

УДК 574.3.591.3

ВЛИЯНИЕ ЛЕСОПАТОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ БЕРЕЗЫ ПОВИСЛОЙ НА ВЕЛИЧИНУ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ

Д.Б. Гелашвили, И.В. Лобанова, Е.А. Ерофеева, М.М. Наумова

*Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского
Россия, 603950, Н. Новгород, пр. Гагарина, 23*

Поступила в редакцию 18.09.06 г.

Влияние лесопатологического состояния березы повислой на величину флуктуирующей асимметрии листовой пластинки. – Гелашвили Д.Б., Лобанова И.В., Ерофеева Е.А., Наумова М.М. – Методами непараметрического статистического анализа показано, что ухудшение лесопатологического состояния березы повислой (*Betula pendula* Roth.) обуславливает снижение стабильности развития, оцениваемой по величине флуктуирующей асимметрии (ФА) листовой пластинки. Диагностическая точность оценки зависит от алгоритма вычисления интегрированного показателя ФА и повышается в случае применения свертки по сравнению с нормированной разностью. Оценка ФА дает возможность диагностировать отклонения от условной нормы на более ранних стадиях лесопатологического состояния дерева, когда по этим критериям оно является еще «здоровым».

Ключевые слова: *Betula pendula*, флуктуирующая асимметрия, стабильность развития, лесопатологическое состояние деревьев.

Influence of the phytopathologic state of *Betula pendula* Roth. fluctuating asymmetry of its leaf laminae. – Gelashvili D.B., Lobanova I.V., Erofeeva E.A., Naumova M.M. – By means of nonparametric statistical techniques, deterioration of the phytopathological state of *Betula pendula* Roth. has been shown to decrease its development stability estimated by the fluctuating asymmetry (FA) of leaf laminae. The diagnostic accuracy of such estimations is a function of a certain algorithm to calculate an integrated index of FA; e.g. convolution techniques show a higher accuracy in comparison with standardization difference ones. FA estimation enables early diagnostics of pathologies when the tree still seems healthy.

Key words: *Betula pendula*, fluctuating asymmetry, development stability, phytopathologic state of trees.

ВВЕДЕНИЕ

Под флуктуирующей асимметрией (ФА) понимают незначительные и случайные (ненаправленные) отклонения от строгой билатеральной симметрии биообъектов (Захаров, 1987; Mather, 1953). Отсутствие абсолютно симметричных организмов можно расценивать как следствие несовершенства механизмов, контролирующих онтогенез, их неспособности противостоять негативному воздействию внешней среды (Чубинишвили, 1997; Palmer, Strobek, 1986). Мы считаем, что асимметрия, наряду с симметрией, – имманентная характеристика биообъекта, неизбежно проявляющаяся в онтогенезе (Гелашвили и др., 2004). Таким образом, ФА организмов по билатеральным признакам можно рассматривать как случайное макроскопическое событие, заключающееся в независимом проявлении либо на левой, либо на правой, либо на обеих сторонах тела, но в разной степени выраженных признаков.

На макроскопическом уровне флуктуирующую асимметрию предложено использовать в качестве меры в оценке стабильности развития организма (Захаров, 2001; Захаров и др., 2001). Уровень морфогенетических отклонений (т.е. ФА) от нормы оказывается минимальным лишь при определенных (оптимальных) условиях среды и неспецифически возрастает при любых стрессовых воздействиях. Таким образом, стабильность развития, оцениваемая по уровню ФА – чувствительный индикатор состояния природных популяций, что явилось основанием для утверждения Министерством природных ресурсов РФ этой методики в качестве нормативной (Методические рекомендации..., 2003). Оценка величины ФА лежит в основе методологии характеристики качества среды обитания, получившей название «методология оценки здоровья среды» (Захаров и др., 2000). Особенностью этой методологии является то, что для оценки здоровья экосистемы используются не экосистемные и популяционные показатели как таковые, а показатели состояния организмов разных видов. Несмотря на то, что во главу угла ставится состояние живого организма, интегральная оценка воздействий факторов среды на функционирование буферных гомеостатических механизмов, обеспечивающих оптимальное протекание процессов развития, осуществляется на более высоком уровне – популяционном. Таким образом, функциональное состояние организма биоиндикатора – его «здоровье» – оцененное по различным параметрам с использованием альтернативных и взаимодополняющих методов, является откликом на изменяющиеся условия среды и одновременно критерием ее качества, или «здоровья». Другими словами, «здоровье» среды как объекта оценивается через «здоровье» биоиндикатора как субъекта.

