

На правах рукописи



**ЛОГИНОВ ВЛАДИМИР ВЛАДИМИРОВИЧ**

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ И ОНТОГЕНЕТИЧЕСКИЕ  
ХАРАКТЕРИСТИКИ ПРИРОДНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ  
ЗЕЛЕННЫХ И БУРЫХ ЛЯГУШЕК, ОБИТАЮЩИХ НА  
АНТРОПОГЕННО-ТРАНСФОРМИРОВАННЫХ И ЗАПОВЕДНЫХ  
ТЕРРИТОРИЯХ**

03.00.16-Экология

**АВТОРЕФЕРАТ**

Диссертации на соискание учбной степени  
кандидата биологических наук

**Нижний Новгород**

**2004**

Работа выполнена на кафедре экологии Нижегородского государственного университета им. Н.И. Лобачевского и в лаборатории промышленной и экологической токсикологии НИИ Химии Нижегородского университета

Научный руководитель: доктор биологических наук  
Гелашвили Д.Б.

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
Готов Н.В.  
доктор биологических наук  
Дмитриев А.И.

Ведущая организация: Институт биологии развития  
им. Н.К. Кольцова РАН

**Защита состоится « 15 » сентября 2004 г. в 15 часов на заседании**  
диссертационного совета Д 212.166.12 в Нижегородском государственном  
университете им. Н.И. Лобачевского по адресу:  
603950 г. Нижний Новгород, пр. Гагарина, 23, корп. 1, биологический  
факультет, e-mail: ecology@bio.unn.ru факс (8312) 65-85-92

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Нижегородского  
государственного университета им. Н.И. Лобачевского

Автореферат разослан « 12 » августа 2004 г.

Ученый секретарь диссертационного совета  
кандидат биологических наук

 Г.А. Кравченко

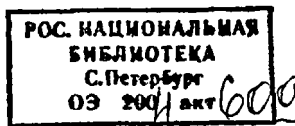
## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

### Актуальность проблемы

Перспективным подходом к популяционному анализу по комплексу количественных билатеральных признаков с онтогенетических позиций является стабильность развития (Захаров и др., 2001). Под стабильностью развития понимается способность развивающегося организма к формированию нормального фенотипа. Применительно к исследованию группы особей это означает способность к развитию сходного фенотипического эффекта при данных условиях среды (Глотов, Тараканов, 1985; Захаров, 1987; Жданова, 2003). Показателем стабильности развития является случайная изменчивость развития (Астауров 1927), наиболее обычным проявлением, которой служит флуктуирующая асимметрия (ФА) различных билатеральных признаков организма (Palmer, Strobeck, 1986; Zakharov, Graham, 1992; Whitlock, 1996; Van Dongen, 1998'и др.). Таким образом, стабильность развития, оцениваемая по уровню ФА (морфогенетический подход), является чувствительным индикатором состояния природных популяций и представляет интерес для биоиндикационных исследований. В настоящее время показатель ФА достаточно широко применяется для оценки состояния природных популяций, подверженных воздействию химических и физических факторов (Чубинишвили, 1998 а, б; Захаров и др., 2000 а, б; Последствия ..., 1996; Eeva et al., 2000; Freeman et al., 1999; Pankakoski et al., 1992; Kozlov, Niemela, 1999).

В качестве объекта исследования в данной работе использовались земноводные (*Rana ndibunda*, *Rana lessonae*, *Rana temporaria*). Эти виды достаточно давно и успешно используются как виды-индикаторы качества среды (Чубинишвили, 1998; Захаров, 1993). Они обладают четкими и удобными для исследования признаками, относительно широко распространены, их икра и личинки чувствительны к загрязнителям (Вершинин, 1995; Устюжанина, 2002 и др.). Земноводные являются связующим звеном между водными и наземными экосистемами, что делает их удобным объектом для оценки антропогенных изменений не только водной среды, но и суши. Приуроченность исследуемых видов к определенному водоему облегчает интерпретацию данных: состояние организма амфибий отражает качество локального местообитания (Пескова, 2001). Относительно небольшой радиус индивидуальной активности, отсутствие сильной тенденции к миграции (Ищенко, 1978), высокий и достаточно хорошо изученный полиморфизм - все эти факты позволяют успешно использовать представителей амфибий в качестве видов-индикаторов. В свою очередь, перспективы применения ФА в системе биоиндикации и биомониторинга требуют разработки корректных методов количественной оценки ее величины (Кожара, 1985; Захаров, 1987; Захаров и др., 2000; Гелашвили и др., 2001; Palmer, Strobeck, 2003).

Очевидно, что для оценки величины ФА по интегральному показателю имеет значение как частота проявления асимметричного признака (т.е. "пенетрантность"), так и его выраженность (размер) или "экспрессивность". Этим требованиям удовлетворяет алгоритм свертки функций, позволяющий оценить степень



симметричности объекта с любой степенью подробности, поскольку учитывает не только альтернативное, но и непрерывное варьирование признаков (Гелашвили и др., 2001; Чупрунов и др., 2001). Ранее этот алгоритм был успешно использован для оценки ФА пластических признаков у насекомых (Радаев, 2001). Однако для меристических признаков, в частности у амфибий, его применение в полном объеме не было обосновано. Для интегральной характеристики состояния индикаторных видов амфибий в дополнение к морфогенетическому анализу стабильности развития рекомендуется проводить оценку цитогенетического гомеостаза (Захаров, Крысанов, 1996). Кроме того, в популяционных исследованиях для решения как теоретических, так и практических задач, по-прежнему острой остается проблема оценки природы наблюдаемого фенотипического разнообразия (Яблоков, 1966; Тимофеев-Ресовский, 1973; Животовский, 1979; Животовский, 1980; Глотов, 1983; Захаров, 2001; Жданова, 2003 и др.).

Таким образом, разработка и совершенствование методов комплексной оценки стабильности развития на основе морфогенетических, цитогенетических и популяционно-фенотипических характеристик является актуальной задачей.

### **Цель исследований**

Оценка состояния природных популяций зеленых и бурых лягушек на заповедной и антропогенно-трансформированной территориях с помощью морфогенетических и цитогенетических характеристик и мер фенотипического разнообразия (на примере Нижегородской области).

### **Задачи исследований**

1. Обосновать применение свертки функций для количественной оценки величины ФА по комплексу меристических признаков с учетом частоты проявления и выраженности асимметричного признака в природных популяциях зеленых и бурых лягушек.
2. Изучить информативность мер внутривидовой фенотипической изменчивости развития ( $\mu^*$ ) и их соотношения ( $\mu^*/\mu$ ) в условиях антропогенного средового стресса.
3. Изучить взаимосвязь числа эритроцитов с микроядрами периферической крови зеленых и бурых лягушек с уровнем средового стресса, оцениваемого по величине ФА.
4. Провести анализ зависимости величины ФА в популяциях зеленых лягушек, оцениваемой разными алгоритмами, от качества среды обитания, характеризующимся индексом загрязненности воды (ИЗВ).

### **Научная новизна**

С помощью свертки функций впервые оценена степень симметрии (асимметрии) комплекса билатеральных признаков зеленых и бурых лягушек как с учетом частоты проявления асимметричного признака, так и его выраженности. Показано, что величина ФА, вычисленная с помощью свертки функций, линейно растет в градиенте возрастающего средового стресса. Установлено, что величина соотношения вероятностных мер ( $\mu^*/\mu$ ): случайной изменчивости развития ( $\mu^*$ ) и внутривидовой фенотипической изменчивости развития ( $\mu$ ) - является диагностическим показателем средового стресса и принимает минимальное

значение при оптимальных условиях среды. Установлено, что число эритроцитов с микроядрами периферической крови в выборках зеленых и бурых лягушек линейно растет с увеличением среднего стресса оцениваемого по ФА. Показано, что свертка функций адекватно отражает снижение стабильности развития популяций зеленых лягушек в условиях возрастания среднего стресса, оцениваемого по индексу загрязненности вод.

