



УДК 598.115

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ ФОЛИДОЗА ОБЫКНОВЕННОГО УЖА *Natrix natrix* (LINNAEUS, 1758) В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ РЕСПУБЛИКИ ТАТАРСТАН

Л. А. Идрисова, И. З. Хайрутдинов

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Институт фундаментальной медицины и биологии
E-mail: liya.idrisova@yandex.ru

В статье рассматривается флуктуирующая асимметрия фолидоза обыкновенного ужа в четырех районах Республики Татарстан. Проведен статистический анализ асимметричных признаков, вычислены интегральные оценки величины флуктуирующей асимметрии. Асимметрия фолидоза отмечена у 32% всех особей. Чаще всего наблюдается асимметрия височных, заглазничных и нижнегубных щитков – признаков, характеризующихся наибольшим разнообразием. Статистически значимых половых, возрастных различий и различий между выборками из разных районов в значениях показателей флуктуирующей асимметрии (ФА) не выявлено.

Ключевые слова: обыкновенный уж, флуктуирующая асимметрия, фолидоз, *Natrix natrix*.

Fluctuating Asymmetry of Pholidosis in Grass Snake (*Natrix natrix*, L., 1758) from Western Part of the Tatarstan Republic

L. A. Idrisova, I. Z. Khairutdinov

Fluctuating asymmetry of pholidosis in grass snakes found on four areas of the Republic of Tatarstan is considered in this article. We carried out the statistical analysis of asymmetrical traits and counted the integral characteristics of fluctuating asymmetry. Asymmetry of pholidosis was observed in 32% of individuals. Asymmetry in features which are characterized by highest diversity (temporal, postorbital and sublabial scutes) is more common. There are no statistically significant sex, age or population differences in the values of fluctuating asymmetry.

Key words: grass snake, fluctuating asymmetry, pholidosis, *Natrix natrix*.

DOI: 10.18500/1816-9775-2016-16-2-190-197

Различают несколько типов асимметрии: направленная, флуктуирующая, антисимметрия, диссимметрия, дисантисимметрия и др. Флуктуирующая асимметрия (ФА) – незначительные случайные отклонения от билатеральной симметрии, следствие несовершенства онтогенетических процессов [1]. Одним из примеров проявления флуктуирующей асимметрии у рептилий является асимметрия фолидоза (разное количество щитков с правой и с левой сторон тела).

Флуктуирующая асимметрия часто рассматривается как мера оценки стабильности развития организма, которая характеризует оптимальные

