состояния (Зорина, Коросов, 2009; Зорина, 2010). Другими словами, были сформированы значительные объемы выборок в однородных условиях из берез со сходными морфофизиологическими характеристиками. Близкородственность особей определялась их произрастанием в непосредственной близости друг от друга в одном биотопе, по периферии окруженном ивняком, осинником или сосняком.

С брахибластов каждого отдельного дерева собиралось по 10 листьев равномерно с разных участков кроны. Таким образом, было сформировано шесть выборок разных возрастных состояний березы повислой, каждая объемом в 100 листьев: $n_{im} = n_{vir} = n_{g1} = n_{g2} = n_{g3} = n_s = 100$.

Для решения второй задачи материал собирался с 10 особей березы повислой имматурного возрастного состояния, произрастающих в тех же условиях, которые были описаны выше. На фоне миллиметровой бумаги одни и те же листья (по 10 с каждого дерева), зафиксированные сверху тонким прозрачным пластиковым держателем, фотографировались на протяжении всего вегетационного периода пять раз: 25.05, 25.06, 25.07, 25.08, 25.09.2007 г. Во избежание путаницы экземпляров побеги с исследуемыми листьями метили яркой краской и съемка проводилась всегда в одинаковой последовательности снизу вверх. Было сформировано пять выборок разных стадий морфогенеза листа, каждая объемом в 100 листьев (10 д. × 10 л.): $n_{05} = n_{06} = n_{07} = n_{08} = n_{09} = 100$.

Методы

Листья сканировались с тыльной стороны на фоне миллиметровой бумаги. Геометрическая коррекция (Коросов, Коросов, 2006) искаженных растровых изображений (фотографий) проводилась в среде QGIS.

В работе использовались данные по пяти пластическим (метрическим) свойствам (рис. 1). Промеры признаков электронных изображений левой (L_{ij}) и правой (R_{ij}) половинок листовой пластинки выполнили в реальном масштабе 1:1. Регистрация растров в среде MapInfo проводилась в проекции

Широта/Долгота (для создания прямоугольных шкал) с единицами измерения – градусами в десятичном формате. В определенной последовательности ставились точки начала и конца промеров, вычислялись координаты этих точек (Коросов, Коросов, 2006), значения которых экспортировались в программу *Excel*. Расстояние между точками рассчитывалось как корень квадратный из суммы квадратов разницы координат x и y .

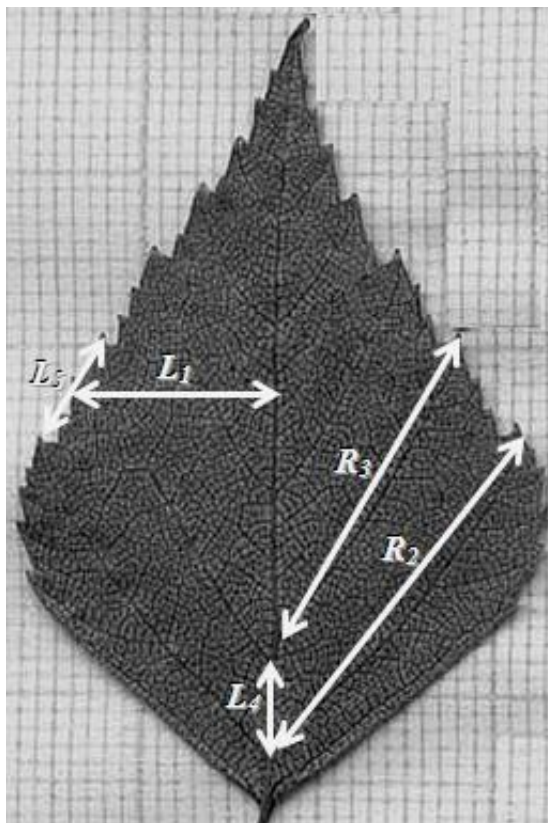


Рис. 1. Схема промеров признаков на левой (L_j) и правой (R_j) сторонах листовой пластинки березы повислой: $j = 1$ – ширина, 2, 3 – длина второй и третьей жилок второго порядка, 4 – расстояние между основаниями жилок второго порядка, 5 – расстояние между концами этих жилок

Fig. 1. Measurement scheme of signs on left (L_j) and right (R_j) sides of a silver birch leaf: $j = 1$ – width, 2, 3 – length of second and third ribs of the the second order, 4 – distance between rib bases of the second order, 5 – distance between rib ends

В результате в среде *Excel* каждая выборка образовала матрицу данных размером $2m \cdot n$ ($i = 1, 2, \dots, n$ – номер листа, $n = 100$; $j = 1, 2, \dots, m$ – номер признака, $m = 5$). Для реализации первой задачи было сформировано 6 выборок, характеризующих разные возрастные состояния березы повислой; для второй – 5 выборок разных этапов морфогенеза листовой пластинки данного вида.

Из всего многообразия показателей (fa_{ij} , fa_j) и индексов асимметрии (fa_i , FA) использовали простое отличие между сторонами и оценку на основе нормированного отклонения (табл. 1). Механизм расчета метрик асимметрии подробно описан в более ранних работах и в данной статье не приводится (Зорина, Коросов, 2009; Зорина, 2010, 2012, 2013).

Таблица 1. Формулы расчета показателей и индексов флуктуирующей асимметрии (M_j , S_j – среднее арифметическое и стандартное отклонение j -го билатерального признака)

Table 1. Formulas for the calculation of fluctuating asymmetry indicators and indexes (M_j , S_j – arithmetic mean and standard deviation of the j -th bilateral trait)

№	Показатели асимметрии			
	Одной особи по одному признаку, fa_{ij}	Выборки по одному признаку, fa_j	Одной особи по всем признакам, fa_i	Интегральный индекс, FA
1	$fa_{ij} = (L_{ij} - R_{ij})$	$fa_j = S^2(fa_{ij})$	–	–
2	$fa_{ij} = \frac{(t(L_{ij}) - t(R_{ij}))}{S_j} - M_j$ $t(R_{ij}) = (R_{ij} - M_j) / S_j$	$fa_j = S^2(fa_{ij})$	$fa_i = 1/m \cdot \sum_{j=1 \rightarrow m} (t(L_{ij}) - t(R_{ij}))$	$FA = S^2(fa_i)$

Статистическая обработка была выполнена в программах *Excel* и *StatGraphics* с использованием параметрических или непараметрических критериев в зависимости от соответствия распределения показателя асимметрии нормальному закону.

Результаты

Для всех выборок был доказан флуктуирующий характер асимметрии пластических вегетативных признаков листа. Распределение разности между промерами сторон достоверно от нормального закона не отличается. Значимость асимметрии и эксцесса не выявлена, средние арифметические равны нулю (табл. 2, рис. 2). Для выбранных метрических признаков асимметричная изменчивость не несет генетической компоненты (которая проявляется в виде направленной или антисимметрии), что также подтверждается литературными данными (Зорина, Коросов, 2009; Зорина, 2010).

Таблица 2. Уровень значимости отличия средней (M), асимметрии (A), эксцесса (E) от нуля и отличие распределения показателя $(L_{ij} - R_{ij})$ признаков листа березы повислой от нормального закона

для выборки n_{im} (жирным шрифтом выделены достоверные отличия для $\alpha < 0,05$)

Table 2. Significance Level of the difference between mean (M), asymmetry (A), kurtosis (E) from zero and the difference between the distribution of indicator $(L_{ij} - R_{ij})$ of silver birch leaf signs and normal distribution for n_{im} sampling (in bold are significant differences for $\alpha < 0,05$ are shown in bold)

Нулевая гипотеза	Статистические критерии	Номер признака j				
		1	2	3	4	5
Соответствие нормальному закону	χ^2 Пирсона	0,91	0,12	0,19	0,88	0,09
	W Шапиро - Уилкса	0,11	0,12	0,84	0,88	0,03
	λ Колмогорова - Смирнова	0,80	0,48	0,95	0,97	0,51
$A = 0$	t Стьюдента	0,44	0,06	0,58	0,38	0,12
$E = 0$		0,14	0,01	0,58	0,05	0,81
$M = 0$		0,70	0,60	0,41	0,72	0,90

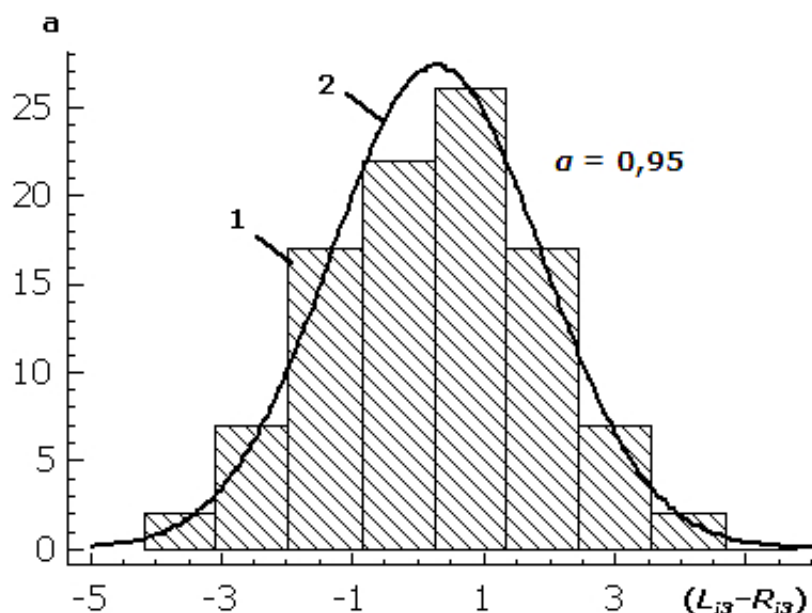


Рис. 2. Эмпирические частоты распределения (1) показателя асимметрии ($L_{13} - R_{13}$) третьего признака листа березы повислой выборки n_{05} и кривая нормального распределения с теми же параметрами (2) (указан уровень значимости соответствия нормальному закону по критерию χ^2 Пирсона)

Fig. 2. The empirical frequency of the distribution (1) of asymmetry index ($L_{13} - R_{13}$) of the third sign of a silver birch leaf in the sample n_{05} and normal distribution curve with the same parameters (2) (the significance level of conformity to the normal distribution according to χ^2 Pearson is noted)

Критерий W Шапиро – Уилкса показал статистически значимые отличия распределения разности сторон признаков от нормального закона в трех случаях (например, в табл. 2 для $j = 5$ уровень значимости $0,03 < 0,05$), однако по остальным критериям достоверных отличий выявлено не было. Это подтверждает избыточную чувствительность данного метода (Palmer, Strobeck, 2003), и актуальность использования нескольких алгоритмов при анализе флуктуирующего характера асимметрии.)

Уровень асимметрии березы повислой разных возрастных состояний

Установлен тренд изменчивости показателей асимметрии по каждому признаку $fa_j(1)$, $fa_j(2)$ и по всем признакам $FA(2)$ в зависимости от стадии возрастного состояния березы (рис. 3, нумерация признаков соответствует рис. 1).

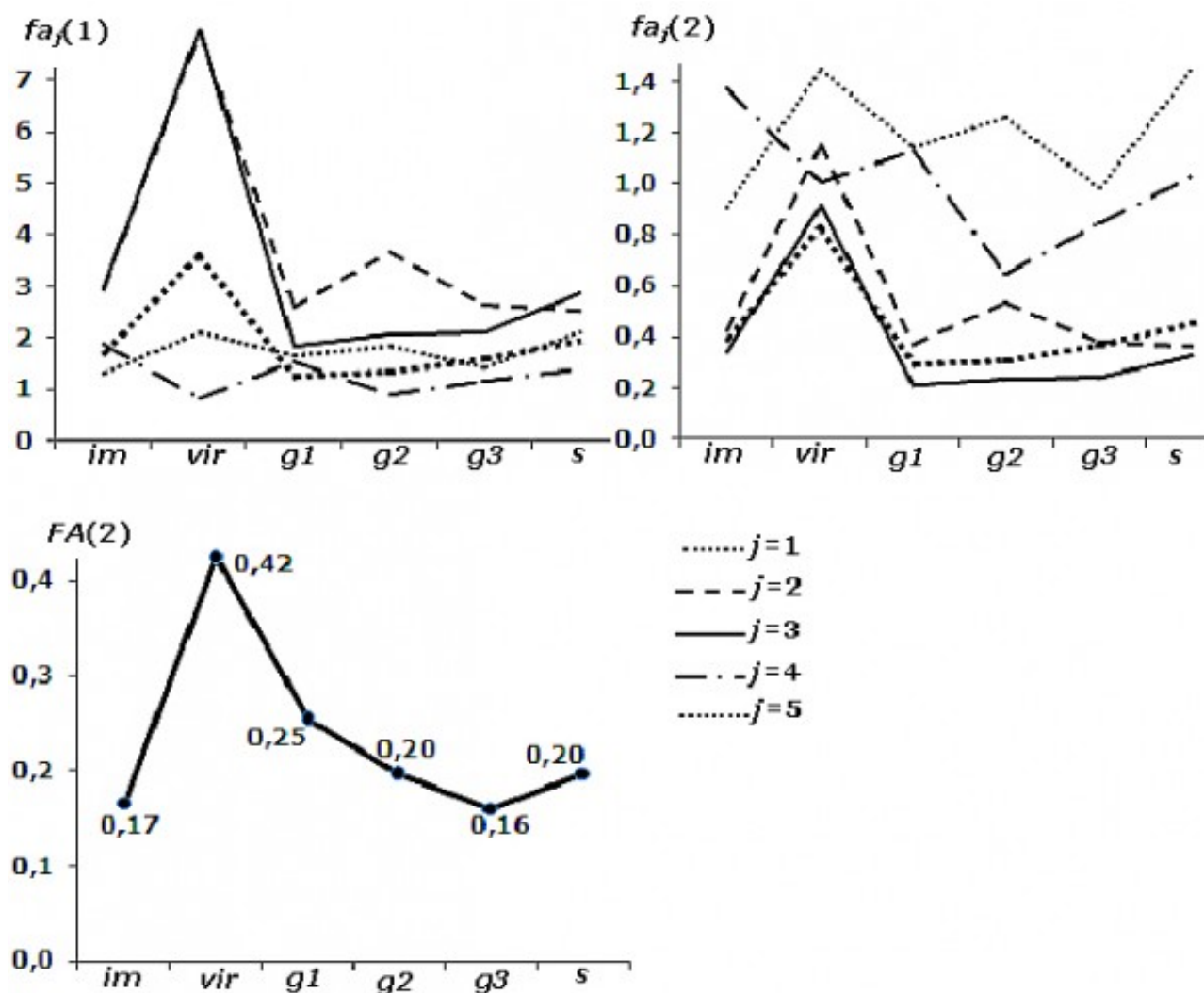


Рис. 3. Изменение показателей асимметрии по каждому признаку fa_j и интегрального индекса FA в зависимости от стадии онтогенеза березы повислой

Fig. 3. Changes in asymmetry indicators for each sign fa_j and for the integral index FA depending on the age-related state of the silver birch

Первый показатель использует именованные величины – разность исходных промеров признаков для оценки асимметрии. Никаких методов унификации показателей асимметрии признаков не проводится, следовательно, объединение $fa_{ij}(1)$ для расчета интегральных индексов – оценки асимметрии для одной особи по комплексу признаков (fa_i) и для выборки особей по всем признакам (FA) – невозможно (см. табл. 1). Оценка асимметрии, использующая нормированное отклонение $t = (x - M) / S$, адекватно оценивает дисперсию разностей исходных промеров между сторонами, подчиняется нормальному закону (анализ соответствия распределения всех выборок показателей $fa_{ij}(2)$ и $fa_i(2)$ проводился с использованием критериев, представленных в табл. 2), снимает проблему «масштабного эффекта» (корреляцию между размером признака и величиной асимметрии) и позволяет объединять оценки асимметрии отдельных признаков (Зорина, Коросов, 2009). Базовый способ унификации статистических данных сохраняет различия в проявлении признака на левой и правой сторонах, а применение постоянных значений M_j и S_j при нормировании промеров позволяет сохранить исходную градацию величины признаков в сравниваемых группах.

В соответствии с первым показателем диапазон изменчивости величины асимметрии наибольший у признаков с максимальными размерами ($j = 2$ и 3 , рис. 3). Нормирование, применяемое во второй оценке, позволило привести признаки к сопоставимому размаху варьирования (см. рис. 3). Тем не менее

результаты, полученные при использовании обоих показателей $fa_{ij}(1)$ и $fa_{ij}(2)$, выявляют отличия в трендах изменчивости уровня асимметрии у четвертого и пятого признаков по сравнению с первыми тремя, что свидетельствует о разной реакции свойств листовой пластинки на изменение стадий онтогенеза деревьев.

В то же время период виргинильного возрастного состояния березы повислой характеризуется максимальным уровнем асимметрии для четырех признаков из пяти. Показатель асимметрии четвертого свойства ($j = 4$) максимален для имматурных деревьев. Минимальное значение отличается для каждого признака (но совпадает по показателям): для $j = 1$ и 3 минимум проявляется у генеративных молодых ($g1$) особей, для $j = 2$ – постгенеративных сенильных, для $j = 4$ – средневозрастных ($g2$), для $j = 5$ – имматурных (im). Тренд изменчивости интегрального индекса ($FA(2)$), рассчитанного по всем пяти показателям асимметрии признаков, отражает тенденцию, характерную для большинства свойств. Максимальное значение $FA(2)$ проявляется у виргинильных (vir) деревьев, минимальное – у генеративных старых ($g3$) особей (см. рис. 3).

Проведена оценка достоверности влияния фактора «возраст» на величину асимметрии путем сравнения нескольких выборок по изменчивости признака с помощью критериев Кокрена, Бартлетта и Левена (табл. 3).

Таблица 3. Уровень значимости отличия выборок шести возрастных состояний березы повислой по изменчивости показателей $fa_{ij}(2)$ и индексов $fa_i(2)$ асимметрии признаков листа
Table 3. Significance level of the difference between six age-related states of the silver birch in accordance with indicators variability $fa_{ij}(2)$ and indexes $fa_i(2)$ of leaf sign asymmetry

Статистический критерий	fa_{i1}	fa_{i2}	fa_{i3}	fa_{i4}	fa_{i5}	fa_i (по всем признакам)
Кокрен С	0,00	0,00	0,00	0,02	0,34	0,00
Бартлетта	0,00	0,00	0,00	0,01	0,09	0,00
Левена	0,00	0,00	0,00	0,06	0,16	0,00

Результаты сравнительного анализа свидетельствуют о том, что изменение возрастного состояния березы повислой оказывает статистически значимое влияние на уровень асимметрии большинства признаков листа (за исключением $j = 5$, табл. 3).

Общие статистические критерии не показывают структуру варьирования, и достоверность отличия всех шести выборок может быть обусловлена изменением величины асимметрии только в период одного возрастного состояния по сравнению с другими стадиями онтогенеза. Анализ трендов изменчивости показателей (см. рис. 3) позволяет предположить, что виргинильная стадия обеспечивает значимое влияние возраста деревьев на уровень асимметрии большинства признаков. Это подтверждается результатами сравнительного анализа (табл. 4), проведенного при исключении выборки n_{vir} . Достоверное воздействие фактора «возраст» на величину асимметрии подтверждается по всем трем критериям только для четвертого признака (см. табл. 4).

Таблица 4. Уровень значимости отличия выборок пяти возрастных состояний (без виргинильного) березы повислой по изменчивости показателей $fa_{ij}(2)$ и индексов $fa_i(2)$ асимметрии признаков листа
Table 4. Significance level of the difference between five age-related states (without virginilnyimi) of the silver birch in accordance with indicators variability $fa_{ij}(2)$ and indexes $fa_i(2)$ of leaf sign asymmetry

Статистический критерий	fa_{i1}	fa_{i2}	fa_{i3}	fa_{i4}	fa_{i5}	fa_i (по всем признакам)
Кокрен С	0,16	0,10	0,16	0,02	0,12	0,06
Бартлетта	0,19	0,30	0,07	0,00	0,14	0,15
Левена	0,06	0,43	0,02	0,03	0,47	0,43

Более информативным оказывается сопоставление изменчивости двух выборок с помощью обычных критериев (табл. 5). Так, результаты попарного сравнения выборок разных этапов онтогенеза деревьев для оценок асимметрии признаков $j = 1, 2$ и 3 показали статистически значимые отличия

между n_{vir} и другими выборками. Дополнительно для показателя асимметрии первого признака достоверные отличия обнаружены между n_{g1} и n_s ; для $j = 3$ - n_{im} и n_{g1} , n_s и n_{g1} ; для $j = 4$ - n_{im} и n_{g2} , n_{im} и n_{g3} , n_{vir} и n_{g2} , n_{g1} и n_{g2} , n_s и n_{g2} ; для $j = 5$ - между n_{im} и n_{vir} , n_{im} и n_s (табл. 5). Интегральный индекс $FA(2)$

объединяет данные, характерные для большинства признаков: величина асимметрии листа деревьев виргинильного (*vir*) возрастного состояния достоверно выше, чем других стадий онтогенеза, а генеративных молодых (*g1*) особей - чем имматурных (*im*) и генеративных старых (*g3*).

Таблица 5. Уровень значимости отличия выборок показателей асимметрии $fa_{ij}(2)$ методом попарного сравнения дисперсий по критерию F Фишера четвертого (верхний правый угол) и пятого (нижний левый угол) признаков листа березы повислой

Table 5. significance level of the difference of samples of asymmetry indicators $fa_{ij}(2)$ by the method of paired comparison of dispersion according to F Fisher criterion of the fourth (the upper right corner) and the fifth (the bottom left corner) signs of a silver birch leaf

Стадии онтогенеза		fa_{i4}					
fa_{i5}	<i>im</i>	<i>im</i>	<i>vir</i>	<i>g1</i>	<i>g2</i>	<i>g3</i>	<i>s</i>
	<i>im</i>	1	0,12	0,33	0,00	0,02	0,15
	<i>vir</i>	0,02	1	0,56	0,03	0,41	0,89
	<i>g1</i>	0,25	0,24	1	0,01	0,16	0,65
	<i>g2</i>	0,10	0,49	0,63	1	0,17	0,02
	<i>g3</i>	0,70	0,053	0,44	0,21	1	0,34
	<i>s</i>	0,02	0,99	0,24	0,49	0,054	1

Анализ тренда изменчивости показателей асимметрии признаков листа и достоверности отличий между выборками разных стадий онтогенеза березы повислой позволяет нам разделить пять исследуемых свойств на три группы: в первую входят $j = 1, 2$ и 3 , во вторую - $j = 4$, в третью - $j = 5$. В данном случае затрагивается проблема выбора модели формирования флуктуирующей асимметрии в процессе развития отдельной особи с учетом неоднородной реакции ее характеристик на изменение возрастного состояния.

Результаты классификации признаков методом кластерного анализа (рис. 4) показывают группу свойств, наиболее близких по степени их реакции на онтогенетическое изменение березы - $j = 1, 3$ и 2 . Обособленное положение занимают четвертый и пятый признаки (см. рис. 4).

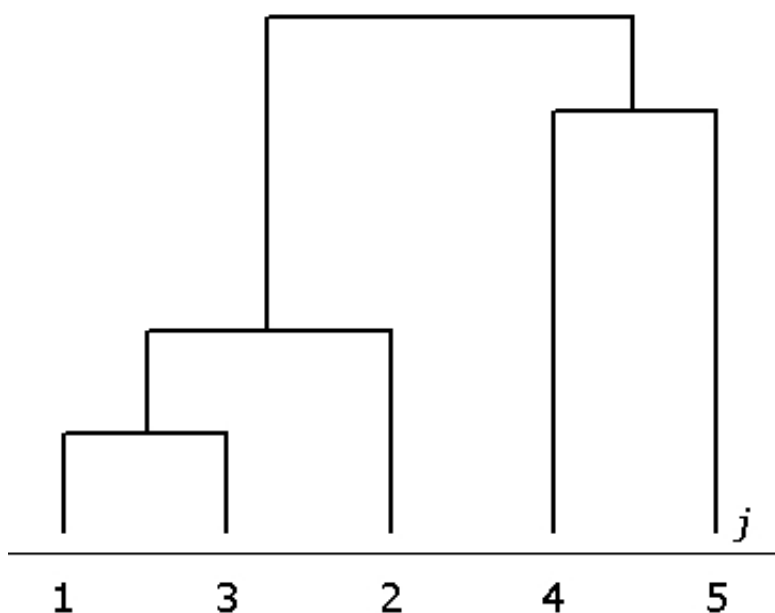


Рис. 4. Дендрограмма сходства признаков по степени влияния на показатель $fa_j(2)$ асимметрии возраста деревьев (метод ближайшего соседа, Евклидова мера расстояния)

Fig. 4. The dendrogram of sign similarities according to the extend of the influence of tree age on $fa_j(2)$ asymmetry indicators (method of the nearest neighbour, Euclidean distance measure)

Анализ изменчивости асимметрии отдельных признаков в зависимости от стадии онтогенеза деревьев и их кластеризация позволяют пересмотреть процедуру расчета интегрального индекса $FA(2)$. Несмотря на то что все изучаемые признаки имеют общие характеристики – пластические (метрические), вегетативные, только одного органа (листовой пластинки) – объединять их в один индекс оказывается нецелесообразным. С одной стороны, разные тренды изменчивости могут гасить друг друга, что приведет к неопределенному результату, с другой – изменчивость FA может определяться влиянием нескольких доминантных признаков, одинаково реагирующих на изменение фактора. В обоих случаях интегральный показатель будет некорректно характеризовать изменение уровня асимметрии в зависимости от стадии возрастного состояния березы и не учтет разнообразие вариантов ее формирования в процессе развития особей.

Проведенный анализ изменчивости асимметрии признаков позволяет нам из пяти исходных свойств листовой пластинки сформировать три оценки с разной реакцией на индивидуальное развитие березы: $fa_4(2)$, $fa_5(2)$ и интегральный показатель $FA_{1,2,3}(2)$, рассчитанный на основе $fa_{11}(2)$, $fa_{12}(2)$, $fa_{13}(2)$ (рис. 5).