### **Научно-практическая значимость работы.**

Разработанные показатели ФА и фенотипической изменчивости могут быть рекомендованы для практического использования при анализе состояния, природных популяций и проведения биомониторинга. Работа выполнена в рамках ФЦП "Возрождение Волги", проекта Глобального экологического фонда "Сохранение биоразнообразия в Российской Федерации". Проведена биоиндикационная оценка качества природной среды, на территории Нижегородской области с использованием стабильности развития земноводных. Разработанные алгоритмы оценки ФА были апробированы на индикаторных видах амфибий, обитающих в Государственном природном заповеднике «Керженский».

### **Внедрение**

Полученные результаты были использованы при разработке и планировании мероприятий по оценке биоразнообразия наземных и водных экосистем импактных территорий химического и радиоактивного загрязнений Нижегородской области в рамках проекта Глобального экологического фонда "Сохранение биоразнообразия в Российской Федерации". Материалы диссертации используются в ГПЗ «Керженский», территориальными органами охраны окружающей среды Приволжского федерального округа и Нижегородской области, в курсовых, дипломных работах и магистерских диссертациях в Нижегородском университете.

### **Объем и структура диссертации**

Материалы диссертации изложены на 117 страницах. Работа состоит из введения, 6 глав, заключения, выводов, цитированной литературы. В работе приведено 12 рисунков и 10 таблиц. Список цитированной литературы включает в себя 264 источника, в том числе 56 - иностранных авторов.

### **Публикации и апробация результатов исследований**

По теме диссертации опубликовано 12 научных работ. Основные положения диссертации докладывались на: Всероссийской научно-практической конференции «Экологические исследования и проблемы экологического образования в Европейских регионах России» (Арзамас, 2000); Втором конгрессе молодых ученых и специалистов «Научная молодежь на пороге XXI века» (Томск, 2001); Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Молодая наука XXI веку» (Иваново, 2001); Международной конференции молодых ученых «Леса Евразии в третьем тысячелетии» (Москва, 2001); Всероссийской конференции с участием специалистов из стран ближнего и дальнего зарубежья «Современные проблемы водной токсикологии» (Борок, 2002); Научно-практической конференции «Проблемы регионального экологического

мониторинга» (Нижний Новгород, 2002); Международном научно-промышленном форуме «Великие реки 2002» (Нижний Новгород, 2003); VII Всероссийском популяционном семинаре «Методы популяционной биологии» (Сыктывкар, 2004).

Полученные результаты были использованы при разработке и планировании мероприятий по оценке биоразнообразия наземных и водных экосистем импактных территорий химического и радиоактивного загрязнений Нижегородской области в рамках проекта Глобального экологического фонда "Сохранение биоразнообразия в Российской Федерации". Материалы диссертации используются в ГПЗ «Керженский», территориальными органами охраны окружающей среды Приволжского федерального округа и Нижегородской области, в курсовых, дипломных работах и магистерских диссертациях в Нижегородском университете.

#### **Основные положения выносимые на защиту**

1. Применение свертки функций позволяет оценить по единому алгоритму степень симметрии (асимметрии) зеленых и бурых лягушек по любой комбинации билатеральных признаков кожных покровов с учетом проявления и выраженности асимметричного признака.
2. Величина соотношения вероятностных мер ( $\mu^*/\mu$ ): случайной изменчивости развития ( $\mu^*$ ) и внутривидового разнообразия ( $\mu$ ) является диагностическим показателем среднего стресса и принимает минимальное значение при оптимальных условиях среды.
3. В выборках зеленых и бурых лягушек имеет место высокая корреляция уровня среднего стресса, оцениваемого по величине ФА и числом эритроцитов с микроядрами.
4. Свертка функций адекватно отражает снижение стабильности развития популяций зеленых лягушек в условиях возрастания среднего стресса, оцениваемого по индексу загрязненности воды.

#### **Глава 1. Обзор литературы. Современные проблемы индикации качества окружающей среды на основе морфологических и генетических показателей амфибий**

В главе дан краткий обзор ряда направлений современных биоиндикационных исследований с применением морфологических (морфометрических, фенологических, морфогенетических методов) и генетических (цитогенетических методов) подходов к оценке качества среды обитания.

#### **Глава 2. Природно-географическая и гидрохимическая характеристики местообитания амфибий Нижегородской области**

В главе приведено краткое описание мест отлова амфибий. Рассмотрены особенности природно-географических и гидрохимических характеристик и ученых биотопов Нижегородской области. Описаны природно-климатические и географические характеристики Нижегородской области в целом.

## СОБСТВЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

### Глава 3. Материалы и методы исследования;

Материалом для работы послужили сборы зеленых и бурых лягушек рода *Rana* (*R. ridibunda*, *R. lessonae*, *R. temporaria*), изъятых из 16 биотопов Нижегородской области. Сбор материала проводился в течение семи сезонов (1996-2002) Данные по сборам приведены в табл.1. Всего проанализировано 610 амфибий: 519 зеленых и 91 бурых лягушек.

Определение пола и возраста лягушек проводилось по стандартной методике (Шляхтин, Голикова, 1986). Поскольку межполовых различий по показателю асимметрии не наблюдается (Захаров, 1987; Захаров, Крысанов, 1996), то для анализа брались объединенные выборки. Известно, что виды *Rana lessonae* и *Rana ridibunda* являются представителями гибридогенного комплекса *Rana esculenta* (Александровская, 1976). Ранее было показано, что, обитая в одинаковых условиях, все три вида зеленых лягушек (*Rana lessonae*, *Rana ridibunda*, *Rana esculenta*), включая форму, имеющую гибридное происхождение, характеризуются сходным уровнем стабильности развития (Chubinishvili, 1997; Чубинишвили, 2001). В природе встречаются особи *R. lessonae* и *R. ridibunda* с  $2n=26$  хромосом, что касается триплоида *R. esculenta* то в нашей области достоверно установлены (т.е. подтверждены биохимическими методами) находки только в семи точках (Пестов, 2004). Мы использовали в своих исследованиях *R. lessonae* и *R. ridibunda* с диплоидным набором хромосом. Анализ ФА проводили по комплексу из 11-ти признаков окраски для зеленых лягушек и 10-ти для бурых лягушек (Захаров, Чубинишвили, 2001). Степень отклонения качества среды от нормы определялась по нарушению стабильности развития (т.е. по величине ФА) земноводных и оценивалась по пятибалльной шкале (Методические рекомендации..., 2003).

Для вычисления интегрального показателя ФА амфибий ( $\bar{A}$ ) были применены следующие алгоритмы:

**Алгоритм 1.** При учете асимметрии меристических признаков ( $b_j$ ) в альтернативной форме, когда при наличии асимметричного признака  $b_j = 1$  и  $b_j = 0$ , когда признак симметричен (Захаров и др., 2000), доля асимметричных признаков может быть записана в виде (Гелашвили и др., 2001):

$$\bar{A}_1 = \frac{1}{m \times n} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n b_{ij}, \quad (1)$$

где  $n$  - количество признаков,  $j=1, \dots, n$ ,  $m$  - количество особей в выборке,  $i=1, \dots, m$ ;

**Алгоритм 2.** Дополнение до единицы функционала  $\eta_x[f(x_1, x_2, x_3)]$ , представляющего собой свертку функций (Гелашвили и др., 2001):

$$\eta_x[f(x_1, x_2, x_3)] = \frac{\int_{\Omega} f(x_1, x_2, x_3) f(g(x_1, x_2, x_3)) dx_1 dx_2 dx_3}{\int_{\Omega} f(x_1, x_2, x_3)^2 dx_1 dx_2 dx_3}, \quad (2)$$