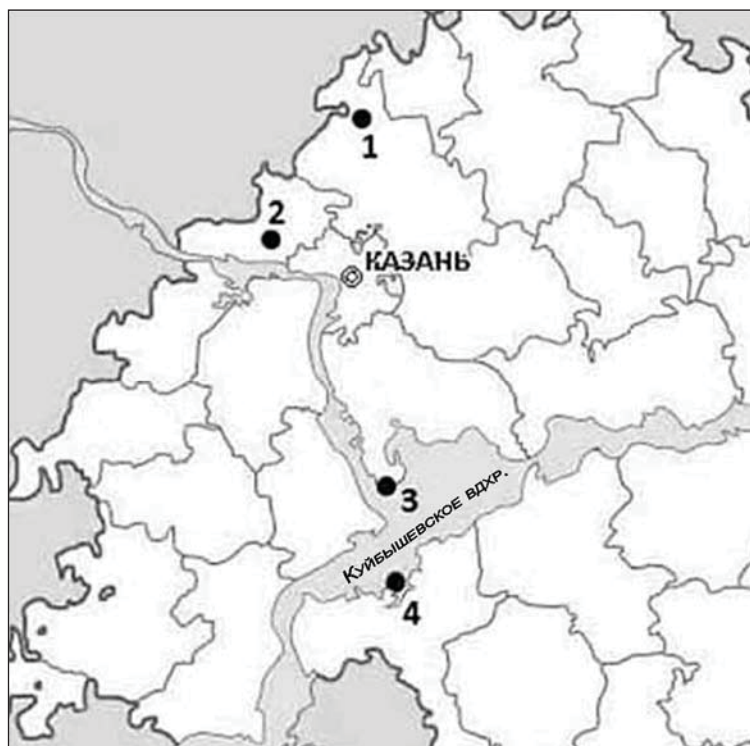


для организма условия [2–4]. Показатели ФА предлагают использовать при оценке состояния популяций животных наряду с традиционными методами мониторинга [5–8]. Считается, что уровень ФА минимален при оптимальных условиях и повышается при стрессовых воздействиях; это подтверждается многочисленными исследованиями [1, 9–11]. Однако нередко при анализе ФА получаются противоречивые результаты. К примеру, в популяциях, подверженных антропогенному воздействию, где, казалось бы, должна отмечаться низкая стабильность развития, уровень флуктуирующей асимметрии оказывается ниже, чем в «чистых» популяциях [5, 12]. Неоднократно ставился вопрос о правомочности использования флуктуирующей асимметрии как показателя здоровья среды. Необходимо отметить, что большое значение имеет выбор методов анализа. На данный момент существует большое количество разнообразных подходов к статистическому анализу флуктуирующей асимметрии [5].

Исследование флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков у обыкновенного ужа в Республике Татарстан (РТ) ранее не проводилось. Кроме того, нами было отмечено, что одна из исследуемых выборок обыкновенного ужа (Спасский район Татарстана) по некоторым морфологическим характеристикам отличается от других [13]. В связи с этим особый интерес представляет сравнительный анализ величины флуктуирующей асимметрии фолидоза особей из разных районов республики.

Материал и методы

Материалом для исследования послужили особи обыкновенного ужа, отловленные в период с 2009 по 2015 г. в западной части Республики Татарстан: окрестности села Алан-Бексер (далее – Бексер) (Высокогорский район), Раифский участок Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (далее – Раифа) (Зеленодольский район), Саралинский участок ВКГПБЗ (далее – Саралы) (Лаишевский район) и Государственный природный комплексный заказник «Спасский» (далее – Спасск) (Спасский район) (рисунки).



Точки сбора материала: 1 – окрестности с. Алан-Бексер, 2 – Раифский участок ВКГПБЗ, 3 – Саралинский участок ВКГПБЗ, 4 – ГПКЗ «Спасский»

Всего было отловлено и исследовано 599 особей обыкновенного ужа (300 самцов, 167 самок и 132 молодые особи). Деление рептилий на возрастные группы «половозрелых» и «молодых» проводилось с учетом размеров согласно литературным данным. У обыкновенного ужа половозрелыми считаются особи с длиной тела 410 мм и более [14].

Для исследования флуктуирующей асимметрии использовали 6 билатеральных признаков фоллидоза: *Lab. (labrum)* – число верхнегубных щитков с одной стороны головы; *Sublab. (sublabrum)* – число нижнегубных щитков с одной стороны головы; *Preoc. (preocularia)* – число предглазничных щитков с одной стороны головы; *Postoc. (postocularia)* – число заглазничных щитков с одной стороны головы; *Temp._I (temporalis)* – число височных щитков в первом ряду с одной стороны головы; *Temp._{II} (temporalis)* – число височных щитков во втором ряду с одной стороны головы.

Выделяют несколько категорий признаков [15]: качественные или альтернативные (наличие/отсутствие асимметрии признака), дискретные или меристические (например, количество щитков, пятен и др.) и пластические, или метрические (например, длина головы, длина и ширина щитков и др.). Для признаков разных категорий

рекомендуется использовать соответствующие показатели и индексы ФА [5]. В данной работе рассматриваются дискретные признаки. Для них можно использовать показатель *ЧАПП* – частота асимметричного проявления на признак [7]. Также можно использовать *ЧАПО* – частоту асимметричного проявления на особь [16].

Чтобы убедиться во флуктуирующем характере исследуемых признаков и возможности включения этих признаков в систему интегральной оценки ФА, был проведен статистический анализ: изучение направленности асимметрии признака, тест на идеальную ФА, изучение степени скоррелированности величины асимметрии разных признаков [5, 17–19]. Для характеристики величины асимметрии использовали показатели *ЧАПП* – отношение количества асимметричных признаков к общему количеству исследуемых признаков и *ЧАПО* – отношение числа особей с асимметрией к общему числу особей в выборке. Для проверки наличия различий между выборками из разных районов использовали *H*-тест Краскела–Уоллиса. Критический уровень значимости при проверке статистических гипотез принимали равным 0,05. Статистическая обработка материала проводилась с использованием программ Microsoft Excel и STATISTICA 6.0.