В настоящее время выполнено большое число исследований, посвященных различным аспектам теоретического и прикладного применения концепции ФА. Проблемы статистического анализа ФА билатеральных признаков обобщены в работах А.В. Кожары (1985), В.М. Захарова (1987), В.М. Захарова и др. (2000), Д.Б. Гелашвили и др. (2004), A.R. Palmer, C. Strobek (2003). В.М. Захаровым с сотрудниками проведены исследования стабильности развития на основе ФА для березы повислой – *Betula pendula* (Кряжева и др., 1996), рыжей полевки – *Clethrionomys glareolus* (Dmitriev et al., 1997; Zakharov, Sikorski, 1997), европейского бизона – *Bison bonasus* (Baranov, Zakharov, 1997), американской норки – *Mustela vison* (Borisov et al., 1997), зеленых и бурых лягушек (Чубинишвили, 1997, 1998; Chubinishvili, 1997), прыткой ящерицы – *Lacerta agilis* (Жданова, 2003), щитника итальянского – *Graphosoma lineatum* (Шкиль, 2003).

Эти работы во многом стимулировали интерес к проблеме ФА со стороны других исследователей (Гелашвили, Мокров, 1999; Мокров, Гелашвили, 1999; Мокров, Малова, 1999; Радаев, 1999, 2001; Радаев, Гелашвили, 2000; Гелашвили и др., 2001 а, б, в; 2002; Константинов, 2001; Чупрунов и др., 2001; Устюжанина, 2002; Логинов и др., 2003; Воронин, Ермохин, 2004; Логинов, 2004; Мокров, 2005 и др.).

В то же время работы, в которых независимая оценка «здоровья» биоиндикатора была бы статистически корректно сопоставлена с уровнем ФА билатеральных признаков, практически не встречаются. Во многом это объясняется объективными причинами отсутствия для многих биоиндикаторов, особенно животных, вери-

фицированных диагностических критериев «здоровья», которые вынуждено подменяются «показателями нормы». Древесные культуры в этом отношении выгодно отличаются, поскольку разработаны и широко применяются критерии лесопатологического состояния деревьев (Мозолевская, 2000). Особый интерес в этом отношении представляют городские зеленые насаждения, испытывающие значительное давление как антропогенных факторов, так и тех, с которыми им приходится сталкиваться в той или иной степени в процессе онтогенетического развития (мороз, жара, засуха, затопление). В этих условиях у растений снижается жизнеспособность и сопротивляемость к различного рода заболеваниям и повреждениям. Это обстоятельство дало возможность применить комплексный подход, сочетающий характеристику лесопатологического состояния березы повислой с оценкой ее стабильности развития, на основе хорошо изученной в этом отношении ФА листовой пластинки.

Таким образом, влияние энтомофитопатологических факторов на стабильность развития индикаторного вида – березы повислой (*Betula pendula* Roth.) – и оценка ее состояния в городских насаждениях явились предметом данного исследования. С этой целью были использованы методы лесопатологического мониторинга и анализа флуктуирующей асимметрии листовой пластинки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объектом исследования служила береза повислая (*Betula pendula* Roth.), произрастающая на территории рекреационных зон г. Нижнего Новгорода, расположенных в его нагорной и заречной частях. Материал собирали в течение 3-х лет (2003 – 2005 гг.) во второй половине июля – первой декаде августа в 10 – 11 биотопах. В каждом биотопе собирали по 10 листьев с укороченных побегов нижней части кроны 10 деревьев генеративного возраста. Для оценки величины флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой использовали стандартный набор из 5 морфологических признаков (Методические рекомендации..., 2003). Расчет интегрального показателя флуктуирующей асимметрии комплекса морфологических признаков листовой пластинки производили с использованием алгоритма нормированной разности (Захаров и др., 2000):

$$\overline{A}_1 = \frac{1}{m \cdot n} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{(L_{ij} + R_{ij})},$$

где L_{ij} и R_{ij} – значение j -го признака у i -го листа соответственно слева и справа от плоскости симметрии и свертки функций (Гелашвили и др., 2004), которая в виде конечных сумм может быть представлена как

$$\overline{A}_2 = 1 - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \frac{2 \sum_{j=1}^{n_i} L_{ij} \cdot R_{ij}}{\sum_{j=1}^{n_i} (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)}.$$

ВЛИЯНИЕ ЛЕСОПАТОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ

Лесопатологическое состояние деревьев визуально оценивалось по сумме основных биоморфологических признаков, которыми являются густота кроны, ее облиственность, размер и цвет листьев, прирост побегов, суховершинность или наличие и доля сухих ветвей в кроне, целостность и состояние коры и луба. Жизнеспособность древесных растений определялась по шкале категорий состояний для городских насаждений (табл. 1), предложенной Е.Г. Мозолева (2000).