## Краткая характеристика района исследования в точке отбора пробы

№ точки отбора пробы	Район исследования	Количество изученных особей	Краткая характеристика района исследования
1	Борский и Семеновский районы	142 зеленых лягушки 13 бурых лягушек	Уровень антропогенной нагрузки минимален. Территория Государственного природного заповедника «Керженский». Точка взята в качестве квазиэталонной
2	Арзамасский р-н	40 зеленых лягушек	Озеро Свято близ биостанции ИНГУ
3	Борский р-н г.Бор	20 зеленых лягушек	Озеро Юм. Находится на территории г.Бора
4	Борский р-н п. Киселиха	30 бурых лягушек	Река Линда. Находится ниже ПБО «Линдовское» и территории коллективных садов
5	Дальне-Константиновский р-он	30 бурых лягушек	Ручей Сушевка. Находится в 6 км от БЛР «Суроватиха»
6	Богородский р-он д. Оринкино	17 зеленых лягушек	Пруд, находящийся в окружении интенсивно возделываемых сельхозугодий в 10 км от г. Богородска
7	Городецкий р-н г Городец	40 зеленых лягушек	Озеро Спасское. Государственный памятник природы областного значения
8	Воскресенский р-он	18 бурых лягушек 20 зеленых лягушек	Озеро Светлояр. Памятник природы федерального значения
9	Промзона г.Дзержинск	40 зеленых лягушек	Река Волососянха. Находится близ п. Петряевка в зоне влияния ОАО «Корунд» и Игумновской ТЭЦ
10	г. Дзержинск	20 зеленых лягушек	Озеро Круглое. Находится на территории, подверженной сильной рекреационной нагрузке
11	г. Дзержинск	20 зеленых лягушек	Искусственный водоем на территории промышленной зоны г.Дзержинска
12	Нагорная часть г. Н. Новгорода	40 зеленых лягушек	Каскад прудов-водохранилищ Щелоковского хутора. Находится на территории, подверженной интенсивной рекреационной нагрузке, и в окружении коллективных садов
13	Заречная часть г. Н. Новгорода	40 зеленых лягушек	Озеро Сормовское. Находится в зоне влияния ОАО «Сокол» и общей рекреационной нагрузке
14	Заречная часть г. Н. Новгорода	20 зеленых лягушек	Река Левинка. Находится в зоне интенсивной антропогенной и рекреационной нагрузки



Таблица 1 (продолжение)

Краткая характеристика района исследования в точке отбора пробы

№ точки отбора пробы	Район исследования	Количество изученных особей	Краткая характеристика района исследования
15	Заречная часть г. Н. Новгорода	20 зеленых лягушек	Озеро Луинское. Находится в окружении коллективных садов и сильной рекреационной нагрузки
16	Заречная часть г. Н. Новгорода	40 зеленых лягушек	Река Ржавка. Находится в зоне влияния ОАО «Этна» и сильной рекреационной нагрузки

которая в виде конечных сумм может быть представлена, как

$$\bar{A}_2 = 1 - \eta_n [f(x_1, x_2, x_3)] = 1 - \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{2 \sum_{i=1}^n L_{ji} \times R_{ij}}{\sum_{i=1}^n (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)} \quad (3)$$

где  $\eta$  - степень инвариантности (симметричности) выборки из  $m$  особей ( $i=1, \dots, m$ ), характеризующихся набором  $n$  асимметричных признаков ( $j=1, \dots, n$ ) на левой ( $L$ ) и правой ( $R$ ) сторонах тела.

Для оценки разнообразия изучаемых признаков в анализируемой выборке были применены показатели внутривидового разнообразия  $\mu$  (мера разнообразия) и доли редких признаков ( $h$ ), предложенные Л.А. Животовским (1980).

Для рассматриваемых целей  $\mu$  можно записать в виде:

$$\mu = \left( \sum_{j=1}^n \sqrt{p_j} \right)^2 \quad (4)$$

При равновероятности признаков  $p_j = \frac{1}{n}$ , а  $\mu$  принимает максимальное значение равное числу регистрируемых признаков ( $n$ ) в данном комплексе:

$$\lim_{p_j \rightarrow \frac{1}{n}} \mu \left( \sum_{j=1}^n \sqrt{p_j} \right)^2 = n. \quad (5)$$

Показатель редких признаков ( $h$ ) вычисляется по формуле:

$$h = 1 - \frac{\mu}{n}. \quad (6)$$

Кариотип лягушек рода *Rana* идентифицировали метафазным анализом (Эколого-гигиенический контроль..., 1989). Цитогенетический гомеостаз амфибий оценивали микроядерным тестом (Evans et al., 1959; Ильинских и др.; 1992). Для статистической обработки экспериментального материала использовались анализ зависимостей (уравнения регрессии, сравнение двух линий регрессии, коэффициент ранговой корреляции Спирмена и сравнения двух

групп (критерий Стьюдента)) (Готов и др., 1982; Гланц, 1999; Реброва, 2003), реализованные в пакетах Excel, Statistica v.6.0. и Биостат.

#### Глава 4. Интегральная оценка флуктуирующей асимметрии зеленых и бурых лягушек с применением свертки функций

В настоящей главе приведены данные по флуктуирующей асимметрии вычисленной разными алгоритмами для популяций зеленых и бурых лягушек Нижегородской области.

##### 4.1. Зеленые лягушки (*Rana lessonae*, *Rana ridibunda*).

Материалом для исследования послужили данные по ФА зеленых лягушек, обитающих в 14 биотопах Нижегородской области. Для изучения возможностей и ограничения применения свертки (алгоритм  $\bar{A}_2$ ) амфибии отбирались в биотопах, различающихся уровнем антропогенной нагрузки. Уровень антропогенной нагрузки оценивали по алгоритму  $\bar{A}_1$ , т.к. для этого алгоритма разработана 5-ти балльная шкала оценки качества среды (Методические рекомендации..., 2003), и индексу загрязненности воды (ИЗВ) (Временные методические рекомендации..., 1986). Было обнаружено, что для алгоритмов  $\bar{A}_1$  и  $\bar{A}_2$  высокая скоррелированность в оценке ФА имеет место только при учете меристических признаков в альтернативной форме (0, 1), т.е по "пенетрантности" (рис. 1).

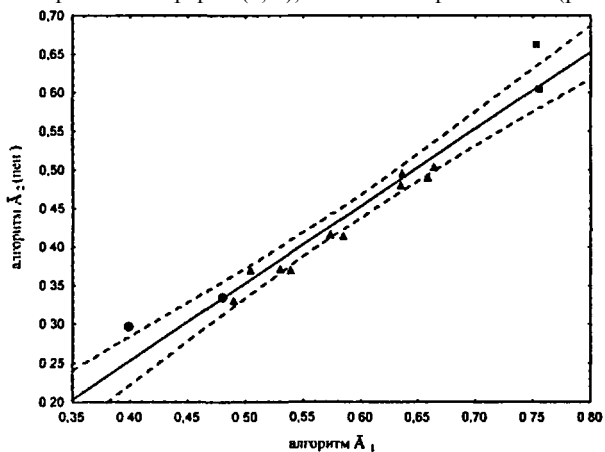


Рис. 1. Зависимость между алгоритмами  $\bar{A}_2$  (с учетом пенетрантности) и  $\bar{A}_1$  оценки ФА популяций зеленых лягушек из 14 биотопов Нижегородской области, различающихся уровнем антропогенной нагрузки: ● – охраняемые территории (ГПЗ «Керженский», оз.Светлояр), ▲ – урбанизированные территории (Н.Новгород, Дзержинск), ■ – импактные зоны химического загрязнения промышленными предприятиями.

Уравнение регрессии, аппроксимирующее линейную зависимость между алгоритмами  $\bar{A}_1$  и  $\bar{A}_2$  (с учетом пенетрантности) для зеленых лягушек имеет вид:  $Y_1 = 0,99x - 0,146$  (показатель детерминации  $R^2=0,948$ ;  $r=0,973$ ;  $p<0,0001$ ).