Результаты и их обсуждение

Особь обыкновенного ужа, имеющие разное количество щитков с левой и правой сторон, составили 36% выборки. Отмечены различия в количестве верхнегубных, нижнегубных, предглазничных, заглазничных щитков, височных щитков первого и второго ряда.

Количество верхнегубных щитков в исследованных нами выборках обыкновенного ужа обычно равно 7, встречаются особи с 6 и 8 верхнегубными щитками. Разное число верхнегубных щитков наблюдалось у 3% особей.

Число нижнегубных щитков у большинства ужей равно 9. Часто встречаются особи с 10 нижнегубными щитками, значительно реже – с 8. Разное количество нижнегубных щитков отмечалось у 9% особей.

Число предглазничных щитков у большинства особей одинаково и равно 1. Крайне редко отмечается 2 предглазничных щитка. Разное число предглазничных щитков наблюдалось лишь у двух ужей (0,4% особей).

Количество заглазничных щитков чаще составляет 3, встречаются особи с 2 и 4 заглазничными щитками. Различное количество заглазничных щитков наблюдается довольно часто – у 10% особей.

Височные щитки у обыкновенного ужа располагаются в два ряда. Количество щитков в первом ряду одинаково у большинства особей – 1. Очень редко отмечается 2 височных щитка в первом ряду. Разное число височных щитков первого ряда встречается у 0,4% особей.

Большее разнообразие наблюдается в количестве височных щитков второго ряда. Обычно их бывает 2, иногда встречаются особи с 1 и 3 щитками. Разное количество височных щитков второго ряда наблюдается довольно часто – у 21% особей.

Таким образом, у обыкновенного ужа чаще наблюдается разное количество височных щитков слева и справа. Также довольно часто встречаются особи с разным числом заглазничных и нижнегубных щитков.

Статистический анализ отдельных признаков

Разное количество предглазничных щитков и височных щитков первого ряда встречается очень редко (у 0,4% особей), вследствие чего статистический анализ данных признаков затруднен. Поэтому для анализа асимметрии использовали четыре признака: количество верхнегубных, нижнегубных, заглазничных щитков и височных щитков второго ряда. Также следует отметить, что различия в количестве верхнегубных щитков не были отмечены у молодых особей, и анализ

этого признака в данной выборке не проводился. Выборки молодых особей ужа из Раифы и Спаска оказались слишком малы для проведения анализа ($n < 10$), поэтому в работе используются только выборки молодых особей из Саралов и Бексера.

Для выбора статистических методов провели анализ распределения значений величины асимметрии ($L-R$). Характер распределения во всех выборках отличается от нормального (табл. 1), поэтому в дальнейшем анализе использовались непараметрические критерии.

Таблица 1

Проверка нормальности распределения значений асимметрии по критерию Шапиро–Уилка (W)

Выборка	Признак	W	p
Самцы ($n = 300$)	Lab.	0,038	<0,0001
	Sublab.	0,047	<0,0001
	Postoc.	0,052	<0,0001
	Temp. II	0,061	<0,0001
Самки ($n = 167$)	Lab.	0,064	<0,0001
	Sublab.	0,071	<0,0001
	Postoc.	0,073	<0,0001
	Temp. II	0,076	<0,0001
Молодые особи ($n = 132$)	Sublab.	0,061	<0,0001
	Postoc.	0,064	<0,0001
	Temp. II	0,075	<0,0001

Первым этапом анализа является верификация флуктуирующего характера асимметрии признаков фоллидоза: анализ направленности асимметрии и проверка на идеальную ФА.

Анализ направленности асимметрии признаков фоллидоза обыкновенного ужа показал, что статистически значимых различий между величинами признака на левой и правой сторонах тела не наблюдается (табл. 2), таким образом, имеют место незначительные отклонения от билатеральной симметрии.

Тест на идеальную ФА (позволяет отличить ФА от антисимметрии) – проверка отсутствия отрицательного эксцесса распределения различий между сторонами ($L-R$). Для всех исследуемых признаков значения эксцесса положительны (табл. 3), что позволяет исключить возможность проявления антисимметрии по выбранным признакам и считать, что наблюдаемая асимметрия носит флуктуирующий характер.