Таблица 1

Лесопатологические категории состояния деревьев для городских насаждений
(по Е.Г. Мозолева, 2000)

Категории состояния	Характеристика состояния
0	Без признаков ослабления
1	Малоослабленные (в кроне менее 25% сухих ветвей, крона слабоажурная, прирост ослаблен по сравнению с нормальным)
2	Среднеослабленные (сухих ветвей – 25 – 50%, могут быть местные повреждения ветвей, корневых лап и ствола, механические повреждения, единичные водяные побеги)
3	Сильно ослабленные (сухих ветвей – 50 – 75%, крона изрежена, признаки предыдущей категории выражены сильнее, признаки гнили)
4	Усыхающие (в кроне более 75% сухих ветвей, увядание кроны, на стволе и ветвях – признаки заболеваний и повреждений вредителями)
5	Сухостой текущего года
6	Сухостой прошлых лет

Предварительный анализ показал, что при такой дробности лесопатологических категорий не удастся выяснить влияния лесопатологического состояния дерева (т.е. его «здоровья») на уровень ФА. Поэтому нами были предложены три группы с более выраженными различиями в состоянии древесных растений, которые характеризуются влиянием или отсутствием патологического фактора (в данном случае заболевания) и степенью ослабленности. В группу I вошли деревья без признаков ослабления («здоровые»); в группу II – ослабленные деревья без признаков заболевания (деревья, имеющие признаки ослабления: изреженная крона, механические повреждения и т.д.) – «ослабленные»; в группу III – ослабленные деревья с признаками заболевания (гнили, некрозы, бактериозы и т.п.) – «больные». Всего за три года было обследовано 309 деревьев и проведено измерение 3090 листовых пластинок.

Статистическая обработка материала проводилась с использованием программ БИОСТАТИСТИКА 4.03 и STATISTICA 5.11. Критический уровень статистической значимости p принимали равным 0.05. Предварительный анализ статистического типа распределения исходных данных по величине ФА, проведенный методами Колмогорова – Смирнова, Лиллиефорса и Шапиро – Уилка, показал отличие изучаемых распределений от нормального. Это обстоятельство обусловило выбор непараметрических статистических методов обработки и анализа данных.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

По экологическим условиям, создающимся внутри различных типов городских насаждений, парки, дендрарии, озелененные территории спортивных,

оздоровительных и культурно-исторических комплексов относят ко 2-й экологические категории (Мозолевская, Куликова, 2000). В обследованных нами рекреационных зонах в насаждениях березы повислой преобладают гнилевые и некрозно-раковые заболевания. В качестве примера приведена характеристика «больных» деревьев (группа III) выборки 2003 г. (табл. 2).

Таблица 2

Характеристика ослабленных деревьев с признаками заболевания (группа III),
выборка 2003 г.

№ пп	Категория состояния	Типы заболеваний (возбудитель) и их признаки	Значение ФА
1	2	Бактериоз (<i>Erwinia multivora</i> Scr.-Parf)	0.081 ± 0.016
2	2	Гниль стволовая, бактериоз (<i>Erwinia multivora</i> Scr.-Parf)	0.065 ± 0.010
3	4	Бактериоз (<i>Erwinia multivora</i> Scr.-Parf), гниль стволовая (<i>Fomes fomentarius</i> (Fr.) Gill)	0.054 ± 0.008
4	2	Некроз мелких ветвей (<i>Nectria cinnabarina</i> Fr.)	0.061 ± 0.009
5	2	То же	0.082 ± 0.011
6	2	Гниль стволовая, кап	0.056 ± 0.009
7	3	Гниль стволовая, некроз мелких ветвей (<i>Nectria cinnabarina</i> Fr.), кап, водяные побеги	0.05 ± 0.007
8	3	Некроз (<i>Nectria cinnabarina</i> Fr.)	0.064 ± 0.01
9	2	Гниль стволовая	0.061 ± 0.009
10	3	То же	0.047 ± 0.008
11	3	Гниль стволовая (<i>Fomes fomentarius</i> (Fr.) Gill)	0.066 ± 0.011
12	4	Ведьмина метла (<i>Taphirina betulina</i> Rostr.)	0.052 ± 0.010
13	2	Гниль стволовая	0.047 ± 0.005
14	2	То же	0.052 ± 0.008
15	2	«	0.055 ± 0.006
16	2	«	0.064 ± 0.007
17	3	Гниль корневая (<i>Armillariella mellea</i> (Vahl.:Fr.) Kumm)	0.057 ± 0.009
18	2	Некроз ветвей (<i>Nectria cinnabarina</i> Fr.)	0.058 ± 0.007
19	3	Гниль стволовая (<i>Fomes fomentarius</i> (Fr.) Gill)	0.077 ± 0.013
20	2	Некроз ветвей (<i>Nectria cinnabarina</i> Fr.)	0.082 ± 0.015