Следует отметить, что при учете выраженности («экспрессивности») признаков зависимость между алгоритмами  $\bar{A}_2$  и  $\bar{A}_1$  существенно отличается от линейной:  $Y_2 = 0,072x + 0,001$  ( $R^2=0,194$ ;  $r=0,440$ ;  $p=0,114$ ).

Статистический анализ показал, что различия между линиями регрессии, аппроксимируемыми уравнениями  $Y_1$  и  $Y_2$  определяются значимыми отличиями в коэффициентах наклона и сдвига ( $p<0,05$ ).

#### 4.2. Бурые лягушки (*Rana temporaria*)

Для алгоритмов  $\bar{A}_1$  и  $\bar{A}_2$  (с учетом пенетрантности) высокая скоррелированность в оценке ФА имеет место и для бурых лягушек (рис. 2). Линейная зависимость между алгоритмами  $\bar{A}_1$  и  $\bar{A}_2$  удовлетворительно аппроксимируется уравнением:  $Y_3 = 0,955x + 0,006$  ( $R^2=0,893$ ;  $r=0,945$ ;  $p<0,001$ ).

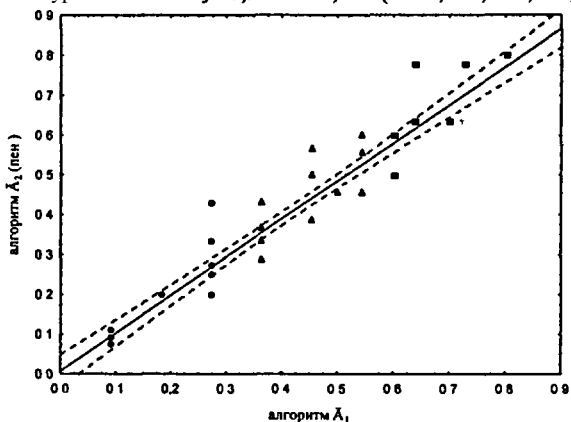


Рис. 2. Зависимость между алгоритмами  $A_2$  и  $A_1$  оценки ФА 54 бурых лягушек (*R. temporaria*) из биотопов Нижегородской области, различающихся уровнем антропогенной нагрузки: ● – охраняемые территории (ГПЗ «Керженский»), ▲ – урбанизированные территории (пойма р.Линды), ■ – импактные зоны химического загрязнения (БЛР «Суроватиха»)

Напротив, при оценке ФА с учетом выраженности ("экспрессивности") признаков наблюдается существенное отклонение от линейной зависимости между алгоритмами  $\bar{A}_1$  и  $\bar{A}_2$  ( $Y_4 = 0,133x - 0,0004$ ;  $R^2=0,155$ ;  $r=0,394$ ;  $p=0,011$ ).

Как и в случае с зелеными лягушками различия между линиями регрессии, аппроксимируемые уравнениями регрессии  $Y_3$  и  $Y_4$  определяются значимыми отличиями в коэффициентах наклона и сдвига ( $p<0,05$ ).

Таким образом, оценка ФА с помощью свертки функций в популяциях зеленых и бурых лягушек дала совпадающие результаты.

### 4.3. Зависимость величины флуктуирующей асимметрии от индекса загрязненности воды (ИЗВ) в популяциях зеленых лягушек

Зеленые лягушки в отличие от бурых наиболее сильно приурочены к локальному местообитанию (водному объекту). Эта особенность делает их удобными биоиндикаторами уровня загрязненности воды, что в свою очередь предполагает наличие зависимости величины ФА от ИЗВ. Значения гидрохимических показателей были взяты из фондовых и архивных материалов Верхневолжского управления по гидрометеорологии, а также из экологических паспортов, разработанных Региональным центром экологического образования и экспертиз при ННГУ им. Н.И. Лобачевского с нашим участием. Индексы загрязненности воды были рассчитаны с учетом ПДК для водоемов рыбохозяйственного водопользования.

Для значений ФА, вычисленной по алгоритму  $\bar{A}_2$ , и ИЗВ водных объектов наблюдалась высокая корреляция (коэффициент корреляции' Пирсона равен  $r=0,921$  ( $p=0,009$ ); коэффициент ранговой корреляции Спирмена равен  $r_s=1$ ,  $p<0,01$ ). Уравнение регрессии, аппроксимирующее линейную зависимость между величиной ФА и ИЗВ имеет вид:  $Y_3=0,044x + 0,349$  ( $R^2=0,848$ ;  $r=0,921$ ;  $p=0,009$ ) (рис.3).

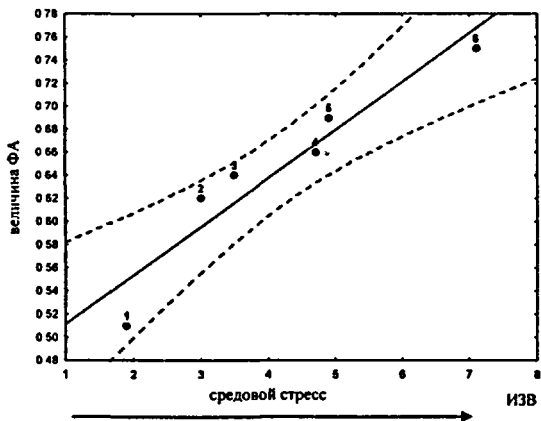


Рис. 3. Зависимость величины ФА зеленых лягушек (*Rana lessonae*, *Rana ridibunda*), оцениваемой по алгоритму  $\bar{A}_2$  от индекса загрязненности воды (ИЗВ). Цифрами обозначены номера водных объектов: 1 – ГПЗ «Керженский»; 2 – р.Волосяниха (Дзержинск), 3 – оз.Лунское (Н.Новгород); 4 – пруды-водохранилища Щелоковского хутора (Н. Новгород); 5 – р.Левинка (Н.Новгород); 6 – оз.Круглое (Дзержинск).

Подводя итог материалам представленным в настоящей главе, можно считать, что применение свертки функций для оценки величины ФА по комплексу морфогенетических признаков зеленых и бурых лягушек является обоснованным.

Полученные материалы свидетельствуют, что метод оценки степени инвариантности биосистем, основанный на использовании функционала (2) является достаточно универсальным и эффективным также по следующим причинам:

- величина  $\eta_g[f(x_1, x_2, x_3)]$  всегда находится в интервале от -1 до +1, что позволяет использовать его для оценки симметрии, асимметрии и антисимметрии, а также сравнивать оценки, полученные с помощью батареи тест-организмов;

- придавая разный смысл функции  $f(x_1, x_2, x_3)$  - длина, число отверстий, цвет и т.д. - можно оценивать степень симметричности биообъектов практически по любой комбинации признаков по единому алгоритму;

- определяя соответствующим образом, оператор преобразования  $\hat{g}$ , можно оценивать степень симметричности биообъектов не только относительно билатеральных признаков, но и других возможных типов преобразований (поворотной, трансляционной и др.);

- предлагаемый подход дает возможность оценить симметрию (асимметрию) с любой степенью подробности, поскольку учитывает не только альтернативное, но и непрерывное варьирование признака.

Все вышеизложенное позволяет рекомендовать для оценки ФА как меры стабильности развития амфибий свертку функций. Поэтому на следующем этапе работ целесообразно было изучить связь цитогенетического гомеостаза и стабильности развития, оцениваемой по свертке функций.

Глава 5. Изучение связи цитогенетической и морфогенетической стабильности в популяциях зеленых и бурых лягушек

Цитогенетический гомеостаз может быть оценен по частоте аберрантных клеток (анеуплоидия, частота клеток с хромосомными aberrациями, количество микроядер в эритроцитах крови и др.) (Ильинских и др., 1986; Крысанов, Дмитриев, 1993; Жулева, Дубинин, 1994; Дмитриев, Захаров, 2001 и др.).