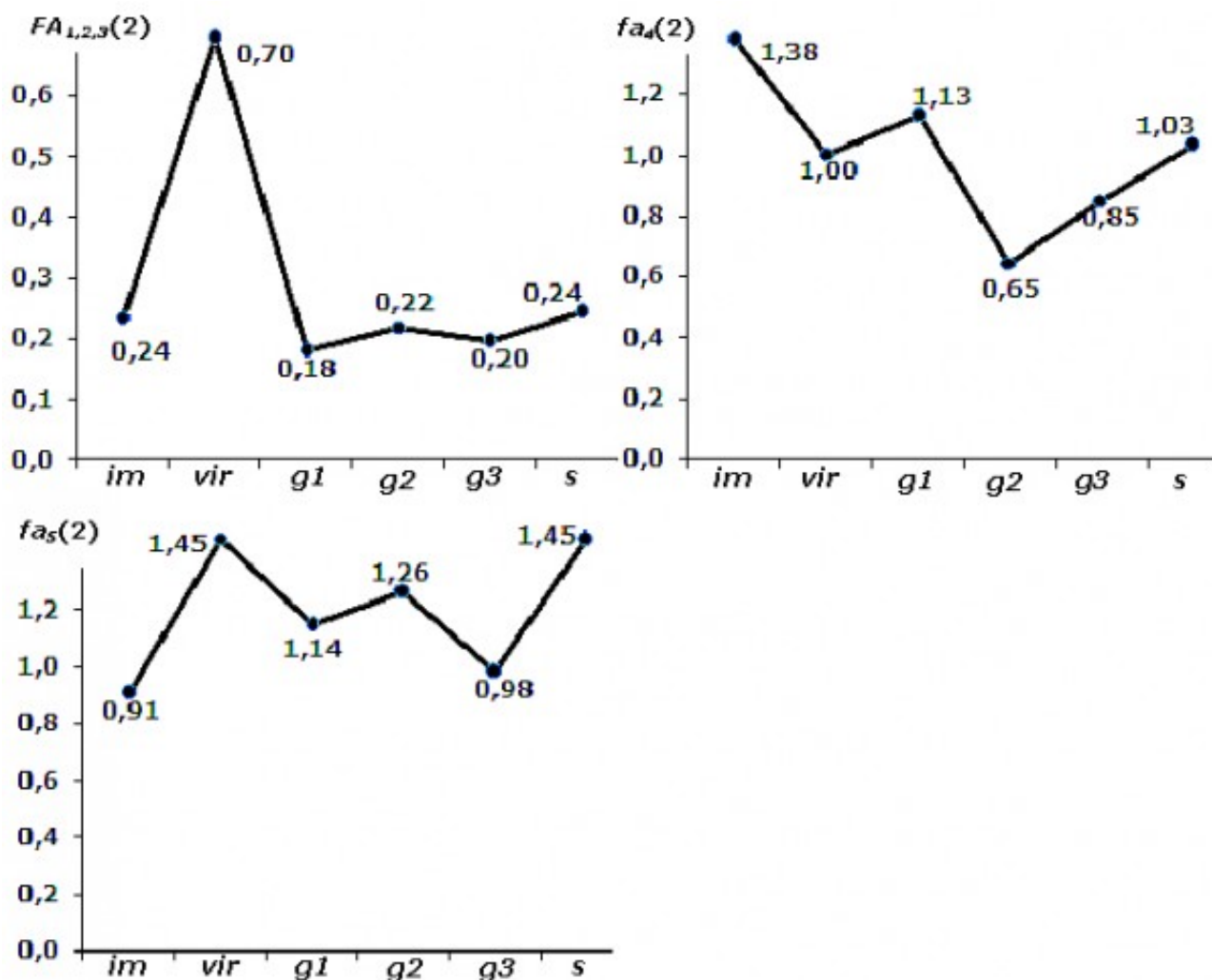


Рис. 5. Изменчивость трех значимых (пояснение в тексте) оценок асимметрии в зависимости от стадии онтогенеза березы повислой

Fig. 5. Variability of three significant (explanation is in the text) estimates of asymmetry depending on the ontogenesis stage of the silver birch

Для пересчитанного интегрального индекса $FA_{1,2,3}(2)$ результаты попарного сравнения выборок разных стадий онтогенеза деревьев показали статистически значимые отличия только между n_{vir} и всеми другими выборками. Достоверные изменения показателей $fa_4(2)$ и $fa_5(2)$ в зависимости от возраста березы повислой представлены в табл. 5.

Изменение величины асимметрии листовой пластинки в течение морфогенеза

Результаты, полученные при изучении изменчивости оценок асимметрии березы повислой в течение одного вегетационного периода, показывают разные тренды ее динамики у исследуемых признаков и статистически значимые отличия между соответствующими выборками разных стадий морфогенеза листа (рис. 6, табл. 6).

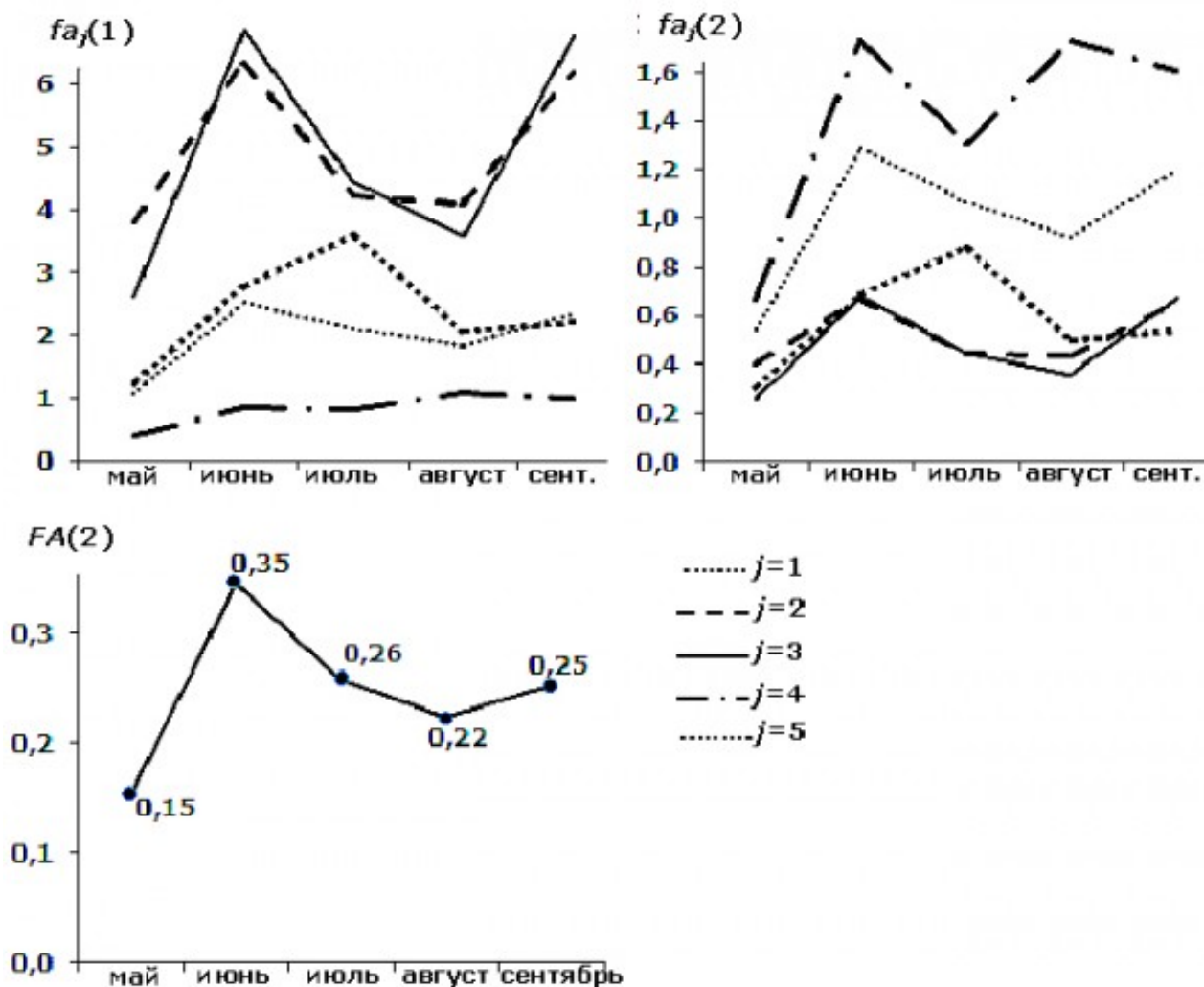


Рис. 6. Изменчивость показателей асимметрии по каждому признаку fa_j и интегрального индекса FA в зависимости от стадии морфогенеза листа (по месяцам вегетационного периода года)

Fig. 6. Variability of asymmetry indicators for each sign fa_j and the integral index FA depending on the morphogenesis stage of a leaf (according to the months of vegetation period)

Таблица 6. Уровень значимости отличия выборок по изменчивости показателей $fa_{ij}(2)$ и индексов $fa_{i(2)}$ асимметрии признаков листа разных стадий морфогенеза у березы повислой (метод попарного сравнения дисперсий по критерию F Фишера)

Table 6. Significance level of the difference of samples in accordance with variability indicators $fa_{ij}(2)$ and $fa_{i(2)}$ indexes of silver birch leaf signs asymmetry at different morphogenesis stages (method of paired comparison of dispersion according to F Fisher criterion)

Сравниваемые выборки	fa_{i1}	fa_{i2}	fa_{i3}	fa_{i4}	fa_{i5}	fa_i (по всем признакам)	fa_i по трем признакам: $j = 1, 2$ и 3
n_{05} и n_{06}	0,00	0,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
n_{05} и n_{07}	0,00	0,63	0,01	0,00	0,00	0,01	0,01
n_{05} и n_{08}	0,01	0,74	0,12	0,00	0,01	0,06	0,30
n_{05} и n_{09}	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,01	0,04
n_{06} и n_{07}	0,22	0,04	0,03	0,17	0,36	0,15	0,45
n_{06} и n_{08}	0,13	0,03	0,00	0,99	0,10	0,03	0,03

n_{06} и n_{09}	0,26	0,90	0,94	0,72	0,73	0,12	0,24
n_{07} и n_{08}	0,01	0,88	0,27	0,17	0,47	0,48	0,15
n_{07} и n_{09}	0,02	0,06	0,04	0,31	0,56	0,91	0,68
n_{08} и n_{09}	0,69	0,04	0,00	0,74	0,19	0,56	0,30

Интегральный индекс $FA(2)$, рассчитанный на основе нормированных показателей асимметрии пяти признаков (см. табл. 1), учитывает тренды изменчивости уровня асимметрии большинства из них. Например, показатели асимметрии листовой пластинки в мае достоверно ниже, чем в другие месяцы вегетационного периода года отдельно по каждому признаку, так же как и по оценке асимметрии с учетом всех признаков (см. табл. 6). Однако статистически значимые отличия между выборками n_{05} и n_{08} при расчете $FA(2)$ не проявляются, т. к. разнонаправленные тренды изменчивости оценок асимметрии для признаков $j = 4$ и $j = 5$ выборки n_{08} гасят друг друга.

Анализ направлений изменчивости показателей асимметрии (см. рис. 6) и результатов попарного сравнения выборок разных стадий морфогенеза (см. табл. 6) показывает, что индекс $FA(2)$ в большей мере учитывает результаты первых трех признаков. Это также подтверждает расчет индексов $fa_{i(1,2,3)}(2)$ и $FA_{1,2,3}(2)$ на основе показателей асимметрии этих свойств ($j = 1, 2$ и 3 , табл. 6) – достоверные отличия между соответствующими выборками по $fa_{i(1,2,3)}(2)$ сохраняются. Тем не менее при использовании общих статистических критериев влияние фактора «стадия морфогенеза листа березы повислой» на величину асимметрии статистически значимо для показателей всех признаков, как по отдельности, так и в совокупности (как минимум по двум критериям из трех, табл. 7).

Таблица 7. Уровень значимости отличия выборок пяти стадий морфогенеза листа по изменчивости показателей $fa_{ij}(2)$ и индексов $FA(2)$ признаков листа березы повислой
Table 7. Significance level of the difference of five leaf morphogenesis stages samples in accordance with indicators variability $fa_{ij}(2)$ and $FA(2)$ indexes of silver birch leaf signs

Статистические критерии	fa_{i1}	fa_{i2}	fa_{i3}	fa_{i4}	fa_{i5}	fa_i (все признаки)	fa_i по трем признакам: $j = 1, 2$ и 3
Кокрен С	0,00	0,08	0,01	0,20	0,08	0,01	0,04
Бартлетта	0,00	0,02	0,00	0,00	0,00	0,00	0,01
Левена	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,03	0,01

Результаты классификации признаков методом кластерного анализа (рис. 7) показывают группу свойств, наиболее близких по степени реакции величины их асимметрии на изменение морфогенетического состояния листа березы повислой – $j = 1, 3$ и 2 . Обособленное положение занимают четвертый и пятый признаки. В целом данные результаты подтверждают полученную ранее дендрограмму сходства признаков по степени влияния на уровень их асимметрии возраста деревьев (см. рис. 4).

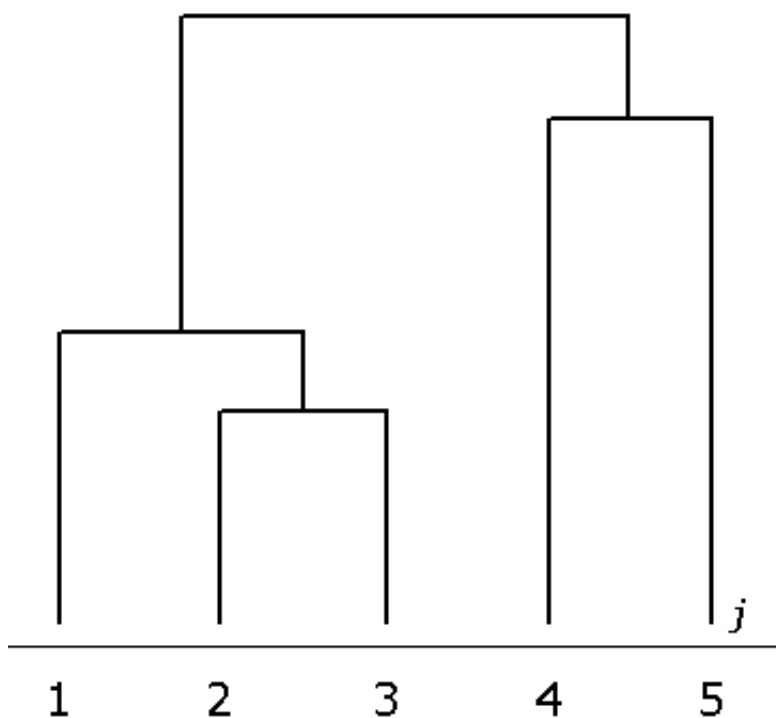


Рис. 7. Дендрограмма сходства признаков по степени влияния на показатель $fa_j(2)$ асимметрии стадии морфогенеза листа деревьев (метод ближайшего соседа, Евклидова мера расстояния)

Fig. 7. The dendrogram of similarity of the signs according to the extend of the influence of leaf morphogenesis stage on $fa_j(2)$ asymmetry indicator (method of the nearest neighbour, Euclidean distance measure)

В обоих случаях – при изучении влияния возраста деревьев и стадии морфогенеза листа на уровень асимметрии – подтверждена целесообразность формирования трех оценок асимметрии из пяти исходных показателей: $fa_4(2)$, $fa_5(2)$ и $FA_{1,2,3}(2)$ (рис. 8). Это важно для дальнейшего теоретического анализа закономерностей динамики асимметрии в процессе индивидуального развития березы повислой.

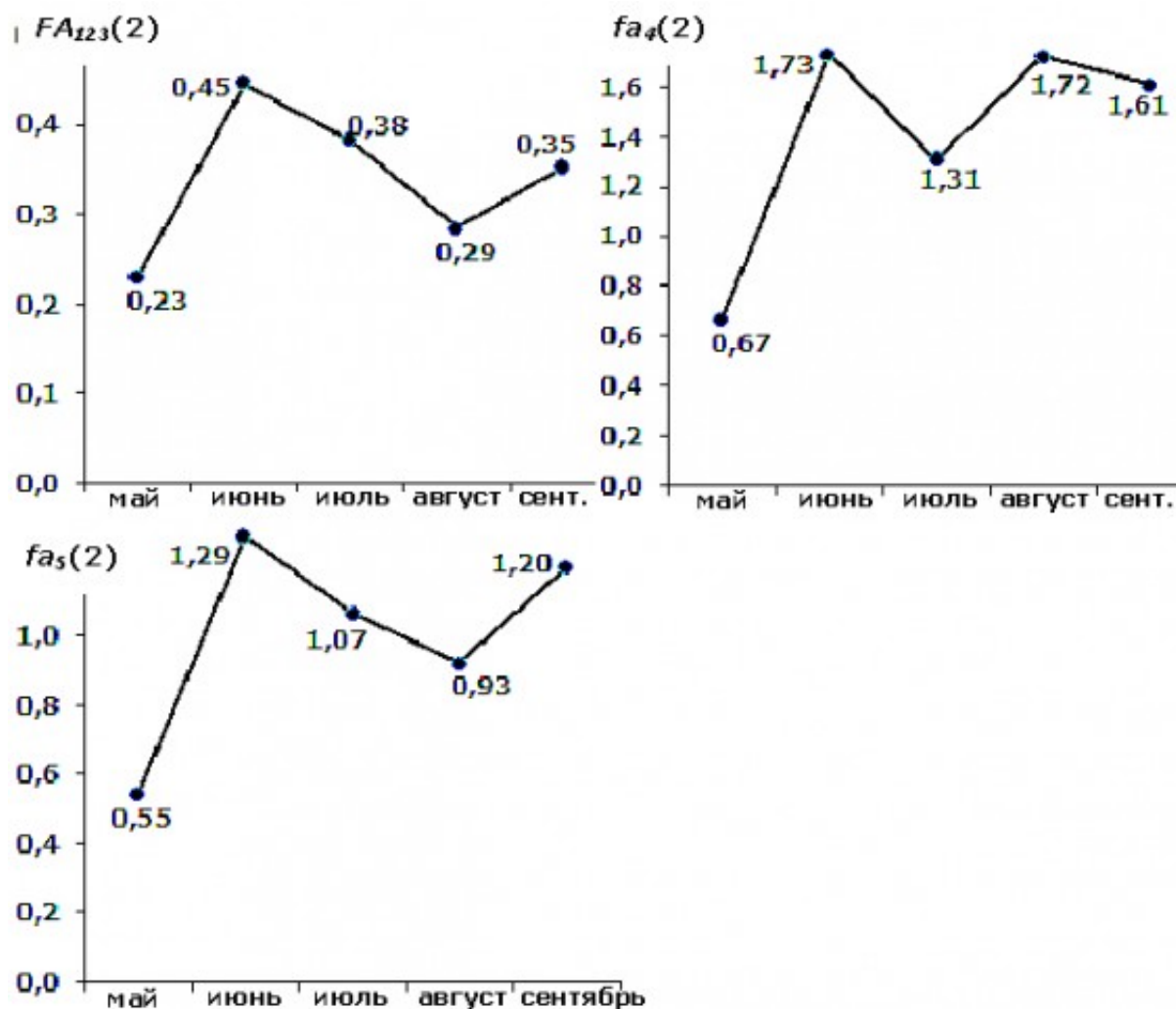


Рис. 8. Изменчивость трех значимых (пояснение в тексте) оценок асимметрии в зависимости от стадии морфогенеза листа березы повислой

Fig. 8. Variability of three significant (explanation is in the text) estimates of asymmetry depending on the leaf morphogenesis stage of the silver birch

Обсуждение

Онтогенетические состояния особей и стадии морфогенеза их органов достоверно влияют на уровень флуктуирующей асимметрии метрических, вегетативных признаков листовой пластинки березы повислой. Однако общей закономерности, единого тренда изменчивости оценок асимметрии для всех пяти исследованных характеристик деревьев установлено не было, несмотря на проявление некоторых общих тенденций (например, минимальный уровень асимметрии наблюдается на начальной стадии морфогенеза листа у всех рассмотренных признаков, см. рис. 8).

В современной литературе выделяют по меньшей мере семь моделей формирования асимметрии в процессе развития отдельных особей и их органов (Kellner, Alford, 2003; рис. 9).

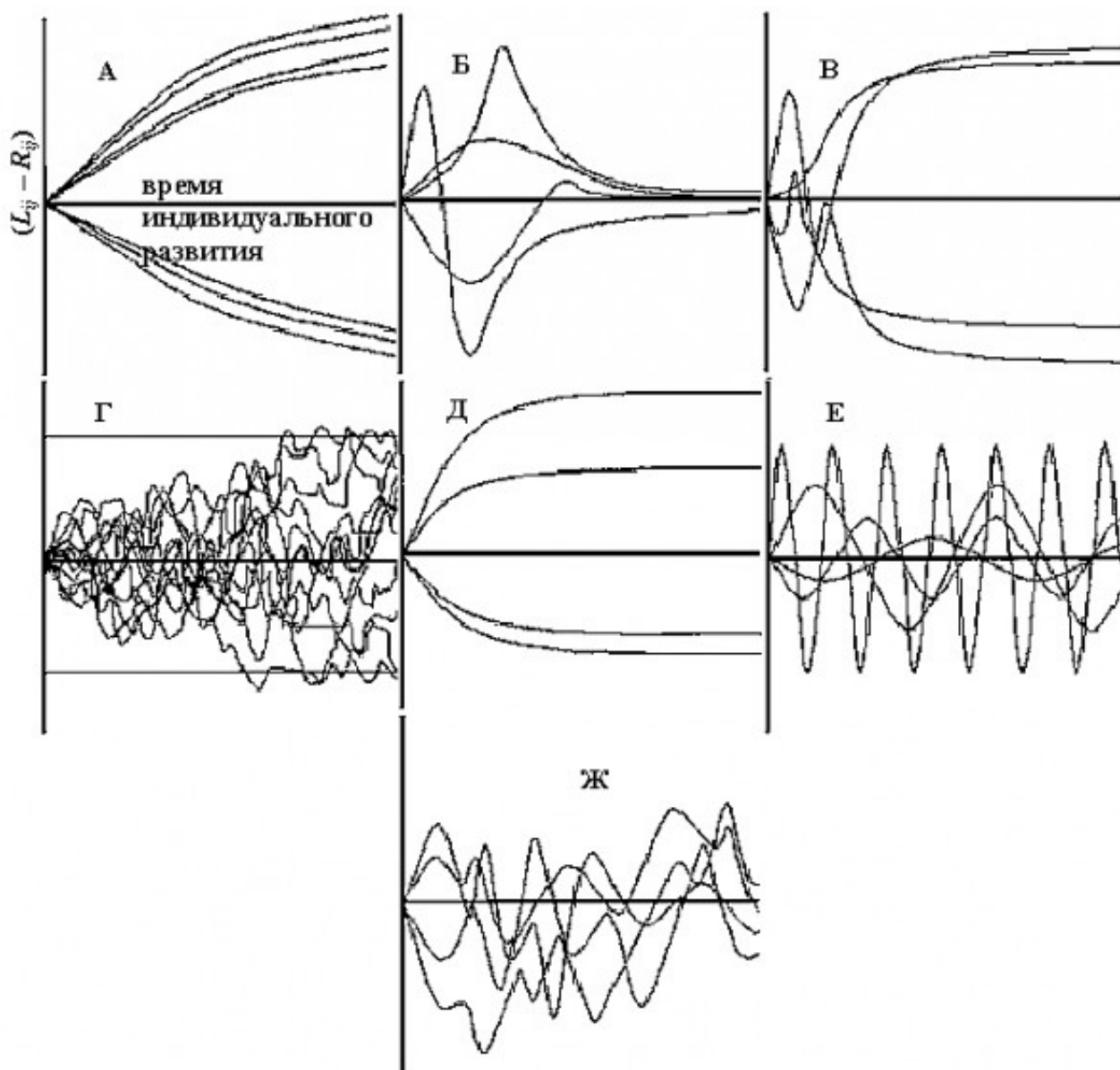


Рис. 9. Гипотетические модели формирования флуктуирующей асимметрии в процессе развития отдельных особей и их органов: А – модель направленных внешних сигналов; Б – бросания монеты; В – увеличения асимметрии; Г – накопления случайностей; Д – постоянной (стабильной) асимметрии; Е – компенсаторного роста или изменчивости; Ж – остаточной асимметрии

Fig. 9. Hypothetical models of the formation of fluctuating asymmetry during the development process of individuals and their parts. Models of: А – directed external signals; Б – tossing coins; В – increasing asymmetry; Д – accumulation of accidents; Е – constant (stable) asymmetry; F – compensatory growth or variability; G – residual asymmetry

В рамках первой модели предполагается, что величина асимметрии определяется односторонним воздействием факторов как экзогенного (например, свет), так и эндогенного (отсутствие пальца) происхождения. В процессе развития особи прирост величины признака больше на той стороне тела, которая подвержена влиянию фактора, поэтому уровень асимметрии увеличивается параллельно с увеличением признака (см. рис. 9А).

Если морфогенез состоит из отдельных этапов (онтогенетических единиц), независимо проявляющихся в процессе индивидуального развития организма, то говорят о модели «бросания монеты». В пределах каждого этапа развития направление и величина асимметрии генетически детерминированы, но асимметрия одного этапа относительно другого задана случайно. Более того, на ранних стадиях развития особи изменчивость асимметрии больше, чем на поздних (см. рис. 9Б).

Когда онтогенетические единицы взаимозависимы, то малые ненаправленные отличия в раннем возрасте увеличиваются в течение морфогенеза. Прирост признака постоянно больше на одной стороне тела. Источником асимметрии могут быть небольшие отличия физико-химического состояния цитоплазмы клеток на двух сторонах тела и случайные отличия в скорости деления клеток. Так как асимметрия у каждой особи возникает случайно, то на популяционном уровне она направленности не имеет. Направление асимметрии в процессе развития особи остается постоянным, а величина возрастает (см. рис. 9В).

В модели «накопления случайностей» считается, что ни один из биологических объектов не развивается по идеальному пути, и онтогенетический шум накапливается с течением времени. Поэтому время развития признака положительно коррелирует с величиной флуктуирующей асимметрии и в процессе морфогенеза изменчивость асимметрии будет увеличиваться до определенного уровня, а затем может оставаться постоянной (рис. 9Г).

Теоретическая основа модели «постоянной (стабильной) асимметрии» в том, что направление и величина флуктуирующей асимметрии определяются генетическими или средовыми факторами на ранних этапах онтогенеза и в течение остальных стадий развития не изменяются (остаются постоянными). Но уровень асимметрии определяется для каждого признака отдельно и возможно на разных стадиях онтогенеза (рис. 9Д).

Отсутствие больших случайных отличий в проявлении признаков на разных сторонах тела организма наводит на мысль о существовании регуляторных механизмов обратной связи. В модели «компенсаторного роста» предполагается, что асимметрия возникает случайным образом и изменение ее величины находится под контролем системы обратных связей, стимулирующей компенсаторный рост на обеих сторонах. Выделяют два механизма регуляции величины асимметрии: 1 – система отрицательных обратных связей между клетками угнетает биосинтез на той стороне тела, которая начинает развиваться более интенсивно; 2 – система положительных обратных связей (реализующаяся через нервную и гуморальную системы) между сторонами тела обеспечивает интенсивный прирост отстающей стороны. Это может привести к временным колебаниям уровня асимметрии, и ее величину можно будет выразить функцией от индивидуальной скорости роста, времени реагирования систем положительных обратных связей, силы ростовых сигналов (рис. 9Е).

J. H. Graham (1993) предложил теоретическую модель нелинейной обратной связи, которая регулирует формирование асимметрии морфогенами, способными к распространению. По его мнению, обратная связь может реализовываться как минимум тремя способами: 1 – прямая взаимосвязь между лево- и правосторонними элементами билатерального признака; 2 – опосредованная связь, когда передача информации между сторонами происходит через центральную нервную или гуморальную системы; 3 – действуют как прямая, так и опосредованная обратные связи. Высока вероятность того, что относительная активность этих обратных связей в процессе развития особи будет меняться и разные стадии будут характеризоваться разной чувствительностью сторон к регуляторным компонентам. Более того, подобные отличия могут быть и между признаками одной и той же особи.