В статистическом плане задача исследования сводится к выявлению различий в величине ФА листовой пластинки в трех группах березы повислой, экспертно разделенных по лесопатологическому состоянию на «здоровых» (группа I), «ослабленных» (группа II) и «больных» (группа III). Поскольку группы не связаны (Реброва, 2002), то решение этой задачи является предметом однофакторного дисперсионного анализа, и в нашем случае может быть применен его непараметрический аналог – *H*-критерий Крускала – Уоллеса.

На первом этапе анализа статистически значимые различия по величине ФА листовой пластинки между тремя группами деревьев, различающимися по лесопатологическому состоянию, были выявлены с помощью критерия Крускала – Уоллеса во всех трех годах наблюдений только при использовании алгоритма свертки (табл. 3).

Принимая во внимание, что сравниваемые группы отличаются по численности деревьев, при множественном парном сравнении был использован критерий Данна, который выявил значимые различия ($p < 0.05$) только при сравнении между

ВЛИЯНИЕ ЛЕСОПАТОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ

группой I («здоровые деревья») и группой III («больные деревья»). Таким образом, использование алгоритма свертки в качестве меры ФА является более чувствительным в процедуре оценки стабильности развития, чем алгоритм нормированной разности.

Таблица 3

Статистический анализ отличий по *H*-критерию Крускала – Уоллеса
в уровне флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой,
вычисленной разными алгоритмами, в группах деревьев,
различающихся по лесопатологическому состоянию

Год наблюдения	Группа состояния	Объем выборки (число деревьев)	Алгоритмы вычисления флуктуирующей асимметрии			
			Нормированная разность		Свертка	
			Средний ранг	Статистики	Средний ранг	Статистики
2003	I (здоровые)	22	43.52	$H = 4.882$ $p = 0.087$	40.43	$H = 10.648$ $p = 0.05$
	II (ослабленные)	68	56.69		55.35	
	III (больные)	20	64.62		72.57	
2004	I (здоровые)	46	46.04	$H = 2.117$ $p = 0.347$	42.76	$H = 7.160$ $p = 0.028$
	II (ослабленные)	24	53.62		52.06	
	III (больные)	30	54.85		59.88	
2005	I (здоровые)	51	44.54	$H = 4.389$ $p = 0.111$	39.88	$H = 14.352$ $p < 0.001$
	II (ослабленные)	17	51.53		54.38	
	III (больные)	31	58.15		64.24	

Однако действующая в настоящее время нормативно-методическая документация по оценке качества среды обитания с помощью метода ФА основана на алгоритме нормированной разности (Методические рекомендации..., 2003). Поэтому на следующем этапе анализа для уточнения возможности применения алгоритма нормированной разности в исходных данных искусственно был уменьшен их разброс. Для этого из выборок были исключены «выскакивающие» значения путем введения левой и правой границ вариационного ряда на уровне 10-го и 90-го процентилей. Повторный анализ различий в величине ФА листовой пластинки березы повислой, вычисленной методом нормированной разности в трех лесопатологических группах деревьев, проведенный с помощью *H*-критерия Крускала – Уоллеса, выявил их статистическую значимость, но только для данных 2003 и 2005 гг. (табл. 4).

Анализ множественных парных сравнений методом Данна подтвердил, что статистически значимые различия ($p < 0.05$) для данных 2003 и 2005 гг. наблюдаются только между лесопатологическими группами I и III (как и в случае применения алгоритма свертки).