Данные литературы о взаимосвязи ФА и цитогенетической стабильности у амфибий фрагментарны. Так, имеются сведения по сравнительной популяционной гематологии бурых и зеленых лягушек для урбанизированных территорий (Старовойтенко, Вершинин, 2001), оценке стабильности развития и цитогенетического гомеостаза в популяциях зеленых лягушек в естественных и антропогенных условиях (Чубинишвили, 1997, 1998; 2001). Вопрос о характере взаимосвязи ФА и цитогенетического гомеостаза, по крайней мере, для млекопитающих является дискуссионным (Гилева, Нохрин, 2001), хотя рядом работ продемонстрирована согласованность этих двух подходов для биомониторинга (Последствия..., 1996; Захаров и др., 2000).

Таким образом, изучение связи показателей морфогенетической и цитогенетической стабильности в популяциях зеленых и бурых лягушек является актуальным.

Материалом для оценки цитогенетического гомеостаза послужили амфибии (*Uridibunda*, *Rjessonae*, *R. temporaria*). Известно, что основная часть видов, относящихся к семейству *Ranidae* (надсемейство *Ranoidea*), имеет очень

консервативные "типичные" кариотипы (Бирштейн, 1987). Под "типичным" кариотипом подразумевается кариотип, характерный для данной группы - из 26 хромосом: из пяти пар больших хромосом и восьми пар хромосом меньшего размера (*R ndibunda*, *R lessonae*, *R temporaria*). Половые хромосомы у этих видов цитологически не обнаруживаются (Иванов, Медянов, 1973). По-видимому, "типичные" кариотипы обеспечивают оптимальное расположение генетического материала - групп сцепленных генов, которое обуславливает наибольшие адаптивные возможности организмов. Некоторые виды рода *Rana* и многих других родов амфибий имеют процент гибридизации между ДНК от 60 до 80% (Бирштейн, 1987). Среди *Ramdae* есть триплоидные формы, а также виды гибридного происхождения. Лучше всего изучен комплекс состоящий из трех видов: родительских *R ndibunda*, *R lessonae* и гибридной формы *Resculenta* (Боркин и др., 1987; Виноградов и др., 1988). Размер каждой из хромосом в кариотипе *Resculenta* как бы промежуточный по сравнению с величиной гомологичных хромосом родительских видов. Чтобы удостовериться в диплоидном наборе хромосом ( $2n=26$ ) амфибий, *R ndibunda*, *R lessonae* проводили метафазный анализ клеток костного мозга у части особей из исследуемых биотопов (рис. 4).

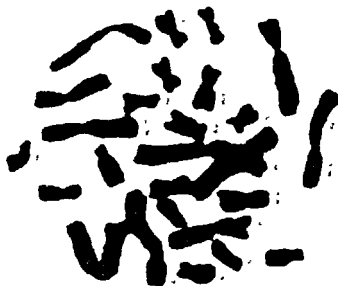


Рис. 4. Метафазная пластинка клетки костного мозга озерной лягушки (*R. ridibunda*) с 26 хромосомами. Окраска по Романовскому; об. 100×, ок. 10×.

У всех подвергнутых метафазному анализу особей из выборок зеленых лягушек Нижегородской области наблюдался диплоидный набор хромосом (рис. 4), что позволяет сделать предварительные выводы об их негибридном происхождении. При проведении оценки качества среды 9 биотопов Нижегородской области установлена высокая скоррелированность величины ФА, вычисленной по алгоритму  $\bar{A}_2$  и числа эритроцитов с микроядрами (%) в периферической крови популяций зеленых и бурых лягушек. Уравнение регрессии, аппроксимирующее линейную зависимость между величиной ФА и числом эритроцитов с микроядрами имеет вид  $Y_6=2,813x - 0,563$  ( $R^2=0,790$ ;  $r=0,889$ ;  $p=0,001$ ) (рис. 5). Следует отметить, что стабильность развития и ФА как мера этой величины, вычисляемая по единому алгоритму (свертка функций),

является инвариантным и безразмерным показателем в отношении видового состава организмов-индикаторов (*R. ridibunda*, *R. lessonae*, *R. temporana*).

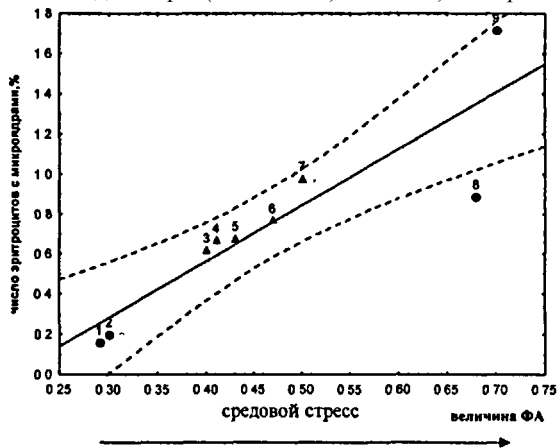


Рис. 5. Зависимость числа эритроцитов с микродрами (%) в периферической крови зеленых ( $\Delta$ ) и бурых лягушек ( $\bullet$ ) от величины флукулирующей асимметрии билатеральных признаков, вычисленной по алгоритму  $\bar{A}_2$ . Обозначение цифрами: 1 - оз.Светлояр (Воскресенский р-он); 2, 3, 5 – водные объекты ГПЗ «Керженский» (Борский и Семеновский р-ны); 4 – оз.Свято (Арзамасский р-он); 6 – пруды-водохранилища Щелоковского хутора (Н. Новгород); 7 – пруд близ д.Оринкино (Богородский р-он); 8 – пойма р.Линды (Борский р-он); 9 – БЛР «Суроватиха» (Дальне-Константиновский р-он).

Таким образом, на основании вышеизложенных фактов можно сделать предварительные выводы, что для популяций зеленых и бурых лягушек установлена высокая корреляция между уровнем среднего стресса (оцениваемого по ФА с помощью свертки функций) и числом эритроцитов с микродрами периферической крови.

## Глава 6. Меры фенотипической изменчивости • в оценке стабильности развития амфибий Нижегородской области

В главе проведен анализ применимости различных мер фенотипической изменчивости в процедуре оценки стабильности развития амфибий.

### 6.1. Обоснование мер фенотипической изменчивости в оценке стабильности развития

Рассмотренные показатели ФА оценивают среднюю величину асимметрии в выборке из  $m$  объектов по фиксированному комплексу из  $n$  признаков. При этом учитывается только доля проявления признака в асимметричном состоянии в общем числе ( $m \times n$ ) регистрируемых признаков, но не вероятность ( $p$ ) их встречаемости, отвечающая условию нормировки:  $\sum_{j=1}^n p_j = 1$ .

В это же время в природных популяциях вероятность встречаемости меристических признаков у амфибий подвержена значительным колебаниям. Кроме того, следует учитывать специфику "фенотипической судьбы" флуктуирующего признака. У конкретной особи признак может проявиться (обозначим вероятность этого события  $p$ ) или не проявиться, но проявившийся признак может находиться только в одном из двух альтернативных состояний: симметричном или асимметричном (вероятность последнего обозначим  $p^*$ ). Причем в обоих случаях должно выполняться вышеприведенное условие нормировки.

Принимая во внимание, что вероятности (традиционно называемые частотами) признаков (морф) являются обычными исходными данными для популяционного анализа (Животовский, 1979), можем полагать, что оценка вероятностей флуктуирующих признаков также будет информативной для анализа фенотипической изменчивости.

Рассмотрим динамику распределений вероятностей в фиксированной последовательности признаков *R. lessonae* в ГПЗ «Керженский» за 1996 и 2002 гг. (рис. 6).