В настоящее время в онтогенетической биологии билатеральная симметрия как таковая и отклонения от нее обычно остаются без внимания, так как принимаются за побочный продукт моделей формирования. Это явление просто выходит за рамки обычных правил: нет специализированных онтогенетических механизмов, которые бы отвечали за формирование билатеральной симметрии самой по себе. Направление и этап развития клетки определяются ее локализацией в трехмерном пространстве. При этом левая и правая стороны тела назначаются после установления первых двух осей: передне-задней и спинно-брюшной. Однако третья ось – это не лево-правая ось сама по себе, а скорее проксимо-дистальная: клетки определенной стороны тела принимают онтогенетическое решение на основе их положения по отношению к средней линии. Так как развитие клетки происходит в трех этих осях, то формирование билатерально симметричных структур – это неизбежный результат. С флуктуирующей асимметрией связана одна из важных проблем современной биологии – упорядоченное выражение генотипа как комплексного трехмерно-пространственного фенотипа.

Последняя модель «остаточной асимметрии», предложенная J. R. Kellner и R. A. Alford (2003), представляет собой один из вариантов «компенсаторного роста», в котором вероятность регулярных колебаний величины асимметрии при онтогенезе особи сведена до минимума. Существует простой компенсаторный механизм, отвечающий за морфологию особи с относительно короткой временной задержкой. В результате формируются слабые и непродолжительные временные колебания величины асимметрии признака в процессе развития особи (см. рис. 9Ж). Уровень асимметрии каждой особи в конкретный временной промежуток представляет собой разницу между онтогенетическим шумом и его

коррекцией.

Результаты проведенного нами исследования наиболее сопоставимы с моделью «компенсаторного роста или изменчивости» по сравнению с другими гипотезами формирования асимметрии в процессе развития отдельных особей и их органов (табл. 8).

Таблица 8. Сравнение моделей формирования асимметрии в процессе морфо- и онтогенеза с результатами исследования (буквенное обозначение соответствует рис. 9)

Table 8. Comparison of asymmetry formation models during morpho- and ontogenesis with the results of the study (letter symbols correspond to fig. 9)

Характеристика	Модель							Результаты исследования
	А	Б	В	Г	Д	Е	Ж	
Уровень асимметрии	+	□	+	□	+	□	□	□
Время развития признака п	□	□	□	+	□	□	□	□
Время развития признака о	□	+	□	□	□	□	□	□
Уровень асимметрии меньше у крупных признаков по сравнению с мелкими	□	+	□	□	□	□	□	□
Величина	□	□	□	□	□	+	+	+
Отличия п	+	+	+	+	+	+	□	+
Тренды из	□	□	□	□	□	+	+	+

Основное отличие между этими теоретическими построениями при экстраполяции на популяционный уровень заключается в ответе на вопрос о том, какую часть истории развития популяции отражает уровень флуктуирующей асимметрии. Первая, третья и пятая модели предполагают, что текущий уровень асимметрии отражает кратковременные случайные воздействия, которые оказывали влияние на особей в раннем онтогенезе. В случае их справедливости оценка популяционного уровня асимметрии будет характеризовать состояние популяции в прошлом, время которого определяется возрастом генерации, участвующей в исследовании. Четвертая модель предполагает, что одна и та же величина асимметрии может сформироваться под действием двух

разных процессов: кратковременного интенсивного отрицательного воздействия на особь факторов среды или слабого влияния стресс-агентов на протяжении длительного периода времени в течение развития особи. В рамках последних двух предположений принимается то, что величина асимметрии в любое время отражает только текущее состояние особей и популяции в целом, тогда как вторая модель говорит об уменьшении асимметрии с увеличением размера тела при любой степени отрицательного воздействия факторов.

Проведенные исследования для выявления механизма формирования асимметрии редко тестируют все перечисленные модели, подтверждают иногда справедливость сразу нескольких из них, допускают, что модели изменения асимметрии у разных видов, также как и у разных признаков, могут отличаться (Moller, 1996; Swaddle, Witter, 1997; Collin, 1997; Kellner, Alford, 2003). Например, А. К. Chippendale и А. R. Palmer (1993) при изучении изменчивости уровня асимметрии сегментных конечностей краба *Hemigrapsus nudus* показали, что в процессе линьки особей (стадия интенсивного роста) ее показатели остаются постоянными. Это, по их мнению, подтвердило модель постоянной (стабильной) асимметрии, и они сделали заключение, что величина асимметрии генетически детерминирована. В то же самое время на дрозофиле они получили противоположные результаты, для объяснения которых ими была введена гипотеза «порогового уровня». Предполагается, что существует некоторая пороговая величина онтогенетического шума (отражающего средовое воздействие), ниже которого асимметрия остается неизменной в процессе развития. Более того, выбранные признаки не могли совпадать по функциональной значимости, что, по их мнению, также повлияло на отличие результатов по разным видам. Данные А. Р. Moller (1996) по *Hirundo rustica* (хвостовые признаки) подтверждают сразу две модели – увеличения асимметрии и постоянной (стабильной) асимметрии; результаты исследования R. E. Young (1994) по *Alpheus heterochelis* свидетельствуют в пользу модели компенсаторной изменчивости и т. д.

Отсутствие согласованной изменчивости величины асимметрии разных признаков объясняется уникальностью комплекса процессов онтогенетического шума, стабильности развития и их взаимодействия для каждого конкретного признака. Единство генотипа не простирается на единство систем контроля развития. Разные признаки могут по-разному реагировать на одно и то же воздействие фактора, то есть обладать разной чувствительностью к воздействиям эндо- и экзогенных условий. У каждого свойства будет своя особая система репарации, своя способность к пластичности и стабильности. Так как случайная изменчивость развития находится в пределах нормы реакции генотипа и процессы, обладающие эффектом буфера, генетически детерминированы, то различия в асимметрии признаков будут связаны с особенностями реализации генотипа в процессе развития фенотипа (например, разные начала и скорости развития признаков). Более того, у каждой черты организма своя история развития (становление в процессе филогенеза) и набор сил направленной и стабилизирующей селекции, что тоже обуславливает различия трендов изменчивости показателей асимметрии разных признаков особей одного вида под влиянием изменяющихся факторов среды (Leung, Forbes, 1997).

Заключение

Уровень флуктуирующей асимметрии отражает результат взаимодействия онтогенетического шума (компоненты случайности, препятствующей реализации идеала в виде совершенной симметрии) и стабильности развития (системы репарации и корректировки отклонений от априорного состояния), достигнутый в течение онтогенеза особи (Захаров, 2001; Palmer, Strobeck, 1992; Mitton, 1993; Palmer, 1994; Зорина, 2010 и др.). Оба явления могут оказывать влияние на направление изменчивости показателей асимметрии и ее величину в конкретный момент времени. При этом считается, что чем больше уровень асимметрии, тем интенсивнее было воздействие, вызвавшее увеличение «шума», или тем слабее была буферная способность процессов развития по предотвращению вызванных изменений (Developmental..., 2003).

Изучение онто- и морфогенетической изменчивости показателей асимметрии листовой пластинки березы повислой позволило сформулировать следующие выводы:

1. Уровень асимметрии листа зависит от стадии онтогенеза (возрастного состояния) березы повислой.
2. Уровень асимметрии листа зависит от стадии его морфогенеза.
3. Тренды изменчивости величины асимметрии в течение индивидуального развития особей достоверно отличаются у разных групп признаков. Так, для листа березы повислой пять

исследуемых признаков классифицируются на три группы: первая включает $j = 1, 2, 3$, вторая – $j = 4$, третья – $j = 5$.

4. Изменение показателей асимметрии в процессе онто(морфо)генеза березы повислой подтверждает модель «компенсаторного роста или изменчивости».

Установленные закономерности формирования уровня флуктуирующей асимметрии в течение индивидуального развития требуют подтверждения или опровержения при изучении описанного явления с использованием других биологических объектов. До сих пор многие прикладные и теоретические вопросы данного направления исследования остаются нерешенными.

Библиография

- Гелашвили Д. Б., Якимов В. Н., Логинов В. В., Епланова Г. В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки [Statistical analysis of bilateral sign fluctuating asymmetry of colorful desert *Lacerta*] // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сборник научных трудов. Тольятти, 2004. Вып. 7. С. 45—59.
- Захаров В. М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) [Ontogeny and population (sustainable development and population variability)] // Экология. 2001. № 3. С. 164—168.
- Зорина А. А. Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии [Methods of statistical analysis of fluctuating asymmetry] // Принципы экологии. 2012. № 3. С. 24—47.
- Зорина А. А. Оценка флуктуирующей асимметрии на основе нормированного отклонения [Assessment of fluctuating asymmetry on the basis of standard deviation] // Принципы экологии. 2013. Т. 2. № 1. С. 69—72.
- Зорина А. А. Флуктуирующая асимметрия животных и растений [Fluctuating asymmetry of animals and plants]. Saarbrücken: Lap Lambert Academic Publishing GmbH & Co.KG, 2010. 180 с.
- Зорина А. А., Коросов А. В. Изменчивость показателей и индексов асимметрии признаков листа в кроне *Betula pendula* (Betulaceae) [Variability indicators and indices of asymmetry of leaf signs in the *Betula pendula* crown] // Ботанический журнал. 2009. Т. 94. № 8. С. 1172—1192.
- Коросов А. В., Коросов А. А. Техника ведения ГИС: Приложение в экологии [The technique of GIS conducting: an application in ecology]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2006. 186 с.
- Лантратова А. С., Сониная А. В. Экология растений [Plant ecology]. Ч. II. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2005. 180 с.
- Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур) [Methodical recommendations for the implementation of environment quality assessment on living being states (development stability estimation of living organisms based at the level of morphological structure asymmetry)]. Распоряжение Росэкология от 16.10.2003. № 460-р. М., 2003. 28 с.
- Cheverud J. M., Leamy L., Atchley W. R., Rutledge J. J. Quantitative genetics and the evolution of ontogeny. I. Ontogenetic changes in quantitative genetic variance components in randombred mice // Genetical Res. 1983. № 42. P. 65—75.
- Collin R. Ontogeny of subtle skeletal asymmetries in individual larvae of the sand dollar *Dendraster excentricus* // Evolution. 1997. № 51. P. 999—1005.
- Developmental instability: causes and consequences / ed. M. Polak. N. Y.: Oxford Univ. Press, 2003. 500 p.
- Graham J. H., Freeman D. C., Emlen J. M. Antisymmetry, directional asymmetry, and dynamic morphogenesis // Genetica. 1993. № 89. P. 121—137.

Kellner J. R., Alford R. A. The ontogeny of fluctuating asymmetry // *Amer. Natur.* 2003. Vol. 161. N 6. P. 931—947.

Kimball R. T., Ligon J. D., Merola-Zwartjes M. Fluctuating asymmetry in red jungle fowl // *Journal of Evolutionary Biology.* 1997. № 10. P. 441—457.

Leung B., Forbes M. R. Modelling fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness // *Oikos.* 1997. № 78. P. 397—405.

Mitton J. B. Enzyme heterozygosity, metabolism and developmental stability // *Genetica.* 1993. № 89. P. 47—65.

Moller A. P. Development of fluctuating asymmetry in tail feathers of the barn swallow *Hirunda rustica* // *Journal of Evolutionary Biology.* 1996. № 9. P. 677—694.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analyses revisited // *Developmental instability: causes and consequences.* N.Y.: Oxford Univ. Press, 2003. P. 279—319.

Swaddle J. P., Witter M. S. On the ontogeny of developmental stability in a stabilized trait // *Proc. Roy. Soc. London.* 1997. № 264. P. 329—334.

Young R. E., Pearce J., Govind C. K. Establishment and maintenance of claw bilateral asymmetry in snapping shrimps // *J. exp. Biol.* 1994. № 269. P. 319—326.

Благодарности

Автор благодарит Е. А. Петрову за помощь в сборе исходного материала.

The formation of fluctuating asymmetry during individual development of *Betula pendula*

**ZORINA
Anastasia**

Petrozavodsk State University, zor-nastya@yandex.ru

Keywords:

fluctuating asymmetry
morphogenesis
leaf
ontogenesis
silver birch
formation models

Summary:

The formation of fluctuating asymmetry level during individual development is studied on the example of the leaf of the silver birch (*Betula pendula* Roth) from Klimetckiy island (Lake Onego, Karelia). It was stated that asymmetry level of metric vegetative signs depends on the leaf morphogenesis stage: parameters change during vegetative period. The dependence is statistically significant. Age-related state of the silver birch has a statistically significant impact on the value of its fluctuating asymmetry. Along with this, during onto- and morphogenesis of individuals and their parts the trends of asymmetry variability differ significantly in various groups of characteristics. Five studied features of the leaf were grouped into three characteristics having different reaction to their development. "Compensatory growth or variation" model meets the established patterns in variability of asymmetry parameters during individual development of silver birch.

References

- Gelashvili D. B. Yakimov V. N. Loginov V. V. Eplanova G. V. Statistical analysis of bilateral sign fluctuating asymmetry of colorful desert *Lacerta*, Aktual'nye problemy gerpetologii i toksinologii: Sbornik nauchnykh trudov. Tol'yatti, 2004. Vyp. 7. P. 45–59.
- Zaharov V. M. Ontogeny and population (sustainable development and population variability), *Ekologiya*. 2001. No. 3. P. 164–168.
- Zorina A. A. Methods of statistical analysis of fluctuating asymmetry, *Principy ekologii*. 2012. No. 3. P. 24–47.
- Zorina A. A. Assessment of fluctuating asymmetry on the basis of standard deviation, *Principy ekologii*. 2013. T. 2. No. 1. P. 69–72.
- Zorina A. A. Fluctuating asymmetry of animals and plants. Saarbrücken: Lap Lambert Academic Publishing GmbH & Co.KG, 2010. 180 p.
- Zorina A. A. Korosov A. V. Variability indicators and indices of asymmetry of leaf signs in the *Betula pendula* crown, *Botanicheskiy zhurnal*. 2009. T. 94. No. 8. P. 1172–1192.
- Korosov A. V. Korosov A. A. The technique of GIS conducting: an application in ecology. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2006. 186 p.
- Lantratova A. S. Sonina A. V. Plant ecology. Ch. II. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2005. 180 p.
- Methodical recommendations for the implementation of environment quality assessment on living being states (development stability estimation of living organisms based at the level of morphological structure asymmetry). Rasporyazhenie Rosekologiya ot 16.10.2003. No. 460–r. M., 2003. 28 p.
- Cheverud J. M., Leamy L., Atchley W. R., Rutledge J. J. Quantitative genetics and the evolution of ontogeny. I. Ontogenetic changes in quantitative genetic variance components in randombred mice, *Genetical Res.* 1983. No. 42. P. 65–75.

Zorina A. The formation of fluctuating asymmetry during individual development of *Betula pendula* // *Principy èkologii*. 2014. Vol. 3. № 4. P. 31–52.

Collin R. Ontogeny of subtle skeletal asymmetries in individual larvae of the sand dollar *Dendraster excentricus*, *Evolution*. 1997. No. 51. P. 999–1005.

Developmental instability: causes and consequences, ed. M. Polak. N. Y.: Oxford Univ. Press, 2003. 500 p.

Graham J. H., Freeman D. C., Emlen J. M. Antisymmetry, directional asymmetry, and dynamic morphogenesis, *Genetica*. 1993. No. 89. P. 121–137.

Kellner J. R., Alford R. A. The ontogeny of fluctuating asymmetry, *Amer. Natur.* 2003. Vol. 161. N 6. P. 931–947.

Kimball R. T., Ligon J. D., Merola-Zwartjes M. Fluctuating asymmetry in red jungle fowl, *Journal of Evolutionary Biology*. 1997. No. 10. P. 441–457.

Leung B., Forbes M. R. Modelling fluctuating asymmetry in relation to stress and fitness, *Oikos*. 1997. No. 78. P. 397–405.

Mitton J. B. Enzyme heterozygosity, metabolism and developmental stability, *Genetica*. 1993. No. 89. P. 47–65.

Moller A. P. Development of fluctuating asymmetry in tail feathers of the barn swallow *Hirunda rustica*, *Journal of Evolutionary Biology*. 1996. No. 9. P. 677–694.

Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analyses revisited, *Developmental instability: causes and consequences*. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2003. P. 279–319.

Swaddle J. P., Witter M. S. On the ontogeny of developmental stability in a stabilized trait, *Proc. Roy. Soc. London*. 1997. No. 264. P. 329–334.

Young R. E., Pearce J., Govind C. K. Establishment and maintenance of claw bilateral asymmetry in snapping shrimps, *J. exp. Biol.* 1994. No. 269. P. 319–326.



УДК 630*61

О возможном влиянии снижения возрастов рубки на объем неистощительного пользования лесом

РОДИОНОВ

МРОО «СПОК», andrey.rodionov@mail.ru

Андрей Викторович

КОРОСОВ

МРОО «СПОК», korosov@mail.ru

Андрей Викторович

ГОЛУБЕВ

МРОО «СПОК», veg-cbk@mail.ru

Владимир Евгеньевич

ЗАРОДОВ

МРОО «СПОК», x-booster@mail.ru

Александр Юрьевич

МАРКОВСКИЙ

МРОО «СПОК», markovsky.a@gmail.com

Александр

Владимирович
Ключевые слова:

неистощительное лесопользование
возраст рубки
объем пользования

Аннотация:

Представлены результаты оценки возможного влияния снижения возрастов рубки на объем неистощительного пользования лесом для окрестностей предприятий по глубокой переработке древесины. Для вычислений использовалась разработанная авторами компьютерная программа, позволяющая вычислять объем неистощительного пользования лесом на основе имитационной модели динамики всей возрастной структуры насаждения (предлагаемый подход).

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Рецензент: А. М. Цыпук

Опубликована: 26 февраля 2015 года

Введение

Для Карелии лес - «наше все». «Как сберечь лесные богатства?» – 50 лет назад задавались вопросом известные в Карелии лесоводы Т. И. Кищенко и К. А. Андреев (1967). В прикладном смысле для понимания путей неистощительного природопользования необходимы корректные методики определения допустимых объемов изъятия лесных ресурсов, методы оценки расчетной лесосеки. Существующие на сегодняшний день и утвержденные правительством методики и подходы к определению расчетной лесосеки критикуются авторитетными российскими экспертами (Отчет..., 2014).

Творческим коллективом, сформированным из заинтересованных специалистов при Межрегиональной общественной организации «Северная природоохранная коалиция» (МРОО «СПОК», <http://spok-karelia.ru/>), был предложен новый подход к исчислению расчетной лесосеки неистощительного пользования для эксплуатационных лесов, основанный на имитационной модели динамики всей возрастной структуры насаждений – от начальных классов возраста («молодняки») до старших классов («спелые и перестойные»). Существо предлагаемого подхода изложено в более ранних

публикациях (Голубев и др., 2014; Коросов и др., 2014), сейчас актуальным становится апробация нашего подхода на конкретных примерах.

В начале 2014 г. в лесном экспертном сообществе развернулась дискуссия о целесообразности снижения возрастов рубки для арендных участков предприятий по глубокой переработке древесины. Дискуссия была вызвана внесением группой членов Совета Федерации в Государственную Думу РФ законопроекта № 470589-6 «О внесении изменений в Лесной кодекс Российской Федерации в части интенсификации заготовки древесины предприятиями по глубокой переработке древесины», допускающий снижение возрастов рубок для арендных участков предприятий по глубокой переработке древесины (Шутов, 2014; Ярошенко, 2014).

Используя наш подход, на примере двух конкретных предприятий по глубокой переработке древесины были изучены различные сценарии пользования лесом с целью найти его оптимальные режимы на обозримый период (до 100 лет).

Материалы

При проведении оценки по разработанной авторами имитационной модели были использованы открытые данные лесохозяйственных регламентов центральных лесничеств Архангельской области (Лесохозяйственные..., 2014а), лесохозяйственных регламентов центральных лесничеств Республики Карелия (Лесохозяйственные..., 2014б) и общие таблицы хода роста нормальных древостоев из справочника «Общесоюзные нормативы для таксации лесов» (Общесоюзные..., 2014).

В качестве примера были выбраны два целлюлозно-бумажных комбината, расположенных на Северо-Западе России (сведения о предприятиях взяты из открытых источников, размещенных в сети Интернет).

ОАО «Сегежский целлюлозно-бумажный комбинат» (ОАО «Сегежский ЦБК») – крупнейший в России и третий в мире производитель мешочной бумаги. Предприятие расположено в городе Сегежа Республики Карелия. Комбинат основан в 1939 г. С 2006 г. ОАО «Сегежский ЦБК» входит в состав лесопромышленного холдинга ЗАО «Инвестлеспром». В 2014 г. компания АФК «Система» подтвердила покупку ОАО «Сегежский ЦБК» и других предприятий холдинга ЗАО «Инвестлеспром» на Северо-Западе России. В настоящее время комбинат способен производить в год: до 414 тыс. тонн небеленой сульфатной целлюлозы, 330 тыс. тонн крафт-бумаги и крафт-лайнера и более 582 млн шт. бумажных мешков (на производстве «Сегежская упаковка»). Оценочный текущий ежегодный объем потребления древесины на ОАО «Сегежский ЦБК» составляет около 1,4 млн кубм в год (ОАО «Сегежский ЦБК», 2014; Сегежский..., 2014).

«Филиал ОАО "Группа Илим" в городе Коряжма» (ранее - ОАО «Котласский ЦБК») – крупнейшее предприятие целлюлозно-бумажной промышленности России (доля в производстве всей российской товарной целлюлозы составляет около 14 %). Предприятие расположено в городе Коряжма Архангельской области. Комбинат запущен в 1961 г., с 1994 г. контролируется корпорацией ОАО «Группа "Илим"». В настоящее время комбинат производит: сульфатную беленую листовую целлюлозу; крафтлайнер; бумагу для гофрирования (флутинг); различные виды бумаги и продукцию лесохимии. Филиал ежегодно производит свыше 1,1 млн тонн целлюлозы, поставки древесного сырья на предприятие в 2010–2013 гг. составляли около 4,33 млн кубм в год (Группа «Илим», 2014; Котласский..., 2014).

Методы

Для проведения оценки возможных объемов неистощительного лесопользования на основе предлагаемого подхода использовалась расширенная версия разработанной авторами компьютерной программы на языке JavaScript (Коросов и др., 2014). Базовая версия этой программы размещена в тестовом режиме в сети Интернет по адресу: <http://forest-karelia.ru/lesoseka/> (вкладка «Новый метод расчета лесосеки»). Эта версия позволяет вычислять параметры расчетной лесосеки в спелых и перестойных лесах только для стандартных возрастов рубки спелых и перестойных насаждений (Приказ..., 2014а).

Результаты

Согласно оценкам экспертов лесного сектора (Грабар, 2014; Митрофанов, 2014), экономически оправданное расстояние перевозки сырья автомобильным транспортом (как наиболее

распространенным и универсальным видом транспорта) составляет от 80 до 150 км. При рассмотрении вопросов устойчивого обеспечения целлюлозно-бумажного комбината необходимым сырьем целесообразно рассматривать леса, входящие в примерно 100-километровую зону вокруг предприятия.

Согласно действующему Лесному плану Республики Карелия (Лесной..., 2014б), в указанную 100-километровую зону попадают территории Беломорского, Сегежского центральных лесничеств и большая часть территории Медвежьегорского центрального лесничества.

Согласно действующему Лесному плану Архангельской области (Лесной..., 2014а), в указанную 100-километровую зону попадают территории Красноборского, Котласского, Вилегодского центральных лесничеств и большая часть территории Яренского центрального лесничества.

Оценка возможных объемов неистощительного пользования лесом на период до 100 лет при различных вариантах возрастов рубки для окрестностей двух выбранных целлюлозно-бумажных комбинатов с помощью разработанного авторами подхода проводилась для территорий соответствующих перечисленных лесничеств.

Информация о структуре эксплуатационных насаждений и исчисленных расчетных лесосеках для рубок спелых и перестойных насаждений в эксплуатационных лесах без учета транспортной и/или экономической доступности лесных ресурсов принималась по материалам действующих лесохозяйственных регламентов центральных лесничеств.

Рубки в защитных лесах (защитные полосы вдоль дорог, нерестоохраняемые полосы, особо охраняемые природные территории и т. п.) были исключены из настоящего анализа.

Указанное исключение основано на том, что, по мнению авторов, арендные участки предприятий по глубокой переработке древесины должны в первую очередь гарантировать устойчивое обеспечение предприятий необходимым сырьем. Задачи сохранения биологического разнообразия, обеспечения водоохраных, защитных и других полезных свойств лесов в условиях таких арендных участков должны выполняться преимущественно за счет защитных лесов. Вопрос о необходимой площади таких лесов на территории арендных участков является весьма актуальным, но выходит за рамки анализа.

ОАО «Сегежский целлюлозно-бумажный комбинат»

Результаты расчетов по оценке возможных объемов пользования лесом при различных вариантах возрастов рубки для окрестностей ОАО «Сегежский целлюлозно-бумажный комбинат» (территории Беломорского, Сегежского и Медвежьегорского центральных лесничеств Республики Карелия) представлены в табл. 1 и на рис. 1–3.