Таким образом, независимые оценки, проведенные с применением алгоритмов нормированной разности и свертки, привели к согласованным результатам, свидетельствующим о статистически значимых различиях в величине ФА листовой пластинки березы повислой у «больных» и «здоровых» деревьев. При этом величина ФА выше (следовательно, стабильность развития ниже) у «больных» деревьев по сравнению со «здоровыми».

Таблица 4

Статистический анализ по *H*-критерию Крускала – Уоллеса с исключением «выскакивающих» значений отличий в уровне флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой в группах деревьев, различающихся по лесопатологическому состоянию

Год наблюдения	Группа состояний	Объем выборки (число деревьев)*	Алгоритм	
			Нормированная разность	
			Средний ранг	Статистики
2003	I (здоровые)	19(22)	31.74	$H = 8.168$ $p = 0.017$
	II (ослабленные)	56(68)	47.98	
	III (больные)	16(20)	56.00	
2004	I (здоровые)	41(46)	38.70	$H = 4.199$ $p = 0.123$
	II (ослабленные)	15(24)	46.97	
	III (больные)	32(30)	50.78	
2005	I (здоровые)	43(51)	34.83	$H = 8.825$ $p = 0.012$
	II (ослабленные)	15(17)	45.03	
	III (больные)	25(31)	52.52	

*В скобках указан первоначальный объем выборки.

Установленный факт влияния лесопатологического состояния дерева, характеризующего его «здоровье», на уровень ФА, являющейся мерой стабильности развития, позволяет поставить вопрос о соотношении соответствующих нормативных показателей. Нормативы показателей для оценки величины ФА листовой пла-

стинки березы повислой как биоиндикатора и шкала оценок качества среды обитания приведены в табл. 5, 6 (Методические рекомендации..., 2003).

Эти данные дают возможность сопоставить полученные нами значения ФА листовой пластинки березы повислой и лесопатологического состояния дерева с балльной шкалой оценок качества среды обитания по стабильности развития (табл. 7).

Анализ данных, приведенных в табл. 7, в основном согласуется с точкой зрения В.М. Захарова с соавторами (2001), согласно которой отклонения от условной нормы показателей ФА, являющейся мерой стабильности развития, в условиях средового стресса обнаруживаются раньше, чем выраженные морфологические нарушения (фенодевиации). Действительно, во всех трех

Таблица 5

Пятибалльная шкала оценки отклонений состояния организма от условной нормы по величине флуктуирующей асимметрии для березы повислой (*Betula pendula*)

Балл	Величина флуктуирующей асимметрии
1	< 0.040
2	$0.040 \div 0.044$
3	$0.045 \div 0.049$
4	$0.050 \div 0.054$
5	> 0.055

Таблица 6

Пятибалльная шкала оценок качества среды по стабильности развития индикаторных видов

Стабильность развития в баллах	Качество среды
1	Условно нормальное
2	Начальные (незначительные) отклонения от нормы
3	Средний уровень отклонений от нормы
4	Существенные (значительные) отклонения от нормы
5	Критическое состояние

ВЛИЯНИЕ ЛЕСОПАТОЛОГИЧЕСКОГО СОСТОЯНИЯ

годах наблюдения «здоровые» по лесопатологическим критериям дерева, характеризовались 4-м баллом стабильности развития, свидетельствующем о «существенных (значительных) отклонения от нормы».

Таблица 7

Сопоставление лесопатологического состояния и стабильности развития березы повислой в рекреационных зонах г. Нижнего Новгорода

Год анализа	Лесопатологическое состояние дерева		Величина ФА листовой пластинки	Стабильность развития, баллы	Качество среды
	Группа	Характеристика			
2003	I	Здоровые	0.053±0.002	4	Существенные (значительные) отклонения от нормы
	II	Ослабленные	0.058±0.001	5	Критическое состояние
	III	Больные	0.060±0.002	5	То же
2004	I	Здоровые	0.054±0.001	4	Существенные (значительные) отклонения от нормы
	II	Ослабленные	0.057±0.002	5	Критическое состояние
	III	Больные	0.058±0.002	5	То же
2005	I	Здоровые	0.053±0.001	4	Существенные (значительные) отклонения от нормы
	II	Ослабленные	0.058±0.003	5	Критическое состояние
	III	Больные	0.061±0.002	5	То же

Таким образом, статистический анализ влияния лесопатологического состояния дерева на ФА листовой пластинки березы повислой показал, что ухудшение «здоровья» дерева закономерно сопровождается снижением стабильности развития. Существенным фактом является возможность диагностировать отклонения от условной нормы с помощью оценки ФА на более ранних стадиях лесопатологического состояния дерева, когда по этим критериям оно является еще «здоровым».