Вторым этапом обычно является проверка зависимости абсолютного значения асимметрии признака $|L-R|$ от среднего размера признака $(L+R)/2$. В случаях, когда наблюдается размер-зависимость, при расчете интегральных



Таблица 2

Анализ направленности асимметрии признаков фоллидоза обыкновенного ужа (по критерию Уилкоксона)

Выборка		n	Lab.		Sublab.		Postoc.		Temp. II	
			W	p	W	p	W	p	W	p
Бексер	самцы	30	0,0	1,00	2,5	0,36	6,0	0,69	8,0	0,31
	самки	52	2,5	0,36	20,0	0,77	2,0	0,59	8,0	0,30
	молодые	60	–	–	0,0	0,11	3,0	0,22	49,0	0,83
Раифа	самцы	24	0,0	1,00	3,0	0,23	0,0	1,00	10,5	1,00
	самки	17	0,0	1,00	0,0	1,00	0,0	1,00	0,0	1,00
Саралы	самцы	43	0,0	1,00	0,0	1,00	0,0	0,14	0,0	0,07
	самки	53	0,0	1,00	0,0	1,00	3,5	0,14	15,0	0,37
	молодые	72	–	–	0,0	1,00	0,0	1,00	0,0	1,00
Спасск	самцы	203	7,0	0,46	50,0	0,07	156,0	0,86	446,5	0,21
	самки	45	0,0	1,00	2,5	0,18	0,0	1,00	8,0	0,31
Все	самцы	300	18,0	1,00	155,0	0,11	296,0	0,56	896,0	0,34
	самки	167	9,0	0,21	45,0	0,39	21,0	0,09	94,5	0,04
	молодые	132	–	–	0,0	0,07	12,0	0,74	99,0	0,37

Таблица 3

Значения эксцесса распределения различий между сторонами (L-R) признаков фоллидоза обыкновенного ужа

Выборка		n	Lab.	Sublab.	Postoc.	Temp. II
Бексер	самцы	30	28,0	27,9	27,9	27,9
	самки	52	37,9	37,9	37,9	37,9
	молодые	60	–	53,9	54,9	54,8
Раифа	самцы	24	24,0	2,0	24,0	1,5
	самки	17	6,5	14,0	14,0	3,7
Саралы	самцы	43	30,0	14,5	3,3	6,3
	самки	53	40,0	0,0	3,6	1,7
	молодые	72	–	62,0	62,0	28,3
Спасск	самцы	203	29,0	6,8	14,5	1,6
	самки	45	39,0	9,4	16,7	2,8
Все	самцы	300	32,1	6,1	13,2	1,8
	самки	167	14,6	10,0	21,5	2,2
	молодые	132	–	30,9	17,6	0,4

показателей рекомендуется применять нормирование асимметрии на размер признака $|L-R|/(L+R)$. Однако, поскольку в данной работе используется показатели ЧАПП и ЧАПО, учитывающие только сам факт проявления асимметрии признака и не зависящие от ее величины, проверка размер-зависимости не проводится.

Следующий этап – проверка возможности включения разных признаков в одну систему интегральной оценки ФА. Анализ ФА рекомендуется проводить по ряду признаков, чем больше признаков используется, тем более объективной получается оценка [4, 19].

Значения признаков с левой и правой сторон тела обыкновенного ужа в большинстве случаев коррелируют между собой (табл. 4), что возможно при анализе ФА в природных популяциях [1].

Анализ корреляции разных признаков не выявил статистически значимой корреляции ни в выборках половозрелых, ни в выборке молодых особей ужа (табл. 5). Это говорит о том, что все исследуемые признаки можно использовать в одной системе интегральной оценки ФА.

Статистический анализ исследуемых признаков фоллидоза обыкновенного ужа показал возможность их использования для интегральной оценки величины ФА.