Таблица 1. Возможный ежегодный объем пользования лесом на территории Беломорского, Сегежского, Медвежьегорского центральных лесничеств Республики Карелия

Хозяйственная секция	Методика расчета	Возраст рубки, лет	Объем пользования, тыс. кубм/год	Потребность, тыс. кубм/год
Хвойные	Стандартная лесосека равномерного пользования	81-101	2174	1400
	Предлагаемая методика	81-101	1614	
	Предлагаемая методика	41-51	2544	
Лиственные	Стандартная лесосека равномерного пользования	41-61	358	
	Предлагаемая методика	41-61	279	
	Предлагаемая методика	21-31	394	

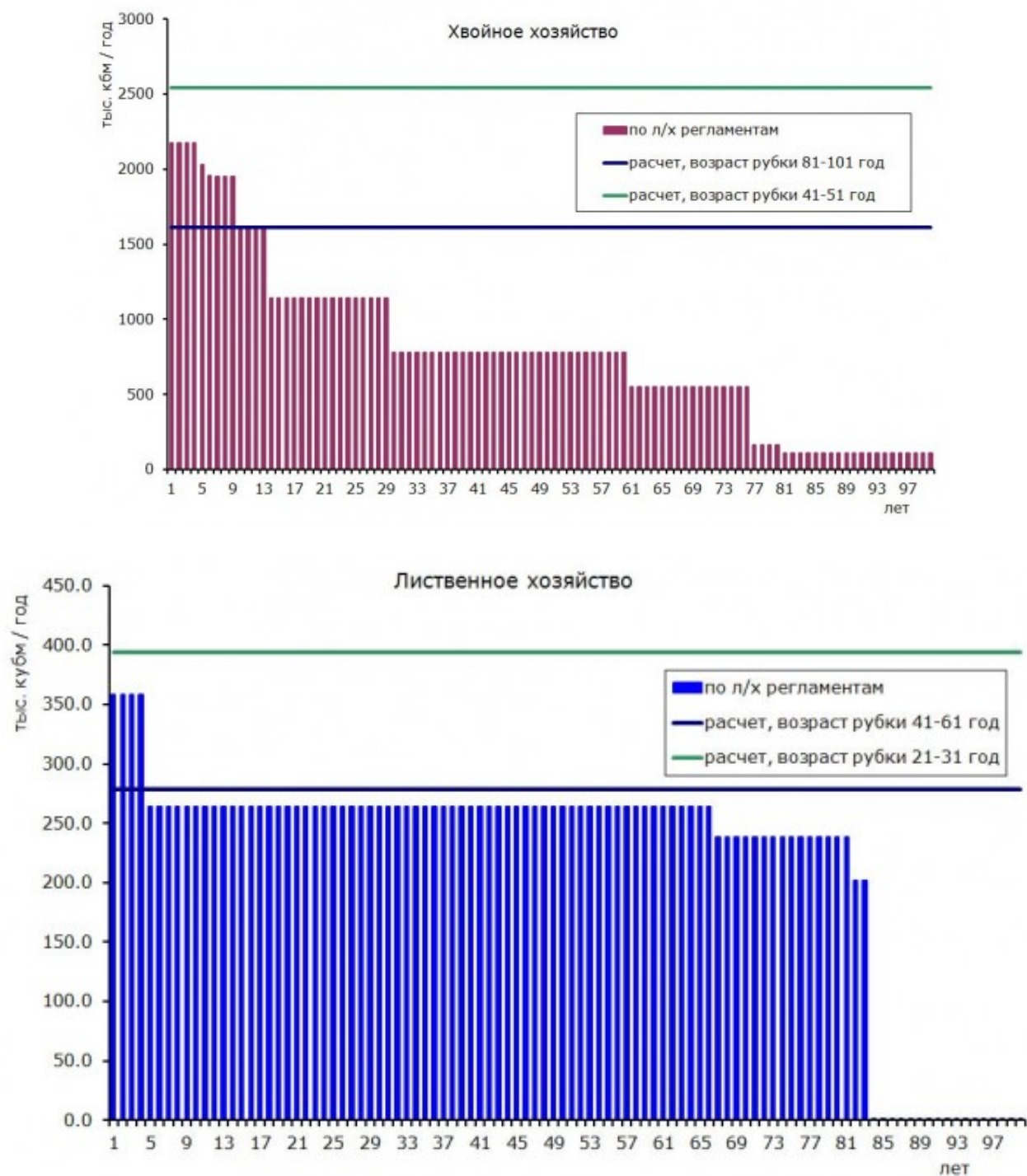


Рис. 1. Возможный ежегодный объем пользования лесом на территории Беломорского, Сегежского и Медвежьегорского центральных лесничеств Республики Карелия в течение 100 лет (хвойное и лиственное хозяйство)

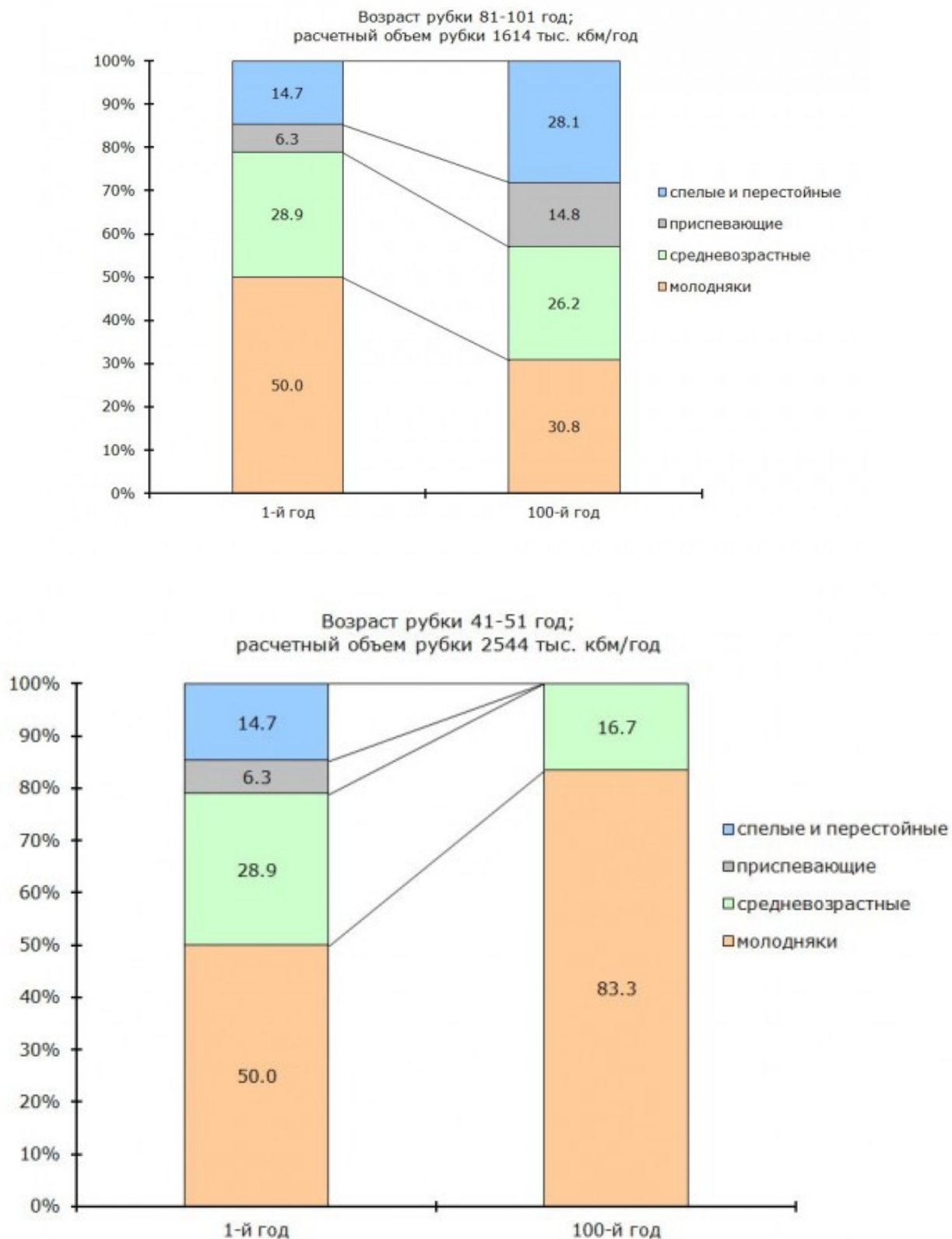


Рис. 2. Прогноз (по предлагаемой методике) изменения площадей различных возрастных групп в хвойном хозяйстве при равномерном пользовании лесом и возрастах рубки 81-101 год и 41-51 год; общая площадь 1286469 га (Беломорское, Сегежское и Медвежьегорское центральные лесничества Республики Карелия)

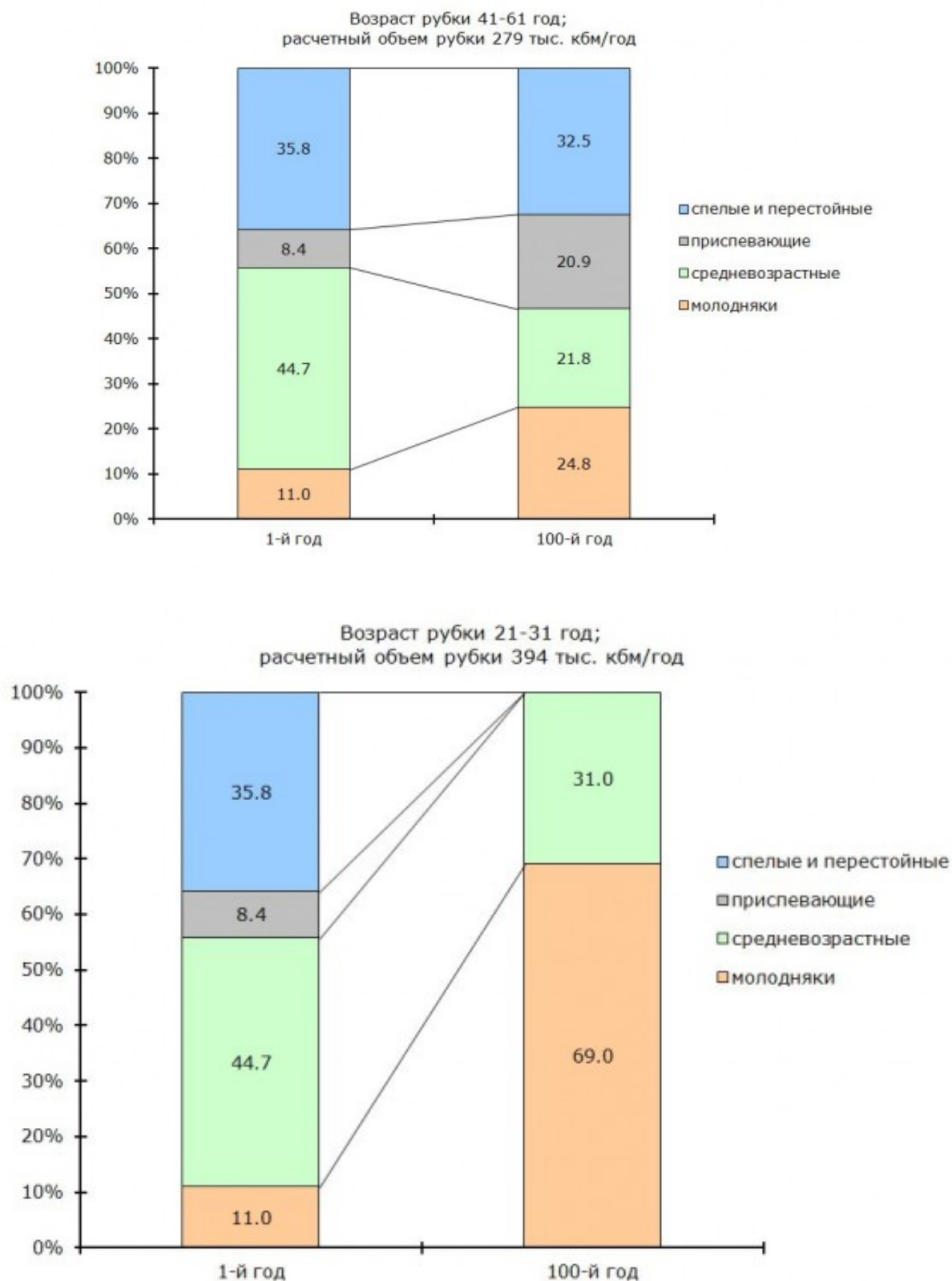


Рис. 3. Прогноз (по предлагаемой методике) изменения площадей различных возрастных групп в лиственном хозяйстве при равномерном пользовании лесом и возрастах рубки 41–61 год и 21–31 год; общая площадь 159408 га (Беломорское, Сегежское и Медвежьегорское центральные лесничества Республики Карелия)

Как видно из иллюстраций, пользование спелыми и перестойными древостоями в объеме

«лесосеки равномерного пользования» (согласно рекомендациям: Лесохозяйственные..., 2014б) способно полностью обеспечить ежегодные потребности ОАО «Сегежский ЦБК» в сырье (1400 тыс. кбм/год), но на период не более 5–10 лет. Если учитывать только сосновое сырье, то потребности комбината будут обеспечены примерно на 127 %, но на период не более 5–10 лет.

Объем пользования спелыми и перестойными древостоями, рассчитанный по разработанной нами методике (Коросов и др., 2014), способен обеспечить ежегодные потребности ОАО «Сегежский ЦБК» в сырье (1400 тыс. кбм/год) на расчетный период 100 лет. Если учитывать только сосновое сырье, то потребности комбината будут обеспечены примерно на 88 % на расчетный период 100 лет.

При снижении возрастов рубки насаждений в 2 раза объем пользования древесиной, рассчитанный по разработанной методике (Коросов и др., 2014), возрастает в 1.4–1.6 раза, что вполне достаточно для обеспечения ежегодных потребностей ОАО «Сегежский ЦБК» в сырье (1400 тыс. кбм/год) на расчетный период 100 лет. Если учитывать только сосновое сырье, то потребности комбината будут обеспечены примерно на 147 % на расчетный период 100 лет.

При снижении возрастов рубки насаждений до минимально возможных объем пользования древесиной, рассчитанный по разработанной методике (Коросов и др., 2014), возрастает незначительно по сравнению с объемами пользования лесом при снижении возрастов рубки в 2 раза, но тоже вполне достаточно для обеспечения ежегодных потребностей ОАО «Сегежский ЦБК» в сырье (1400 тыс. кбм/год) на расчетный период 100 лет. Если учитывать только сосновое сырье, то потребности комбината будут обеспечены примерно на 154 % на расчетный период 100 лет.

Филиал ОАО «Группа Илим» в городе Коряжма

Результаты расчетов по оценке возможных объемов пользования лесом при различных вариантах возрастов рубки для окрестностей Филиала ОАО «Группа Илим» в городе Коряжма (территории Красноборского, Котласского, Вилегодского и Яренского центральных лесничеств Архангельской области) представлены в табл. 2 и на рис. 4–6.

Таблица 2. Возможный ежегодный объем пользования лесом на территории Красноборского, Котласского, Вилегодского и Яренского центральных лесничеств Архангельской области

Хозяйственная секция	Методика расчета	Возраст рубки, лет	Объем пользования, тыс. кбм/год	Потребность, тыс. кбм/год
Хвойные	Стандартная лесосека равномерного пользования	81–101	1974	4330
	Предлагаемая методика	81–101	2124	
	Предлагаемая методика	41–51	2757	
Лиственные	Стандартная лесосека равномерного пользования	41–61	2013	
	Предлагаемая методика	41–61	1364	
	Предлагаемая методика	21–31	2325	

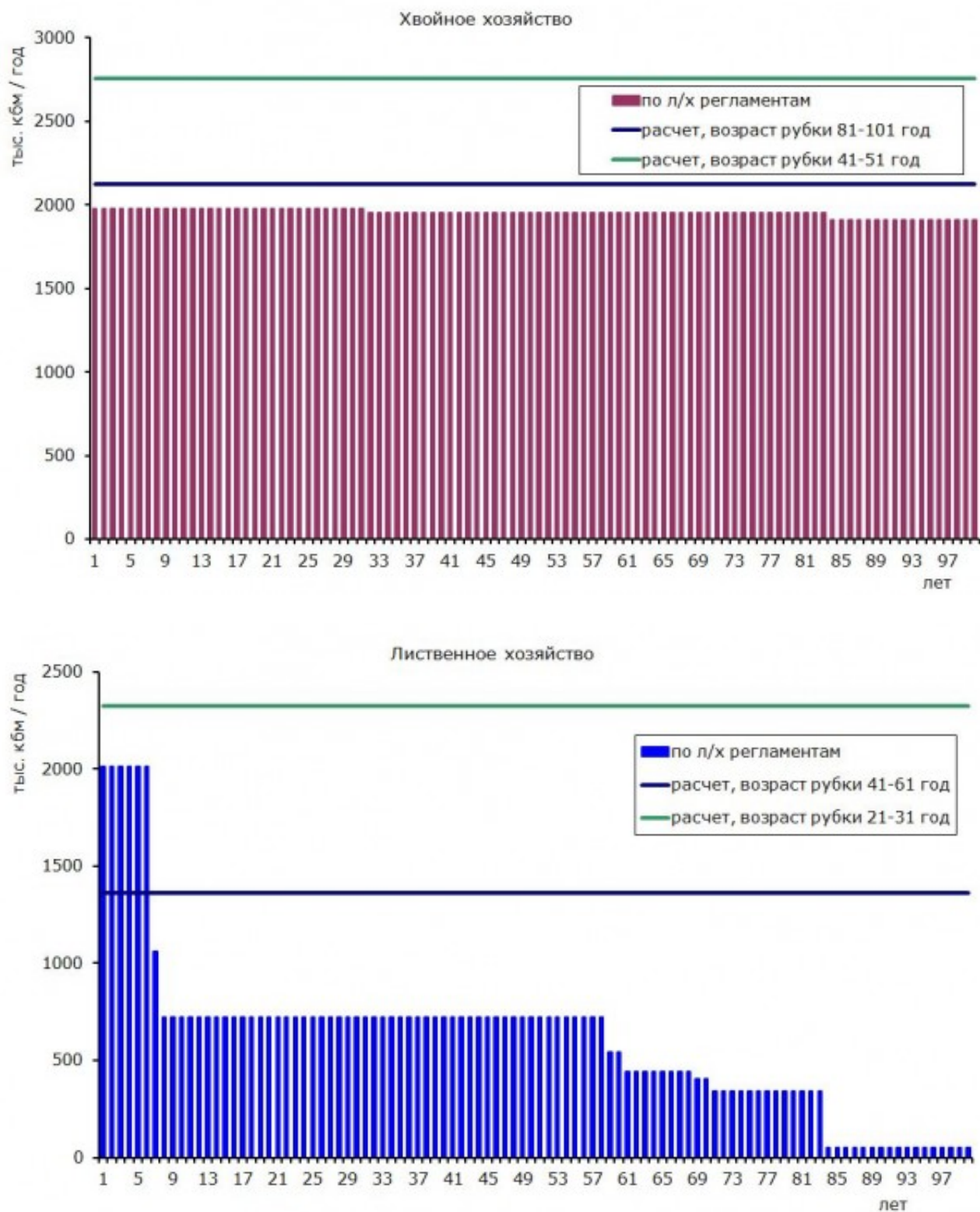


Рис. 4. Возможный ежегодный объем пользования лесом на территории Красноборского, Котласского, Вилегодского и Яренского центральных лесничеств Архангельской области

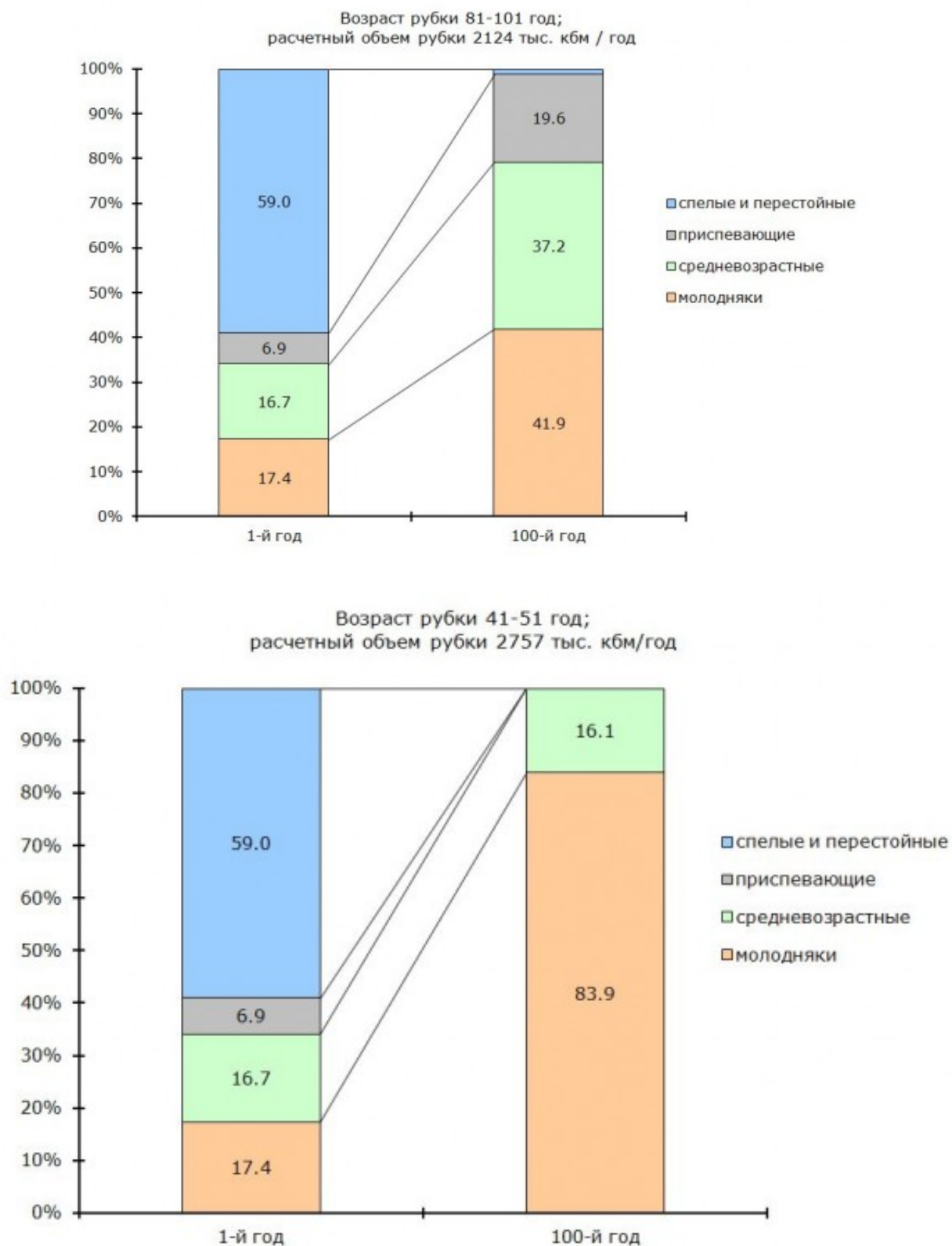


Рис. 5. Прогноз (по предлагаемой методике) изменения площадей различных возрастных групп в хвойном хозяйстве при равномерном пользовании лесом и возрастах рубки 81-101 год и 41-51 год; общая площадь 1231345 га (Красноборское, Котласское, Вилегодское и Яренское центральные лесничества Архангельской области)

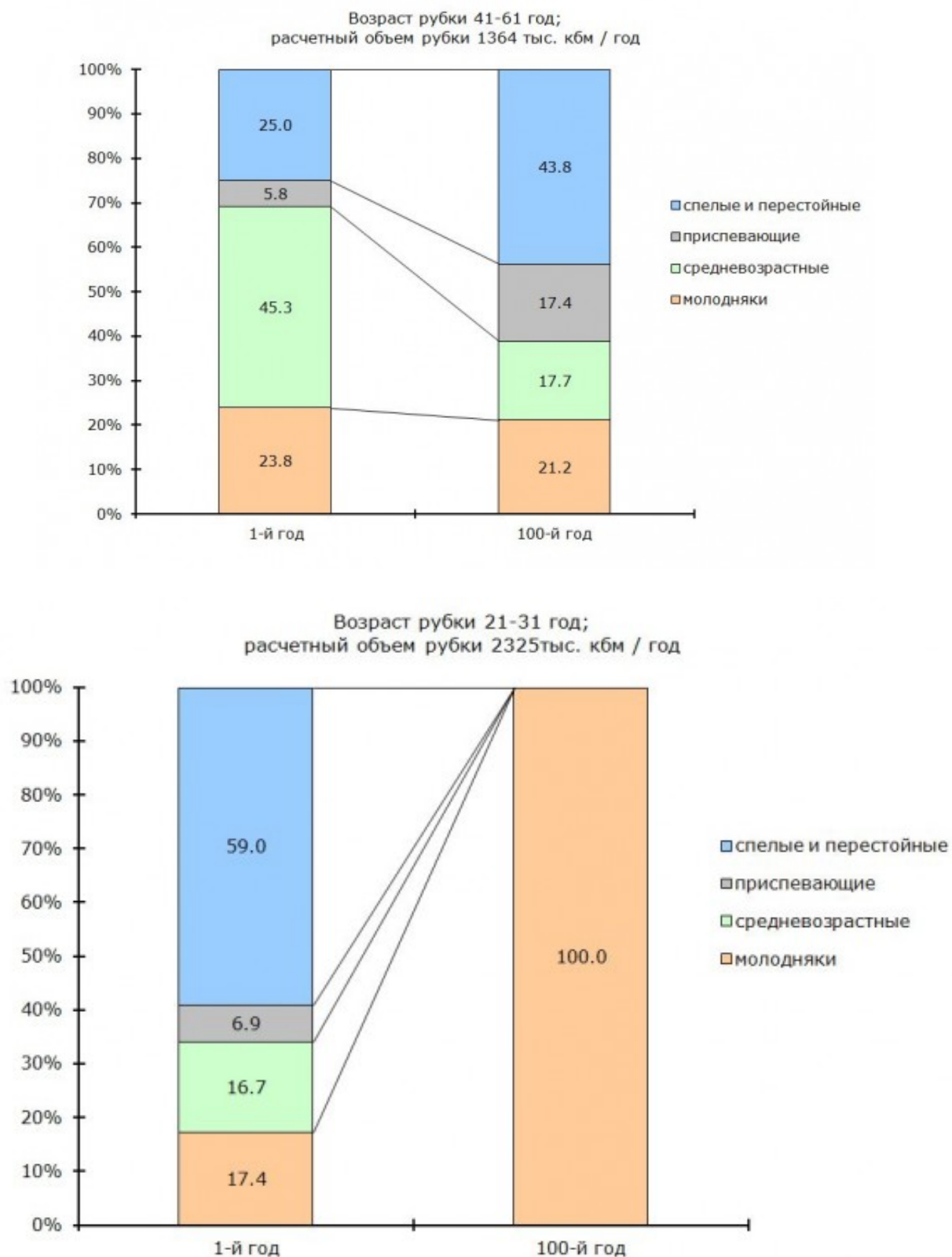


Рис. 6. Прогноз (по предлагаемой методике) изменения площадей различных возрастных групп в лиственном хозяйстве при равномерном пользовании лесом и возрастах рубки 41-61 год и 21-31 год; общая площадь 662578 га (Красноборское, Котласское, Вилегодское и Яренское центральные лесничества Архангельской области)

Пользование спелыми и перестойными древостоями в объеме лесосеки равномерного пользования

(согласно рекомендациям: Лесохозяйственные..., 2014а) способно полностью обеспечить ежегодные потребности Филиала ОАО «Группа Илим» в городе Коряжма (ранее – ОАО «Котласский ЦБК») в сырье (4330 тыс. кубм/год) примерно на 90 %, но на период не более 6 лет.

Объем пользования спелыми и перестойными древостоями, рассчитанный по разработанной методике (Коросов и др., 2014), способен обеспечить ежегодные потребности Филиала ОАО «Группа Илим» в городе Коряжма (ранее – ОАО «Котласский ЦБК») в сырье (4330 тыс. кубм/год) примерно на 80 % на расчетный период 100 лет.

При снижении возрастов рубки насаждений в 2 раза объем пользования древесиной, рассчитанный по разработанной методике (Коросов и др., 2014), возрастает в 1.3–1.7 раза, что вполне достаточно для обеспечения ежегодных потребностей Филиала ОАО «Группа Илим» в городе Коряжма (ранее – ОАО «Котласский ЦБК») в сырье (4330 тыс. кубм/год) на расчетный период 100 лет.

При снижении возрастов рубки насаждений до минимально возможных объем пользования древесиной, рассчитанный по разработанной методике (Коросов и др., 2014), возрастает незначительно по сравнению с объемами пользования лесом при снижении возрастов рубки в 2 раза, но тоже вполне достаточно для обеспечения ежегодных потребностей Филиала ОАО «Группа Илим» в городе Коряжма (ранее – ОАО «Котласский ЦБК») в сырье (4330 тыс. кубм/год) на расчетный период 100 лет.

Обсуждение

Применяемые в современной практике лесопользования формулы для исчисления расчетной лесосеки в своей основе имеют некое априорное представление о первоначальной возрастной структуре древостоя и возможной динамике ее изменения, а именно – истощения запасов перестойных, спелых, приспевающих и других насаждений через то или иное время.