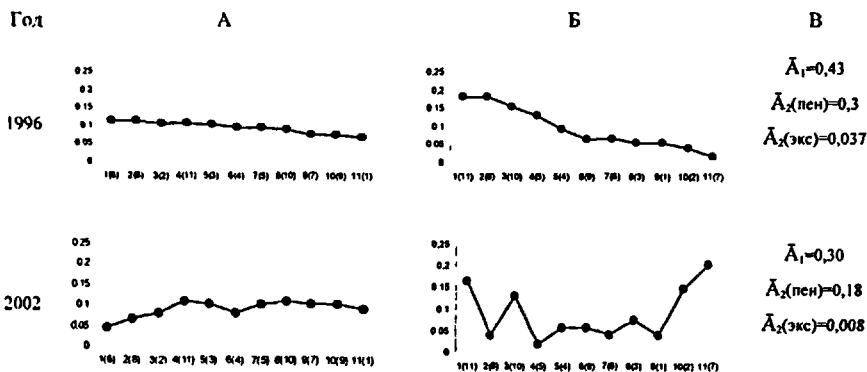


Рис. 6. Динамика распределения вероятностей для фиксированной последовательности (фенотипический профиль) 11-ти признаков *Rana lessonae* из ГПЗ «Керженский» в 1996 и 2002 гг. А, Б – по оси ординат, соответственно, вероятность ( $p$ )  $j$ -го признака из  $n$  учитываемых у  $m$  особей,  $p^*$  - вероятность асимметричного проявления признака; по оси абсцисс номера признаков, фиксированные по выборке 1996 года; в скобках номера признаков по системе Захарова и др. (2000). В – величина ФА, вычисленная разными способами.

На рисунке хорошо видно, что в анализируемые годы изменяется не только вероятность проявления каждого из 11-ти учитываемых признаков (рис. 6, А), но и вероятность проявления асимметричного состояния признаков (рис. 6, Б). Последнее находит отражение и в величине ФА, оцениваемой разными алгоритмами (рис. 6, В). При этом обращает на себя внимание, что применение



свертки с учетом экспрессивности проявления признака  $\bar{A}_2$  (экс.) имеет больший динамический диапазон и, следовательно, большую точность. Действительно, отношение величины ФА для выборки 1996 г. к выборке 2002 г. для сравниваемых алгоритмов имеют следующие значения:  $\bar{A}_1$  (0,43/0,3)=1,43;  $\bar{A}_2$  (пен.) (0,3/0,18)=1,66 и  $\bar{A}_2$  (экс.) (0,037/0,008)=4,62. Хотя "вероятностный" подход облегчает визуализацию исходных данных в динамическом аспекте, для получения количественных оценок необходим интегральный показатель.

Таким интегральным показателем внутривидового разнообразия флуктуирующих признаков может служить показатель разнообразия  $\mu$ , предложенный Л.А. Животовским (1980). Для признаков в асимметричном состоянии с вероятностью встречаемости  $p^*$  введем показатель  $\mu^*$ , для которого справедливы выражения (4) и (5). Следует отметить, что предложенный Л.А. Животовским (1980) показатель редких (морф) признаков  $h$  (выражение (6)) также может быть применен как при учете общего числа симметричных и асимметричных состояний признаков (A), так и в случае учета только асимметричных состояний ( $h^*$ ).

Таким образом, применение показателей  $\mu$ ,  $\mu^*$ ,  $h$ ,  $h^*$  дает возможность оценить степень внутривидового разнообразия (гетерогенности) по фиксированному комплексу флуктуирующих признаков с учетом вероятности их встречаемости. С учетом вышеизложенного данные, приведенные на рис.6, можно преобразовать в соответствующие ранговые распределения, а для интегральной: оценки степени, внутривидового разнообразия ввести показатели;  $\mu$ ,  $\mu^*$  и  $h$ ,  $h^*$  (рис. 7).

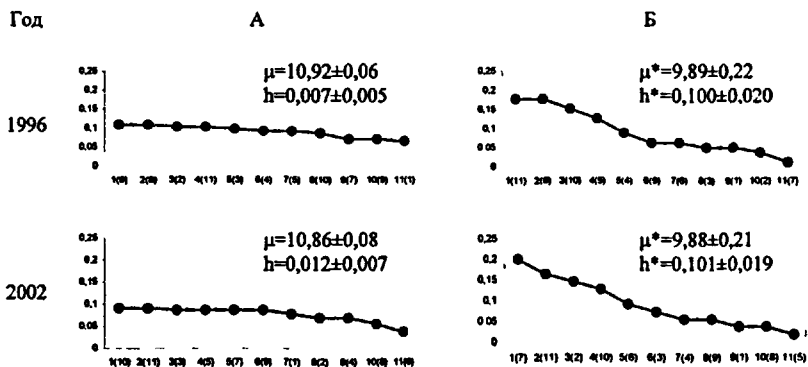


Рис. 7. Динамика ранговых распределений 11-ти признаков *Rana lessonae* из ПТЗ «Керженский» в 1996 и 2002 гг. А,Б – по оси ординат, соответственно, вероятность ( $p$ )  $j$ -го признака из  $n$  учитываемых у  $m$  особей,  $p^*$  - вероятность асимметричного проявления признака, по оси абсцисс ранг признака в порядке убывания вероятности, в скобках номера признаков по системе Захарова и др. (2000).

Следует отметить, что показатель  $\mu$  и  $h$  в канонической форме и ранее применялся рядом исследователей для оценки фенотипического разнообразия в

контексте оценки стабильности развития (Лешко, Радкевич, 1990; Евланов, Колокольникова, 1990; Кясминас, 1990; Устюжанина, 2002; Шкиль, 2003; Шерстнева, 2004; Потехин, 2004).

Однако для оценки внутрипопуляционного разнообразия по вероятности встречаемости билатеральных признаков в асимметричном состоянии этот показатель до сих пор не использовался.

## 6.2. Сопоставление различных методов оценки фенотипической изменчивости

Поскольку показатель  $\mu$  в первом приближении дает количественную оценку фенотипического разнообразия в исследуемой выборке по фиксированному комплексу признаков с учетом вероятностей их проявления,  $\tau\mu^*$  можно было бы считать вероятностной мерой- случайной изменчивости развития, наиболее обычным проявлением, которой служит ФА билатеральных признаков. Предлагаемый подход близок к ранее предложенному Н.П. Ждановой (2003), в работе которой общая фенотипическая изменчивость и случайная изменчивость развития по билатеральным признакам оценивалась с помощью обобщенной дисперсии (Животовский, 1980), соответственно, как дисперсии суммы значений признака слева и справа ( $\sigma^2$ ) и дисперсии асимметрии, т.е. разности этих же признаков ( $\sigma^{2*}$  - обозначение наше) Оба подхода вполне пригодны для оценки фенотипической изменчивости, но каждый из них имеет определенные особенности.

Преимуществом показателя  $\mu$  является то, что его использование не ограничено требованиями типа распределения анализируемых признаков в отличие от применения дисперсии. Однако именно это отличие показателя  $\mu$  не учитывает дистанции между анализируемыми классами значений рассматриваемых признаков. Кроме того, мы предлагаем в качестве дополнительного показателя отношение меры случайной изменчивости развития к мере внутрипопуляционного или общего фенотипического разнообразия:  $\mu^*/\mu$  и  $\sigma^{2*}/\sigma^2$ . Заметим, что величина  $\sigma^{2*}$ , оценивающая дисперсию асимметрии  $|L-R|$ , всегда меньше  $\sigma^2$ , являющейся дисперсией суммы  $(L+R)$ . С этой точки зрения суждение о том, что "...случайная изменчивость развития...может вносить существенный вклад в общее фенотипическое разнообразие" (Жданова, 2003, стр. 1) является непротиворечивым.

Напротив, как следует из выражений (5) и (6), отношение  $\mu^*/\mu$  может принимав значение больше или меньше единицы. Поэтому в данном случае более корректно говорить о соотношении вероятностных мер случайной изменчивости развития и внутрипопуляционного разнообразия. Не претендуя на полноту анализа, рассмотрим информативность предложенных показателей на примере выборок из популяций *R. ndibunda* и *R. lessonae*, обитающих в биотопах Нижегородской области с разным уровнем антропогенной нагрузки. Градиент средового стресса определялся значениями величины ФА (рис. 8).

