

Федеральное государственное бюджетное образовательное  
учреждение высшего образования  
«Иркутский государственный университет»

На правах рукописи

Новицкая Анна Сергеевна

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ СЧЕТНЫХ  
ПРИЗНАКОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ

03.02.08 – экология

Диссертация на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Научный руководитель  
кандидат биологических наук,  
Гавриков Дмитрий Евгеньевич

Научный консультант  
доктор биологических наук  
Никитин Алексей Яковлевич

Иркутск – 2015

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	4
Глава 1. Билатеральная симметрия как частный случай проявления фенотипической изменчивости.....	9
1.1. Фенотипическая изменчивость и значение популяционного полиморфизма.....	10
1.2. Типы симметрии и асимметрии билатеральных признаков.....	16
1.3. Открытие флуктуирующей изменчивости и значение её изучения в современный период.....	19
1.4. Методы описания билатеральной изменчивости, и проблема анализа их информативности.....	25
Глава 2. Материалы и методы .....	31
2.1. Краткое описание объектов исследования.....	32
2.1.1. Дрозофила.....	32
2.1.2. Таежный клещ.....	36
2.2. Использование компьютерной симуляции.....	41
2.3. Статистическая обработка материала.....	43
Глава 3. Типы билатеральной симметрии признаков: анализ результатов компьютерной симуляции.....	45
3.1. Исследование результатов компьютерной симуляции направленной асимметрии.....	47
3.2. Исследование результатов компьютерной симуляции ненаправленной асимметрии .....	49
3.3. Исследование результатов компьютерной симуляции проявления флуктуирующей асимметрии.....	51
Глава 4. Характер проявления симметрии по билатеральным счетным признакам у дрозофилы.....	68
4.1. Характер проявления признака «число веточек аристы» у самок.....	68
4.2. Характер проявления признака «число веточек аристы» у самцов.....	73
4.3. Характер проявления признака «число стерноплевральных щетинок» у самок.....	78
4.4. Характер проявления признака «число стерноплевральных щетинок» у самцов.....	81
4.5. Сравнение характера проявления симметрии по билатеральным признакам с разной адаптивной значимостью.....	83
Глава 5. Характер проявления симметрии по билатеральным счетным	

признакам у таежного клеща.....	87
5.1. Характер проявления билатеральных признаков кокс первой пары ног у особей, обитающих в разных климатических условиях.....	87
5.2. Характер проявления билатеральных признаков кокс четвертой пары ног у особей, обитающих в разных климатических условиях.....	94
5.3. Характер проявления билатеральных признаков кокс у особей с внутривидовыми различиями в строении экзоскелета.....	103
Заключение .....	113
Выводы .....	119
Список использованной литературы .....	121
Приложение 1. Распределение значений разности между правой и левой сторонами билатеральных признаков кокс.....	136
Приложение 2. Акты внедрения результатов научных исследований в учебный процесс.....	144

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность проблемы.** Приобретение билатеральной симметрии – важное эволюционное достижение, позволившее расширить спектр фенотипической изменчивости организмов [44]. Распространенность явления асимметрии по билатеральным признакам в 20-30-х годах XX века активно изучали Б.Л. Астауров, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Ю.А. Филипченко. В результате Б.Л. Астауровым [8] открыт принципиально новый тип проявления фенотипической изменчивости, когда на двух сторонах тела признаки реализуются независимо друг от друга – флуктуируют. В 60-70 гг. дана классификация типов билатеральной асимметрии и разработаны индексы ее оценки [44, 92, 131, 133, 140]. Значительное внимание, уделяемое изучению этого явления, связано с зависимостью уровня флуктуирующей асимметрии (ФА) от действия экологических факторов, посредством влияния стрессов различной природы на стабильность онтогенеза. Как следствие, мониторинг состояния популяций часто базируется на анализе уровня ФА [18, 23, 26, 44, 57, 95, 111, 121, 124, 125, 133, 137]. Следует отметить, что эти работы включают минимум два самостоятельных направления исследований. С одной стороны, на основе данных об уровне шумов развития проявления билатеральных признаков, судят о характере действия внешних средовых факторов на особей и популяции, что широко используется, например, при изучении антропогенного влияния. С другой стороны, стабильность онтогенеза особей определяет уровень их сопротивляемости воздействиям, в том числе инвазиям [51], что в случае кровососущих членистоногих может приводить к изменению векторной активности переносчиков возбудителей болезней [57]. Вместе с тем, в большинстве работ подобного рода применяются индексы оценки стабильности онтогенеза, которые не предполагают сравнения ожидаемой и фактически наблюдаемой доли симметричных и асимметричных особей в популяциях, то есть подхода, предложенного Б.Л. Астауровым [8]. В результате до сих пор нет ясности насколько широко распространено в природе явление флуктуирующей

изменчивости по билатеральным признакам, как часто и по каким причинам могут возникать отклонения от этого типа асимметрии, какова роль симметричных и асимметричных особей у переносчиков возбудителей природно-очаговых болезней в эпизоотическом процессе.

**Цель работы.** Выявить экологические факторы, изменяющие структуру популяций членистоногих по встречаемости билатерально симметричных форм и влияющие на стабильность онтогенеза (на примере насекомых и иксодовых клещей).

#### **Основные задачи исследования.**

1. Исследовать диапазон фенотипической изменчивости в популяциях членистоногих и подходы к дифференциации разных типов проявлений асимметрии по билатеральным счетным признакам с помощью компьютерной симуляции;

2. Исследовать особенности проявления билатеральной асимметрии под воздействием сезонных факторов и изменение доли симметричных форм по счетным признакам у дрозофилы;

3. Оценить влияние экологических факторов на стабильность развития мух с учетом однородности исследуемых выборок и адаптивной важности признаков;

4. Исследовать влияние условий обитания таежного клеща на стабильность развития по билатеральным счетным признакам с учетом однородности исследуемых выборок и морфологических особенностей строения экзоскелета.

**Научная новизна.** На основе анализа данных, полученных с помощью компьютерной симуляции изменчивости билатеральных счетных признаков, предложены новые способы дифференциации направленной и ненаправленной асимметрии, флуктуирующей и антисимметрии. Предложен индекс (Сф-Ст), описывающий соотношение фактически наблюдаемой доли симметричных форм (Сф) и теоретически ожидаемой (Ст) по правилу Астаурова, который характеризует неоднородность выборок. Разработан

подход к прогнозу значений  $S_f$ - $S_t$  в искусственно созданных выборках. Показано, что в природе в популяциях членистоногих значения  $S_f$  обычно выше  $S_t$ , но это не означает нарушение правила Астаурова, а может быть обусловлено неоднородностью выборок. Рассчитаны границы ( $S_f > 1/\text{число морф}$  и  $S_f - S_t < 0,32$ ) в пределах которых может проявляться естественная вариация ФА в популяциях. Выход за эти границы свидетельствует, либо об изменении типа билатеральной асимметрии, либо о действии естественного отбора. Исследование популяций насекомых и клещей показало, что большинство счетных билатеральных признаков у них изменяется по типу ФА. Совместное применение двух индексов ( $S_f$ - $S_t$  и показателя дисперсии разности в проявлении признака с двух сторон тела), позволило повысить надежность оценки стабильности онтогенеза членистоногих при изучении влияния экологических факторов. Для дрозофилы установлено, что в менее благоприятных условиях развития, когда фенотипическая изменчивость по адаптивно важному признаку снижается, гетерогенность по признаку с меньшей селективной ценностью сохраняется. Не выявлено различий в стабильности онтогенеза у особей таежного клеща с нормальным и аномальным строением экзоскелета, то есть в группах, имеющих разное эпидемиологическое значение.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Результаты исследований служат основой для совершенствования подходов к мониторингу влияния на популяции членистоногих экологических стресс факторов различной природы. Показано, что в случаях выхода фенотипической изменчивости по счетным билатеральным признакам за пороговые значения ( $S_f > 1/\text{число морф}$  или  $S_f - S_t < 0,32$ ), с большой долей вероятности можно утверждать, что исследуемая структура популяции изменяется под действием естественного отбора. Не выявлено различий в стабильности онтогенеза у клещей имеющих разную эпидемиологическую значимость (с нормальным и аномальным строением экзоскелета).

Материалы диссертации используются при чтении лекций в Педагогическом институте ФГБОУ ВПО «Иркутский государственный университет» и в Евразийском лингвистическом институте филиале ФГБОУ ВПО «Московский государственный лингвистический университет», что подтверждается соответствующими актами внедрения.

**Методология и методы исследования.** Методологической основой исследования послужили представления о наличии разных форм билатеральной симметрии проявления признаков, изучение которых позволяет судить об уровне стабильности онтогенеза. Применены аналитические и статистические методы, использована компьютерная симуляция.

**Положения, выносимые на защиту:**

1. Использование индекса Сф-Ст при изучении влияния экологических факторов на встречаемость билатерально симметричных особей в популяциях членистоногих позволяет охарактеризовать неоднородность выборок, увеличивает надежность оценки стабильности развития.

2. Определены пороговые значения проявления индексов оценки ФА ( $S_f < 1/\text{число морф}$  или  $S_f - S_t > 0,32$ ), нарушение которых с большой долей вероятности указывает на действие в популяциях естественного отбора по изучаемым признакам.

3. Большинство изученных билатеральных счетных признаков дрозофилы проявляют изменчивость типа ФА. В более жестких экологических условиях наблюдается наименьшая неоднородность выборок и стабильность развития, причем это сильнее проявляется по признаку с большей адаптивной ценностью.

4. Большинство изученных билатеральных счетных признаков таежного клеща проявляют изменчивость типа ФА. Неоднородность выборок и стабильность развития особей снижаются при их обитании в более суровых условиях климата. Вместе с тем, различий у клещей с нормальным и

аномальным строением экзоскелета, то есть различающихся по эпидемиологической значимости, не выявлено.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Достоверность результатов и выводов обоснована используемыми общенаучными методами познания (анализ, синтез, сравнение, обобщение), а также аналитическими и статистическими методами. Материалы диссертации представлены и обсуждались на Международной конференции «Приоритетные направления развития науки, технологий и техники» (Египет, 2010), Международной научно-практической конференции «Иртышский бассейн: современное состояние и проблемы устойчивого развития» (Павлодар, 2011), Международной конференции «Экология и разнообразие лесных экосистем Азиатской части России – 2012» (Прага, 2012), III Международной заочной конференции молодых ученых «Вклад молодых ученых в биологические исследования» (Иркутск, 2015).