В отличие от формул имитационная модель, положенная в основу нашей методики (Коросов и др., 2014), рассчитывает динамику возрастной структуры во всех деталях относительно всех разновозрастных групп деревьев. В числовой форме воссоздается вся возрастная структура древостоя на протяжении любого отрезка времени. Модель не зависит от каких-либо заранее задаваемых предположений об исходной возрастной структуре древостоя для расчета допустимого объема изъятия древесины, что позволяет использовать его для вычисления объемов «расчетной лесосеки» в эксплуатационных лесах с различной исходной возрастной структурой и различной интенсивностью лесопользования. Модель снабжена блоком настройки ее параметров, что позволяет определять оптимальные размеры «расчетной лесосеки» для выполнения заранее определенных ограничений для ведения хозяйствования на данной территории. Одно из возможных условий – неистощительность лесопользования на обозримый период.

Как было показано выше, рекомендации по объемам рубок, полученные при использовании стандартных формул и нашего метода, иногда существенно отличаются – как в сторону снижения величины расчетной лесосеки, так и в сторону ее увеличения. На наш взгляд, подход, основанный на имитационной модели динамики древостоя, значительно более аргументирован, чем простые формулы для исчисления расчетной лесосеки.

Заключение

Анализ результатов расчетов по оценке возможных объемов пользования лесом при различных вариантах установленных возрастов рубки для окрестностей двух целлюлозно-бумажных комбинатов, расположенных на Северо-Западе России, позволяет сделать следующие выводы:

1. Объем пользования спелыми и перестойными древостоями, указанный в лесохозяйственных регламентах (лесосека равномерного пользования, возраст рубки – согласно нормативам), не способен полностью обеспечить ежегодные потребности комбинатов на расчетный период 100 лет.

2. Объем пользования спелыми и перестойными древостоями, рассчитанный по предлагаемой методике (равномерное пользование, возраст рубки – согласно нормативам), способен обеспечить ежегодные потребности комбинатов примерно на 80–100 % на расчетный период 100 лет.

3. При снижении возрастов рубки насаждений в 2 раза объем равномерного пользования древесиной, рассчитанный по предлагаемой методике, возрастает в 1.3–1.7 раза, что вполне достаточно для обеспечения ежегодных потребностей комбинатов на расчетный период 100 лет.

4. Полученные результаты могут быть использованы экспертами лесного сектора, представителями профильных проектных и научно-исследовательских организаций, другими заинтересованными лицами в рамках дискуссии о целесообразности снижения возрастов рубки для арендных участков предприятий по глубокой переработке древесины.

5. Творческий коллектив продолжает работу по совершенствованию предлагаемого подхода для расчета объемов пользования лесом, а также методик и условий их применения. Комментарии, пожелания и замечания по улучшению разработанного подхода будут с благодарностью приняты и рассмотрены авторами.

Библиография

Голубев В. Е., Зародов А. Ю., Коросов А. В., Марковский А. В., Родионов А. В. Разработка принципов формирования алгоритма для вычисления параметров расчетной лесосеки неистощительного пользования [Development of the principles of algorithm for calculating parameters of periodic yield for sustainable forest management]. Петрозаводск: МРОО «СПОК», 2014. 123 с. / Деп. в ВИНТИ 20.10.2014, № 279-В2014.

Грабар Ф. Е. Ведение рубок ухода по скандинавским методикам в России [Implementing thinnings by Scandinavian methods in Russia] // Трансграничный лесной портал – <http://www.idanmetsatieto.info>. URL: http://www.idanmetsatieto.info/fi/document.cfm?doc=show&doc_id=1317 (дата обращения: 13.05.2014).

Группа «Илим» [“Ilm Group”]. URL: <http://www.ilimgroup.ru/> (дата обращения: 15.12.2014).

Кищенко Т. И., Андреев К. А. Наш зеленый друг [Our green friend]. Петрозаводск: Карельское книжное изд-во, 1967. 112 с.

Коросов А. В., Родионов А. В., Голубев В. Е., Зародов А. Ю., Марковский А. В. О разработке нового подхода для исчисления параметров расчетной лесосеки неистощительного пользования [On the development of a new approach to calculating parameters of the periodic yield for sustainable forest management] // Принципы экологии. 2014. № 2. С. 4–20. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3583

Котласский целлюлозно-бумажный комбинат [Kotlas Pulp and Paper Mill] // Википедия – свободная энциклопедия. URL: http://ru.wikipedia.org/wiki/Котласский_целлюлозно-бумажный_комбинат (дата обращения: 15.12.2014).

Лесной план Архангельской области [Forest plan of Arkhangelsk region] // Правительство Архангельской области: Деятельность в сфере лесных отношений. URL: <http://www.dvinaland.ru/files/laws/175u.zip> (дата обращения: 13.05.2014).

Лесной план Республики Карелия [Forest plan of the Republic of Karelia] // Официальный интернет-портал Республики Карелия «Карелия официальная». URL: http://www.gov.karelia.ru/gov/Power/Committee/Forest/Docum/forest_plan.zip (дата обращения: 13.05.2014).

Лесохозяйственные регламенты [Forest management regulations] // Правительство Архангельской области. URL: http://www.dvinaland.ru/power/departments/deples/acts/les_regl.php (дата обращения: 13.05.2014).

Лесохозяйственные регламенты центральных лесничеств Карелии на 2012–2021 гг. [Forest management regulations of the central forestries of Karelia for 2012–2021] // Официальный интернет-портал Республики Карелия «Карелия официальная». URL: http://gov.karelia.ru/gov/Power/Committee/Forest/lh_regl21.html (дата обращения: 13.05.2014).

Митрофанов А. А. Исследования современных технологий и оборудования лесосплава [Studies of modern technologies and equipment for timber floating] // Resources and Technology. 2005. № 6. С. 33–36. URL: <http://rt.petrus.ru/files/pdf/1890.pdf> (дата обращения: 13.05.2014).

ОАО «Сегежский ЦБК» [JSC “Segezha PPM”]. URL: <http://www.scbk.ru/> (дата обращения: 15.12.2014).

Общесоюзные нормативы для таксации лесов (утв. Приказом Госкомлеса СССР от 28.02.1989 г. № 38) [Union-wide standards for forest inventory (approved by Order of State Forest Committee of the USSR from 28.02.1989, № 38)] // Консультант Плюс. URL:

Родионов А. В. , Коросов А. В. , Голубев В. Е. , Зародов А. Ю. , Марковский А. В. О возможном влиянии снижения возрастов рубки на объем неистощительного пользования лесом // Принципы экологии. 2014. № 4. С. 53–67. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3721

<http://base.consultant.ru/cons/cgi/online.cgi?req=doc;base=ESU;n=15893> (дата обращения: 13.05.2014).

Отчет о научно-исследовательской работе по государственному контракту от 30.06.2011 г. № р-6к-11/4 Лот 4 «Разработка технологии повышения эффективности организации лесного хозяйства на основе системы рубок ухода за лесом» (фрагмент) [Research record on the state contract from 30.06.2011 N p-6k-11/4 Lot 4 «Developing technology of improving effectiveness of forestry organization on the basis of forest thinning system" (fragment)] // ФБУ «СПбНИИЛХ». URL: <http://www.spb-niilh.ru/pdf/Prilozhenie1.pdf> (дата обращения: 22.07.2014).

Приказ Федерального агентства лесного хозяйства (Рослесхоз) от 19.02.2008 г. № 37 (ред. от 29.12.2011 г.) «Об установлении возрастов рубок» [Order of Federal Forestry Agency (Rosleskhoz) from 19.02.2008 N 37 (ed. 29.12.2011) «On establishing the cutting ages»] // Консультант Плюс. URL: <http://base.consultant.ru/cons/cgi/online.cgi?req=doc;base=LAW;n=133701> (дата обращения: 03.08.2014).

Приказ Федерального агентства лесного хозяйства (Рослесхоз) от 27.05.2011 г. № 191 «Об утверждении Порядка исчисления расчетной лесосеки» (зарегистрирован в Минюсте РФ 06.07.2011 г. № 21276) [Order of Federal Forestry Agency (Rosleskhoz) from 27.05.2011 N 191 «On approval of the Procedure for calculating the annual allowable cut» (registered in Minyust RF 06.07.2011, N 21276)] // Интернет-портал «Российской Газеты». URL: <http://www.rg.ru/2011/07/07/lesoseka-site-dok.html> (дата обращения: 13.05.2014).

Сегежский целлюлозно-бумажный комбинат [Segezha Pulp and Paper Mill] // Википедия – свободная энциклопедия. URL: http://ru.wikipedia.org/wiki/Сегежский_ЦБК (дата обращения: 15.12.2014).

Шутов И. В. Однополярность как мечта... [Unipolarity as a dream...] // Лесной форум Гринпис России. URL: <http://forestforum.ru/viewtopic.php?f=9&t=16396> (дата обращения: 13.05.2014)

Ярошенко А. Ю. В Госдуму внесен законопроект, допускающий снижение возрастов рубок для арендных участков предприятий ЦБП по спецразрешению правительства [Bill allowing reduction of cutting age for leases of pulp and paper mills on special government permit is brought into the State Duma] // Лесной форум Гринпис России. URL: <http://forestforum.ru/viewtopic.php?f=9&t=16329> (дата обращения: 13.05.2014).

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке проекта WWF и IKEA «Содействие устойчивому лесопользованию в России на основе сотрудничества со всеми заинтересованными сторонами в сферах государственного управления, бизнеса и образования».

Авторы благодарят Координатора проектов по лесам высокой природоохранной ценности WWF России К. Н. Кобякова за инициирование размышлений по проблемам исчисления параметров расчетной лесосеки неистощительного пользования и активное участие в обсуждении полученных результатов.

On the possible impact of the reduction of cutting age on the amount of the sustainable use of forest

RODIONOV
Andrey

NGO «SPOK», andrey.rodionov@mail.ru

KOROSOV
Andrey

NGO «SPOK», korosov@mail.ru

GOLUBEV
Vladimir

NGO «SPOK», veg-cbk@mail.ru

ZARODOV
Alexander

NGO «SPOK», x-booster@mail.ru

MARKOVSKY
Alexander

NGO «SPOK», markovsky.a@gmail.com

Keywords:

the sustainable forest management
cutting age
the amount of use

Summary:

The paper presents the evaluation of the possible effect of the reduction of cutting age on the amount of sustainable use of forests for the neighborhood of deep woodwork enterprises. For the calculations the computer program, developed by the authors was used. This program allowed calculating the amount of sustainable management of forests based on the simulation model of the dynamics of the entire age structure of the forest (Proposed approach).

References

Golubev V. E. Zarodov A. Yu. Korosov A. V. Markovskiy A. V. Rodionov A. V. Development of the principles of algorithm for calculating parameters of periodic yield for sustainable forest management. Petrozavodsk: MROO «SPOK», 2014. 123 p., Dep. v VINITI 20.10.2014, No. 279-V2014.

Grabar F. E. Implementing thinnings by Scandinavian methods in Russia, Transgranichnyy lesnoy portal – <http://www.idanmetsatiето.info>. URL: http://www.idanmetsatiето.info/fi/document.cfm?doc=show&doc_id=1317 (data obrascheniya: 13.05.2014).

"Ilim Group". URL: <http://www.ilingroup.ru/> (data obrascheniya: 15.12.2014).

Kischenko T. I. Andreev K. A. Our green friend. Petrozavodsk: Karel'skoe knizhnoe izd-vo, 1967. 112 p.

Korosov A. V. Rodionov A. V. Golubev V. E. Zarodov A. Yu. Markovskiy A. V. On the development of a new approach to calculating parameters of the periodic yield for sustainable forest management, Principy ekologii. 2014. No. 2. P. 4–20. DOI: 10.15393/j1.art.2014.3583

Kotlas Pulp and Paper Mill, Vikipediya – svobodnaya enciklopediya. URL: http://ru.wikipedia.org/wiki/Kotlasskiy_cellyulozno-bumazhnyy_kombinat (data obrascheniya: 15.12.2014).

Forest plan of Arkhangelsk region, Pravitel'stvo Arhangel'skoy oblasti: Deyatel'nost' v sfere lesnyh otnosheniy. URL: <http://www.dvinaland.ru/files/laws/175u.zip> (data obrascheniya: 13.05.2014).

Forest plan of the Republic of Karelia, Oficial'nyy internet-portal Respubliki Kareliya «Kareliya oficial'naya». URL: http://www.gov.karelia.ru/gov/Power/Committee/Forest/Docum/forest_plan.zip (data obrascheniya: 13.05.2014).

Forest management regulations, Pravitel'stvo Arhangel'skoy oblasti. URL:

http://www.dvinaland.ru/power/departments/deples/acts/les_regl.php (data obrascheniya: 13.05.2014).

Forest management regulations of the central forestries of Karelia for 2012–2021, Oficial'nyy internet-portal Respubliki Kareliya «Kareliya oficial'naya». URL: http://gov.karelia.ru/gov/Power/Committee/Forest/lh_regl21.html (data obrascheniya: 13.05.2014).

Mitrofanov A. A. Studies of modern technologies and equipment for timber floating, Resources and Technology. 2005. No. 6. P. 33–36. URL: <http://rt.petsru.ru/files/pdf/1890.pdf> (data obrascheniya: 13.05.2014).

JSC "Segezha PPM". URL: <http://www.scbk.ru/> (data obrascheniya: 15.12.2014).

Union-wide standards for forest inventory (approved by Order of State Forest Committee of the USSR from 28.02.1989, № 38), Konsul'tant Plyup. URL: <http://base.consultant.ru/cons/cgi/online.cgi?req=doc;base=ESU;n=15893> (data obrascheniya: 13.05.2014).

Research record on the state contract from 30.06.2011 N p-6k-11/4 Lot 4 «Developing technology of improving effectiveness of forestry organization on the basis of forest thinning system» (fragment), FBU «SPbNIILH». URL: <http://www.spb-niil.ru/pdf/Prilozhenie1.pdf> (data obrascheniya: 22.07.2014).

Order of Federal Forestry Agency (Rosleskhoz) from 19.02.2008 N 37 (ed. 29.12.2011) «On establishing the cutting ages», Konsul'tant Plyup. URL: <http://base.consultant.ru/cons/cgi/online.cgi?req=doc;base=LAW;n=133701> (data obrascheniya: 03.08.2014).

Order of Federal Forestry Agency (Rosleskhoz) from 27.05.2011 N 191 «On approval of the Procedure for calculating the annual allowable cut» (registered in Minyust RF 06.07.2011, N 21276), Internet-portal «Rossiyskoy Gazety». URL: <http://www.rg.ru/2011/07/07/lesoseka-site-dok.html> (data obrascheniya: 13.05.2014).

Segezha Pulp and Paper Mill, Vikipediya – svobodnaya enciklopediya. URL: http://ru.wikipedia.org/wiki/Segezhskiy_CBK (data obrascheniya: 15.12.2014).

Shutov I. V. Unipolarity as a dream..., Lesnoy forum Grinpis Rossii. URL: <http://forestforum.ru/viewtopic.php?f=9&t=16396> (data obrascheniya: 13.05.2014)

Yaroshenko A. Yu. Bill allowing reduction of cutting age for leases of pulp and paper mills on special government permit is brought into the State Duma, Lesnoy forum Grinpis Rossii. URL: <http://forestforum.ru/viewtopic.php?f=9&t=16329> (data obrascheniya: 13.05.2014).



УДК 598.124:57.017.53(471)

О корреляционной связи формы яиц с их количеством в кладках обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)

КЛЁНИНА

Анастасия

**Александровна
БАКИЕВ**

Андрей Геннадьевич

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
colubrida@yandex.ru

Институт экологии Волжского бассейна РАН,
herpetology@list.ru

Ключевые слова:

Natrix natrix
репродуктивная биология
размер кладки
форма яиц

Аннотация:

У обыкновенного ужа выявлена положительная корреляция количества яиц в кладке с их диаметром, отрицательная – с их длиной. Диаметр и длина яиц отрицательно коррелируют между собой. Чем больше количество яиц в кладке, тем более округлая у них форма, что объясняется их деформацией при скоплении в яйцеводах.

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Получена: 22 декабря 2014 года

Опубликована: 26 февраля 2015 года

Введение

Репродуктивная биология обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) затронута во многих публикациях. Приведенные в них материалы касаются сроков наступления половой зрелости, периода спаривания, дат откладки яиц, плодовитости самок, размеров яиц в кладках и т. д. В табл. 1 для примера представлены опубликованные данные о размерах яиц из некоторых регионов.

В доступной литературе обнаружена единственная работа (Моднова, 2010), в которой сделана попытка выявить зависимости между размерами яиц и размерами отложивших их самок обыкновенного ужа (из Цнинского лесного массива в Тамбовской области). По данным этого автора корреляция между длиной тела самок и средними показателями длины и ширины яйца отсутствовала (коэффициент корреляции r составлял соответственно -0,131 и -0,004).

Цель настоящей работы – изучение корреляционных связей между количеством яиц в кладке и их размерами, между длиной и диаметром яиц, между количеством яиц в кладке и их формой, между количеством яиц в кладке и их объемом и причин их появления.

Таблица 1. Характеристика размеров яиц *N. natrix* из Волжского бассейна и соседних регионов

Table 1. Characteristic of eggs size of *N. natrix* from Volga river basin and neighbouring regions

Район исследований	Источник	Яйца							
		n	l (мм)			n	d (мм)		
			min	max	$M \pm m$	min	max	$M \pm m$	
Белоруссия	Пикулик и др., 1988	350	16.2	38.7	–	350	13.2	23	–
Центральное Предкавказье	Тертышников, 2002	–	25	38	–	–	14.0	22	–
Калмыкия	Ждокова, 2003	–	35.0	38.0	–	–	14.5	21.5	–
Саратовская обл.	Табачишина, 2004	53	25.7	33.2	27.8 ± 0.14	53	15.2	19.8	18.0 ± 0.09
Самарская обл.	Бакиев и др., 2009	–	17	35	–	–	10	20	–

Тамбовская обл. Моднов, 2010	-	25	35	26,65±0,22	-	15	25	16,75±0,23
Ростовская обл. Белик и др., 2011	-	20	31	-	-	9	21	-

Материалы

Шесть беременных самок (*L. corp.* 570–777 мм) отловили в Ставропольском и Сызранском районах Самарской области в июне – июле 2014 г. Самок содержали в неволе до откладки яиц. Каждая из них отложила от 7 до 21 яйца ($n = 78$). Самки с полученным от них потомством возвращены в июле – августе 2014 г. в места отлова.

Методы

Длина (l) и диаметр (d) каждого яйца (рис. 1) измерялись в день их откладки электронным штангенциркулем. Жировые яйца при этом не учитывались. У склеенных яиц не всегда удавалось измерить и длину, и диаметр, поэтому количество измерений этих параметров иногда различается. Математическую обработку данных осуществляли в программе Microsoft Excel. Для расчета коэффициентов корреляции брали не средние значения размеров яиц в кладке, а размеры каждого яйца по отдельности.

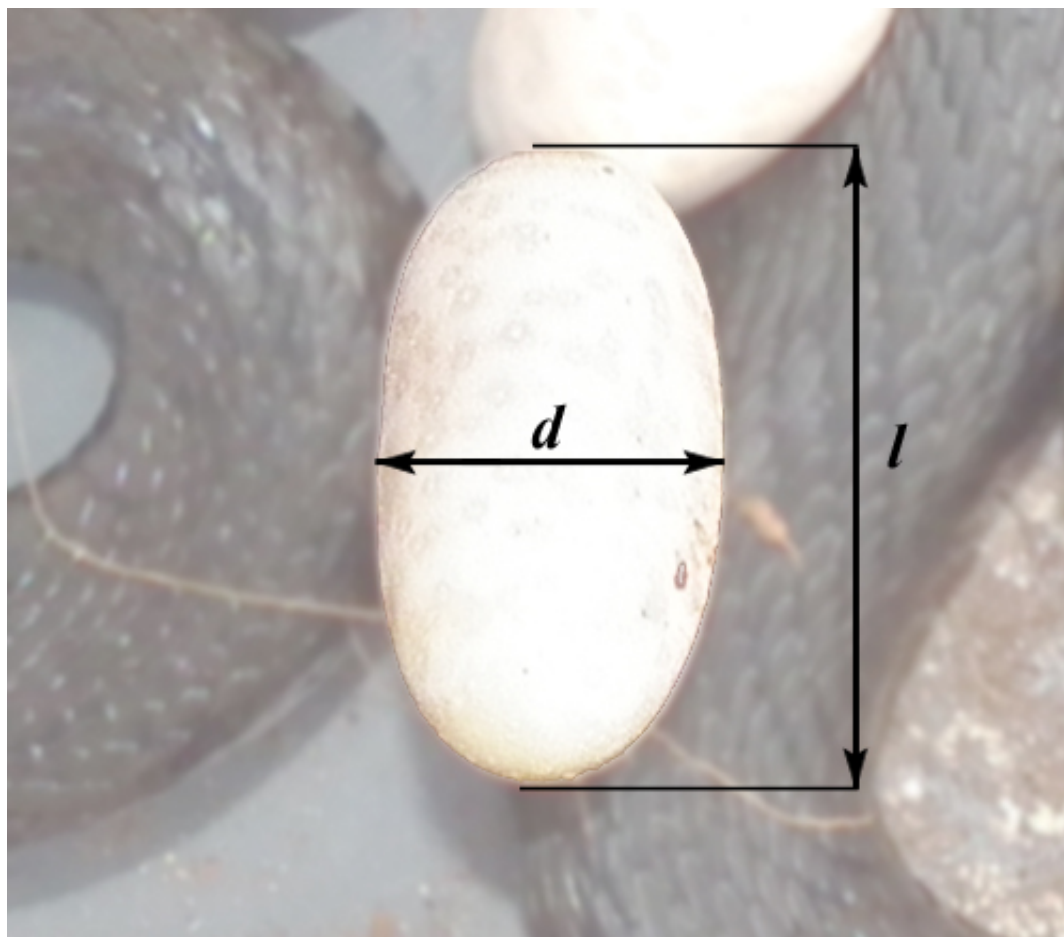


Рис. 1. Схема промеров яйца: d – диаметр, l – длина. Фото авторов
 Fig. 1. Measurement scheme of an egg: d – diameter, l – length. Photo by authors

Для вычисления объема яйца допускали, что его форма соответствует форме вытянутого сфероида. Объем яйца высчитывали по формуле:

$$V = 1/6 \times 3,14 \times l^2 \times d.$$

Результаты

Минимум и максимум, средняя и ее ошибка для длины (l), диаметра (d) яиц, индекса d/l и объема

яиц (V) в кладках обыкновенных ужей ($n = 6$) приведены в табл. 2.

Таблица 2. Характеристика яиц, измеренных в кладках обыкновенного ужа *N. natrix* из Самарской области

Table 2. Characteristic of eggs, measured in the clutches of the grass snake *N. natrix* from Samarsky region

<i>L. corp.</i> самок (мм)	<i>l</i> (мм)	<i>d</i> (мм)	<i>d/l</i>	<i>V</i> (мм ³)
	<i>n</i> <i>M ± m</i> <i>min-max</i>			
570	7 30.0 ± 0.72 28.3–34.3	7 15.5 ± 0.19 14.4–15.9	7 0.51 ± 0.015 0.45–0.55	7 8204.1 ± 295.95 7206.5–9105.4
630	8 33.8 ± 0.56 32.6–37.3	8 15.4 ± 0.31 13.7–16.2	8 0.46 ± 0.015 0.39–0.50	8 9202.6 ± 233.17 8674.0–10627.8
685	7 32.7 ± 0.62 30.4–34.8	7 14.6 ± 0.14 14.3–15.3	7 0.45 ± 0.011 0.41–0.49	7 7641.1 ± 341.81 6568.7–9495.3
765	14 31.9 ± 0.40 29.9–35.5	14 17.8 ± 0.17 16.1–18.8	14 0.56 ± 0.011 0.48–0.61	14 9472.7 ± 205.96 8367.3–11266.0
770	21 28.8 ± 0.32 27.0–32.8	20 18.1 ± 0.14 16.7–19.0	20 0.63 ± 0.010 0.54–0.68	20 7845.0 ± 164.97 6868.4–9953.4
777	20 30.3 ± 0.27 27.9–33.4	20 18.6 ± 0.22 16.1–20.2	20 0.61 ± 0.010 0.51–0.68	20 8896.8 ± 159.86 7545.7–10419.2

Мы обратили внимание на то, что яйца из одной кладки имеют схожую форму, а яйца из разных кладок могут сильно различаться по форме (рис. 2, 3).



Рис. 2. Самка обыкновенного ужа *N. natrix* с кладкой из 7 яиц. Фото авторов
Fig. 2. Clutch of 7 eggs of the grass snake *N. natrix*. Photo by authors



Рис. 3. Часть кладки (19 яиц из 21) *N. natrix*. Фото авторов
Fig. 3. Part of the clutch (19 of 21 eggs) of *N. natrix*. Photo by authors

Количество яиц в кладках положительно коррелирует с их диаметром (рис. 4) и отрицательно – с длиной этих яиц (рис. 5).