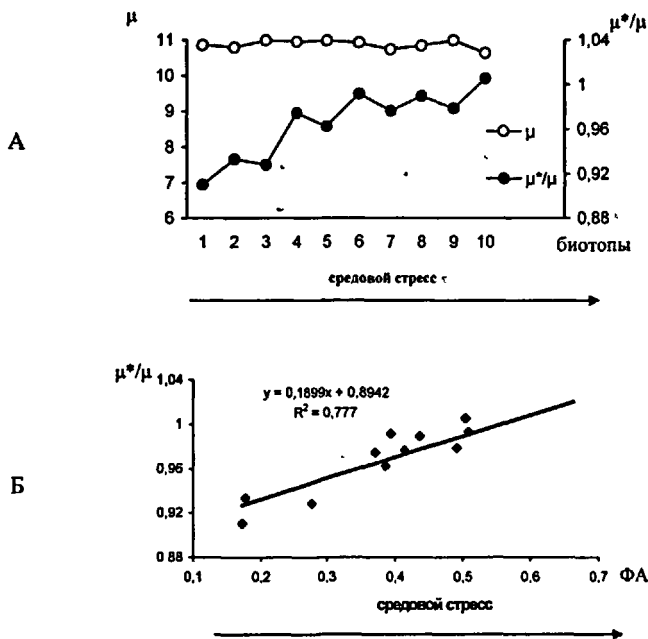


Рис. 8. Зависимость  $\mu$  и  $\mu^*/\mu$  от среднего стресса популяций зеленых лягушек (*R. ridibunda*, *R. lessonae*). А: по оси абсцисс номера биотопов: 1 – ГПЗ «Керженский» (Борский и Семеновский районы, 2002); 2 - ГПЗ «Керженский» (Борский и Семеновский районы, 1997); 3 – с.Старая Пустынь (Арзамасский район, 2002); 4 – р.Левинка (Н. Новгород, 2002); 5 - р.Ржавка (Н. Новгород, 1996); 6 – оз.Свято (Арзамасский район, 2001); 7 – оз.Спасское (Городецкий район, 2001); 8 – Щелоковский хутор (Н. Новгород, 1999); 9 – Артемовские луга (Н. Новгород, 2002); 10 – р.Волосяниха (Дзержинск, 1999). Б: по оси абсцисс величина  $\Phi_A$ .

На рис. 8А видно, что показатель  $\mu$  практически не изменяется в градиенте среднего стресса, тогда как отношение  $\mu^*/\mu$  линейно зависит от возрастания среднего стресса (рис. 8А;Б).

Статистический анализ показал, что различия между линиями регрессии для  $\mu$  и  $\mu^*/\mu$  определяются значимыми отличиями в коэффициентах наклона. Подчеркнем, что минимальное значение отношения  $\mu^*/\mu$  принимает на квазиэталонных территориях, (ГПЗ «Керженский»), характеризующихся, по определению, минимальным уровнем антропогенной составляющей среднего стресса. Напротив, показатели  $\sigma^2$  и  $\sigma^2/\sigma^1$  в градиенте среднего стресса изменяются практически параллельно (рис. 9).

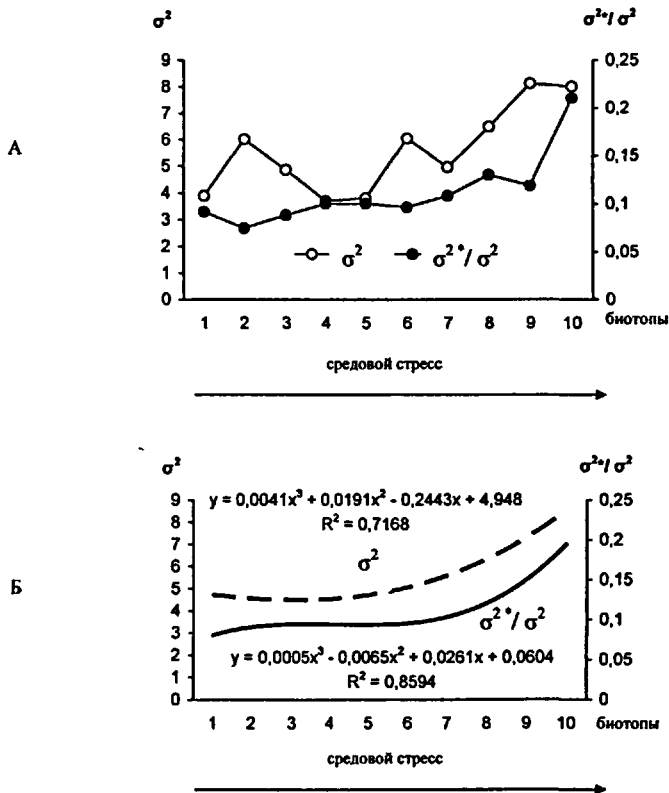


Рис. 9 Зависимость  $\sigma^2$  и  $\sigma^{2*}/\sigma^2$  от среднего стресса популяций зеленых лягушек (*R ridibunda*, *R lessonae*). На А и Б по оси абсцисс номера биотопов (см. рис. 8).

Сопоставление результатов, полученных на антропогенно-трансформированных территориях в градиенте среднего стресса (собственные данные), с материалами Н.П. Ждановой (2003), характеризующими общее фенотипическое разнообразие и случайную изменчивость развития в градиенте природного фактора (температуры), показывает, что отклик биоты на градиент антропогенного фактора не описывается полностью кривой толерантности (закон Шелфорда), а соответствует только ее восходящей ветви. Следует отметить, что Л.В. Яблоковым (1966) при сравнении разных групп особей (популяций) по одному и тому же комплексу признаков был применен похожий индекс  $\sigma/\sigma_0$  для наглядного графического определения фенотипического сходства. Автор, при сравнении разных групп особей (популяций) относительное значение среднего

квадратичного отклонения ( $\sigma$ ) относил к конкретной популяции, принятой за эталон сравнения ( $\sigma_0$ ). Графическое воспроизведение фенотипических профилей для разных групп особей (популяций) по фиксированному комплексу признаков для кольчатой нерпы (*Pusa hispida*) было аналогично полученному нами (рис. 9А).

Очевидно, что соотношение случайной изменчивости развития, оцениваемое разными показателями ( $\mu^*$  и  $\sigma^{2*}$ ) с общим фенотипическим ( $\sigma^2$ ) и внутривидовым ( $\mu$ ) разнообразием в конкретных средовых условиях имеет диагностическую перспективу и требует дальнейшего изучения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные в ходе выполнения работы результаты показывают, что разработка корректных методов оценки ФА, как меры стабильности развития, с использованием свертки функций может рассматриваться как составная часть биотической концепции контроля природной среды (Абакумов, 1991; Максимов и др., 2002; Булгаков, Левич, Максимов, 2003). Проблему стабильности (нестабильности) развития можно рассматривать как «общий знаменатель» онтогенетического и популяционного уровней исследования организации биосистем. В свою очередь, концепция «здоровья среды», оживленно обсуждаемая, в настоящее время (Захаров и др., 2001), является важным практическим аспектом онтогенетических и популяционных исследований. Очевидно, что в обоих случаях экспериментальные методы и алгоритмы анализа и обработки данных являются ключевыми. Среди практических направлений реализации концепции оценки качества среды в числе приоритетных отмечается необходимость встраивания метода оценки здоровья среды в систему экологического мониторинга. Примером реализации биотической концепции контроля природной среды может служить Распоряжение Росэкологии от 16.10.2003, № 460 которым были утверждены «Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур)».