**Место выполнения работы и личный вклад соискателя.** Работа выполнена на базе Педагогического института Иркутского государственного университета. Автор принимал непосредственное участие в анализе и обработке архивных материалов, создании и исследовании результатов компьютерной симуляции, подготовке публикаций.

**Публикации.** Материалы диссертации отражены в восьми работах, три из которых опубликованы в периодических изданиях, рекомендованных ВАК.

**Структура диссертации.** Диссертационная работа представляет рукопись объемом 145 страниц, состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, списка литературы, приложений; иллюстрирована 16 рисунками, содержит 28 таблиц. Список цитируемой литературы содержит 143 работы, из них 35 иностранных авторов.

## **Глава 1. БИЛАТЕРАЛЬНАЯ СИММЕТРИЯ КАК ЧАСТНЫЙ СЛУЧАЙ ПРОЯВЛЕНИЯ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ**

Несмотря на то, что существуют различные виды симметрии, например, шаровая, ставраксонная гомополярная, моноксонно-гетерополярная, радиальная [96], значительный интерес у исследователей вызывает наиболее распространенная билатеральная (зеркальная) симметрия, характеризующаяся как симметрия правого и левого [44, 119]. Её точное или приблизительное проявление является важнейшим свойством подавляющего числа активно передвигающихся и ряда прикрепленных живых организмов [26, 44]. Приобретение билатеральной симметрии – важное эволюционное достижение, раскрывающее возможности для образования различий в организме [44, 134], возможность их выявления позволяет значительно лучше изучить свойства живых организмов.

Однако в природе чаще всего встречаются лишь приблизительно симметричные объекты, а почти совершенно симметричные особи крайне редки [8, 26, 119, 120]. В связи с этим существующее множество различных форм отклонения от идеальной симметрии можно обозначить понятием асимметрия [44]. Среди отечественных исследователей первыми обратили внимание на это явление Н.В. Тимофеев-Ресовский [91, 92, 93] и Б.Л. Астауров [8]. В своих работах они отмечали, что изменение признака у билатеральных организмов затрагивает только одну сторону организма. Либо изменение затрагивает обе стороны, но тогда проявление признака слева и справа может быть различно. Кроме того, Б.Л. Астауровым были предложены понятия «асимметричное выражение» и «асимметричное проявление». Под первым предполагается понимать различное изменение признака с обеих сторон тела, а под «асимметричным проявлением» - только с одной стороны.

Последующие многочисленные работы позволили установить, что изменчивость симметрии может быть вызвана причинами различного происхождения, в том числе колебаниями условий окружающей среды [23,

44, 68, 138]. В связи с этим, проявление фенотипической изменчивости билатерально-симметричных признаков до сих пор представляет значительный интерес для самых различных направлений исследовательских работ в области генетики, биологии, экологии и т.д.

### **1.1. Фенотипическая изменчивость и значение популяционного полиморфизма**

Изучение изменчивости морфологических признаков является ведущим подходом при проведении эволюционно-филогенетических, эколого-мониторинговых исследований в различных биологических дисциплинах: зоологии, ботанике, микробиологии, медицине, экологии, онтогенетике и т.д. В частности, при необходимости сравнения разных возрастно-половых групп, динамики и структуры популяции и прочее. Кроме того, изменчивость признаков является важным аспектом в генетических исследованиях, связанных с изменением фенотипа особей. Развитие подобных исследований может внести существенный вклад в современное эволюционное учение, так как именно изменчивость является источником материала для искусственного и естественного отбора [91, 104].

Изменчивость является одним из основных свойств организмов заключающейся в их способности изменять свои признаки и свойства (приобретать новые и утрачивать старые). Она определяет различия между признаками у особей одного вида, а также между родственными особями одного или нескольких поколений, между родительскими особями и потомками. Изменчивость свойственна всем живым организмам от вирусов и прокариотических организмов до растений, животных и человека [63, 80].

Причинами, обуславливающими изменчивость, могут являться: разнообразие генотипов, разнообразие условий среды, определяющих разнообразие в проявлении признаков у организмов с одинаковым генотипом, и др. в связи с этим можно выделить несколько типов изменчивости [65]:

1. Генетическая изменчивость или наследственная подразделяется на мутационную и комбинативную. Первопричиной мутационной изменчивости являются мутации - наследуемые изменения генетического материала. Изменчивость, вызываемая расщеплением и рекомбинацией мутаций и обусловленная тем, что гены существуют в различных аллельных состояниях, называют комбинативной [41].

2. Фенотипическая или ненаследственная изменчивость касается тех признаков и свойств, которые способны меняться под воздействием внешних факторов (питание, влажность, температура, свет и т.д.) [21, 122]. Суть данного типа изменчивости заключается в том, что в процессе индивидуального (онтогенетического) развития, под воздействием факторов окружающей среды, могут возникнуть изменения морфологических, физиологических, биохимических и др. особенностей организмов. Никаких изменений генотипа при фенотипической изменчивости не происходит, поэтому приобретенные в результате признаки не наследуются [103]. Хотя и существует такое явление как генетическая повторяемость, когда фенотип линии с высокой точностью воспроизводится в разных поколениях [114].

Несмотря на то, что ненаследственная изменчивость не затрагивает генотип и проявляется только на фенотипическом уровне, изменения все же определяются свойствами генотипа, а именно функциональными особенностями продуктов соответствующих генов, участвующих в формировании определенных признаков. Следовательно, формирование фенотипа происходит при взаимодействии генотипа и окружающей среды.

Участие генотипа в фенотипической изменчивости определяется его возможностью внести изменения в процесс онтогенеза под влиянием окружающей среды в определенных пределах. Другими словами, организмы наследуют не сами признаки как таковые, а определенную норму реакции, т.е. установленные пределы в которых может варьировать степень выраженности признака в зависимости от условий [3, 21, 41]. Таким образом, каждый признак при развитии стремится к своему типичному, среднему

значению, но при этом сталкивается с рядом препятствий, обусловленных данными условиями окружающей среды. В связи с этим, некоторые особи не могут развить среднюю величину определенного признака, хотя большинство особей все же смогут достигнуть наиболее близкого к этой величине значения [98].

Различные колебания окружающей среды могут вызывать разнообразные фенотипические изменения. Так, например, достаточно распространенное изменение у *Drosophila funebris*, а именно сморщенные, чаще всего свернутые крылья, были подвергнуты множеству экспериментальных исследований, в ходе которых было установлено, что данный признак практически во всех случаях не наследуется. Подобное изменение крыльев, получившее впоследствии название *alae contortae (cnt.)*, в значительной степени зависит от внешних условий. При воздействии высокой температуры и сухости вероятность нарушения нормальной моторики при расправлении крыльев у только что вылупившейся мухи существенно выше, чем при оптимальных условиях. Этот случай является примером «наследственной предрасположенности» [92].

Фенотипическая изменчивость может существенно варьировать среди разных признаков. Как правило, морфометрические признаки, такие как размер тела, пигментация, число щетинок или овариол не особо чувствительны к неконтролируемому случайному изменению в экспериментальных условиях. Тогда как физиологические или поведенческие признаки более чувствительны к случайному изменению [114].

Как уже отмечалось выше, фенотипическая изменчивость является адаптивной реакцией организма. Такая взаимосвязь не всегда явна, но в некоторых случаях достаточно отчетлива. Например, право- или левозакрученность раковин наземных легочных моллюсков *Fruticicola lantzi* в предгорьях Заилийского Алатау зависит от характера потребления энергетических запасов. Анализ подобных работ, направленных на выявление связи фена с адаптивными свойствами организма, демонстрирует,

что наличие разных фенотипов у организмов наиболее часто несет в себе адаптивные различия. Даже те фенотипы, что сейчас кажутся бесполезными, в процессе дальнейших исследований могут приобрести функциональное значение [105].

Известно достаточно значительное количество факторов, способных оказать существенное воздействие на фенотипическую структуру популяций. Среди них особый интерес может представлять сезонные изменения условий обитания, т.к. являются целой совокупностью взаимодействующих факторов, таких как плотность населения, кормовая база, климатические условия и т.д.

Так в работах, проведенных Г.В. Гречаным с сотрудниками [31, 34, 35] и Д.Е. Гавриковым [23], было установлено, в летних выборках *Drosophila melanogaster*, собранной в районе Северного Кавказа, преобладают особи, обладающие мелкими размерами тела, в весенних – со средним значением размера и в осенних – достаточно крупные особи. Известно, что популяции дрозофилы, обитающие в естественных условиях, показывают значительную фенотипическую изменчивость [114]. В рассматриваемом случае, различия в размерах тела можно объяснить наличием сезонных изменений в плотности населения и температурных условиях. Было установлено, что летнему периоду характерна довольно высокая плотность населения. Кроме того, в данном районе сбора в этот период наблюдается высокая температура. Таким образом, при переуплотнении и высоких температурах отбор идет в сторону более мелких особей, которые более термоустойчивы, более плодовиты в этих условиях и устойчивы к перенаселению. Весенний сезон характеризуется более низкой температурой, в сравнении с летним периодом, кормовым дефицитом и низкой плотности, что и приводит к преобладанию особей среднего размера и, соответственно, обладающие большей холодоустойчивостью и плодовитостью для данных условий и чувствительны к перенаселению. В осенний период низкая температура развития и избыточность кормовой базы приводит к формированию высокой,

но не экстремальной плотности населения. Взаимодействие этих факторов приводит к отбору в сторону самых крупных особей.

Из всего вышесказанного видно, что фенотипическая изменчивость играет значительную роль в обеспечении пластичности живых организмов, в приспособлении к условиям обитания, т.к. более разнообразная по своей структуре популяция находится в более выигрышном положении по отношению к окружающей среде, нежели однородная. Зависимость фенотипической структуры от колебаний условий окружающей среды достаточно хорошо прослеживается у организмов, обладающих полиморфными признаками [53, 91, 105]. Признак называется полиморфным, если в популяции присутствует два или более вариантов его проявления [40]. Очевидно, что для анализа природных или лабораторных популяций и протекающих в них процессов, рассмотрение явления полиморфизма очень важно.

Изначально понятие полиморфизма определялось как наличие в одной и той же популяции двух или более хорошо обозначенных форм, способных появляться в потомстве одной самки и встречающихся с частотой достаточно высокой для того, чтобы исключить поддержание самой редкой из них повторяющимися мутациями [5]. Сам признак, имеющий несколько вариантов проявления, называется полиморфным. Отсутствие полиморфизма называют мономорфизмом, соответственно, данный признак – мономорфным. Следует отметить, что в прикладных популяционных исследованиях определение полиморфного или мономорфного признака проводится с помощью частоты его наиболее распространенного варианта. Для полиморфного эта частота не должна превышать условно выбранные границы (например, 0,95 или 0,99) [40].