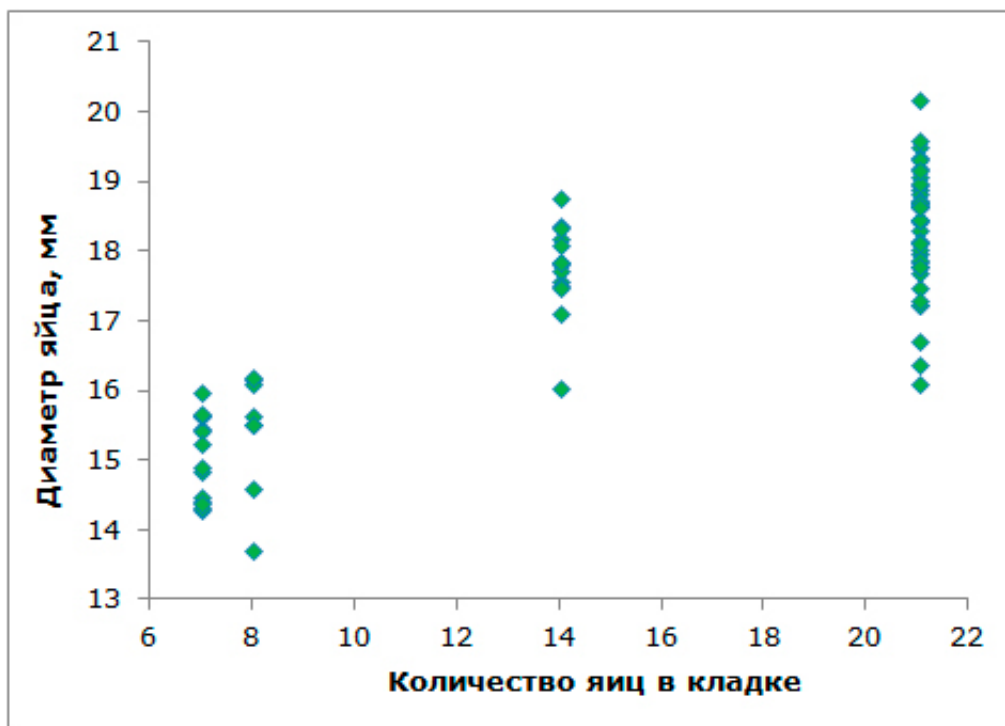


Рис. 4. Соотношение размера кладок и диаметра яиц ($r = 0.832$, $P < 0.001$) у обыкновенного ужа *N. natrix*
 Fig. 4. Relationship between the clutch size and the diameter of eggs ($r = 0.832$, $P < 0.001$) of the grass snake *N. natrix*

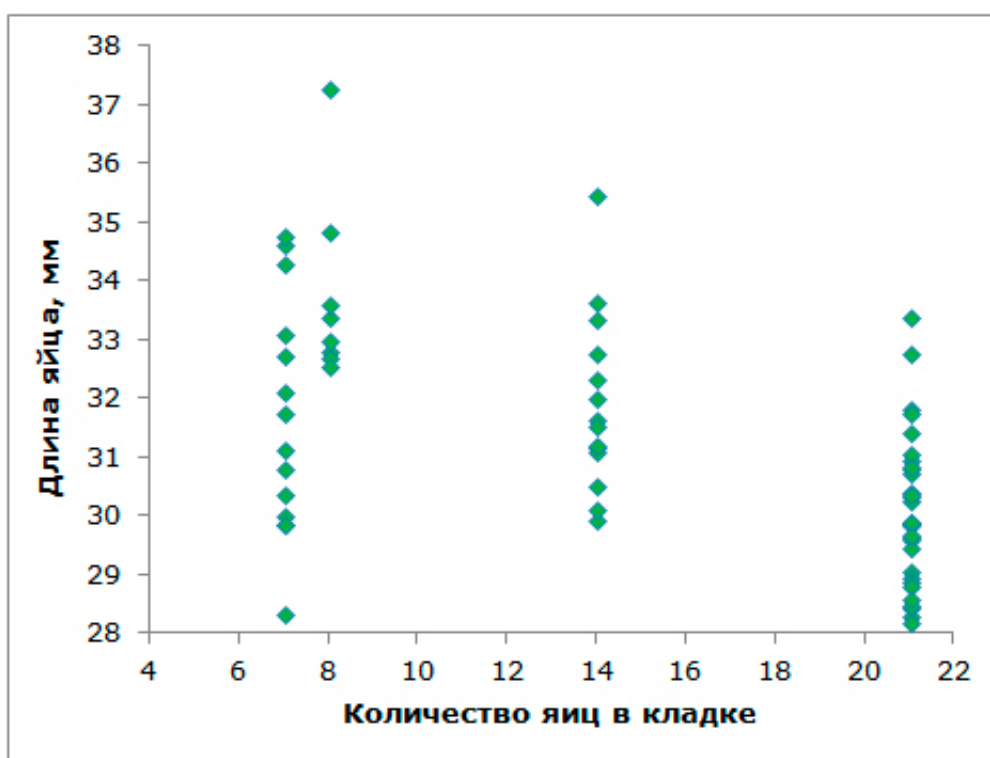


Рис. 5. Соотношение размера кладок и длины яиц ($r = -0.598$, $P < 0.001$) у обыкновенного ужа *N. natrix*
 Fig. 5. Relationship between the clutch size and the egg's length ($r = -0.598$, $P < 0.001$) of the grass snake *N. natrix*

snake *N. natrix*

Длина отложенных яиц отрицательно коррелирует с их диаметром (рис. 6).

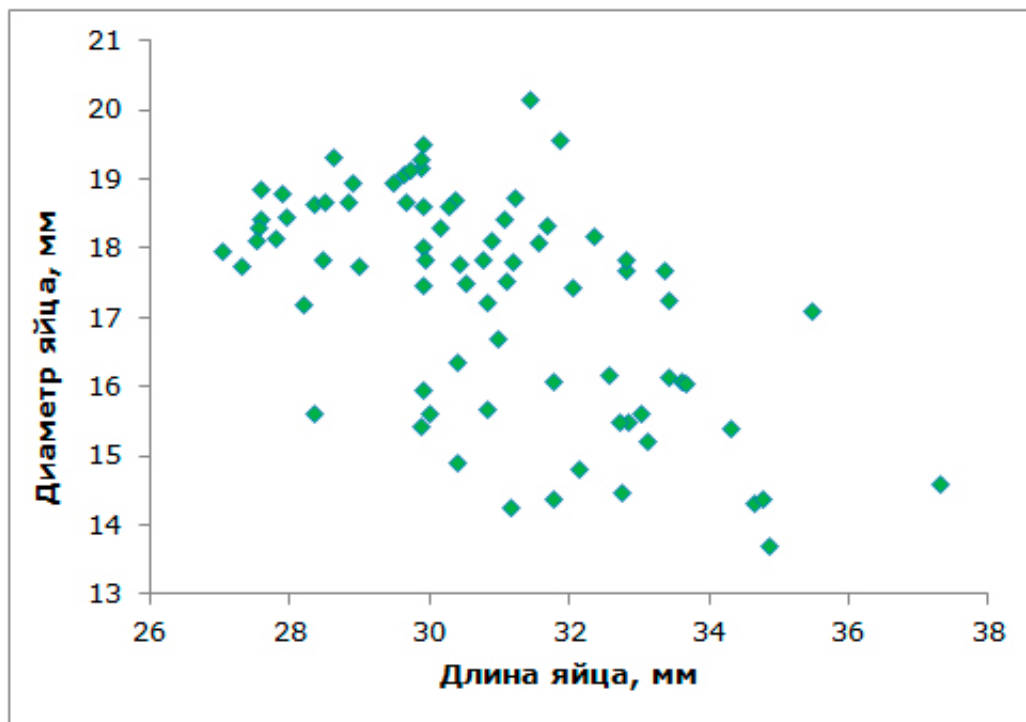


Рис. 6. Соотношение длины и диаметра яиц ($r = -0.571$, $P < 0.001$) у обыкновенного ужа *N. natrix*
Fig. 6. Relationship between the diameter and length of eggs ($r = -0.571$, $P < 0.001$) of the grass snake *N. natrix*

Корреляционные связи, отображенные на рис. 4 и 5, свидетельствуют о том, что при увеличении количества яиц в кладке уменьшается их длина, но при этом увеличивается их диаметр. Корреляционная связь на рис. 6 – подтверждение того, что при уменьшении длины яйца увеличивается его диаметр.

Обсуждение

Выявленные корреляции, на наш взгляд, обусловлены деформацией яиц при их большом скоплении в яйцеводах. Так, известно (Гуртовой и др., 1978), что каждый из парных яйцеводов у самок ужей рода *Natrix* вне периода размножения представляет собой широкую тонкостенную фестончато сложенную трубку, расположенную по бокам от кишки в задней части полости тела. В период размножения яйцеводы по всей длине заполняются крупными яйцами, сильно растягиваются и занимают почти всю полость тела.

Яйца в яйцеводе располагаются в один ряд: при малом их количестве они принимают вытянутую форму под давлением со стороны кожных покровов и внутренних органов. Возможности яйцевода растягиваться ограничены размерами полости тела самки, поэтому в яйцеводе не может уместиться большое количество удлинённых яиц. Чем большим количеством яиц заполнен яйцевод, тем плотнее они контактируют внутри него, надавливая друг на друга, и поэтому становятся более округлыми.

Проиллюстрируем выдвинутое предположение о деформации яиц, выразив форму яйца через отношение его диаметра к ширине (рис. 7). Как видно из рис. 7, чем больше количество яиц в кладке, тем соотношение диаметра и длины яйца d/l ближе к единице, что означает: яйца имеют более округлую, менее вытянутую, форму. Оценка достоверности коэффициента корреляции опровергает нулевую гипотезу на 0,1%-ном уровне значимости.

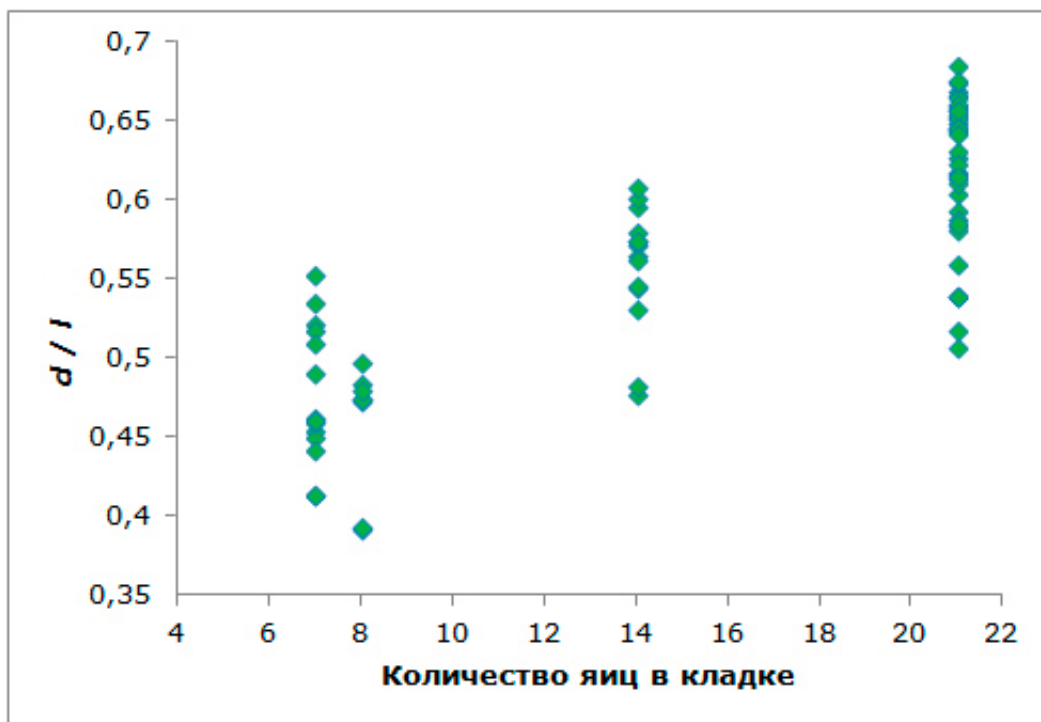


Рис. 7. Соотношение количества яиц в кладке и индекса d/l ($r = 0.645$, $P < 0.001$) у обыкновенного ужа *N. natrix*

Fig. 7. Relationship between the clutch size and the index of d/l ($r = 0.645$, $P < 0.001$) *N. natrix*

Статистически значимая – на 5%-ном уровне – корреляция между количеством яиц и их объемом не выявлена (рис. 8).

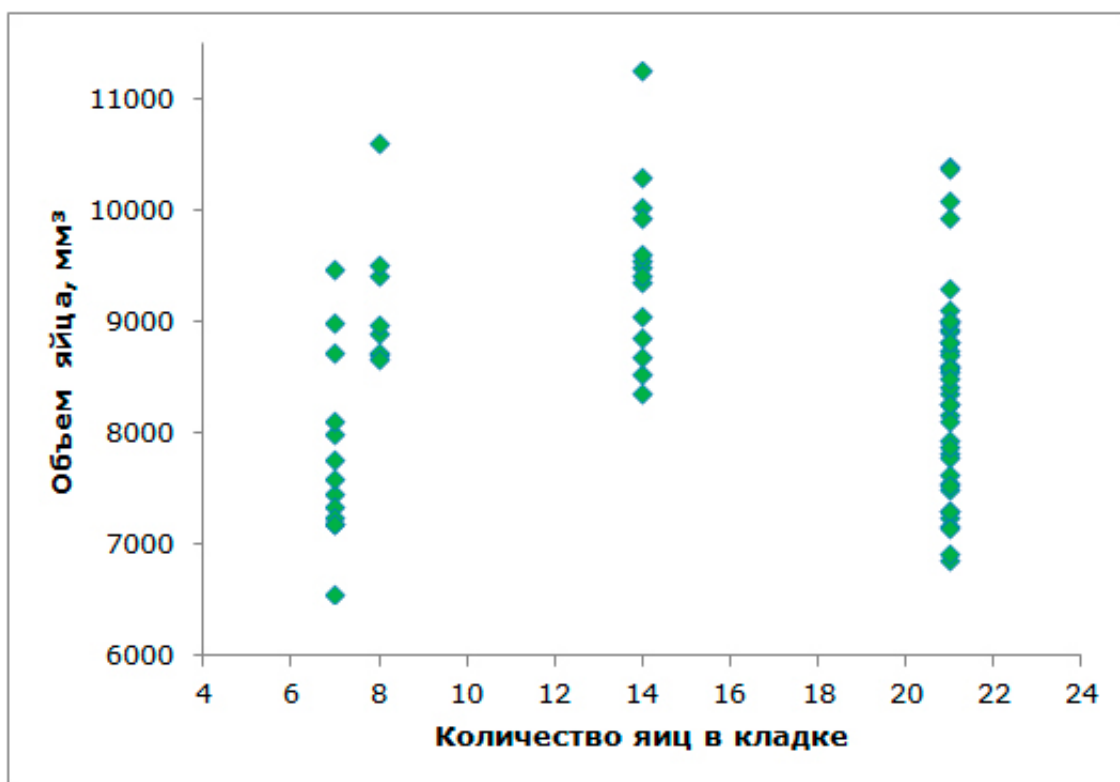


Рис. 8. Соотношение количества яиц в кладке и их объема ($r = -0.049$, $P > 0.05$) у обыкновенного

ужа *N. natrix*

Fig. 8. Relationship between the clutch size and the egg volume ($r = -0,049$, $P > 0,05$) of the grass snake *N. natrix*

Заключение

Мы установили, что у обыкновенного ужа при увеличении количества яиц в кладке их форма меняется от более вытянутой к более округлой. На наш взгляд, это обусловлено деформацией яиц при их большом скоплении в яйцеводах самок.

Полагаем, что сходная зависимость будет подтверждена и уточнена на других яйцекладущих видах змей.

Библиография

Бакиев А. Г., Маленев А. Л., Зайцева О. В., Шуршина И. В. Змеи Самарской области [Snakes of Samarsky region]. Тольятти: Кассандра, 2009. 170 с.

Баринов В. Г. Исследование герпетофауны Самарской Луки [Study of the herpetofauna of the Samarskaya Luka] // Экология и охрана животных: Межвуз. сб. Куйбышев: КГУ, 1982. С. 116–129.

Белик В. П. Ревизия фауны рептилий степного Придонья [Inspection of reptiles fauna of the steppe Pridonye] // Современная герпетология. 2011. Т. 11, вып. 1/2. С. 3–27.

Гуртовой Н. Н., Матвеев Б. С., Держинский Ф. Я. Практическая зоотомия позвоночных. Земноводные, пресмыкающиеся [Practical zootomy of the vertebrates. Amphibians, reptiles]. М.: Высш. шк., 1978. 408 с.

Ждокова М. К. Эколого-морфологический анализ фауны амфибий и рептилий Калмыкии [Ecological and morphological analysis of the fauna of amphibians and reptiles of the Kalmykia]: Дисс. ... канд. биол. наук. Саратов, 2003. 262 + [21] с.

Моднов В. С. Особенности экологии обыкновенного ужа *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758) Цининского лесного массива (Тамбовская область) // Вестн. Тамбовского ГУ. Т. 15, вып. 3. 2010. С. 660–664.

Пикулик М. М., Бахарев В. А., Косов С. В. Пресмыкающиеся Белоруссии [Reptiles of Belarus]. Минск, 1988. С. 54–68.

Табачишина И. Е. Эколого-морфологический анализ фауны рептилий севера Нижнего Поволжья [Ecological and morphological analysis of reptile fauna in the north of the Lower Volga]: Дисс. ... канд. биол. наук. Саратов: Саратовский гос. ун-т, 2004. 182 с.

Тертышников М. Ф. Пресмыкающиеся Центрального Предкавказья [Reptiles of the Central Caucasus]. Ставрополь: Ставропольсервисшкола, 2002. 240 с.

Шляхтин Г. В., Табачишин В. Г., Завьялов Е. В., Табачишина И. Е. Амфибии и рептилии: Учебное пособие [Amphibians and reptiles] // Животный мир Саратовской области. Кн. 4. Саратов: Изд-во Саратовского ун-та, 2005. 116 с.

Mikátová B., Kolman P., Vlašín M. Grass snake (*Natrix natrix*) // Atlas of the distribution of reptiles in the Czech Republic. Brno; Praha: AOPK ČR, 2001. P. 225–229.

On the correlation between the shape of eggs and their quantity in the clutches of Grass snake *Natrix natrix* (Linnaeus, 1758)

**KLENINA
Anastasia**

*Institute of Ecology of Volga river Basin of Russian
Academy of Science, colubrida@yandex.ru*

**BAKIEV
Andrey**

*Institute of Ecology of Volga river Basin of Russian
Academy of Science, herpetology@list.ru*

Keywords:

Natrix natrix
reproductive biology
size of clutch
shape of eggs

Summary:

Positive correlation between the quantity of eggs in clutch of the grass snake and their diameter as well as negative correlation between quantity of eggs and their length and between the diameter of eggs and their length was revealed. It was determined that the more the quantity of eggs in the clutch, the more they are rounded, that was explained by their deformation in accumulating in the oviduct.

References

- Bakiev A. G. Malenev A. L. Zayceva O. V. Shurshina I. V. Snakes of Samarsky region. Tol'yatti: Cassandra, 2009. 170 p.
- Barinov V. G. Study of the herpetofauna of the Samarskaya Luka, *Ekologiya i ohrana zhivotnyh*: Mezhev. sb. Kuybyshev: KGU, 1982. P. 116–129.
- Belik V. P. Inspection of reptiles fauna of the steppe Pridonye, *Sovremennaya gerpetologiya*. 2011. T. 11, vyp. 1/2. P. 3–27.
- Gurtovoy N. N. Matveev B. S. Dzerzhinskiy F. Ya. Practical zootomy of the vertebrates. Amphibians, reptiles. M.: Vyssh. shk., 1978. 408 p.
- Zhdokova M. K. Ecological and morphological analysis of the fauna of amphibians and reptiles of the Kalmykia: Disp. ... kand. biol. nauk. Saratov, 2003. 262 + [21] p.
- Pikulik M. M. Baharev V. A. Kosov C. B. Reptiles of Belarus. Minsk, 1988. P. 54–68.
- Tabachishina I. E. Ecological and morphological analysis of reptile fauna in the north of the Lower Volga: Disp. ... kand. biol. nauk. Saratov: Saratovskiy gos. un-t, 2004. 182 p.
- Tertyshnikov M. F. Reptiles of the Central Caucasus. Stavropol': Stavropol'servisskola, 2002. 240 p.
- Shlyahin G. V. Tabachishin V. G. Zav'yalov E. V. Tabachishina I. E. Amphibians and reptiles, *Zhivotnyy mir Saratovskoy oblasti*. Kn. 4. Saratov: Izd-vo Saratovskogo un-ta, 2005. 116 p.
- Mikátová B., Kolman P., Vlašín M. Grass snake (*Natrix natrix*), Atlas of the distribution of reptiles in the Czech Republic. Brno; Praha: AOPK ČR, 2001. P. 225–229.



Философские аспекты зоогеографии

ЛИННИК

Юрий Владимирович

Петрозаводский государственный университет,
yulinnik@yandex.ru

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 26 февраля 2015 года

(Ивантер Э. В. Зоогеография. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. 504 с.)

Люблю зоогеографию за планетарный стиль мышления.

Пусть у какого-нибудь эндемика крохотный – с гулькин нос – истаивающий ареал.

Малость местного значения!

Однако эту малость – ее природу, ее происхождение – можно понять лишь в контексте целого. Вдруг выясняется, что перед нами своего рода кусочек шагреновой кожи: ужалась донельзя – а когда-то занимала огромные пространства.

Планетарное переходит во вселенское.

В. И. Вернадский призывал увидеть лик Земли из космоса.

Добавим: это надо сделать с таким разрешением, что не пропадет ни одна родинка – ни одна живая подробность.

Собственно, это и осуществляет в своей замечательной книге Э. В. Ивантер – он пишет портрет Геи, используя в качестве красок различные таксоны *Animalia*.

Успех книги – в гармоническом сопряжении масштабов: вот мы заглядываем в норку полевки – а вот наблюдаем дрейф континентов.

Связь частного и общего соприсуща зоогеографии.

Наука эта насквозь диалектична.

И эстетична!

В моем личном Храме Природы есть культовая птица.

Это полярная крачка (*Sterna paradisaea*).

Гнездится в Арктике – зимует в Антарктиде: дуга перелета по длине фактически равна меридиану.

Мысленно присоединяясь к ней, озираю земной шар – во всем его лазурном охвате.

Зооглобализм!

На выдвижение этого игрового термина меня подвигают и тюлени.

Подумать только: классический отряд ластоногих теперь упразднен – выявлена его полифилия.

Скажем наглядно: моржи – родственники медведей, а нерпы – куниц.

Речь пойдет о настоящих тюленях (*Phocidae*).

В 2007 г. на острове Девон в Канадской Арктике палеоэколог Наталия Рыбчински обнаружила скелет пуйилы (*Puijila darwini*). Было показано: это переходное звено между куньими и тюленьими.

Открытие укрепило гипотезу арктического происхождения *Phocidae*.

Что-то возвышенное есть в картине расселения этих животных.

Добрались до Антарктиды!

Без всяких метафор: заняли полярно противоположные, но экологически единые ниши.

Многие из них – *пагетоды*: размножаются на льду.

Наш тевяк (*Halichoerus grypus*) – и его антипод тюлень Уэдделла (*Leptonychotes weddellii*): готов расцеловать обе усатых морды.



Тевяки на арктическом льду

Истинные экстремалы!

Разминувшись навсегда, они являют – на мой взгляд – предельный по раздвинутости случай *викариата*.

Географический разрыв – максимальный.



Тюлени Уэдделла в Антарктиде

И при этом – полнота унисона!

Современная наука, о которой так увлекательно рассказывает Э. В. Ивантер, питает – не боюсь противоречия – архаическое чувство Земли как матери.

Всё из ее лона!

Гея отражается – и целостно, и локально – в своих чадах.

Изучаешь животное – и ощущаешь за ним планету: оно своеобразно преломило тот или иной ее аспект – когда узкий, а когда всеобъемлющий.

Э. В. Ивантер сводит вместе три *правила*, устанавливающих вот какую функциональную – явно нетривиальную – зависимость: морфология животного – и его местоположение на планете.

Интереснейшая корреляция!

Правило Карла Бергмана (1847) гласит: с повышением широты млекопитающие укрупняются в размере (пример: амурский тигр куда массивнее тигра суматранского).

Правило Константина Глогера (1833) показывает: чем ближе к тропикам, тем ярче окраска (С. С. Четвериков видел на крыльях наших крапивниц отсвет южной палитры).

Правило Джоэла Аллена (1877) касается пропорций: выступающие части тела – будь то конечности, хвосты, уши – тем короче, чем холоднее климат (сравни уши песца и фенека).

За этими связями Гея и ее жизнь видятся интегрально.

Зоогеография поддерживает наши холистические установки. Много для их укрепления дает изучение миграций. Э. В. Ивантер пишет: «*История жизни на Земле происходит в вечных кочеваниях, и живые существа очень редко имеют корни в местах своего обитания и почти всегда являются пришельцами более или менее давнего времени*» (с. 63). Они несут в себе память истока. Зоогеография пытается заглянуть в ее глубины. Когда это удастся, то часто испытываешь удивление.

Неужели олени происходят из Монголии?

А лошади из Америки?

Миграция играет в эволюции двоякую роль: и отрицательную (сглаживает генетическое разнообразие популяций – вымывает ценные признаки), и положительную (обособляет – в союзе с изоляцией – оторвавшиеся от основного ареала группы, давая им возможность раскрыть свой потенциал).

Последний случай имеет для нас особую значимость.

Первооткрыватель тут – Мориц Вагнер.

В зоогеографию он пришел из этнографии.

Изучал на трех континентах горные – значит, заведомо обособленные, отрезанные от равнинных открытых просторов, маргинальные для ойкумены – народы.

Описывая кавказские племена и их ареалы, Мориц Вагнер весьма уместно процитировал Карла Риттера: «*мировые изолированные крепости*». За их стенами – как природными, так и искусственными – утверждается самобытность.

Подобные крепости знает и зоогеография.

Разделительные границы возводятся разнообразно.

Чем прочнее система защиты, тем ошеломительнее результаты: таксон будто попадает под опеку, гарантирующую свободную – ничем не стесняемую – реализацию его возможностей.

Смогла бы жизнь эволюционировать на планете с однородным ландшафтом?

Все ровное и гладкое.

А для жизни – сплошь тупики.

Наша Гея тут являет полную противоположность.

Сколько преград!

Водные – и горные, тектонические – и эрозионные: все они работают на то, чтобы увеличить разнообразие биоса.

Одна из книг Д. Симпсона называется так: «*Великолепная изоляция*».

Она посвящена млекопитающим Южной Америки.

Уникальные формы!

Обособление – отграничение – размежевание: эти механизмы с особой эффективностью действовали на островах планеты.

Мадагаскарские сифаки!

Тасманийские сумчатые волки!

Новогвинейские райские птицы!

Чарльза Дарвина поразили Галапагосы.

Сколько метаморфоз осуществили вьюрки-островитяне?

Они заняли экологические ниши самых различных птиц.

Даже дятлов!

Еще большую экологическую пластичность обнаружили гавайские цветочницы. Читаем у Э. В. Ивантера: «*Формой клюва и типом питания они становились все больше похожими одни – на славков, другие – на мухоловок, третьи – на пищух, четвертые – на воробьев, вьюрков, дубоносов, попугаев, колибри, медососов и т. д. и т. п.*» (с. 203).

Потрясающий универсализм!

Это скрывалось в одном семействе – и вот проявилось: благодаря исключительно изоляции.

Не было конкуренции.

Является ли она необходимым – и креативным по сути – фактором эволюции?

Проблема остается дискуссионной.

Философическое это занятие – рассматривание зоогеографических карт.

Изучаешь современные ареалы – и от них экстраполируешь на миллионы лет назад: перед тобой предстают грандиозные геологические процессы, работавшие на изоляцию.

Назову два из них:

– дрейф континентов;

– деятельность ледника.

Вот распадается Пангея!

Вот раскалывается Гондвана!

Животные оказываются как бы на огромных плотах, разносимых в разные стороны, – слонов мы обнаружим как в Индии, так и в Африке, а сумчатые нас встретят и в Австралии, и в Америке.

Разрывы ареалов!

За этим явлением стоит мощная динамика Геи – ее неизбывная активность. Вот она раздвинула Европу и Америку – меж зайцами-беляками встала Атлантика. А Тихий океан вклинился в ареал речных раков – мы их найдем и в Приамурье, и в Калифорнии.

В раскройке ареалов участвовали и многочисленные ледники. Последний из них разлучил голубых сорок: они водятся в Европе и на Дальнем Востоке – но их нет в Сибири.

Что значимо для нас в приведенных иллюстрациях?

Диапазон явления!

Мы видим огромные – воистину всесветные – расстояния.

Подвижка ареалов – их перестройка в столь же больших масштабах – может иметь и внутренние причины. Пример тому мы находим в так называемой *европеизации фауны* – здесь выявляется удивительная асимметрия Северного и Южного полушарий: формы первого – «*геологически более молодые и наиболее высоко организованные*» – вытесняют формы второго (с. 59).