Таблица 4

Корреляционный анализ значений признаков фоллидоза справа и слева у обыкновенного ужа (по ранговому коэффициенту корреляции Спирмена)

Выборка		n	Lab.		Sublab.		Postoc.		Temp. _{II}	
			R_s	p	R_s	p	R_s	p	R_s	P
Бексер	самцы	30	—	—	0,67	0,0001	0,47	0,01	0,50	0,007
	самки	52	0,47	0,003	0,40	0,01	0,75	0,0001	0,41	0,01
	молодые	60	—	—	0,63	0,0001	0,02	0,0885	0,30	0,03
Раифа	самцы	24	—	—	0,59	0,002	0,88	0,0001	0,17	0,4217
	самки	17	—	—	0,86	0,0001	0,67	0,02	0,86	0,0003
Саралы	самцы	43	—	—	0,85	0,0001	0,34	0,0513	0,64	0,0001
	самки	53	0,72	0,0001	0,59	0,0001	0,59	0,0001	0,46	0,004
	молодые	72	—	—	0,98	0,0001	0,90	0,0001	0,87	0,0001
Спасск	самцы	203	0,50	0,0001	0,85	0,0001	0,44	0,0001	0,49	0,0001
	самки	45	0,72	0,0001	0,85	0,0001	0,71	0,0001	0,61	0,0001
Все	самцы	300	0,33	0,0001	0,81	0,0001	0,46	0,0001	0,46	0,0001
	самки	167	0,42	0,0001	0,83	0,0001	0,61	0,0001	0,47	0,0001
	молодые	132	—	—	0,94	0,0001	0,61	0,0001	0,53	0,0001

Примечание. Жирным курсивом в таблице выделены статистически значимые значения R_s (при $p < 0,05$).

Таблица 5

Анализ корреляции величины асимметрии признаков фоллидоза $|L-R|$ обыкновенного ужа

Выборка	Признак	Ранговый коэффициент корреляции Спирмена	
		R_s	p
Самцы (n = 300)	Lab. & Sublab.	0,07	0,193
	Lab. & Postoc.	−0,07	0,260
	Lab. & Temp. _{II}	0,01	0,907
	Sublab. & Postoc.	−0,04	0,559
	Sublab. & Temp. _{II}	−0,03	0,655
	Postoc. & Temp. _{II}	0,06	0,302
Самки (n = 167)	Lab. & Sublab.	0,11	0,186
	Lab. & Postoc.	0,11	0,192
	Lab. & Temp. _{II}	0,04	0,633
	Sublab. & Postoc.	−0,05	0,582
	Sublab. & Temp. _{II}	0,07	0,408
	Postoc. & Temp. _{II}	0,13	0,114
Молодые особи (n = 132)	Sublab. & Postoc.	−0,04	0,644
	Sublab. & Temp. _{II}	0,16	0,059
	Postoc. & Temp. _{II}	0,01	0,909

Интегральные показатели ФА*Возрастные и половые различия*

Проявление асимметрии той или иной структуры у рептилий обуславливается комплексом факторов, как эндогенных, так и экзогенных. Поэтому поколения, появившиеся в разные годы (при разных условиях), могут отличаться по величине асимметрии признаков [20]. Половые различия по ФА обычно отсутствуют, лишь немногие ис-

следователи указывают на наличие половых различий в асимметрии некоторых признаков [17, 21, 22]. Чтобы выяснить, зависят ли ЧАПП и ЧАПО исследуемых нами выборок обыкновенного ужа от пола и возраста или же асимметрия одинаково проявляется во всех группах, сравнили отдельно половозрелых и молодых особей, самок и самцов в выборках из разных районов. Это нужно и для того, чтобы определить, можно ли при сравнении



выборки из разных районов использовать смешанные выборки самцов и самок.

Статистически значимых половых различий в величине *ЧАПП* не обнаружено (табл. 6). Не-

смотря на то что молодые особи имеют меньшие значения *ЧАПП*, чем половозрелые, значимых возрастных различий также не выявлено (см. табл. 6).

Таблица 6

Величина *ЧАПП* в выборках обыкновенного ужа и сравнение выборок по критерию Манна–Уитни

Выборка		Самцы (<i>m</i>)	Самки (<i>f</i>)	Половозрелые особи (<i>ad=m+f</i>)	Молодые особи (<i>juv</i>)
Бексер	<i>ЧАПП</i>	0,14	0,16	0,15	0,10
	<i>U</i>	0,21		0,98	
	<i>p</i>	0,837		0,921	
Раифа	<i>ЧАПП</i>	0,13	0,11	0,12	–
	<i>U</i>	0,34		–	
	<i>p</i>	0,733		–	
Саралы	<i>ЧАПП</i>	0,08	0,09	0,08	0,02
	<i>U</i>	0,21		1,09	
	<i>p</i>	0,827		0,923	
Спасск	<i>ЧАПП</i>	0,13	0,10	0,12	–
	<i>U</i>	0,04		–	
	<i>p</i>	0,335		–	

Примечание. Объемы выборок: Бексер: *m*=30, *f*=52, *juv*=60; Раифа: *m*=24, *f*=17; Саралы: *m*=43, *f*=53, *juv*=72; Спасск: *m*=203, *f*=45.