Полиморфизм, в его широком понимании (наличие различий по какому-либо признаку), не отличается от понятия изменчивости и крайне часто встречается в живой природе. Нас же интересует более конкретизированное значение этого явления, определяющего совместное

существование в популяции двух или более генетически и фенетически различных форм в пределах многих поколений в равновесном состоянии [104].

Классический пример полиморфизма приведен в работах Н.В. Тимофеева-Ресовского [92] на двуточечных божьих коровках *Adalia bipunctata*. Известно, что эти божьи коровки могут быть или с черными точками или черными с красными пятнами. Благодаря собранному в течение почти 11 лет материалу, было установлено, что практически все популяции содержат в себе оба возможных варианта окраски элитр, но в различном количественном соотношении. Так, в весенних популяциях всегда преобладают красные особи, а в осенних – черные. Таким образом, за летний период соотношение особей сдвигается в пользу черных особей, а за зимний – в сторону красных. Значит, данные божьи коровки подвергаются влиянию противоположных воздействий сезонного отбора и в результате формируется определенное динамическое равновесие двух разных форм, т.к. при зимних условиях красные особи лучше выживают, а при летних – черные особи.

Анализ полиморфизма является ключевым в изучении генетических процессов в популяции. Поэтому самые первые исследования были выполнены на видах с явно выраженным полиморфизмом внешнего вида организмов (например, цветовые узоры элитр насекомых, меланистические формы у насекомых, рыб и млекопитающих) [5]. Т.е. основное внимание уделялось удобным альтернативным, внешне легко отличимым признакам [90]. Было проведено множество различных исследований по статике и динамике полиморфизма в природных популяциях моллюсков, насекомых, амфибий, рептилий, млекопитающих и растений [52, 53, 86, 110]. Результаты для многих других биологически направленных исследований, в том числе генетических и экологических. В связи с этим интерес к этому явлению до сих пор не уменьшается, а даже все больше возрастает у исследователей различного направления [20, 44, 83, 88].

Явление полиморфизма можно наблюдать и в менее явных случаях, например, при проявлении билатеральной изменчивости, определяющей все варианты межстороннего отклонения в билатеральной симметрии организма (флуктуирующая асимметрия, направленная асимметрия, антисимметрия, нормальная ковариантная асимметрия и т.д.) [130]. В данном случае полиморфизм проявляется в качестве нескольких форм (не менее двух) асимметричного проявления одного и того же признака в популяции.

В общем плане полиморфизм является одним из явных проявлений гетерогенности популяции, которая заключается в присутствии в популяции разных генотипов, отличающихся друг от друга по отношению к воздействию на них того или иного отбора при варьирующих условиях [91]. Наличие в любой достаточно многочисленной группе особей со значительным количеством различных вариантов проявления признака гарантирует, что даже при самых необычных воздействиях в этой группе будет существовать особь, которая способна либо выжить, либо даже процветать при данных условиях. Таким образом, изменчивость морфологических признаков и полиморфизм являются важными составляющими сохранения популяции как целостной живой системы.

## **1.2. Типы симметрии и асимметрии билатеральных признаков**

Симметрия, как вид согласованности в проявлении отдельных частей, объединяющий их в единое целое, является достаточно общим и широким понятием. В связи с этим исследование данного понятия представляет интерес и в философии, и в искусстве (где симметрия напрямую связана с представлениями о красоте и гармонии) и в разнообразных естественных науках. При этом исследование форм её реализации у живых объектов разносторонне. Оценивается и философское значение биологической симметрии, рассматривается её проявление на разных уровнях организации и, естественно, анализируется определенное проявления симметрии и асимметрии у различных организмов [44].

Среди многоклеточных организмов наиболее широкое распространение получила двусторонняя, или билатеральная симметрия, которая в той или иной степени имеется практически у всех хордовых, рыб, земноводных и млекопитающих [96, 120]. Среди билатеральных признаков теоретически можно выделить два типа симметрии. Первая форма симметрии подразумевает проявление признака исключительно или преимущественно на одной стороне тела. Примером подобного «одностороннего» проявления признака могут служить мутации *abdomen rotatum* и *rotated abdomen* у *Drosophila melanogaster*. При второй форме признак с равной вероятностью проявляется на обеих сторонах тела. Здесь можно привести пример с мутациями *blood* и *Bar* также у *Drosophila melanogaster*.

В свою очередь вторую форму симметрии можно разделить на несколько типов [92]:

1. Симметричные признаки – всегда одинаково проявляющиеся на правой и левой стороне особи. Другими словами, в данном случае наблюдается полная или высокая корреляция правое-левое. Эту изменчивость называют направленной асимметрией (НА).
2. Асимметричные признаки – проявление признаков справа и слева варьирует независимо друг от друга. В этом случае особи с симметричным проявлением образуются из случайного сочетания правого и левого. Независимой единицей проявления здесь будет уже не вся особь, а каждая билатеральная сторона тела. Эту изменчивость называют флуктуирующей асимметрией (ФА).
3. Антисимметричные признаки – между проявлениями справа и слева наблюдается так называемое отталкивание. Существует очень сильная или даже полная отрицательная корреляция между правым и левым. Этот тип называют антисимметрией (АнС).

Подобное деление достаточно условно и не включает в себя возможные промежуточные проявления симметрии, такие как диссимметрия,

обладающая не сильной положительной корреляцией правого-левого и дисантисимметрия с не очень сильной отрицательной корреляцией [92].

Для понимания законов структурной организации природных объектов по билатеральным признакам принципиальное значение имеет ответ на вопрос: возможна ли абсолютная симметрия особи в случае гетерогенной структуры популяции. Другими словами, существует ли строгая генетическая детерминация в реализации билатеральных признаков? При положительном ответе на этот вопрос организмы должны быть организованы большей частью по варианту симметрии. При отрицательном – ситуация существенно будет зависеть от целого ряда различных факторов.

Асимметричное различие живых организмов лежит в основе широкого разнообразия форм и функций в животном мире. В качестве примеров, могут послужить билатеральная дифференциация таких органов, как сердце, легкие, кишечник, половые органы и закручивание раковин улиток [113, 134]. Кроме того, выявление происхождения и анализ функционального значения различий в функциях правого и левого полушарий мозга человека [129] послужили причиной достаточно широкого развития исследований функциональной и морфологической асимметрии у животных [66, 106, 127]. Различия в моторных и сенсорных функциях правой и левой половин мозга описаны у позвоночных разных таксономических групп, в том числе у рыб [136].

Абсолютное большинство авторов [18, 22, 23, 26, 44, 95, 133, 140] считают, возможным выделять три основных типа проявления асимметрии билатеральных признаков, хотя существуют и более сложные схемы дифференциации [39, 92, 93, 113, 131, 132]. Мы будем рассматривать наиболее распространенный и простой подход к выявлению типов асимметрии: направленной (**НА**), флуктуирующей (**ФА**) и антисимметрии (**АНС**). Для двух последних типов применяют общее название – ненаправленная симметрия [131].

В ряде работ [112, 113] описан генетический процесс, влияющий на проявление направленной асимметрии на примере дрозофилы. Большая часть генов, задействованных в этом процессе, участвует в других аспектах развития организма, в связи с чем представляется затруднительным четкое выделение направленной асимметрии. Хотя исследования, проведенные в последние десять лет, обеспечивают существенное генетическое доказательство формирования направленной асимметрии [117, 127, 134]. Так, в исследовании морского ежа, показано, что за регулирование НА отвечает комплекс генов *nodal/lefty/pitx2* [115].

На рис. 1.1 дано распределение разностей в проявлении признаков с двух сторон тела, предложенное Ван Валеном [140]. Подчеркнем, что эта характеристика, ставшая уже «классической» так как вошла во множество учебников и монографий, относится к изучению фенотипической изменчивости билатеральных количественных признаков. В случае счетных признаков, являющихся предметом нашего изучения, распределение будет иным (см. главу 3), но его описания, в доступных нам литературных источниках, мы не нашли.

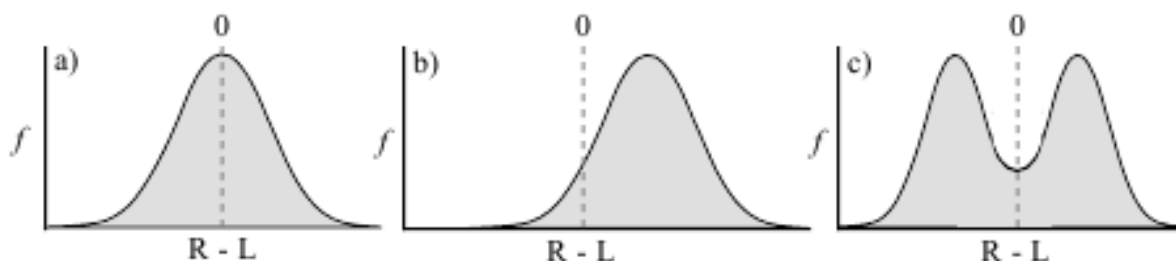


Рис. 1.1. Три основных типа распределения разницы (R-L) у билатеральных организмов [140]: а) флуктуирующая асимметрия (ФА); б) направленная асимметрия (НА); с) антисимметрия (плосковершинная или двухвершинная кривая).

Для животных (от червя до человека) проявление двухсторонней асимметрии наиболее явно прослеживается в асимметричном расположении и морфологии органов, а также в перекручивании трубчатых органов (например, пищеварительный тракт). Так, для *Drosophila* двухсторонняя асимметрия может проявляться в направленном перекручивании

пищеварительного тракта и гениталий самца. Известно, что правосторонняя ориентация этих органов зависит от активности одного гена (*MyosinID* (*myoID*)), мутация которого приводит к полному изменению оси лево-право [112].

Основные характеристики, отдельных типов асимметрии, мы обобщили на рис. 1.2.