Опять перед нами глобальная картина!

Аллопатрическое видообразование задается географической изоляцией.

Разделения благоприятствуют полиморфизму.

Однако природа любит контрапункт – в разнообразии она вносит единство.

Отсюда *параллелизмы, конвергенции*.

Тушканчики – и кенгуру: понятно, насколько они различны филетически – но их экологическое двойничество не менее очевидно.

А. А. Любищев правомерно поставил вопрос о *географическом стиле*.

Явление проявляется в разных масштабах: вот оно связует собой материки – вот замыкается в границах острова.

Очень трудно удержаться от мифологизации этого загадочного феномена. Так и тянет связать его с ***Genius loci*** – *Гением места*.

Когда я спросил поэта-визионера Вилли Мельникова о том, что это такое, то он ответил незамедлительно:

– *Особая форма жизни.*

Внепарадигмально?

Но эвристично!

Приведем два разнородных примера:

– Бабочки из разных систематических групп на о. Цейлон предпочитают синий окрас, достигая общего результата с помощью резко несходных средств – то за счет пигментации, то благодаря интерференции. Какой камертон настраивает все виды на предписанную им цветовую частоту?

– Балтия – регион блондинов: финны, эстонцы, латыши, литовцы, славяне, германцы являются носителями этого признака. Конституирующие различия здесь явно игнорируются: некое стилевое поле действует как бы поверх таковых, независимо и автономно – в своем специфическом срезе.

Перед нами нечто похожее на резонансный механизм.

Увлекают попытки связать идеей *стиля* природу и культуру.

Так, А. А. Любищев утверждал: хамелеоны – в *египетском стиле*.

Это не верифицируется.

Но тем не менее кажется бесспорным для эстетического сознания.

В связи с книгой Э. В. Ивантера уместно вспомнить еще и понятие *геомериды*, введенное К. Д. Старынкевичем в 1919 г., а потом развитое В. Н. Беклемишевым (1928). Лишь частично совпадая с понятием биосферы, оно акцентирует единство земной жизни – выдвигает на первый план качество ее непрерывности или континуальности, для которого все географические преграды есть нечто условное и относительное.

Зоогеография – в интерпретации Э. В. Ивантера – усиливает и укрепляет нашу интуицию: великое множество ареалов – при всей своей внешней мозаичности, калейдоскопичности – есть нечто связанное, стройное, гармоничное.

Гея наложила свою печать на каждую тварь – каждой определила свое место.

Белым медведям – северное, пингвинам – южное Приполярье: эти привязки имеют символическое – эмблематическое для нашего ценностного сознания – значение.

Зоогеография помогает оценить мудрость Геи – родительницы и распорядительницы.

Никто не обижен!

Человек пренебрегает материнским заветом?

Это может плохо кончиться для него.



Полярная крачка в Антарктиде

Библиография

Ивантер Э. В. Зоогеография [Zoogeography]. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2012. 504 с.

Philosophical aspects of zoogeography

LINNIK
Yury

PetrSU, yulinnik@yandex.ru

References

Ivanter E. V. Zoogeography. Petrozavodsk: Izd-vo PetrGU, 2012. 504 p.



Памяти Юрия Антоновича Чикина

ЧЕРЛИН

Зоопарк СПб., cherlin51@mail.ru

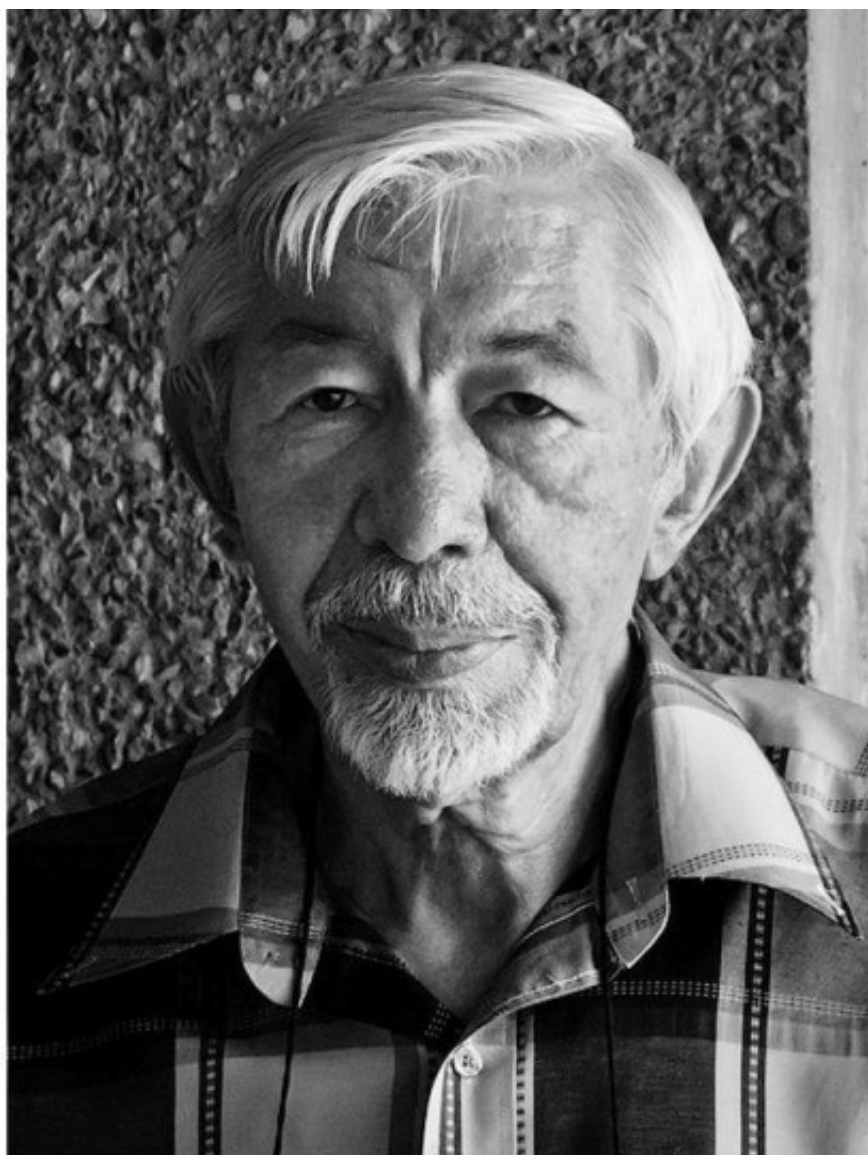
**Владимир
Александрович**

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Опубликована: 26 февраля 2015 года

Материалы

24 января 2014 года в 4 часа утра после тяжелой и продолжительной болезни в Ташкенте скончался известный герпетолог Юрий Антонович Чикин. Это большая утрата для всех: для герпетологической науки и, конечно же, для его семьи и друзей.



Ю. А. Чикин

Юрий Антонович родился в Ташкенте 5 декабря 1951 года в семье рабочих. С детства интересовался животными. В 1969 году окончил школу, в 1970 году поступил на вечернее отделение биологического факультета в Ташкентский государственный университет (ныне Национальный университет Узбекистана). С 1971 по 1973 год служил в Вооруженных силах СССР, в пограничных войсках САПО, получил звание сержанта, инструктора службы собак III класса. Окончил университет в 1978 году с отличием по специальности «Биология со специализацией зоология». В том же году женился.

Свою трудовую деятельность Юрий Антонович начал в 1969 году, когда поступил работать в должности лаборанта в Институт зоологии и паразитологии Академии наук Узбекской ССР. Там он проработал два года, после чего в 1971 году перешел в Ташкентский зоопарк, который в те годы относился к Академии наук Узбекской ССР. В зоопарке он работал до 1975 года в должности методиста научно-просветительского отдела, а затем – заместителя директора по науке. В 1975–1978 годах Юрий Антонович работал в серпентарии лаборатории экологии ядовитых змей Института зоологии. Это был один из самых крупных серпентариев СССР, где содержали отловленных в природе ядовитых змей (в основном гюрз, кобр и эф) и получали от них яд. Он сам непосредственно занимался ядовзятием. К сожалению, не обходилось без тяжелых травм: несколько змеиных укусов серьезно подорвали здоровье. С 1978 по 1980 год он занимал должность старшего инженера-зоолога в управлении Министерства лесного хозяйства Узбекской ССР, где занимался программами заповедных территорий, охраны рептилий и многих других животных. Оттуда Юрий Антонович вновь возвратился в Институт зоологии и по сентябрь 1991 года работал в лаборатории экологии ядовитых змей. В 1991–1993 годах был ведущим специалистом ГНВФ «Зоотек». С августа 1993 по март 1998 года он – старший научный сотрудник лаборатории биомониторинга и кадастра рептилий АН Узбекистана, а затем заведующий этой лабораторией. С 2006 года и все последующее время был ведущим специалистом уникального объекта «Серпентарий и инсектарий».

Профессиональные интересы Юрия Антоновича Чикина были достаточно широкими: систематика, филогения, морфология, остеология гадюковых змей, популяционная биология и фенетика амфибий, охрана и сохранение в природе рептилий и других животных, палеонтология мелового периода пустыни Кызылкум. Он любил Узбекистан, его природу, был блестящим натуралистом. Тема охраны природы, параллельно с герпетологическими исследованиями, была для него чрезвычайно важной. Много времени и сил он потратил на изучение среднеазиатских гюрз, их морфологии, систематики. Совместно с Н. Н. Щербаком описал новый подвид гюрзы *Vipera lebetina chernovi* из Средней Азии.

Ю. А. Чикин – член Герпетологического общества им. А. М. Никольского, Viper Biology Group (Gutenberg), Зоологического общества Узбекистана, Зоологического общества Казахстана и Центральной Азии. Участвовал во многих международных проектах: «Biodiversity conservation in Central Asia» (проект WWF), в котором был координатором по Узбекистану в 1996–1997 годах, Development of the National Strategy and Action Plan for preservation of biodiversity in the Republic of Uzbekistan, исследователь и координатор в 1998 году, «Supporting conservation of bukhara deer and leopard populations in natural habitat» (проект WWF), руководитель и координатор проекта по Узбекистану в 1999–2014 годах, «Social Behavior of Great Gerbil and Factors Stimulating Family Formation» (проект CRDF), исследователь в 2000–2001 годах, «The present state of Aral Sea Basin herpetofauna and implications for conservation of natural habitats and biodiversity» INTAS (00 - 1018), руководитель по Узбекистану в 2001–2004 годах, «Development of Ecological network of the Central Asian Eco-region» (проект GEF-UNEP-WWF), координатор по Узбекистану в 2003–2006 годах.

В 1992 году Юрий Антонович Чикин защитил кандидатскую диссертацию на тему «Географическая изменчивость среднеазиатской гюрзы – *V. l. turanica*, С., 1940». По своей профессиональной деятельности Юрий Антонович опубликовал более 70 научных статей. Он был универсальным специалистом: прекрасно работал с литературой, коллекциями, с морфологическим материалом, также он был замечательным «полевиком». В этом я много раз убеждался во время совместных экспедиционных работ. Безусловно, он был одним из самых серьезных герпетологов не только в Узбекистане, но и во всех центральноазиатских республиках.

Мы познакомились с Юрием Антоновичем в 1970-х годах в Ленинграде и сразу подружались. Именно благодаря ему в моей жизни произошло важное событие, которое изменило ход моей

профессиональной карьеры, да и жизни в целом. Юрий Антонович фактически устроил мой переезд в Узбекистан на работу в террариум Ташкентского зоопарка, что спасло меня от губительного во всех отношениях «застоя» и депрессии. Я безмерно ему благодарен за это, потому что если бы этого не произошло, моя судьба сложилась бы намного менее интересной и была бы лишена многих ярких событий и перспектив.

Я перебрался с семьей в Ташкент в 1982 году и с этого момента мы общались с Юрием Антоновичем часто. Мы стали близкими друзьями. Он был удивительным человеком: спокойным, мало что могло вывести его из состояния эмоционального равновесия. В работе он был вдумчивым, аккуратным, упорным и очень обстоятельным. И, главное, он был надежным, совестливым, честным, добрым и интеллигентным. Во всем. Он всегда был настроен на помощь людям. Неудивительно, что у него было очень много друзей.

Он не бросался в бой «с шашкой на танк». Его природоохранная деятельность, как наиболее «конфликтная» область, была спокойной, планомерной и приносила ощутимый позитивный эффект.

Мы дружили с Чикиными семьями. Семья Чикиных – устойчивая, крепкая и дружная. В ее основе – настоящая любовь и уважение. Мне чрезвычайно симпатичны люди, у которых складываются такие семьи. В ней родились и выросли сын и дочь. Сейчас их дети – уже взрослые и очень достойные люди. Каждый из них идет своим путем, но в них проявляются и узнаются лучшие качества отца: честность, настойчивость и упорство в достижении цели, стойкость и любовь к людям.

В конечном итоге каждый из нас покидает этот мир. Кто-то позже, кто-то раньше. Но, несмотря на то что Юрий Антонович несколько лет тяжело болел, его уход все равно стал событием шокирующим. 62 года – это еще не тот возраст, когда смерть – ожидаемое событие. Это еще возраст творческой активности, зрелого интеллектуального расцвета. Это как полет кондора: спокойный, уравновешенный, внешне легкий и кажущийся бесконечным... И вдруг...

Незаменимые люди есть. Особенно их много среди тех, кого мы любим и с кем мы дружим. Любимых и друзей, уходящих в небытие, заменить невозможно. Поэтому я выражаю свои глубокие и искренние соболезнования в первую очередь семье Чикиных, всем его многочисленным друзьям, которым будет его очень не хватать. И герпетологической науке, которая потеряла яркого и обстоятельного исследователя.

Но наши дети – это проявление нашего материального бессмертия. В них мы оставляем частичку себя и физически передаем ее всем последующим поколениям. А память человеческая – это та форма, в которой мы продолжаем жить среди людей даже после своей смерти. Юрий Антонович Чикин продолжает жить и в своих детях, и в нашей памяти. Мы любили, любим и будем любить его. И пусть так будет всегда!



2004 г.



2005 г.



2012 г.

Библиография

Список опубликованных Ю. А. Чикиным научных работ:

1. Чикин Ю. А. Активность водяного ужа в горной части реки Ангрен // Вопросы герпетологии. Л.: Наука, 1981.
2. Давлятов Я. Д., Чикин Ю. А., Халиков С. А. Получение радиоактивного яда с высокой удельной активностью // Узбекский биологический журнал. 1982. № 3.
3. Давлятов Я. Д., Вашетко Э. В., Раджабов Б., Чикин Ю. А. Ядовитые змеи Узбекистана и оказание первой помощи при их укусе. Ташкент: Фан УзССР, 1984. Информационное сообщение № 340.
4. Вашетко Э. В., Чикин Ю. А. Об уточнении северных границ ареала и новых находках поперечнополосатого волкозуба // Экология и охрана редких и исчезающих позвоночных Узбекистана. Ташкент: Фан УзССР, 1985.
5. Чикин Ю. А. Илонлар салтанати (Царство змей) // Фан ва Турмуш. 1984. № 6.
6. Чикин Ю. А. Изменчивость морфологических и размерных признаков у гюрз хребта Нуратау // Вопросы герпетологии. Киев: Наукова думка, 1989.
7. Чикин Ю. А. Гюрза – *Vipera lebetina*. Разд 1.3., гл. схемы обработки коллекционных материалов пресмыкающихся // Руководство по изучению земноводных и пресмыкающихся. Киев: Наукова думка, 1989.
8. Чикин Ю. А., Хаирова С. И. О структурированности населения среднеазиатской гюрзы // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1990.

9. Чикин Ю. А. Анализ изменчивости морфологических признаков у гюрз хребта Нуратау // Позвоночные животные Узбекистана. Ташкент: Фан УзССР, 1991.
10. Чикин Ю. А. Географическая изменчивость неметрических вариаций окраски среднеазиатской гюрзы // Герпетологические исследования. № 1. Л.: Лисс, 1991.
11. Черлин В. А., Чикин Ю. А. К термобиологии ящериц горных районов Узбекистана // Герпетологические исследования. № 1. Л.: Лисс, 1991.
12. Давлятов Я. Д., Нигматов З. Н., Чикин Ю. А. Внутрипопуляционные изменения в яде гюрзы // Проблемы теоретической и прикладной токсикологии. Ашхабад: Ылым, 1991.
13. Chikin Ju. A., Zerova G. A. Polymorphism of the structure of the separate skull-bones in *Vipera (Daboia) lebetina* // Abstract 6th Ordinary General Meeting of Soc. Eur. Herpet. Budapest, 1991.
14. Вашетко Э. В., Чикин Ю. А. Земноводные и пресмыкающиеся // Кадастровый справочник охотничье-промысловых животных Узбекистана. Ташкент: Фан, 1992.
15. Chikin Ju. A., Zerova G. A. Polymorphism of the structure of the separate skull-bones in *Vipera (Daboia) lebetina* // Abstract 6th Ordinary General Meeting of Soc. Eur. Herpet. Budapest, 1991.
16. Чикин Ю. А. Географическая изменчивость среднеазиатской гюрзы – *V. l. turanica*, С., 1940: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1992.
17. Щербак Н. Н., Чикин Ю. А. Новый подвид гюрзы – *Vipera lebetina cernovi ssp. n. (Reptilia, Viperidae)* из Средней Азии // Вестник зоологии. 1992. № 6.
18. Chikin Ju. A. Some peculiarities of breeding and development in *Vipera (Macrovipera) lebetina*, L. (Reptilia, Viperidae) from Middle Asia // Abstracts Asian Herpetol. Meet. 1. China, 1992.
19. Чикин Ю. А. Каталог неметрических вариаций костей черепа гюрз // Зоологические исследования. Ташкент, 1993. Вып. 1.
20. Чикин Ю. А. Оценка изменчивости признаков фolidоза гюрз Средней Азии и Кавказа // Хозырги замон зоология фани ва уни укитишнинг илмий – услубий муамонлари: Тез. конф. 1993. XI.
21. Чикин Ю. А., Хаирова С. И. Некоторые особенности дерматоглифики змей семейства гадюковых (*Reptilia, Viperidae*) // Хозырги замон зоология фани ва уни укитишнинг илмий – услубий муамонлари: Тез. конф. 1993. XI.
22. Чикин Ю. А., Камиллов Б. Г., Махмудов Б. Биотехнологические показатели эфы // Узб. биол. ж. 1994. № 1–4. С. 61–65.
23. Chikin Ju. A. Catalogue collection of the snake skulls available at the Zoological Museum of the Institute of Zoology Uzbek Academy of Sciences // Pallasia. № 1. М.: МГУ, 1994.
24. Чикин Ю. А. О возрастных изменениях черепа гюрзы // Тез. Герпетологической конф. Минск, 1994.
25. Чикин Ю. А. Фены-маркеры на костях черепа гюрзы // Комплексное изучение природы и хозяйства южных районов Узбекистана: Тез. конф. 1994.
26. Чикин Ю. А. О структурированности населения среднеазиатской черепахи на юге Кашкадарьинской области // Комплексное изучение природы и хозяйства южных районов Узбекистана: Тез. конф. 1994.

27. Chikin Ju. A. A Sheme of the Phenetic Study on Scaling in Snakes // Abstracts Asian Herpetol. Meet. 2. Asgabat, 1995.
28. Бочкарев С. М., Вашетко Э. В., Чикин Ю. А. Географическая изменчивость нетопыря-карлика в Узбекистане // Организм и среда: Тез. конф. Ташкент, 1995.
29. Быкова Е. А., Чикин Ю. А. Об изменчивости размерных признаков ушастого ежа – *Hemiehinus auritus* (Insectivora, Erinaceidae) // Организм и среда: Тез. конф. Ташкент, 1995. С. 139–140.
30. Чикин Ю. А. Возрастные изменения костей черепа гюрз // Abstract of Third word congress of Herpetology. Prague. 2–10 August 1996. Prague, 1997.
31. Бочкарев С. М., Вашетко Э. В., Чикин Ю. А. Geographic variation in Common Bat, *P. Pipistrellus* in Uzbekistan // Селевиния. Алма-Ата, 1996.
32. Вашетко Э. В., Царук О. И., Чикин Ю. А. Биоразнообразие герпетофауны пустыни Кызылкум // Освоение пустынь Центральной Азии, 1996–1997. Ташкент; Зарафшан; Тамды, 1996–1997.
33. Chikin Ju. A., Vashetko E. V., Nuridjanov A. S. Homeostasis of the Population of *Bufo viridis* // Abstract of Third word congress of Herpetology. Prague. 2–10 August, 1996. Prague, 1997.
34. Чикин Ю. А., Солдатова Н. В. Оценка стабильности развития популяции *Gazella subgutturosa* в экоцентре «Джейран» // Труды заповедников Узбекистана. Ташкент, 1997.
35. Чикин Ю. А., Солдатова Н. В. Оценка стабильности развития популяции газелей в экоцентре «Джейран» // Редкие и исчезающие животные России и сопредельных стран: Тез. совещания. М., 1997.
36. Chikin Ju. A. A catalogue of Non-Metrical Variations in Skull Bones of *Vipera lebetina* (Reptilia, Viperidae) // Asiatic Herpetological Research. № 7. California, 1997.
37. Чикин Ю. А., Переладова О. Б. Сохранение биоразнообразия Центральной Азии // Узбекистан. Анализ современного состояния и пакет инвестиционных предложений. М., 1997.
38. Chikin Ju. A. A comparison of Populations and Subspecies of *Vipera lebetina* on the Basis Cranial Characters // Abstracts Asian Herpetol. Meet. 3. Almaty, 1998.
39. Чикин Ю. А. Сохранение биоразнообразия Центральной Азии // Зоохобби. № 3. Алма-Ата, 1998.
40. Чикин Ю. А. Conservation of biodiversity in Central Asia. Амфибии и рептилии Центральной Азии (аналит. часть). М.; Ташкент; Алма-Ата; Ашгабат; Бишкек; Душанбе; Гланд; Нью Йорк, 1998.
41. Chikin Ju. A. Non-metrical variations of skull bones of *Agkistrodon halys* (Serpentes, Crotalidae) // Abstracts Asian Herpetol. Meet. 4. Chengdu, China, 2000.
42. Чикин Ю. А., Переладова О. Б. На арене жизни – бухарский олень // Охрана дикой природы. № 3. М.: ЦОДП, 2000.
43. Вашетко Э. В., Чикин Ю. А. Бухарский олень (*Cervus elaphus bactrianus* Lyd.) на территории Центральной Азии. Библиография // Сохранение биоразнообразия на особо охраняемых территориях Узбекистана. Ташкент, 2000.
44. Вашетко Э. В., Бочкарев С. М., Чикин Ю. А. Географическая изменчивость нетопыря-карлика в Узбекистане // Алма-Ата, 2000. № 2.
45. Chikin Ju. A. A Catalogue of traits of *Vipera lebetina* (Reptilia: Viperidae) // Information Technology in

- Biodiversity Research. St. Petersburg, 2001.
46. Chikin Ju. A., Khodjaev A. F., Vashetko E. V. Electronic Library on Distribution and Ecology of a Bukhara Deer in Central Asia // Information Technology in Biodiversity Research. St. Petersburg, 2001.
 47. Vashetko E. V., Khodjaev A. F., Nuridjanov A. S., Chikin Ju. A. Resources of *Testudo horsfieldi* in Uzbekistan // Congress of Testudo. Gonfaron, France, 2001.
 48. Чикин Ю. А. Мониторинг состояния популяций жаб по гомеостазу развития // Труды заповедников Узбекистана. Вып. 3. Ташкент, 2001.
 49. Чикин Ю. А. Охраняемые виды рептилий песков Ферганы // Тез. конф. Герпет. общества им. А. М. Никольского при РАН и Общ. охраны амфибий и рептилий. Пушино, 2001.
 50. Vashetko E. V., Chikin Ju. A. Biodiversity amphibians and reptiles from Tyan-Shan in Uzbekistan // Fourth World Congress of Herpetology. 2001. Shri Lanka, 2001.
 51. Чикин Ю. А., Вашетко Э. В. Задачи изучения амфибий и рептилий Западного Тянь-Шаня // Биоразнообразие Зап. Тянь-Шаня: охрана и рациональное использование. Ташкент, 2002.
 52. Miaud C., Giacoma C., Joger U., Nurtasin S., Dujsebaeva T., Chikin Ju. A. The present state of Aral Sea Basin herpetofauna and implications for conservation of natural habitats and biodiversity // Abstract Aral Sea Basin Conference 4–8 April 2003, Bukhara, Uzbekistan, 2003. P. 42.
 53. Чикин Ю. А. Научный редактор ч. 3 «Пресмыкающиеся» и автор нескольких очерков // Красная книга Республики Узбекистан. Т. 2. Ташкент: Chinor ENK, 2003. С. 129–146.
 54. Chikin Yu., Vashetko E., Khodjaev A., Joger U., Nuridjanov A. Oscillation of Reptile Fauna in the Aral Sea Region // 12th Ordinary General Meeting of Societas Europaea Herpetologica 12–16 August, 2003. St. Petersburg, 2003. P. 50.
 55. Чикин Ю. А., Вашетко Э. В., Ходжаев А. Ф., Нуриджанов А. С., Хуршут Э. Э., Лим В. П. О современном распределении герпетофауны Приаралья // II Международная конф. «Наука и технология в XXI веке». Ташкент, 2003. С. 56–58.
 56. Вашетко Э. В., Чикин Ю. А., Ходжаев А. Ф., Нуриджанов А. С. Герпетофауна западного Тянь-Шаня (Узбекистан) // Современная герпетология: Сб. научных трудов. Изд-во Саратов. ун-та, 2003. Т. 2. С. 24–38.
 57. Чикин Ю. А., Быкова Е. А., Урманов О. Р. Териофауна памятников природы центральной Ферганы и вопросы ее сохранения // Труды заповедников Узбекистана: Сб. Вып. 4–5. Ташкент, 2004. С. 149–161.
 58. Чикин Ю. А., Дуйсебаева Т. Н., Йогер У., Кадырбеков Р. Х. Заселение рептилиями осушенного дна Аральского моря // Фауна Казахстана и сопредельных стран на рубеже веков. Алматы, 2004. С. 232–235.
 59. Чикин Ю. А. Неотложные меры сохранения биоразнообразия Центральной Азии // Развитие экосети как базы для долгосрочного сохранения экосистем Центральной Азии. Ташкент, 2005. Вып. 3. С. 170–172.
 60. Чикин Ю. А., Переладова О., Марочкина В., Мармазинская Н., Лим В. О состоянии популяций бухарского оленя в долине Аму-Дарьи // Вестник Тинбо. Вып. 1. Ташкент: Истиклол, 2005. С. 53–59.
 61. Чикин Ю. А., Переладова О. Б. Восстановление популяций бухарского оленя в Республике

- Каракалпакстан // Проблемы рационального использования и охрана биологических ресурсов Южного Приаралья: Тез. конф. Нукус, 2006.
62. Вашетко Э. В., Царук О. И., Чикин Ю. А. Биоразнообразие герпетофауны пустыни Кызылкум // Биология, экология, тупроқшуносликнинг долзарб муаммолари: Илмий-амалий конф. Ташкент, 2006.
63. Чикин Ю. А., Царук О. И., Переладова О. Б. Схема ЭКОНЕТ и сохранение биоразнообразия в Приаралье // Проблемы рационального использования и охрана биологических ресурсов Южного Приаралья: Тез. конф. Нукус, 2006.
64. Чикин Ю. А. Научный редактор ч. 3 «Пресмыкающиеся» и автор нескольких очерков // Красная книга Республики Узбекистан. Т. 2. Ташкент: Chinor ENK, 2006. С. 115–129.
65. Мирабдуллаев И. М., Быкова Е. А., Жуманиёзова Н. И., Чикин Ю. А. Редкие животные Хорезма. Ташкент: Фан ва технология, 2006.
66. Чикин Ю. А., Царук О. И., Переладова О. Б. Экологическая сеть Республики Узбекистан // Биоразнообразие Узбекистана – мониторинг и использование. Ташкент, 2007. С. 41–53.
67. Чикин Ю. А., Ростова Н. С. Оценка внутри- и межпопуляционной изменчивости *Vipera (Macrovipera) lebetina* из Средней Азии и Кавказа // Материалы X Всероссийского популяционного семинара «Современное состояние и пути развития популяционной биологии». Ижевск, 2008. С. 210–212.
68. Чикин Ю. А. ЭКОНЕТ: стратегия реализации // Экологическая безопасность и гражданская инициатива. № 9. Ташкент, 2008. С. 26–30.
69. Вашетко Э. В., Чикин Ю. А., Ходжаев А. Ф., Нуриджанов А. С., Нуриджанов Д. А. Видовое разнообразие амфибий и рептилий западного Тянь-Шаня (Узбекистан) // Экология животных и фаунистика. Тюмень: Тюменский гос. ун-т, 2008.
70. Чикин Ю. А. Научный редактор ч. 3 «Пресмыкающиеся» и автор нескольких очерков // Красная книга Республики Узбекистан. Т. 2. Ташкент: Chinor ENK, 2009. С. 113–127, 196, 197.
71. Litvinchuk S., Mazepa G., Saidov A., Borkin L. Chikin Ju. A. et al. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asia green toads with three ploidy levels // Journal of Zoological Systematics and evolutionary Research. 2010.