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Воронин М.Ю., Ермохин М.В. Стабильность онтогенеза амфипод (Crustacea, Amphipoda) и перспективы ее использования в биомониторинге экосистем водоемов-охладителей АЭС // Поволж. экол. журн. 2004. №2. С. 123 – 131.

Гелашвили Д.Б., Мокров И.В. Некоторые статистические закономерности стабильности развития березы повислой (*Betula pendula* Roth.) на заповедной и урбанизированной территориях // Геоботаника XXI века: Материалы Всерос. науч. конф. Воронеж: Изд-во Воронеж. гос. ун-та, 1999. С. 136 – 138.

Гелашвили Д.Б., Краснов А.К., Логинов В.В., Мокров И.В., Радаев А.А., Силкин А.А., Слепов А.В., Чупрунов Е.В. Методологические и методические аспекты мониторинга здоровья среды государственного природного заповедника «Керженский» // Тр. Гос. природ. заповедника «Керженский». Н. Новгород, 2001 а. Т. 1. С. 287 – 325.

Гелашвили Д.Б., Савинов А.Б., Слепов А.В., Мокров И.В., Сидоренко М.В., Юнина В.П., Силкин А.А., Логинов В.В., Безруков М.Е. Опыт проведения биомониторинга в государственном природном заповеднике «Керженский» // Вестн. Нижегород. гос. ун-та им. Н.И. Лобачевского. Сер. биол. 2001 б. Вып. 1(2). С. 64 – 73.

Гелашвили Д.Б., Чупрунов Е.В., Радаев А.А. Оценка степени асимметрии тест-организмов в биомониторинге наземных и водных экосистем // Малые реки: современное

экологическое состояние, актуальные проблемы: Тез. докл. Междунар. науч. конф. / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 2001 г. С. 53.

Гелашивили Д.Б., Чупрунов Е.В., Логинов В.В., Силкин А.А. Структурно-информационные показатели флуктуирующей асимметрии амфибий на загрязненных территориях // Современные проблемы водной токсикологии: Тез. докл. Всерос. конф. Борок: Изд-во ИБВВ РАН, 2002. С. 195.

Гелашивили Д.Б., Чупрунов Е.В., Иудин Д.И. Структурные и биоиндикационные аспекты флуктуирующей асимметрии билатерально-симметричных организмов // Журн. общ. биологии. 2004. Т. 65, №5. С. 433 – 441.

Жданова Н.П. Анализ фенотипической изменчивости при оптимальных и неоптимальных условиях развития в эксперименте и в природных условиях на примере прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 24 с.

Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987. 216 с.

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

Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., Дмитриев С.Г., Баранов А.С., Борисов В.И., Валецкий А.В., Крысанов В.Ю., Кряжева Н.Г., Пронин А.В., Чистякова Е.К. Здоровье среды: практика оценки / Центр экологической политики России. М., 2000. 318 с.

Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32, №6. С. 404 – 421.

Кожара А.В. Структура показателя флуктуирующей асимметрии σ_d^2 и его пригодность для популяционных исследований // Биол. науки. 1985. № 6. С. 100 – 103.

Константинов Е.Л. Особенности флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой как вида биоиндикатора: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Калуга, 2001. 22 с.

Кряжева Н.Г., Чистякова Е.К., Захаров В.М. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения // Экология. 1996. №6. С. 441 – 444.

Логинов В.В. Фенотипическая изменчивость и цитогенетические характеристики природных популяций зеленых и бурых лягушек, обитающих на антропогенно-трансформированных и заповедных территориях: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2004. 24 с.

Логинов В.В., Гелашивили Д.Б., Чупрунов Е.В., Силкин А.А. Структурно-информационные показатели стабильности развития амфибий на антропогенно трансформированных территориях // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии / Ин-т экологии Волж. бассейна РАН. Тольятти, 2003. Вып. 6. С. 85 – 90.

Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур) / МПР РФ; Введ. 16.10.03. №460-Р. М., 2003. 24 с.

Мозолевская Е.Г. Первичные и интегральные показатели состояния насаждений, используемые при мониторинге // Лесной вестн. 2000. Вып. 6 (15). С. 65 – 67.