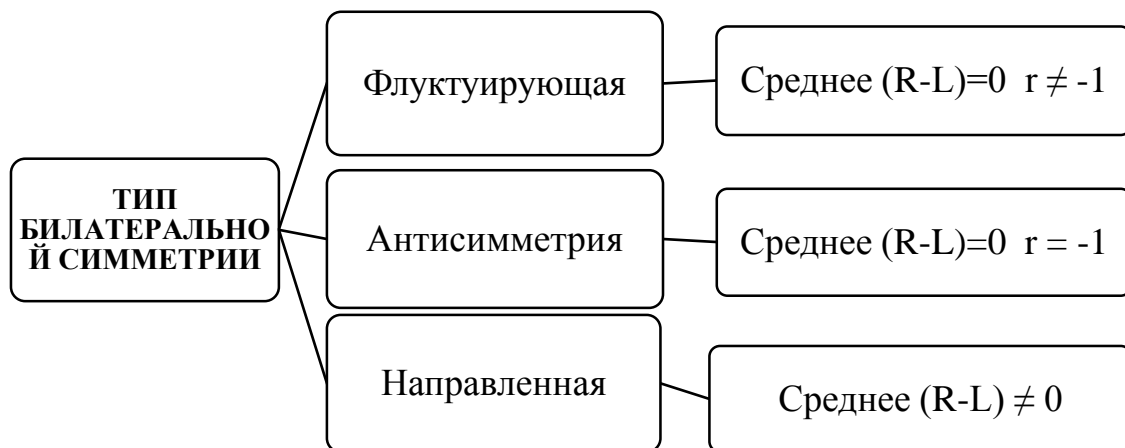


Рис. 1.2. Типы проявления билатеральной асимметрии признаков и параметры, характеризующие выборки с «идеальной» онтогенетической реализацией. Обозначения: R – значения признака на правой стороне тела; L – значения признака на левой стороне тела; r – коэффициент корреляции между проявлением признака на правой и левой сторонах тела

В соответствии со схемой (рис. 1.2) для вычленения НА достаточно доказать, что среднее значение разности в проявлении признака с двух сторон тела не равно 0, так как для АнС и ФА этот показатель не отличается от 0. Для дифференциации АнС и ФА достаточно рассчитать коэффициент корреляции: в первом случае он равен -1, во втором – отличается от этого значения. Кроме того, при билатеральной изменчивости по типу ФА в выборках будут особи с симметричным (С) проявлением признака, а при АнС таких особей нет. Однако в природных популяциях подобные реальные ситуации вряд ли возможны. Поэтому необходима проверка, какие критерии и как надежно позволяют выявлять те или иные типы асимметрии.

### 1.3. Открытие флуктуирующей изменчивости и значение её изучения в современный период

Под термином флуктуирующая асимметрия (ФА) следует понимать форму билатеральной изменчивости, наблюдаемой в группе особей и заключающуюся в небольших случайных отклонениях от идеальной симметрии. Среднее значение разности сторон при этом будет равно нулю [130]. Одним из первых среди отечественных исследователей на явление флуктуирующей асимметрии обратил внимание Б.Л. Астауров [8] в 30-е годы XX века. Изучая наследование и изменчивость преобразования галтеров в крылышко у *Drosophila melanogaster*. Изменение было названо *tetraptera* (*tr*) и в некоторых случаях вызывает весьма разнообразные видообразования галтеров, иногда превращая их в настоящее крылышко. Явление наблюдалось даже в чистокровной линии в потомстве единственной пары родителей, содержащихся в идентичных условиях. Проявление признака разнообразно, а в некоторых случаях вовсе отсутствует. Кроме того, различие в строении галтеров наблюдалось не только у разных особей, но и в пределах одной особи, когда совершенно одинаковые, симметрично расположенные органы ведут себя различно в отношении выражения признака. Довольно часто даже достаточно сильное изменение с одной стороны комбинируется с нормальностью противоположной стороны. Сходные явления наблюдались и ранее в работах американских и отечественных исследователей под разными названиями [92]. Большинство авторов при этом пытались объяснить различия проявлений признаков на сторонах тела особенностями действия отдельных аллелей в гетерозиготных особях с учетом генных взаимодействий или полигенной их детерминацией [8].

В настоящее время изучению особенностей и причин проявления флуктуирующей асимметрии посвящено множество работ, результаты которых представляют существенный интерес [107, 108, 123, 139]. Довольно значительная масса работ направлена на изучение воздействия экологических факторов в различных природных популяциях. Так, в природной популяции *D. pachea* при развитии личинок в условиях пищевого

стресса ожидаемого увеличения флуктуирующей асимметрии морфометрических признаков не было. При сравнении популяций златоглазки *Chrysopa perla* L., обитающих в условиях промышленного загрязнения атмосферы и в незагрязненной среде, было обнаружено повышение ФА признаков жилкования крыла, хотя частота морфологических аномалий (морфозов) в условиях загрязнения возросла [6].

Наиболее ярко аномальное жилкование крыльев при неблагоприятных условиях проявилось у представителей популяций красотки блестящей *Calopteryx splendens*. Наблюдение частот проявления аномалий жилкования крыльев красоток подтверждают стохастический характер их проявления [58]. В лабораторных условиях, где стрессовое воздействие контролируемо и задается достаточно сильным, увеличение ФА у насекомых было отмечено для нескольких стрессоров: высокой и низкой температуры, голодания, химических веществ [6].

Таким образом, флуктуирующая асимметрия может быть охарактеризована как одно из наиболее обычных и доступных для анализа проявлений случайной изменчивости развития [8, 19, 44, 107, 108]. Многочисленные данные указывают на сильное увеличение флуктуирующей асимметрии при температурном шоке (признак стерноплевральных щетинок у *Drosophila melanogaster*); с увеличением возраста матери; при белковом голодании [100]. Уровень флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков у блох отражает определенный характер их взаимоотношений с возбудителем чумы [57, 71, 94]. ФА признаков хетотаксии выше у имаго с наблюдаемыми в преджелудке скоплениями микробов. Кроме того, при заражении блох из групп, исходно различающихся по уровню ФА, большая векторная способность характерна для особей с более высокими значениями этого показателя или собранных на участках природного очага чумы с регистрируемыми эпизоотиями. Эти особенности взаимоотношений проявляются на внутри- и межпопуляционном уровне у нескольких видов отряда *Siphonaptera*, а также у имаго, являющихся гибридами от

скрещивания *C. tesqorum altaicus* и *C. t. sungaris*. Вся совокупность полученных данных подтверждает принципиальную возможность использования уровня ФА блох как маркера определенного характера взаимоотношений в системе паразит-хозяин [73].

Интересные факты получены при исследовании флуктуирующей асимметрии у доисторических охотников Америки. Скелетная асимметрия у них была больше, чем у современных аборигенов Северной Америки. Этот факт связывают с пищевым стрессом (недостатком, несбалансированностью питания) у первобытных охотников [44, 118].

Не меньший интерес представляют данные о дальневосточной красноперке рода *Tribolodon*, которая является эндемиком Дальнего Востока. Так изучен уровень флуктуирующей асимметрии некоторых признаков мелкочешуйной красноперки из разных районов ее ареала. В результате этих исследований показано, что особи, обитающие в озере Танайча и реках Тумнин и Артемовка, имеют минимальный уровень флуктуирующей асимметрии. Это свидетельствует о достаточно высокой стабильности их развития в этих водоемах. По мнению авторов [82], это объясняется тем, что антропогенное воздействие на эти территории невелико, и вода остается чистой. Этот вывод подтверждают полученные данные с помощью других особей, показавших высокий уровень флуктуирующей асимметрии и низкий уровень стабильности развития. Эти красноперки обитают в реках Туманная, Раздольная и Литовка, которые подвергаются значительному антропогенному воздействию и существенно загрязнены промышленными, сельскохозяйственными и бытовыми отходами [82].

Следует подчеркнуть, что мнение об нарушении стабильности онтогенеза в условиях стресса, в том числе антропогенного является чрезвычайно распространенным [61, 87, 101, 122, 139], что будет отражено и во многих далее упомянутых работах. Вместе с тем, Р. Палмер [129, 130], а также ряд других авторов [18, 39, 72, 132] предостерегают от однозначности подобной интерпретации данных. Прежде всего, это связано с особенностями

ряда индексов, используемых для характеристики ФА, а также некоторых биологических особенностей развития признаков. Этим вопросы будут рассмотрены нами подробнее ниже.

Еще один пример изучения ФА у растений. Флуктуирующая асимметрия листьев деревьев являются важным информативным материалом при оценке состояния леса, т.к. она зависит от уровня загрязнения окружающей среды, но не следует автоматически за изменениями объемов выбросов [27, 61]. Это хорошо продемонстрировано при исследовании зависимости ФА от количества и состава промышленных выбросов предприятий Орловской области на развитие березы бородавчатой [27].

Известны исследования, результаты которых показывают противоположный результат. Так, например, в работе А.А. Зориной и А.В. Коросова [49], проведенной с использованием двух видов берез (*Betula pendula* и *Betula pubescens*) на территории Карелии. Точками отбора проб выбраны: зеленая зона г. Петрозаводск, в непосредственной близости (2 км) от промышленных предприятий (Сегежский ЦБК и Костомукшский ГОК) и условно чистая территория (Заонежье, с. Сенная губа). В результате проделанной работы выявлено, что показатели флуктуирующей асимметрии листа древовидных форм двух видов берез имеет примерно одинаковый уровень как на удалении 2-4 км от источников выбросов предприятий целлюлозно-бумажной, энергетической и горнодобывающей промышленности, так и на контрольной территории [49]. В настоящее время, также прослеживается рост интереса к вопросу адаптивного характера асимметрии цветковых растений [116].

Количество работ, подтверждающих возможность оценки уровня воздействия на живой организм загрязнением окружающей среды с помощью флуктуирующей асимметрии значительно перевешивает число работ с отрицательным результатом. Например, работа, посвящённая оценке степени воздействия техногенного загрязнения территории г. Салават на относительное жизненное состояние древостоев и стабильность развития

листового аппарата березы повислой (*Betula pendula*). При усилении техногенного фактора наблюдается увеличение показателей флуктуирующей асимметрии листовой пластинки [7]. В данном случае загрязнение выступает в качестве экстремального фактора, нарушающего внутренние регуляторные механизмы, отвечающие за стабильность развития организма. Высокие показатели флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой указывают на ухудшение качества среды в условиях смешанного типа загрязнения города Салават [7, 60].

Таким образом, большинство авторов при мониторинговых работах отмечают рост ФА (снижение стабильности онтогенеза) в условиях антропогенного или экологического стресса (воздействия, выходящего за рамки адаптивной нормы). Вместе с тем, не все, особенно среди зарубежных исследователей, разделяют эту точку зрения [18, 118, 129, 130, 132]. Разработаны специальные алгоритмы, которые позволяют более объективно оценивать уровень ФА, избегать неверной интерпретации данных [122, 130, 133]. В частности, как обязательные элементы в алгоритмы включены подходы с применением нескольких различных индексов оценки наличия направленной и антисимметрии в изменчивости признаков, характера их фенотипического проявления и т.д. [18, 130, 132, 133].