Смещение акцентов в выявлении причин фенотипической изменчивости в природных популяциях от генотипического разнообразия к онтогенетическому шуму (Яблоков, 1982; Захаров, 2001) ставит на повестку дня необходимость расширения методологической базы и совершенствования алгоритмических подходов к количественной оценке ФА как мере стабильности (нестабильности) развития. Следует подчеркнуть, что именно применение междисциплинарного подхода дало возможность получить достаточно строгие и непротиворечивые оценки фенотипической изменчивости на основе показателей флуктуирующей асимметрии, а применение алгоритма свертки функций адекватно отражает снижение стабильности развития популяций зеленых лягушек в условиях возрастания средового стресса, оцениваемого по индексу загрязненности воды.

Нами выявлена зависимость цитогенетической нестабильности и уровня средового стресса, оцениваемого по ФА амфибий в некоторых биотопах

Нижегородской области. При этом максимальный уровень числа эритроцитов с микроядрами зафиксирован в популяциях бурых лягушек, подверженных наиболее сильному средовому стрессу, оцениваемому по ФА. Для зеленых лягушек зависимость цитогенетической нестабильности и уровня среднего стресса, оцениваемого по ФА, согласуется с данными, описанными в литературе (Чубинишвили, 1998, Чубинишвили, 2001).

Таким образом, настоящая работа вносит определенный, вклад в решение одной из основных проблем современной экологии: совершенствование методологии оценки качества среды, формирование критериев экологического нормирования с учетом региональной специфики с целью ограничения уровня антропогенного воздействия на квазиэталонные и природно-антропогенные объекты.

## **ВЫВОДЫ.**

1. На выборках зеленых и бурых лягушек из 16 биотопов Нижегородской области с помощью свертки функций оценена степень симметрии (асимметрии) по комплексу признаков с учетом частот проявления и выраженности асимметричного признака.
2. Стабильность развития и ФА как мера этой величины, вычисляемая по единому алгоритму (свертка функций), является инвариантным и безразмерным показателем в отношении видового состава организмов-индикаторов (*R. ridibunda*, *R. lessonae*, *R. temporaria*).
3. Величина соотношения вероятностных мер ( $\mu^*$ / $\mu$ ): случайной изменчивости развития ( $\mu^*$ ) и внутривидового разнообразия ( $\mu$ ) - является диагностическим показателем среднего стресса и принимает минимальное значение на квазиэталонных территориях (ГПЗ «Керженский»)
4. Показатель внутривидового разнообразия ( $\mu$ ) практически не изменяется в градиенте среднего стресса, тогда как отношение вероятностных мер ( $\mu^*$ / $\mu$ ) линейно зависит как от возрастания среднего стресса, так и величины ФА.
5. На антропогенно-трансформированных территориях в градиенте среднего стресса общее фенотипическое разнообразие и случайная изменчивость развития не описываются полностью кривой толерантности (закон Шелфорда), а соответствует только ее восходящей ветви.
6. Для популяций зеленых и бурых лягушек установлена высокая корреляция уровня среднего стресса (оцениваемой по ФА) и числа эритроцитов с микроядрами.
7. Показано, что свертка функций адекватно отражает снижение стабильности развития популяций зеленых лягушек в условиях возрастания среднего стресса, оцениваемого по индексу загрязненности воды.

### Список работ, опубликованных по теме диссертации:

1. Гомеостаз развития в популяции зеленых лягушек, обитающих в районе Керженского заповедника / **В. В. Логинов**, А. А. Силкин, А. В. Слепов, Д. Б. Гелашвили // Молодая наука - XXI веку: Тез. Межд. науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. - Иваново, Россия, 19-20 апреля 2001. - Иваново, 2001.-С. 32-33.
2. Стабильность развития популяций мелких млекопитающих, амфибий и растений как показатель качества среды лесных экосистем / **В. В. Логинов**, А. В. Слепов, И. В. Мокрое, А. А. Силкин // Леса Евразии в III тысячелетии: Мат. Межд. конф. молодых ученых: Т.1. - Москва, Россия - 26 - 29 июня 2001. М., 2001.-С. 139-140.
3. Методологические и методические аспекты мониторинга здоровья среды государственного природного заповедника "Керженский" / Д. Б. Гелашвили, А. К. Краснов, **В. В. Логинов** и др. // Труды ГПЗ "Керженский" / Н. Новгород. - 2001. - Т.1. -С.287-325.
4. Опыт проведения биомониторинга в государственном природном заповеднике «Керженский» / Д. Б. Гелашвили, А. Б. Савинов, А. В. Слепов и др. // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия Биология. - 2001.-Вып. 1(2).-С. 64-73.
5. **Логинов**, В. В. Морфогенетическая и цитогенетическая характеристики природных популяций зеленых лягушек гибридного комплекса *Rana esculenta* в естественных условиях Нижегородской области / В. В. Логинов, Д. Б. Гелашвили // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. трудов. / ИЭВБ РАН. - 2001. - Вып. 5. - С. 62 - 69.
6. Земноводные как биоиндикаторы качества окружающей среды Нижегородской области / **В. В. Логинов**, В. А. Ушаков, А. А. Образцов, Д. Б. Гелашвили // Экологический ежемесячник. - 2001.- № 11(86) - С. 33 - 36.
7. Структурно-информационные показатели флуктуирующей асимметрии амфибий на загрязненных территориях / Д. Б. Гелашвили, Е. В. Чупрунов, **В. В. Логинов**, А. А. Силкин // Современные проблемы водной токсикологии: Тез. докл. Всерос. конф. с участием спец. из стран ближ. и дальн. заруб., Борок, Россия, 19-21 ноября 2002. - Борок, 2002. - С. 195.
8. **Логинов**, В. В. Применение структурно-информационных показателей флуктуирующей асимметрии амфибий в мониторинге окружающей среды / В. В. Логинов, Д. Б. Гелашвили, А. А. Силкин // Проблемы регионального экологического мониторинга: Матер, науч.-практ. конф., Н.Новгород, Россия, 25-26 апреля 2002. - Н. Новгород, 2002. - С 79-81.
9. Структурно-информационные показатели стабильности развития амфибий на антропогенно трансформированных территориях / В. В. **Логинов**, Д. Б. Гелашвили, Е. В. Чупрунов, А. А. Силкин // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. трудов. Вып. 6. — Тольятти, 2003. - С. 85-90.
10. Гелашвили, Д. Б. Биомониторинг водных объектов в условиях мегаполиса / Д. Б. Гелашвили, А. А. Силкин, **В. В. Логинов** // Великие реки 2002: Тез. док.

Межд. науч.-пром. форума, Н.Новгород, **14-17** мая 2002. - Н.Новгород, 2003. - С. 189-190.

**11. Логинов, В. В.** Цитогенетическая нестабильность и величина флуктуирующей асимметрии в популяциях зеленых и бурых лягушек, обитающих в водных объектах Нижегородской области / В. В. Логинов, Д. Б. Гелашвили, А. А. Силкин // Экологические проблемы бассейнов крупных рек - 3: Тез. Межд. науч. конф. сентябрь 2003. - Тольятти, 2003. - С. 158.

12. Структурно-информационные показатели, флуктуирующей асимметрии организмов в биоиндикационных исследованиях / Д. Б. Гелашвили, **В. В. Логинов**, И. В. Мокров, А. А. Силкин // Методы популяционной биологии: VII Всерос. популяционный семинар, Сыктывкар, Республика Коми, 16-21 февраля 2004. - Сыктывкар, 2004. - С.39-40.





Формат 60x84 1/16.

Бумага офсетная. Печать офсетная.

Усл. п. л. 1. Заказ № 988. Тираж 100 экз.

Типография Нижегородского госуниверситета им. Н.И. Лобачевского.

Лиц. ПД № 18-0099 от 4.05.01.

603000, г. Нижний Новгород, ул. Б. Покровская, 37



№ 15208