Мозолевская Е.Г., Куликова Е.Г. Экологические категории городских насаждений // Экология, мониторинг и рациональное природопользование. 2000. Вып. 302 (I). С. 5 – 12.

Мокров И.В. Биоиндикационное значение флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в рекреационных зонах крупного промышленного центра и на особо охраняемой природной территории (на примере Нижегородской области): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2005. 24 с.

Мокров И.В., Гелашивили Д.Б. Оценка качества среды по стабильности развития березы повислой (*Betula pendula* Roth.) // Экологические и метеорологические проблемы больших городов и промышленных зон: Тез. докл. Всерос. науч. конф. СПб.: Росгидромет, 1999. С. 43 – 44.

Мокров И.В., Малова А.А. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях заповедника «Керженский» // Структура и регуляция биосистем: Сб. работ молодых ученых

биологического факультета Нижегород. гос. ун-та. Н. Новгород: Изд-во Нижегород. гос. ун-та, 1999. Вып. 2. С. 62 – 65.

Радаев А.А. Морфологический анализ стабильности развития пчелы медоносной как показатель состояния окружающей среды // Тр. биол. фак. Нижегород. гос. ун-та им. Н.И. Лобачевского. 1999. Вып.2. С. 66 – 69.

Радаев А.А. Биоэкологические закономерности стабильности развития пчелы медоносной *Apis mellifera* L. и их применение в биомониторинге: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2001. 24 с.

Радаев А.А., Гелаишвили Д.Б. Оценка стабильности развития пчелиной семьи // Пчеловодство. 2000. №4. С. 20 – 21.

Реброва О.Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA. М.: Изд-во «Медиа Сфера», 2002. 312 с.

Устюжанина О.А. Биоиндикационная оценка качества окружающей среды по стабильности развития и фенетике бесхвостых амфибий *Rana ridibunda*, *R. lessonae*, *R. esculenta*, *R. temporaria*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Н. Новгород, 2002. 24 с.

Чубинишвили А.Т. Морфогенетическая и цитогенетическая характеристика природных популяций зеленых лягушек гибридогенного комплекса *Rana esculenta* в естественных условиях и подверженных антропогенному воздействию: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1997. 20 с.

Чубинишвили А.Т. Гомеостаз развития в популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), обитающих в условиях химического загрязнения в районе Средней Волги // Экология. 1998. №1. С. 71 – 74.

Чупрунов Е.В., Гелаишвили Д.Б., Радаев А.А. Методы количественной оценки степени асимметрии кристаллических структур для целей биомониторинга // Физические проблемы экологии (экологическая физика): Тез. докл. третьей Всерос. науч. конф. М.: Изд-во МГУ, 2001. С. 224-225.

Шкиль Ф.Н. Оценка роли условий развития при исследовании географической изменчивости морфологических признаков на примере клопа-щитника итальянского (*Glaphosoma lineatum* L.): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2003. 24 с.

Baranov A.S., Zakharov V.M. Development stability in hybrids of European bison *Bison bonanus* and domestic cattle // Acta Theriol. 1997. №4. P. 87 – 90.

Borisev V.I., Baranov A.S., Valetsky A.V., Zakharov V.M. Developmental stability of the mink *Mustela vison* under the impact of PCB // Acta Theriol. 1997. №4. P. 17 – 26.

Chubinishvili A.T. The status of natural populations of *Rana esculenta* – complex in response to antropogenic influences: A morfogenetic approach // Adv. Amphibian Reseach in the Former Soviet Union. 1997. Vol. 2. P. 117 – 124.

Dmitriev S.C., Zakharov V.M., Sheftel B.I. Cytogenetic homeostasis and population density in red-backed voles *Clethrionomys glareolus* and *C. rutilus* in central Siberia // Acta Theriol. 1997. №4. P. 49 – 55.

Mather K. General control of stability in development // Heredity. 1953. Vol. 7, №3. P. 297 – 336.

Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns // Ann. Rev. Ecol. Syst. 1986. №17. P. 391 – 421.

Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analyse revisited // Developmental instability (DI): cause and consequences. Oxford: Oxford University Press, 2003. P. 1 – 47.

Zakharov V.M., Sikorski M.D. Inbreeding and developmental stability in a laboratory strain of the bank vole *Clethrionomys glareolus* // Acta Theriol. 1997. №4. P. 73 – 78.