#### **1.4. Методы описания билатеральной изменчивости, и проблема анализа их информативности**

В настоящее время существует большое число подходов и индексов оценки уровня ФА. Их подробный анализ приведен в серии работ Ричарда Палмера [132, 133]. Одним из первых, кто предложил способ оценки уровня флуктуирующей асимметрии является Б.Л. Астауров [8]. Его подход наиболее применим в отношении меристических билатеральных признаков и заключается в использовании коэффициента корреляции в качестве меры связи проявления признака с двух сторон тела, а также основывается на проверке соответствия их реализации принципу случайности. Последний подход в настоящее время практически не используется [67].

В целом можно выделить два основных направления, к которым относятся большинство наиболее широко используемых показателей оценки ФА. Первое – индексы оценки, основанные на абсолютной разности значений признака слева и справа. Примером может послужить похожие показатели, а именно показатель  $Z = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{|R_i - L_i|}{R_i + L_i}$  [43] и индекс FA<sub>2</sub> [133]. Второе направление – показатели, в основу которых заложено произведение значений признака слева и справа. Последние являются аналогичным вариантом ковариации значений признака слева и справа. Здесь примером может служить показатель, заимствованный из кристаллографии и предложенный Д.Б. Гелашвили и соавторами:  $G = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n \frac{2R_i - L_i}{R_i^2 + L_i^2}$  [18, 26, 95].

В работах разных авторов упоминается от 15 и более индексов оценки уровня ФА. Например, Палмер и Стробек [132] насчитали по меньшей мере 22 индекса, хотя все они оказались в той или иной степени вариациями 9 основных, которые в свою очередь могут быть разделены по способу расчёта асимметрии признака у определённой особи. В первом случае асимметрия измеряется как абсолютное значение разности между правой и левой стороной ( $|R_i - L_i|$ ), в другом случае – разности значений ( $R_i - L_i$ ) и наконец, как отношение измерений с каждой стороны тела ( $R_i/L_i$ ). Для каждого из основных индексов авторы выделили их основные особенности. Так, индексы обладают разной эффективностью при использовании их в масштабе особи или популяции [133]. В дальнейших работах Палмер уже выделял основных 13 индексов, в них входят несколько модифицированные 9 индексов рассматриваемые в предыдущих работах [130].

Но по каким бы принципам не проводилась бы классификация индексов ФА, остаются существенные вопросы, решение которых требуется для большей части показателей оценки ФА. Среди таких вопросов основными можно считать степень чувствительности индексов к присутствию направленной асимметрии и антисимметрии, и необходимость вычленять эти типы асимметрии при проведении расчётов. Также следует

иметь в виду тот факт, что в некоторых случаях величина ФА зависит от размера особи и тогда необходимо использовать те показатели, которые это учитывают в своих вычислениях. Кроме общего размера существует еще ряд факторов, которые следует помнить при выборе индекса (выпадающие значения, ошибка измерения и т.д.), т.к. большая часть показателей не учитывает их все, а направлены на устранения нескольких определенных факторов или только одного возникает необходимость одновременного их применения. Некорректный выбор показателей может послужить причиной возникновения искажений, например, искусственных превышений значений ФА, особенно в работах посвященных мониторингу организмов в различных экологических условиях [24, 130, 131].

Из всего сказанного выше, ясно, что изучение асимметрии в строении организмов, особенно ФА изменчивости, используется очень широко. Вместе с тем, ряд вопросов о корректности применяемых индексов для оценки стабильности онтогенеза сохраняется. Следует также подчеркнуть, что не решен один из главных вопросов, мешающих оценки ФА по используемым индексам, это оценка однородности выборок, что было отмечено еще в самых первых работах по изучению этого явления.

Остановимся на этом подробнее. Б.Л. Астуров [8] в первой четверти XX века предположил и доказал возможность реализации признака с двух сторон тела по принципу случайности. Автор исследовал этот процесс на основе изучения проявления гомеозисной мутации у дрозофилы. В его книге приведены различные модификации формул расчета доли особей с определенным типом симметрии. Так на с. 40-41 приведены уравнения:

- 1).  $c = a^2$ ;
- 2).  $v = (1-a)$ ;
- 3).  $2v = 2a \times (1-a)$ ;
- 4).  $d = a \times (2-a)$ ;
- 5).  $e = 1 - a \times (2-a)$ ,

где,  $a$  – вероятность одностороннего проявления признака на правой и левой сторонах;  $v$  – вероятность проявления особи, измененной только на

левой или только на правой стороне;  $c$  – вероятность проявления симметричной особи;  $d$  – вероятность проявления особи вообще измененной, неважно как;  $e$  – вероятность проявления неизменной особи.

Б.Л. Астауров [8] указывает, что несимметричные особи (вне зависимости от стороны тела) находятся по уравнению 3. Следовательно, симметричные формы находятся по сумме формул 1 (вероятность проявления симметричной особи с мутантным признаком) и 5 (вероятность проявления неизменной мухи).

При этом автор не объединял случаи без мутации с мутантными, так как это совершенно разные по уровню стабильности онтогенеза и приспособленности особи [8]. Если же рассматривать некие менее значимые, постоянно встречающиеся в популяциях фенотипические реализации счетных признаков, то полагаем, что при этом суммирование разных симметричных особей вполне допустимо. В отношении же асимметричных проявлений применяется уравнение 3 [8].

Чтобы доказать идентичность различных модификаций формул, воспользуемся простым примером подстановки в них определенных значений. Известно, что доля всех морф признака в сумме будет составлять 1. Предположим, что доля особей с проявлением признака равна 0,4 (морфа а), соответственно, без него – 0,6 (морфа в). Тогда по уравнениям 1 и 5 из монографии Б.Л. Астаурова: доля симметричных:  $(0,4)^2 + 1 - 0,4 \times (2 - 0,4) = 0,16 + 1 - 0,4 \times 1,6 = 1,16 - 0,64 = \mathbf{0,52}$ . Доля несимметричных (уравнение 3):  $2 \times 0,4 \times (1 - 0,4) = 0,8 \times 0,6 = \mathbf{0,48}$

В работе для расчета априорной вероятности появления симметричных особей (индекса  $C_T$ ) применялся расчет суммы квадратов двух морф (при альтернативной вариации):  $a^2 + b^2$ . Соответственно, получаем:  $C_T = a^2 + (1-a)^2 = 0,16 + 0,36 = \mathbf{0,52}$ .

Ожидаемая доля несимметричных ( $AC_T$ ) составит:

$2 \times 0,4 \times 0,6 = \mathbf{0,48}$  или  $(1-C) = 1 - 0,52 = \mathbf{0,48}$ . То есть, как мы и указывали, применение разных подходов дает один и тот же результат.

Запишем, используемое нами уравнение, для расчета доли симметричных проявлений для трех морф:  $C_T = a^2 + b^2 + c^2$ . Тогда доля АСТ равна: либо  $(1-C_T)$ , либо  $(2ab + 2ac + 2bc)$ .

Предположим:  $a = 0,4$ ;  $b = 0,3$ ;  $c = 0,3$ .

$$C_T = 0,16 + 0,09 + 0,09 = \mathbf{0,34}; \text{ а } АСТ = 1 - 0,34 = \mathbf{0,66}$$

или по уравнению 3  $[(2a \times (1-a))]$ , приведенному в работе Б.Л. Астаурова [8]:  $АС = 2 \times 0,4 \times 0,3 + 2 \times 0,4 \times 0,3 + 2 \times 0,3 \times 0,3 = 0,24 + 0,24 + 0,18 = \mathbf{0,66}$ .

Т.е. при любом нахождении АСТ: или как  $(1-C)$ , или как удвоенные парные произведения всех наблюдаемых значений проявления признака, получим одинаковую ожидаемую величину. И, если предположим, что  $c = 0$  (т.е. вернемся к альтернативной вариации, не меняя используемые уравнения):

$$a = 0,4; b = 1 - 0,4 = 0,6; c = 0; C_T = 0,4^2 + 0,6^2 + 0 = \mathbf{0,52}$$

$$АСТ = (1 - 0,52) = 0,48 = 2ab + 2ac + 2bc = 2 \times 0,4 \times 0,6 + 0 + 0 = \mathbf{0,48}$$

В своем исследовании Астауров приходит к выводу, что теоретическая вероятность симметричного проявления признака равна фактическому. Но при сравнении  $C_T$  и  $C_F$  по признаку *tr* симметричных особей проявляется больше, чем их ожидалось. Возможной причиной подобного несоответствия автор указывает неоднородность рассматриваемых выборок.

Астауров не дает количественной оценки величины гетерогенности, определенных закономерностей в ее изменении. Если бы это удалось сделать, то используемые для оценки стабильности онтогенеза индексы стали бы более корректны. Поэтому, мы провели исследование с привлечением компьютерной симуляции связи уровня ФА и гетерогенности, оценки величины последней, статистически обоснованных подходов к дифференциации разных типов асимметрии.

К настоящему времени изучение асимметрии проводится с привлечением количественных, в основном, мерных признаков у различных видов растений и животных [10, 22, 38, 44, 111, 121, 124, 125, 137]. Подобный подход породил ряд вопросов о влиянии на результаты точности измерений

признаков, применимости в определенных случаях тех или иных статистических индексов, связи полученных показателей с размерами тела [18, 95, 131, 132, 133].

Во всех перечисленных выше работах не анализируется возможность применения индекса, предложенного Б.Л. Астаурова в 30-х годах XX века для анализа меристических признаков. Мы хотели восполнить этот пробел, то есть, провести исследование характера проявления симметричных и асимметричных билатеральных признаков у членистоногих в различных экологических условиях. Важность этого, на наш взгляд, не только в том, что добавляется еще один индекс для оценки ФА, но и в том, что если правило Астаурова в отношении реализации билатерально симметричных признаков верно, то для выявления влияния стресс-факторов не нужно искать «условно чистый» контроль, а можно сравнивать лишь фактические и теоретические значения [8, 67]. Это не только значительно упрощает и удешевляет исследования, но в отношении членистоногих, имеющих медицинское значение, может быть важно для разработки способов эпидемиологического прогноза и мер профилактики трансмиссивных болезней. Таким образом, анализ подхода Б.Л. Астаурова к изучению билатеральной изменчивости меристических признаков интересен, потенциально важен, но, несомненно, должен проводиться с учетом наработанных к настоящему времени подходов к изучению ФА, осаждавшихся выше [113, 115, 117].

## Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Анализ фенотипической структуры выборок организмов из природных популяций проведен через фактическое исследование доли и/или количества симметричных (**С**) особей в выборке по отдельным билатеральным признакам. Под симметрией понималось отсутствие различий по признаку с левой и правой стороны тела при данной точности оценки. Особи с отсутствием изучаемого признака с обеих сторон (например, ноль щетинок) так же относились к симметричным.

Доля асимметричных особей (**АС**) отдельно не описывалась, так как по определению она равна (**1-С**). Соответственно, число **АС** особей составит (**N-С**), где **N** - общее количество проанализированных по данному признаку организмов; **С** - количество симметричных.

Основное внимание в работе уделено исследованию соответствия или несоответствия фенотипической структуры выборок организмов, обитающих в различных условиях обитания, ожидаемой структуре, а также исследования возможных причин этого. При этом мы исходили из предположения о независимом проявлении признаков с двух сторон тела по закону, установленному Б.Л. Астауровым (см. 1 главу). Ожидаемая доля симметричных форм, обозначена **Ст**, фактически наблюдаемая – **Сф**, соответственно.

Долю **Ст** особей в анализируемой выборке находили по уравнению:

$Ст = (a^2 + b^2 + \dots + c^2)$ , где *a*, *b*, ... *c* – обозначение долей отдельных морф. Ожидаемое количество симметричных особей может быть найдено, как доля (**Ст × n**), где *n* – количество особей в анализируемой выборке.

Число **Сф** особей определяется непосредственным их подсчетом в выборке.

Впервые нами для характеристики выборок по билатеральным признакам применен показатель (индекс) характеризующий различие между наблюдаемой и ожидаемой и долями **С** форм, который находится по их разности (**Сф-Ст**). Анализ разности **Сф-Ст** позволяет выявить эксцесс

симметричных форм проявления признака и характер его изменения в различных выборках (глава 3).

Все приводимые выше индексы могут использоваться при анализе стабильности онтогенетического развития организмов. Очевидно, что, чем нестабильность онтогенеза выше, тем реже будут появляться симметричных формы по билатеральным признакам. Кроме того, для характеристики стабильности онтогенеза в данной работе применен и еще один, причем наиболее часто используемый в этих целях показатель [44, 76, 79] – дисперсия разности в проявлении признака с двух сторон тела ( $\sigma_d^2$ ). Этот индекс рассчитывали по формуле:

$$\sigma_d^2 = \frac{\sum(d_{l-r} - M_d)^2}{n-1},$$

где  $M_d = d_{l-r}/n$ ,  $d_{l-r}$  – различие между значениями признака на разных сторонах тела у отдельной особи,  $n$  – число особей в выборке [44].

В основе работы лежит изучение характера влияния различных экологических факторов на фенотипическую структуру популяций по счетным билатеральным признакам у организмов, различающихся по уровню приспособленности. В частности, исследовано два объекта из отдаленных таксономических классов, живущих в нормальных и стрессовых условиях среды, различающихся по уровню приспособленности. Ниже приведено конкретное описание исследованных объектов, признаков и условий жизни отдельных популяций.

## **2.1. Краткое описание объектов исследования**

Использовано два объекта исследования: дрозофила – *Drosophila melanogaster*, таежный клещ – *Ixodes persulcatus*, относящиеся к одному типу (Arthropoda), но являющиеся представители разных классов: Insecta и Arachnida [102].

### **2.1.1 Дрозофила**

*Drosophila melanogaster* относится к беспозвоночным животным типа членистоногих (Arthropoda) и является типичным представителем отряда двукрылых насекомых (Diptera, класс Insecta).

Дрозофилы – очень мелкие по размеру мухи (около 2-3 мм). Жизненный цикл включает последовательные стадии: яйцо, личинка, куколка, взрослая особь (или имаго). *D.melanogaster* обладает довольно короткой продолжительностью жизни – в среднем 1-2 месяца. Личинка линяет три раза и после третьей линьки превращается в куколку [75]. Непрямое развитие (сопровожаемое метаморфозом) дрозофилы завершается вылетом мухи, которая на вторые сутки после появления становится половозрелой, и самки могут откладывать яйца. Репродуктивный период длится 20-50 дней у самцов и 30-80 дней у самок [64].

*D. melanogaster* преимущественно питаются ферментирующими фруктами, овощами, древесным соком. Личинки развиваются в различных разлагающихся субстратах (фруктах, овощах), которые содержат большое количество микроорганизмов, идущих им в пищу.

Методы лабораторного содержания и разведения хорошо разработаны и описаны [75].

*D. melanogaster* распространена повсеместно (космополит), но в природе в Сибири встречается лишь в летней период времени, не образуя постоянных популяций. Мухи предпочитают затененные и влажные места. В массах попадают на заводах, производящих уксус, вина, консервированные фрукты и соки, складах фруктов, винных погребах и т.п. Реже на предприятиях по переработке и в местах хранения овощей.

*D. melanogaster* может быть отнесена к синантропным видам [75]. В местах, где дрозофила имеет доступ к пищевым продуктам, может иметь значение как механический переносчик возбудителей болезней человека. Показано, что сроки переживания патогенных микробов в организме мух составляют от 2 до 12 суток [90], но при условии большой подвижности имаго и частом их контакте с пищей людей, это, несомненно, опасно.

Сбор материала, использованного в работе, проведен Г.В. Гречаниным [32] в окрестностях пос. Иноземцово Ставропольского края (Северный Кавказ). Исследовано три выборки: весенняя выборка (отлов имаго проведен

21-25 мая); летняя выборка (8-11 августа); осенняя (19-22 сентября). Каждый период сбора характеризовался определенными особенностями условий обитания: для весеннего периода свойственны пониженная температура (в пределах +15°C) и низкая плотность населения; для летнего – высокая температура (+30°C и выше) и экстремально высокая плотность населения; для осеннего – относительно низкая температура (в пределах +20°C) и высокая плотность населения [31]. Мух отлавливали с помощью эксгаустера. Затем для каждой из выборок от отловленных оплодотворенных в природе самок заложено по 59-66 линий. Каждая линия – потомки одной оплодотворенной самки, отловленной из природной популяции. Культивирование проводилось при стандартных условиях. Более подробное описание проанализированных выборок содержится в ряде публикаций [23, 28, 30, 31, 34, 37].

В одной из работ, посвященных анализу рассматриваемых выборок Д.Е. Гавриков [23] охарактеризовал динамику сезонной изменчивости мух по ряду билатеральных признаков в двух ( $F_2$  и  $F_3$ ) лабораторных поколениях. Снятие показателей им проведено с применением бинокля МБС-9. В качестве показателя стабильности онтогенеза использован и критерий  $\sigma_d^2$ , применяемый нами. В работе Д.Е. Гаврикова [23] подробно изложены особенности препарирования мух, выделения нужных признаков, способов их рассмотрения под биноклем. Мы остановимся подробнее на описании тех деталей признаков, которые важны при анализе влияния экологических факторов на типы их билатеральной изменчивости [18, 135]. Анализ проведен по особям  $F_2$  каждой из трех сезонных выборок из популяции дрозофилы, на основе двух билатеральных признаков: числа веточек аристы (**ВА**) и стерноплевральных щетинок (**СЩ**). Не смотря на то, что особи  $F_2$  разводились в одинаковых лабораторных условиях, они сохраняют особенности генетической структуры исходной природной популяции, сформировавшейся в природе в исследуемый период времени [23, 31].

Кроме того, использование первого или второго поколения наиболее оптимально для исследования количественных характеристик, в связи с тем, что более поздние поколения подвержены дрейфу генов, для них возможно адаптивное к лабораторным условиям, что не позволяет достаточно корректно оценить воздействие природных условий [114].

Ариста представляет собой третий член усиков (антенн), расположенных на голове в нижней части лба между глаз над ротовым аппаратом имаго (рис. 2.1). Признак проявляется у особей любых размеров и у нормальных мух не может отсутствовать. Рассматривается как важный адаптивный признак, являющийся органом обоняния и вкуса [17].

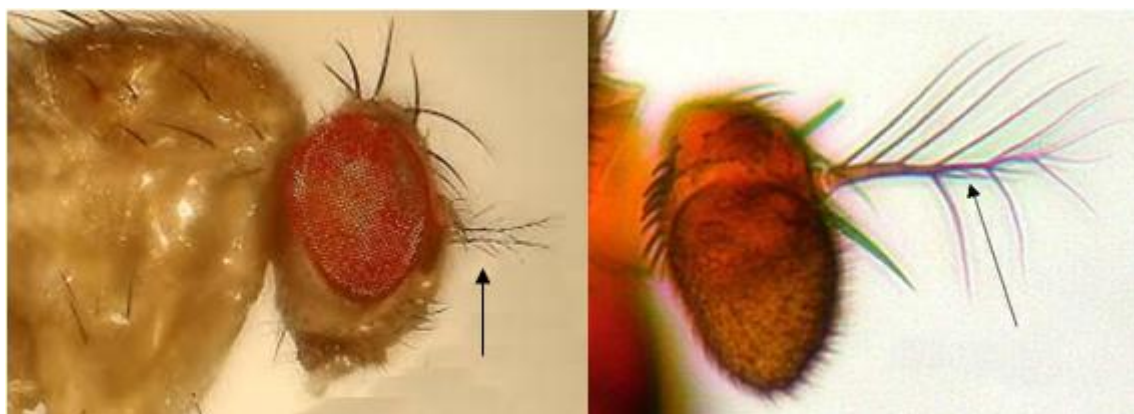


Рис. 2.1. Ариста на голове *Drosophila melanogaster* и вынесенное отдельно увеличенное изображение [141, 143]

Стерноплевральные щетинки – группа хет, расположенная по бокам тела мухи между первой и второй парами ног (рис. 2.2). Включает в себя макрохеты (3-4 крупные щетинки), находящиеся вдоль линии параллельной оси тела в латеральной ориентации, и микрохеты (основная масса щетинок), расположенные вдоль линии перпендикулярной оси тела в дорзо-вентральной ориентации. Функции стерноплевральных щетинок связаны с полетом [59], хотя их адаптивная ценность считается достаточно низкой [37, 99].



Рис. 2.2. Стерноплевральные щетинки *Drosophila melanogaster* [142]

В работе проведен анализ структуры популяции по фенотипическому проявлению билатеральных признаков: в весенней выборке 65 линий дрозофилы или 650 мух (самцов и самок); в летней – 61 линии, 610 мух; в осенней – 59 линий, 590 особей. В общей сложности анализ включает материалы по изменчивости 1850 мух по веточкам аристы и столько же по стерноплевральным щетинкам.