To the memory of Yury Antonovich Chikin

**CHERLIN
Vladimir**

Zoo of Saint-Petersburg, cherlin51@mail.ru

References

Chikin Yu. A. Aktivnost' vodyanogo uzha v gornoy chasti reki Angren, Voprosy gerpetologii. L.: Nauka, 1981.

Davlyatov Ya. D., Chikin Yu. A., Halikov P. A. Poluchenie radioaktivnogo yada s vysokoy udel'noy aktivnost'yu, Uzbekskiy biologicheskiy zhurnal. 1982. No. 3.

Davlyatov Ya. D., Vashetko E. V., Radzhabov B., Chikin Yu. A. Yadovitye zmei Uzbekistana i okazanie pervoy pomoschi pri ih ukuse. Tashkent: Fan UzSSR, 1984. Informacionnoe soobschenie No. 340.

Vashetko E. V., Chikin Yu. A. Ob utochnenii severnyh granic areala i novykh nahodkah poperechnopolosatogo volkozuba, Ekologiya i ohrana redkih i ischezayuschih pozvonochnyh Uzbekistana. Tashkent: Fan UzSSR, 1985.

Chikin Yu. A. Ilonlar saltanati (Carstvo zmey), Fan va Turmush. 1984. No. 6.

Chikin Yu. A. Izmenchivost' morfologicheskikh i razmernykh priznakov u gyurz hrebta Nuratau, Voprosy gerpetologii. Kiev: Naukova dumka, 1989.

Chikin Yu. A. Gyurza – Vipera lebetina. Razd 1.z., gl. shemy obrabotki kollekcionnykh materialov presmykayuschihsya, Rukovodstvo po izucheniyu zemnovodnyh i presmykayuschihsya. Kiev: Naukova dumka, 1989.

Chikin Yu. A., Hairnova P. I. O strukturirovannosti naseleniya sredneaziatskoy gyurzy, Fenetika prirodnih populyaciy. M.: Nauka, 1990.

Chikin Yu. A. Analiz izmenchivosti morfologicheskikh priznakov u gyurz hrebta Nuratau, Pozvonochnye zhivotnye Uzbekistana. Tashkent: Fan UzSSR, 1991.

Chikin Yu. A. Geograficheskaya izmenchivost' nemetricheskikh variaciy okraski sredneaziatskoy gyurzy, Gerpetologicheskie issledovaniya. No. 1. L.: Liss, 1991.

Cherlin V. A., Chikin Yu. A. K termobiologii yascheric gornyh rayonov Uzbekistana, Gerpetologicheskie issledovaniya. No. 1. L.: Liss, 1991.

Davlyatov Ya. D., Nigmatov Z. N., Chikin Yu. A. Vnutripopulyacionnye izmeneniya v yade gyurzy, Problemy teoreticheskoy i prikladnoy toksikologii. Ashhabad: Ylym, 1991.

Chikin Ju. A., Zerova G. A. Polymorphism of the structure of the separate skull-bones in Vipera (Daboia) lebetina, Abstract 6th Ordinary General Meeting of Soc. Eur. Herpet. Budapest, 1991.

Vashetko E. V., Chikin Yu. A. Zemnovodnye i presmykayuschihsya, Kadastryy spravochnik ohotnich'e-promyslovyh zhivotnyh Uzbekistana. Tashkent: Fan, 1992.

Chikin Ju. A., Zerova G. A. Polymorphism of the structure of the separate skull-bones in Vipera (Daboia) lebetina, Abstract 6th Ordinary General Meeting of Soc. Eur. Herpet. Budapest, 1991.

Chikin Yu. A. Geograficheskaya izmenchivost' sredneaziatskoy gyurzy – V. I. turanica, C., 1940: Avtoref. disp. ... kand. biol. nauk. Tashkent, 1992.

- Scherbak N. N., Chikin Yu. A. Novyy podvid gyurzy – *Vipera lebetina cernovi* ssp. n. (Reptilia, Viperidae) iz Sredney Azii, Vestnik zoologii. 1992. No. 6.
- Chikin Ju. A. Some peculiarities of breeding and development in *Vipera* (*Macrovipera*) *lebetina*, L. (Reptilia, Viperidae) from Middle Asia, Abstracts Asian Herpetol. Meet. 1. China, 1992.
- Chikin Yu. A. Katalog nemetriceskih variatsiy kostey cherepa gyurz, Zoologicheskie issledovaniya. Tashkent, 1993. Vyp. 1.
- Chikin Yu. A. Ocenka izmenchivosti priznakov folidoza gyurz Sredney Azii i Kavkaza, Hozyrgi zamon zoologiya fani va uni ukitishning ilmiy – uslubiy muamolari: Tez. konf. 1993. HI.
- Chikin Yu. A., Hairnova P. I. Nekotorye osobennosti dermatoglifiki zmey semeystva gadyukovyh (Reptilia, Viperidae), Hozyrgi zamon zoologiya fani va uni ukitishning ilmiy – uslubiy muamolari: Tez. konf. 1993. HI.
- Chikin Yu. A., Kamilov B. G., Mahmudov B. Biotehnologicheskie pokazateli efy, Uzb. biol. zh. 1994. No. 1–4. P. 61–65.
- Chikin Ju. A. Catalogue collection of the snake skulls available at the Zoological Museum of the Institute of Zoology Uzbek Academy of Sciences, Pallasia. No. 1. M.: MGU, 1994.
- Chikin Yu. A. O vozrastnyh izmeneniyah cherepa gyurzy, Tez. Gerpetologicheskoy konf. Minsk, 1994.
- Chikin Yu. A. Feny-markery na kostyah cherepa gyurzy, Kompleksnoe izuchenie prirody i hozyaystva yuzhnyh rayonov Uzbekistana: Tez. konf. 1994.
- Chikin Yu. A. O strukturirovannosti naseleniya sredneaziatskoy cherepahi na yuge Kashkadar'inskoy oblasti, Kompleksnoe izuchenie prirody i hozyaystva yuzhnyh rayonov Uzbekistana: Tez. konf. 1994.
- Chikin Ju. A. A Scheme of the Phenetic Study on Scaling in Snakes, Abstracts Asian Herpetol. Meet. 2. Asgabat, 1995.
- Bochkarev P. M., Vashetko E. V., Chikin Yu. A. Geograficheskaya izmenchivost' netopyrya-karlika v Uzbekistane, Organizm i sreda: Tez. konf. Tashkent, 1995.
- Bykova E. A., Chikin Yu. A. Ob izmenchivosti razmeryh priznakov ushastogo ezha – *Hemiehinus auritus* (Insectivora, Erinaceidae), Organizm i sreda: Tez. konf. Tashkent, 1995. P. 139–140.
- Chikin Yu. A. Vozrastnye izmeneniya kostey cherepa gyurz, Abstract of Third world congress of Herpetology. Prague. 2–10 August 1996. Prague, 1997.
- Bochkarev P. M., Vashetko E. V., Chikin Yu. A. Geographic variation in Common Bat, P. *Pipistrellus* in Uzbekistan, Seleviniya. Alma-Ata, 1996.
- Vashetko E. V., Caruk O. I., Chikin Yu. A. Bioraznoobrazie gerpetofauny pustyni Kyzylkum, Osvoenie pustyn' Central'noy Azii, 1996–1997. Tashkent; Zarafshan; Tamdy, 1996–1997.
- Chikin Ju. A., Vashetko E. V., Nuridjanov A. S. Homeostasis of the Population of *Bufo viridis*, Abstract of Third world congress of Herpetology. Prague. 2–10 August, 1996. Prague, 1997.
- Chikin Yu. A., Soldatova N. V. Ocenka stabil'nosti razvitiya populyatsii *Gazella subgutturosa* v ekocentre «Dzheyran», Trudy zapovednikov Uzbekistana. Tashkent, 1997.
- Chikin Yu. A., Soldatova N. V. Ocenka stabil'nosti razvitiya populyatsii gazeley v ekocentre «Dzheyran», Redkie i ischezayushchie zhivotnye Rossii i sopredel'nyh stran: Tez. soveshaniya. M., 1997.

- Chikin Ju. A. A catalogue of Non-Metrical Variations in Skull Bones of *Vipera lebetina* (Reptilia, Viperidae), Asiatic Herpetological Research. No. 7. California, 1997.
- Chikin Yu. A., Pereladova O. B. Sohranenie bioraznoobraziya Central'noy Azii, Uzbekistan. Analiz sovremennogo sostoyaniya i paket investitsionnyh predlozheniy. M., 1997.
- Chikin Ju. A. A comparison of Populations and Subspecies of *Vipera lebetina* on the Basis Cranial Characters, Abstracts Asian Herpetol. Meet. 3. Almaty, 1998.
- Chikin Yu. A. Sohranenie bioraznoobraziya Central'noy Azii, Zoohobbi. No. 3. Alma-Ata, 1998.
- Chikin Yu. A. Conservation of biodiversity in Central Asia. Amfibii i reptilii Central'noy Azii (analit. chast'). M.; Tashkent; Alma-Ata; Ashgabat; Bishkek; Dushanbe; Gland; N'yu York, 1998.
- Chikin Ju. A. Non-metrical variations of skull bones of *Agkistrodon halys* (Serpentes, Crotalidae), Abstracts Asian Herpetol. Meet. 4. Chengdu, China, 2000.
- Chikin Yu. A., Pereladova O. B. Na arene zhizni – buharskiy olen', Ohrana dikoy prirody. No. 3. M.: CODP, 2000.
- Vashetko E. V., Chikin Yu. A. Buharskiy olen' (*Cervus elaphus bactrianus* Lyd.) na territorii Central'noy Azii. Bibliografiya, Sohranenie bioraznoobraziya na osobo ohranyaemyh territoriyah Uzbekistana. Tashkent, 2000.
- Vashetko E. V., Bochkarev P. M., Chikin Yu. A. Geograficheskaya izmenchivost' netopyrya-karlika v Uzbekistane, Alma-Ata, 2000. No. 2.
- Chikin Ju. A. A Catalogue of traits of *Vipera lebetina* (Reptilia: Viperidae), Information Technology in Biodiversity Research. St. Petersburg, 2001.
- Chikin Ju. A., Khodjaev A. F., Vashetko E. V. Electronic Library on Distribution and Ecology of a Bukhara Deer in Central Asia, Information Technology in Biodiversity Research. St. Petersburg, 2001.
- Vashetko E. V., Khodjaev A. F., Nuridjanov A. S., Chikin Ju. A. Resources of *Testudo horsfieldi* in Uzbekistan, Congress of Testudo. Gonfaron, France, 2001.
- Chikin Yu. A. Monitoring sostoyaniya populyatsiy zhab po gomeostazu razvitiya, Trudy zapovednikov Uzbekistana. Vyp. 3. Tashkent, 2001.
- Chikin Yu. A. Ohranyaemye vidy reptilii peskov Fergany, Tez. konf. Gerpet. obschestva im. A. M. Nikol'skogo pri RAN i Obsch. ohrany amfibiy i reptilii. Puschino, 2001.
- Vashetko E. V., Chikin Ju. A. Biodiversity amphibians and reptiles from Tyan-Shan in Uzbekistan, Fourth World Congress of Herpetology. 2001. Shri Lanka, 2001.
- Chikin Yu. A., Vashetko E. V. Zadachi izucheniya amfibiy i reptilii Zapadnogo Tyan'-Shanya, Bioraznoobrazie Zap. Tyan'-Shanya: ohrana i racional'noe ispol'zovanie. Tashkent, 2002.
- Miaud C., Giacoma C., Joger U., Nurtasin S., Dujsebaeva T., Chikin Ju. A. The present state of Aral Sea Basin herpetofauna and implications for conservation of natural habitats and biodiversity, Abstract Aral Sea Basin Conference 4–8 April 2003, Bukhara, Uzbekistan, 2003. R. 42.
- Chikin Yu. A. Nauchnyy redaktor ch. 3 «Presmykayushiesya» i avtor neskol'kih ocherkov, Krasnaya kniga Respubliki Uzbekistan. T. 2. Tashkent: Chinor ENK, 2003. P. 129–146.
- Chikin Yu., Vashetko E., Khodjaev A., Joger U., Nuridjanov A. Oscillation of Reptile Fauna in the Aral Sea Region, 12th Ordinary General Meeting of Societas Europaea Herpetologica 12–16 August, 2003. St. Petersburg, 2003. R. 50.

Chikin Yu. A., Vashetko E. V., Hodzhaev A. F., Nuridzhanov A. P., Hurshut E. E., Lim V. P. O sovremennom raspredelenii gerpetofauny Priaral'ya, II Mezhdunarodnaya konf. «Nauka i tekhnologiya v XXI veke». Tashkent, 2003. P. 56–58.

Vashetko E. V., Chikin Yu. A., Hodzhaev A. F., Nuridzhanov A. P. Gerpetofauna zapadnogo Tyan'-Shanya (Uzbekistan), Sovremennaya gerpetologiya: Sb. nauchnykh trudov. Izd-vo Sarat. un-ta, 2003. T. 2. P. 24–38.

Chikin Yu. A., Bykova E. A., Urmanov O. R. Teriofauna pamyatnikov prirody central'noy Fergany i voprosy ee sohraneniya, Trudy zapovednikov Uzbekistana: Sb. Vyp. 4–5. Tashkent, 2004. P. 149–161.

Chikin Yu. A., Duysebaeva T. N., Yoger U., Kadyrbekov R. H. Zaselenie reptiliyami osushennogo dna Aral'skogo morya, Fauna Kazakhstana i sopredel'nykh stran na rubezhe vekov. Almaty, 2004. P. 232–235.

Chikin Yu. A. Neotlozhnye mery sohraneniya bioraznoobraziya Central'noy Azii, Razvitie ekoseti kak bazy dlya dolgosrochnogo sohraneniya ekosistem Central'noy Azii. Tashkent, 2005. Vyp. 3. P. 170–172.

Chikin Yu. A., Pereladova O., Marochkina V., Marmazinskaya N., Lim V. O sostoyanii populyatsiy buharskogo olenya v doline Amu-Dar'i, Vestnik Tinbo. Vyp. 1. Tashkent: Istiklol, 2005. P. 53–59.

Chikin Yu. A., Pereladova O. B. Vosstanovlenie populyatsiy buharskogo olenya v Respublike Karakalpakstan, Problemy racional'nogo ispol'zovaniya i ohrana biologicheskikh resursov Yuzhnogo Priaral'ya: Tez. konf. Nukus, 2006.

Vashetko E. V., Caruk O. I., Chikin Yu. A. Bioraznoobrazie gerpetofauny pustyni Kyzylkum, Biologiya, ekologiya, tuproqshunoslikning dolzarb muammolari: Ilmiy-amaliy konf. Tashkent, 2006.

Chikin Yu. A., Caruk O. I., Pereladova O. B. Shema EKONET i sohranenie bioraznoobraziya v Priaral'e, Problemy racional'nogo ispol'zovaniya i ohrana biologicheskikh resursov Yuzhnogo Priaral'ya: Tez. konf. Nukus, 2006.

Chikin Yu. A. Nauchnyy redaktor ch. 3 «Presmykayushiesya» i avtor neskol'kih ocherkov, Krasnaya kniga Respubliki Uzbekistan. T. 2. Tashkent: Chinor ENK, 2006. P. 115–129.

Mirabdullaev I. M., Bykova E. A., Zhumaniezova N. I., Chikin Yu. A. Redkie zhivotnye Horezma. Tashkent: Fan va tekhnologiya, 2006.

Chikin Yu. A., Caruk O. I., Pereladova O. B. Ekologicheskaya set' Respubliki Uzbekistan, Bioraznoobrazie Uzbekistana – monitoring i ispol'zovanie. Tashkent, 2007. P. 41–53.

Chikin Yu. A., Rostova N. P. Ocenka vnutri- i mezhpopyulacionnoy izmenchivosti Vipera (Macrovipera) lebetina iz Sredney Azii i Kavkaza, Materialy H Vserossiyskogo populyatsionnogo seminar «Sovremennoe sostoyanie i puti razvitiya populyatsionnoy biologii». Izhevsk, 2008. P. 210–212.

Chikin Yu. A. EKONET: strategiya realizatsii, Ekologicheskaya bezopasnost' i grazhdanskaya iniciativa. No. 9. Tashkent, 2008. P. 26–30.

Vashetko E. V., Chikin Yu. A., Hodzhaev A. F., Nuridzhanov A. P., Nuridzhanov D. A. Vidovoe raznoobrazie amfibi i reptiliy zapadnogo Tyan'-Shanya (Uzbekistan), Ekologiya zhivotnykh i faunistika. Tyumen': Tyumenskiy gop. un-t, 2008.

Chikin Yu. A. Nauchnyy redaktor ch. 3 «Presmykayushiesya» i avtor neskol'kih ocherkov, Krasnaya kniga Respubliki Uzbekistan. T. 2. Tashkent: Chinor ENK, 2009. P. 113–127, 196, 197.

Litvinchuk S., Mazepa G., Saidov A., Borkin L. Chikin Ju. A. et al. Influence of environmental conditions on the distribution of Central Asia green toads with three ploidy levels, Journal of Zoological Systematics and evolutionary Research. 2010.



Черная книга

АНТИПИНА

ПетрГУ, antipina@petsu.ru

Галина Станиславовна

© 2014 Петрозаводский государственный университет

Получена: 30 января 2015 года

Опубликована: 26 февраля 2015 года

Только что вышедшая из печати монография Ю. К. Виноградовой, А. Г. Куклиной и Е. В. Ткачевой (2014) отражает итоги исследования реальных экологических последствий плановой интродукции и случайного заноса инорайонных видов растений на обширных территориях Европейской России. Как известно, результатом этих процессов может быть натурализация отдельных видов растений в новых для них условиях.

Натурализация чужеродных растений и вхождение таких новых видов в состав региональной флоры – важная сторона современной динамики флоры многих регионов. Какие критерии натурализации нового вида на новой для него территории? Главный из них – самостоятельное семенное размножение. Показателем полной натурализации является не просто нормальная вегетация, цветение и плодоношение нового вида, а образование у него полноценных всхожих семян. Это позволяет новому виду успешно расселяться по нарушенным местообитаниям и даже распространяться в естественные фитоценозы. Такие растения адаптируются к новым условиям и успешно используют ресурсы новой территории. Среди натурализующихся инорайонных видов особое место занимают инвазионные виды, которые способны уходить из вторичных местообитаний и расселяться по естественным фитоценозам. Далеко не каждый новый вид, который попадает на данную территорию, способен к натурализации. Считается, что из ста видов, попадающих на новую территорию при случайном заносе или при интродукции, не более пяти могут успешно натурализоваться и не более двух-трех способны внедряться в естественные растительные сообщества. Как мы видим, таких видов – к счастью – немного. Именно поэтому каждый такой вид мы знаем буквально в лицо.

В научный обиход вошел новый ботанический термин – вид-трансформер. К ним относят такие инвазионные виды, которые способны не просто существовать в естественных фитоценозах, а развиваться в них массово, вытесняя местные виды, преобразовывая внешний облик и структуру растительного покрова природных экосистем.

Бесспорно, это отрицательное явление, так как кроме измененного внешнего облика территории многие инвазионные виды обладают вредными для человека свойствами. Можно назвать самые известные из них, например борщевик Сосновского, который вызывает у человека фотохимические ожоги, или представители рода амброзия, пыльца которых вызывает у человека аллергические реакции. Именно поэтому предотвращение биологических инвазий чужеродных видов является одним из аспектов экологической безопасности региона. Инвазионная биология и инвазионная ботаника становятся одними из важных в теоретическом и практическом плане разделов современной экологии, а проблема фитоинвазий постепенно выходит в число важных экологических проблем России.

Преобразование природных экосистем, замена местных видов, образование сплошных зарослей, образованных новыми видами-вселенцами, – реальность для многих регионов. И северные территории не являются исключением. Явление неконтролируемого распространения чужеземных инорайонных растений, в том числе из культуры, прослеживается и на севере. Конечно, количество инвазионных видов растений здесь меньше относительно средней Европы, но чтобы увидеть инвазионные виды и виды-трансформеры, нам не надо уезжать из региона. По северным областям России победно шествует борщевик Сосновского, заросли этого крупного опасного растения мы видим вдоль дорог, в городах, поселках. Это и яркий пример невероятной успешности расселения вида – «беглеца из культуры» по

всей Европейской России, и одновременно пример отрицательных последствий интродукции видов в новых регионах.

В последнее десятилетие в научный обиход вошло название «Черная книга». Издания такого типа рассказывают об инвазионных видах растений и о тех экосистемных преобразованиях, которые вызваны их распространением. Важным событием инвазионной биологии стало издание «Черной книги флоры Средней России» (Виноградова, Майоров, Хорун, 2010), которая сейчас является настольной книгой для всех, кто занимается инвазионными процессами.

Затем была издана «Черная книга Тверской области» (Виноградова, Майоров, Нотов, 2012). Подобные работы готовятся и для других регионов России. Так как многие инвазионные виды формируют большую биомассу, то изучаются их ресурсы и возможность практического использования (Виноградова, Куклина, 2012).

Инвазионные виды растений представлены в различных семействах покрытосеменных. Ряд важных видов относится к семейству бобовых. И вот перед нами новое издание, посвященное специально инвазионным видам семейства бобовых в средней России, – «Инвазионные виды растений семейства Бобовых» (Виноградова, Куклина, Ткачева, 2014). Представленная монография продолжает серию изданий по фитоинвазиям натурализовавшихся чужеродных видов. В ней представлены материалы по биологии, экологии, распространению в России агрессивных инвазионных видов бобовых – представителей родов Люпин, Галега, Карагана, Робиния, Аморфа. Многие из них первоначально были введены в культуру как кормовые, декоративные, почвоулучшающие растения, но в последние десятилетия широко распространились за пределы культуры, стали классическими инвазионными видами – «беглецами из культуры».

Какие из них встречаются на севере? Из указанных в монографии видов это карагана древовидная и люпин многолистный. Карагана выращивается как красивый устойчивый декоративный кустарник, хорошо размножается вегетативно, но семенное возобновление не выражено, поэтому это растение для северных территорий не относится к числу инвазионных видов. Второй вид – люпин многолистный – выращивается не только как декоративный многолетник, но и для залужения откосов автомобильных дорог, при этом он активно дичает из культуры и рассматривается для Карелии как потенциально инвазионный вид.

Названные выше работы связаны с именем известного специалиста в области инвазионной биологии – Юлии Константиновны Виноградовой (Главный ботанический сад РАН, г. Москва). Изданы они под эгидой Российского фонда фундаментальных исследований.

Что отличает все эти издания? Прежде всего – широкий взгляд на проблему не только фитоинвазий, но и биологических инвазий в целом. Привлекает единая терминология, единые методические и методологические подходы. Важно для читателей и единство терминологии, отсутствие двойственности, пересечения в терминах и понятийном аппарате. Нельзя не отметить общее оформление, прекрасную полиграфическую подготовку, цветные иллюстрации. Монография «Инвазионные виды растений семейства Бобовых» продолжает серию аналогичных работ, для которых характерна цельность и единство методических подходов, понятийного аппарата, содержания и оформления.

В аннотации указано, что книга предназначена для специалистов-ботаников, растениеводов, работников сельского хозяйства, менеджеров по охране природы, преподавателей, студентов и любителей природы. На мой взгляд, она важна и для специалистов, занимающихся интродукцией, адвентивными видами растений и в целом биологическими инвазиями тех или иных групп не только растений, но и животных.

Ю.К. Виноградова, А.Г. Куклина, Е.В. Ткачёва

**ИНВАЗИОННЫЕ ВИДЫ РАСТЕНИЙ
СЕМЕЙСТВА БОБОВЫХ**

Люпин, Галега, Робиния, Аморфа, Карагана



Библиография

Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России. Чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. [Black Book of flora of Central Russia. Alien species in ecosystems of Central Russia.] М.: ГЕОС, 2010. 512 с.

Виноградова Ю. К., Куклина А. Г. Ресурсный потенциал инвазионных видов растений. Возможности использования чужеродных видов. [The resource potential of invasive plant species. The possibility of using alien species.] М.: ГЕОС, 2012. 185 с.

Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Нотов А. А. Черная книга флоры Тверской области. [Black Book of flora of the Tver region.] М.: КМК, 2012. 296 с.

Виноградова Ю. К., Куклина А. Г., Ткачёва Е. В. Инвазионные виды растений семейства Бобовых. [Invasive species of legumes.] Люпин, Галега, Робиния, Аморфа, Карагана. М.: АБФ, 2014. 304 с.

Black book

**ANTIPINA
Galina**

PetrSU, antipina@petrsu.ru

References

Vinogradova Yu. K. Mayorov S. R. Horun L. V. Black Book of flora of Central Russia. Alien species in ecosystems of Central Russia. M.: GEOS, 2010. 512 p.

Vinogradova Yu. K. Kuklina A. G. The resource potential of invasive plant species. The possibility of using alien species. M.: GEOS, 2012. 185 p.

Vinogradova Yu. K. Mayorov S. R. Notov A. A. Black Book of flora of the Tver region. M.: KMK, 2012. 296 p.

Vinogradova Yu. K. Kuklina A. G. Invasive species of legumes. Lyupin, Galega, Robiniya, Amorfa, Karagana. M.: ABF, 2014. 304 p.