Для половозрелых особей характерны большие величины показателя *ЧАПО*, чем для молодых. В большинстве выборок значения *ЧАПО* у

самцов выше, чем у самок. Однако статистически значимых половых и возрастных различий по этому показателю не выявлено (табл. 7).

Таблица 7

Величина *ЧАПО* в выборках обыкновенного ужа и сравнение выборок по критерию Манна–Уитни

Выборка		Самцы (<i>m</i>)	Самки (<i>f</i>)	Половозрелые особи (<i>ad=m+f</i>)	Молодые особи (<i>juv</i>)
Бексер	<i>ЧАПО</i>	0,48	0,46	0,47	0,35
	<i>U</i>	66,0		309,5	
	<i>p</i>	0,242		0,677	
Раифа	<i>ЧАПО</i>	0,42	0,29	0,37	–
	<i>U</i>	16,0		–	
	<i>p</i>	0,572		–	
Саралы	<i>ЧАПО</i>	0,31	0,34	0,33	0,09
	<i>U</i>	90,0		154,5	
	<i>p</i>	0,103		0,402	
Спасск	<i>ЧАПО</i>	0,45	0,33	0,43	–
	<i>U</i>	143,0		–	
	<i>p</i>	0,438		–	

Примечание. Условные обозначения см. табл. 6.

Сравнение выборок из разных районов

Поскольку статистически значимых половых различий в величинах *ЧАПП* и *ЧАПО* не обнаружено, при анализе отличий между разными районами можно использовать смешанные выборки самцов и самок.

Показатель *ЧАПП* в выборках обыкновенного ужа из разных районов отличается незначительно (табл. 8). Наибольшее значение *ЧАПП* отмечено в выборке из Бексера, наименьшее – в выборке из Саралов, эти различия статистически не подтверждаются (*H* = 4,25; *df* = 3;



$p = 0,236$). Показатель *ЧАПО* в выборках из Бексера и Спасска заметно выше, чем в остальных выборках. Но статистически значимых различий между выборками не наблюдается ($H = 3,82$; $df = 3$; $p = 0,282$). Чтобы выяснить, какой вклад вносят отдельные признаки в интегральные показатели асимметрии ужей из разных выборок,

проанализировали частоту встречаемости особей, имеющих асимметрию по тому или иному признаку. Как видно из табл. 8, для особей из Бексера и Раифы чаще характерна асимметрия нижнегубных и височных щитков, для особей из Саралов и Спасска – заглазничных и височных.

Таблица 8

Значения *ЧАПП*, *ЧАПО* и встречаемость особей с асимметрией в выборках обыкновенного ужа из разных районов

Выборка	<i>n</i>	<i>ЧАПП</i>	<i>ЧАПО</i>	Встречаемость особей с асимметрией отдельных признаков							
				<i>Lab.</i>		<i>Sublab.</i>		<i>Postoc.</i>		<i>Temp. II</i>	
				<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%	<i>n</i>	%
Бексер	142	0,15	0,47	4	2,8	16	11,3	12	8,5	28	19,7
Раифа	41	0,12	0,37	3	7,3	6	14,6	2	4,9	11	26,8
Саралы	168	0,09	0,33	2	1,2	3	1,8	14	8,3	17	10,1
Спасск	248	0,12	0,43	7	2,8	24	9,7	27	10,9	59	23,8

В целом следует отметить относительно невысокий процент встречаемости особей обыкновенного ужа с асимметрией фоллидоза в западной части РТ – 32% особей. Чаще всего встречаются особи с асимметрией височных, заглазничных и нижнегубных щитков. Данные по выборкам обыкновенного ужа из Нижнего Поволжья, представленные Н. В. Морозенко, также показывают высокую частоту встречаемости особей с асимметрией нижнегубных и височных щитков [23]. М. К. Ждокова с соавторами [24] отмечают высокие показатели асимметрии нижнегубных щитков (но практически полное отсутствие особей с асимметрией заглазничных и височных щитков) в выборке обыкновенного ужа из Калмыкии. Высокая встречаемость особей обыкновенного ужа с асимметрией нижнегубных и височных щитков (но отсутствие особей с асимметрией заглазничных щитков) отмечена в Волгоградской области [25].