### 2.1.2 Таежный клещ

Иксодовые клещи (Ixodidae) являются облигатными временными паразитами позвоночных животных и обладают сложным циклом развития, включающим стадии: яйца, личинки, нимфы, имаго [11].

В нашей работе исследован *Ixodes persulcatus* Schulze, 1930 (таежный клещ). Этот вид встречается от Прибалтики до побережья и островов Тихого океана, включая юг Камчатки, южную половину о. Сахалин, а также северные территории Монголии, Китая, Кореи и Японии [89, 97]. Заселяет территорию среднетаежных, южнотаежных, широколиственных и мелколиственных лесов. Наиболее многочислен в необжитой тайге на вырубках, просеках, опушках, по обочинам звериных троп, в местах отдыха, кормежки, водопоя крупных млекопитающих. Стойкие очаги массового размножения клещей возникают на местах, где тайга вокруг населенных

пунктов вырублена, и территории используются под пастбища [36]. Обычно эта территория зарастает мелколиственными породами и кустарниками.

Таежный клещ на каждой активной фазе питается однократно, то есть, является треххозяиным, и находятся на прокормителе только во время кровососания. Неполовозрелые фазы питаются в основном на мелких грызунах, насекомоядных и птицах. Взрослые особи особенно часто встречаются на диких копытных, зайцах, ежах, домашнем скоте и собаках. Они способны нападать на людей, передавая человеку в период кровососания возбудителей инфекционных болезней (вирусы, бактерии, риккетсии и др.), находящихся в клещах. Последнее определяет эпидемиологическое значение иксодовых клещей, в частности, *I. persulcatus* [1, 11, 36, 47, 56, 89].

Напитавшаяся кровью самка покидает своего хозяина и, спустя 2-3 недели, откладывает оплодотворенные яйца. Длительность их созревания и откладки зависят от температуры и влажности окружающей среды. Недостаточно напитавшаяся самка может совсем не откладывать яиц. Самцы после спаривания и самки после откладки яиц живут непродолжительное время (от нескольких дней до месяца) и гибнут [90].

Для перехода в следующую фазу развития личинкам и нимфам необходимо кровососание [90]. Активные голодные клещи находятся на траве, кустарниках в позе ожидания вытянув вперед первую пару лапок. Основная масса таежного клеща в тайге нападает приблизительно с высоты 0,25-0,50 м [90].

Большая часть популяции *I. persulcatus* имеет трехгодичный цикл развития [89]. Длительность жизни имаго до 1-2 лет, это же и срок возможного голодания.

Кровь сосут самки и самцы, которые чаще всего подстерегают свою добычу в природе – в траве и кустарниках. Они способны питаться кровью различных животных (полифагия). Продолжительность питания самки – 6-12 суток, нимф – 3-8, личинок – 2-5 суток.

У голодных самок таежных клещей длина тела составляет 3-4 мм, у самцов – 2-3, у нимф – 1,7-2,3 и у личинок – 0,7-0,9 [11]. При этом покровы тела клеща сильно растяжимы, к концу кровососания линейные размеры их увеличиваются в 10 и более раз, объемы – до 300 раз.

Активность клещей может быть круглосуточной, но максимум её всегда приходится на светлое время [12, 89].

*I. persulcatus* имеет исключительное эпидемиологическое значение, как один из главных переносчиков и резервуаров вируса клещевого энцефалита [1, 12, 36, 47, 56, 89]. Соответственно, распространение этого заболевания в значительной степени совпадает с видовым ареалом переносчика. В природных очагах возбудитель циркулирует между клещами и восприимчивыми видами мелких млекопитающих. Благодаря этому и существованию нескольких возможных путей получения и передачи возбудителя клещами [1], формируются природные очаги инфекций с устойчивой циркуляцией патогенов [11, 56].

Анализируемый в работе материал собран специалистами Иркутского научно-исследовательского противочумного института в Иркутской области: пригородная зона г. Братска (окрестности лагеря Северный Артек) и г. Иркутска (43 км Байкальского тракта, соединяющего Иркутск и пос. Листвянка на берегу о. Байкал). Выбор районов обусловлен контрастными различиями в условиях среды обитания популяций клещей. Пригородная зона г. Братск рассматривалась как пессимальная по условиям обитания для данного вида и обладающая значительной антропогенной нагрузкой [74, 77].

Территория г. Братск приравнивается к районам Крайнего Севера. Климат здесь резко-континентальный с коротким жарким летом (до +30°C) и продолжительной суровой зимой (до -45°C). Осадки составляют около 370 мм в год. Значительное количество крупных промышленных предприятий является одной из наиболее существенных причин неблагоприятного состояния окружающей среды г. Братска, в том числе за счет поступления загрязняющих веществ в атмосферу [29, 50].

Климат территории г. Иркутска резко-континентальный с продолжительной морозной зимой и жарким летом, но непосредственное расположение рядом с р. Ангара и достаточно небольшое расстояние от оз. Байкал оказывает смягчающее воздействие на климатические условия рекреационной зоны г. Иркутск (43 км Байкальского тракта). Таким образом, зима здесь мягче, а лето прохладнее. Кроме того, суточное и годовое колебание температуры более сглажено. Уровень осадков составляет около 450 мм в год [29, 76]. Уровень загрязнения окружающей среды характеризуется как очень высокий, но в связи с тем, что рекреационная зона расположена в достаточном удалении от территории города, антропогенная нагрузка данной территории существенно ниже, чем в окрестностях Братска [29, 74, 76].

Исследованные голодные клещи собраны по стандартной методике с помощью флага, который протаскивается по растительности и, через короткие промежутки времени, осматривается [84]. Описание районов исследований и структуры популяций клещей по различным показателям на этих участках дано в ряде публикаций [55, 69, 72, 74, 76, 77].

Морфологическая изменчивость клещей изучалась на просветленных в 7% щелочи препаратах в капле смеси глицерина с 70% спиртом. Просмотр препаратов проводили при помощи световых бинокулярных микроскопов: МС-2 «Биомед», МБС-10 ЛОМО, Motic VA 300 (увеличение  $\times 80$ , и –  $\times 84$ ) Описание фенотипической изменчивости выборок клещей по ряду признаков и их обозначение приведено в ряде работ [55, 76, 77].

Для анализа влияния экологических факторов на типы билатеральной изменчивости у клещей и структуру их популяций по доле симметричных особей взяты выборки клещей за период 2007-2009 гг. (из пригородов Иркутска) и за период 2007-2010 гг. (пригороды Братска). Исследовали признаки только самок, т.к., во-первых, они преобладали в сборах, а, во-вторых, имеют большее эпидемиологическое значение для человека. При исследовании рассматривалось по четыре счетных билатеральных признака

на коксе первой и четвертой пары ног. На рис. 2.3 приведено расположение исследуемых хетт на коксах первых лапок. Расположение групп хет такое, что не одна из них не может не проявиться при изменении размеров особей, то есть соответствует требованиям, которые предъявляются в подобных исследованиях к анализируемым признакам [18, 130].

Расположение хет и обозначение на коксах четвертых лапок полностью аналогично представленному на рис. 2.3.

Адаптивная роль отдельных групп микро- и макрохетт на коксах лапок у таежного клеща остается не изученной. Однако показано, что первая пара лапок, значительно важнее для выживания клещей, чем четвертая, которая образуется только на нимфальной стадии [14, 15].

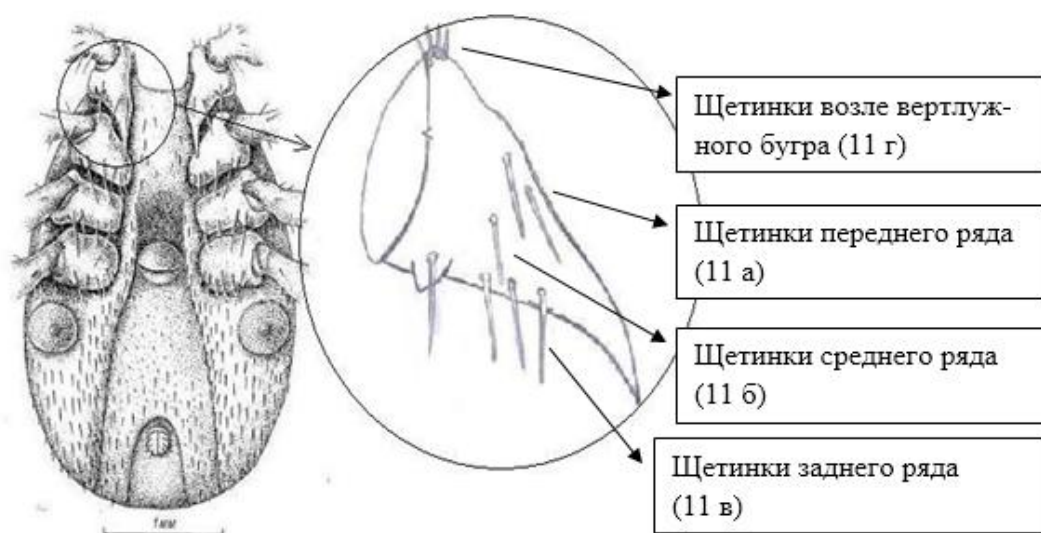


Рис. 2.3. Признаки хетотаксии на коксах первых лапок самок *Ixodes persulcatus* (рисунок И.М. Морозова)

В ряде публикаций показано, что в популяциях клещей из пригородов Братска очень высока доля клещей с аномальным строением экзоскелета [74, 76, 77]. Подобным особям уделяется особое внимание, так как они служат биоиндикатором степени воздействия антропогенных факторов, в частности, загрязнения окружающей среды тяжелыми металлами, а также вероятно различаются по эпидемиологическому значению как переносчики [1, 74, 77].

В этой связи предпринято исследование типов билатерального строения и характер проявления фенотипической изменчивости по изучаемым признакам у особей с нормальным и аномальным строением экзоскелета. Всего изучено 213 нормальных и 233 особи с аномалиями экзоскелета, которые собраны в окрестностях городов Иркутск и Братска.

Всего проанализировано 299 особей таежного клеща из рекреационной зоны г. Иркутск и 156 особей с пригородной территории г. Братск. Общее число исследованных признаков на первой и четвертой парах кокс суммарно составило 3640.

## **2.2. Использование компьютерной симуляции**

В работе исследованы категориальные переменные, соответствующие строго определенным значениям дискретной изменчивости признаков [42]: число веточек аристы и стерноплевральных щетинок у дрозофилы, хет на коксах таежного клеща. Подобные признаки также обозначают, как счетные или меристические [81] противоположные другой группе, рассматриваемых в биологии количественных признаков с непрерывной изменчивостью (вес, рост, содержание кальция и т.п.).