Отсутствие статистически значимых различий в значениях показателей *ЧАПП* и *ЧАПО* между выборками обыкновенного ужа из разных районов Татарстана позволяет предположить, что выборки являются однородными.

Авторы признательны доктору биологических наук В. К. Шитикову (ИЭВБ РАН) за ценные замечания и рекомендации по статистической обработке материала.

Список литературы

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

2. Palmer A. Richard Waltzing with Asymmetry // BioScience. Vol. 46, № 7. 1996. P. 518–532.
3. Жданова Н. П. Анализ фенотипической изменчивости при оптимальных и неоптимальных условиях развития в эксперименте и в природных популяциях на примере прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.) : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2003. 16 с.
4. Гелашивили Д. Б., Якимов В. Н., Логинов В. В., Епланова Г. В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии : сб. науч. тр. Вып. 7. Тольятти, 2004. С. 45–59.
5. Зорина А. А. Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии // Принципы экологии : науч. электрон. журн. Октябрь, 2012. Т. 1, № 3(3). С. 24–47. URL: <http://ecopri.ru>
6. Clarke G. M. Relationships Between Developmental Stability and Fitness: Application for Conservation Biology // Conservation Biology. 1995. Vol. 9, № 1. P. 18–24.
7. Захаров В. М., Жданова Н. П., Курик Е. Ф., Шкиль Ф. Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях. М. : Ин-т биологии развития им. Н. К. Кольцова РАН, 2001. 41 с.
8. Herczeg G., Szabó K., Korsós Z. Asymmetry and population characteristics in dice snakes (*Natrix tessellata*) : an interpopulation comparison // Amphibia-Reptilia. 2005. Vol. 26. P. 422–426.
9. Захаров В. М. Влияние температуры инкубации на фенотипическую изменчивость прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*) // Пятая Всесоюз. герпетолог. конф. : вопросы герпетологии (автореф. докл.). Л. : Наука, Ленингр. отд-ние, 1981. С. 56–57.
10. Borisov V. I., Baranov A. S., Valetsky A. V., Zakharov V. M. Developmental stability of the mink *Mustela vison* under the impact of PBC // Acta Theriologica. Suppl. 1997. № 4. P. 17–26.



11. Булахова Н. А. Ящерицы (Reptilia, Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири (география, экология, морфология) : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск, 2004. 13 с.
12. Гилева Э. А., Ялковская Л. Э., Бородин А. В., Зыков С. В., Кишняев И. А. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (*Mammalia* : *Rodentia*) : межвидовые и межпопуляционные сравнения // Журн. общ. биол. 2007. Т. 68, № 3. С. 221–230.
13. Идрисова Л. А., Хайрутдинов И. З. Некоторые данные по морфологии обыкновенного ужа (*Natrix natrix*, L., 1958) в ГПКЗ «Спасский» // Чтения памяти Анатолия Андреевича Попова. Казань : Печать-Сервис-XXI век, 2012. С. 75–78.
14. Бакиев А. Г., Гаранин В. И., Литвинов Н. А., Павлов А. В., Ратников В. Ю. Змеи Волжско-Камского края. Самара : Изд-во Самар. науч. центра РАН, 2004. 192 с.
15. Животовский Л. А. Популяционная биометрия. М. : Наука, 1991. 271 с.
16. Желев Ж. М. Биондикационная оценка состояния двух биотопов в Южной Болгарии на основании флуктуирующей асимметрии и фенетического состава популяций озерной лягушки *Rana ridibunda* и краснобрюхой жерлянки *Bombina bombina* в условиях синтопического обитания // Перспективы науки. 2011. № 7 (22). С. 7–18.
17. Гелашивили Д. Б., Нижегородцев А. А., Епланова Г. В., Табачишин В. Г. Флуктуирующая асимметрия билатеральных признаков разноцветной ящерицы *Eremias arguta* как популяционная характеристика // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2007. Т. 9, № 4. С. 941–949.
18. Поклонцева А. А., Бакиев А. Г., Четанов Н. А. К морфологии узорчатого полоза *Elaphe diene* в Самарской и Ульяновской областях // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2011. Т. 3, № 5. С. 162–171.
19. Четанов Н. А., Епланова Г. В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* // Изв. Самар. науч. центра РАН. 2011. Т. 13, № 1. С. 144–152.
20. Захаров В. М., Баранов А. С., Борисов И. С., Валецкий А. В., Кряжева Н. Г., Чистякова Е. К., Чубинишвили А. Т. Здоровье среды : методика оценки. М. : Центр экол. политики России, 2000. 68 с.
21. Кудрявцева К. А., Полюнова Г. В. Использование величины флуктуирующей асимметрии анальных пор для оценки антропогенного воздействия на популяцию пискливого геккончика (*Alsophylax pipiens*) в Богдинско-Баскучакском заповеднике // Вопросы герпетологии : материалы Третьего съезда Герпетол. о-ва им. А. М. Никольского. СПб., 2008. С. 222–226.
22. Куртык Ф. Ф., Синявская И. А. Асимметрия билатеральных меристических признаков ужа водяного (*Natrix tessellata* L.) Закарпатской области // Вестн. Запорож. нац. ун-та. № 1. С. 57–66.
23. Морозенко Н. В. Эколого-морфологическая структура и фенетический анализ популяций обыкновенного ужа (*Natrix natrix*) Нижнего Поволжья : автореф. дис. ... канд. биол. наук. Саратов, 2003. 18 с.
24. Ждокова М. К., Завьялов Е. В., Табачишин В. Г. Асимметрия в щитковании обыкновенного (*Natrix natrix*) и водяного (*Natrix tessellata*) ужей на территории Калмыкии // Змеи Восточной Европы : материалы междунар. конф. Тольятти, 2003. С. 16–19.
25. Гордеев Д. А., Прилипко Н. И., Прилипко С. К. Оценка встречаемости асимметрии фолидоза головы у обыкновенного (*Natrix natrix* L., 1758) и водяного (*Natrix tessellata* Laurenti, 1768) ужей в антропогенно-модифицированных и естественных ландшафтах Волгоградской области // Аномалии и патологии амфибий и рептилий : методология, эволюционное значение, возможность оценки здоровья среды. Екатеринбург : Изд-во Урал. ун-та, 2014. С. 70–74.

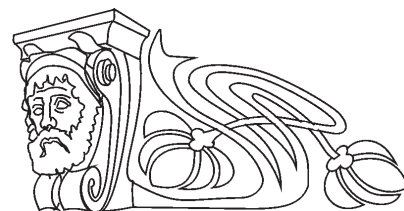
УДК 581.55

НОВЫЕ ДЛЯ РЕСПУБЛИКИ БАШКОРТОСТАН АССОЦИАЦИИ КЛАССА *PHRAGMITO–MAGNOCARICETEA* KLIKA IN KLIKA ET NOVÁK 1941

Я. М. Голованов¹, З. Б. Бактыбаева², С. М. Ямалов¹

¹Ботанический сад-институт Уфимского научного центра РАН
E-mail: jaro1986@mail.ru

²Уфимский научно-исследовательский институт медицины труда и экологии человека
E-mail: baktybaeva@mail.ru



Система единиц классификации Браун-Бланке прибрежно-водной растительности класса *Phragmito–Magnocaricetea* Республики Башкортостан на сегодняшний день включает 4 порядка, 7 союзов, 29 ассоциаций и 1 безранговую единицу. В ходе изучения прибрежно-водной растительности были выявлены 4 новых ассоциации (*Scolochloetum festucaceae*, *Caricetum distichae*, *Iridetum pseudocori* и *Leersietum oryzoidis*), которые ранее не указывались

для данного региона. Порядок *Nasturtio–Glycerietalia* и союз *Glycerio–Sparganion* также впервые указываются для республики. В основу работы положено 23 геоботанических описаний. Классификация проведена методом Браун-Бланке; для обработки данных использовались база данных TURBOVEG и программа JUICE.

Ключевые слова: классификация, прибрежно-водная растительность, класс *Phragmito–Magnocaricetea*.