Для изучения возможного диапазона изменчивости признаков, вариантов их ответа на различные влияния внешней и внутренней среды, в работе использована компьютерная симуляция.

Применены разные по объему и принципу построения массивы данных симуляции, из которых можно выделить два основных типа.

Первый тип основан на математическом (статистическом) описании явления (выборки), которому соответствуют единицы наблюдения («особи»). То есть, в соответствии с заданной целью строились компьютерные симуляции выборки, включающие «особей» с направленной асимметрией, антисимметрией, флуктуирующей асимметрией или промежуточными типами проявления билатеральных признаков у организмов. Кроме того, исследовали поведение гомогенных выборок и после их слияния – создания

гетерогенной группы. Всего в работе проведено описание и анализ 27 вариантов этого типа симуляции более подробно представленный в главе 3.

Построение всех «выборок» проводилось с помощью программы Microsoft Excel 2013. Для каждого рассматриваемого типа билатеральной изменчивости составлялись выборки объемом в 60 «особей» и, соответственно, в 120 «сторон тела». В качестве признака условно выступало количество щетинок.

Все три типа асимметрии рассматривались с 2, 3 и 4 морфами (вариантами проявления данного признака), при этом количество морф в выборке равны между собой во всех случаях. Во всех вариантах подсчитывались  $S_f$ ,  $S_t$ , средняя и дисперсия разности сторон тела.

Для ФА использовалось случайное сочетание значений «признака» получаемое с помощью функции Excel «Генерация случайных чисел», но т.к. рассматривался «идеальный» случай ФА, то значения теоретической и фактической доли симметричных форм равны между собой и составляли 0,50 для 2 морф, 0,33 для 3 морф и 0,25 для 4 морф. Для получения «неидеального» ФА типа изменчивости 10% особей преобразовывались в симметричную форму проявления признака, при этом сохранялось равное количество морф. Симметричные особи, уже присутствующие в выборке так же не изменялись.

Выборки с НА типом изменчивости строились с учетом того, что признак должен преобладать только на одной стороне тела, таким образом наибольшие значения всегда соответствовали только правой или только левой сторонам, но морфы имели равное количество проявлений. Кроме того, в «идеальной» выборке отсутствовали симметричные «особи». Таким образом, получена выборка с НА типом билатеральной изменчивости с нулевыми значениями  $S_f$  и дисперсии разности сторон. В «неидеальной» выборке 10% особей преобразовывались в симметричных, при этом соблюдалось равное значение долей морф.

АНС тип изменчивости также исключает в «идеальном» проявлении наличия симметричных особей, в остальном соблюдались те же условия, что и для предыдущих выборок.

Построение гомогенных выборок проходило по схожему пути. За основу взят ФА тип билатеральной изменчивости. В качестве анализируемого признака выступало количество щетинок. С помощью программы Excel получены случайные значения «признака» на левой и правой сторонах тела. Объемы выборок составляли 25 и 100 «особей». Гетерогенный выборки получены путем объединения двух гомогенных.

Второй тип – «карточные» модели, в которых значения левой стороны тела особей являются реальными данными, а значения правой – смоделированы путем выбора случайных значений исследуемого признака в диапазоне его естественной вариации в популяции. С этой целью для каждого значения признака с левой стороны тела вслепую извлекалась карта, с написанным на ней значением правой стороны, после чего данные вносились в компьютер. Было проанализировано три таких «выборки», включающие 975 «особей» дрозофилы.

Реализация и исследование данных симуляции проведено с применением компьютерной программы Microsoft Excel 2013 ©. При необходимости получения случайных величин значений признаков использовалась функция генерации случайных чисел с равномерным распределением.

Конкретное изложение анализируемых структур, критериев проверки соответствия полученных и ожидаемых результатов приведено по тексту рукописи в главе 3.

### **2.3. Статистическая обработка материала**

Для описания выборок применены стандартные показатели вариационной статистики: средняя арифметическая, ошибка средней арифметической, дисперсия, а также построены графики частоты встречаемости определенных значений разности проявления признаков с

двух сторон тела. Сравнение выборок проведено методами параметрической и непараметрической статистики [22, 42, 81]. В частности, использованы критерии Стьюдента (t) и Фишера (F), знаков,  $\chi^2$ , различные модели двухфакторного и однофакторного дисперсионных анализов, коэффициент корреляции Пирсона. Различия считали значимыми при  $P < 0,05$  и меньше. Статистическая обработка данных, расчеты и построение компьютерных симуляций проведено с применением различных функций программы Microsoft Excel.

### Глава 3. ТИПЫ БИЛАТЕРАЛЬНОЙ СИММЕТРИИ ПРИЗНАКОВ: АНАЛИЗ РЕЗУЛЬТАТОВ КОМПЬЮТЕРНОЙ СИМУЛЯЦИИ

Для более полной оценки влияния экологических факторов на особенности проявления билатеральных признаков в популяциях членистоногих, проведено исследование с помощью компьютерного моделирования. Основной целью проводимого моделирования является определение того, как изменяется структура выборок и проявление индексов, характеризующих стабильность развития особей.

Значения отдельных индексов, характеризующих стабильность онтогенеза [18, 131, 133] в выборках с разным типом билатеральной асимметрии и при разном числе морф, полученные при анализе результатов компьютерной симуляции, приведены в табл. 3.1.

Таблица 3.1

Параметры «выборок» с разным типом билатеральной симметрии  
счетных признаков

Тип изменчивости	N	Число морф	Значения признаков (частота), использованные при симуляции	Среднее значение разности (R- L)	$\sigma_d^2$	Доля симметричных
ФА	60	2	1 (0,50); 2 (0,50)	0,10	0,498	0,50
АнС	60	2	1 (0,50); 2 (0,50)	0,00	1,017	0,00
НА	60	2	1 (0,50); 2 (0,50)	1,00	0,000	0,00
ФА	60	3	1 (0,40); 2 (0,40); 3 (0,40)	0,13	1,372	0,33
АнС	60	3	1 (0,40); 2 (0,40); 3 (0,40)	0,00	2,034	0,00
НА	60	3	1 (0,40); 2 (0,40); 3 (0,40)	1,33	0,226	0,00
ФА	60	4	1 (0,25); 2 (0,25); 3 (0,25); 4 (0,25)	-0,23	2,962	0,25
АнС	60	4	1 (0,25); 2 (0,25); 3 (0,25); 4 (0,25)	0,07	3,216	0,00
НА	60	4	1 (0,25); 2 (0,25); 3 (0,25); 4 (0,25)	1,63	0,628	0,00

В соответствии с заданными идеальными условиями (типом изменчивости) симметричные «особи» отсутствуют при НА и АнС типах изменчивости, появляясь только при ФА. Вне зависимости от числа дискретных морф (2, 3 или 4 в табл. 3.1), наименьшие значения часто используемого для характеристики стабильности онтогенеза по

билатеральным признакам показателя  $\sigma_d^2$  (см. глава 1) наблюдаются при НА, а максимальные при АнС типах изменчивости. Причина этого очевидна, если рассмотреть статистическое содержание понятия дисперсии разности в проявлении признака с двух сторон тела. Однако различия между типами изменчивости по  $\sigma_d^2$  имеют количественный характер и не позволяют по величине индекса непосредственно определить ее тип.

Алгоритм анализа типа асимметрии через выявление симметричных особей по счетным признакам может представлять интерес в качестве метода идентификации ФА изменчивости. Так в отличие от НА и АнС типов симметричные особи есть только при ФА изменчивости (табл. 3.1). Однако справедливо это правило лишь в случае «идеальной» реализации билатеральных признаков.

Выше рассмотренные, «идеальные» выборки являются лишь частным случаем возможного фенотипического разнообразия в природе. Даже в случае «абсолютной» симметрии (мономорфное проявление) в силу наличия случайной изменчивости в проявлении признаков (объективный фактор), возможности ошибок измерений или записей исследователя (субъективный фактор) почти неизбежно появление асимметричных по исследуемому билатеральному признаку особей. Кроме того, Палмер и другие авторы [18, 131, 133] обращают внимание, что некоторые признаки (особенно расположенные дистально на изучаемых структурах тела) могут быть утрачены и не проявиться (объективный фактор), что также ведет к искажению фактически существующего типа симметрии.

В табл. 3.2 приведены индексы, описывающие симметрию в случаях, когда фенотипическая изменчивость проявления билатеральных признаков не «идеального» типа. Создана ситуация, когда 10% «особей» не соответствуют ее исходному типу (являются симметричными).

Как и в табл. 3.1, при любом числе морф наименьшие значения индекса  $\sigma_d^2$  наблюдаются при НА, а максимальные – при АнС типах изменчивости. Однако в этих выборках не только значения  $\sigma_d^2$ , но и появление

симметричных «особей» не позволяет дифференцировать разные типы билатеральной асимметрии, так как С «особи» присутствуют во всех выборках.

Таблица 3.2

Параметры «выборок» с разным типом билатеральной асимметрии, включающие дополнительно 10% симметричных особей

Тип изменчивости	N	Количество морф	Значение признака (и его частота), использованные при симулировании	Среднее значение разности (R- L)	$\sigma_d^2$	Доля симметричных
ФА	60	2	1 (0,50); 2 (0,50)	0,00	0,407	0,60
АнС	60	2	1 (0,50); 2 (0,50)	0,10	0,905	0,10
НА	60	2	1 (0,50); 2 (0,50)	0,90	0,092	0,10
ФА	60	3	1 (0,40); 2 (0,40); 3 (0,40)	0,13	1,067	0,43
АнС	60	3	1 (0,40); 2 (0,40); 3 (0,40)	0,10	1,922	0,10
НА	60	3	1 (0,40); 2 (0,40); 3 (0,40)	1,23	0,385	0,10
ФА	60	4	1 (0,25); 2 (0,25); 3 (0,25); 4 (0,25)	-0,27	2,572	0,35
АнС	60	4	1 (0,25); 2 (0,25); 3 (0,25); 4 (0,25)	0,07	2,741	0,10
НА	60	4	1 (0,25); 2 (0,25); 3 (0,25); 4 (0,25)	1,33	0,617	0,10

Далее проведен анализ результатов компьютерного симулирования по отдельным типам билатеральной асимметрии.

### 3.1. Исследование результатов компьютерной симуляции направленной асимметрии

Рассмотрено три «идеальных» и три «неидеальных» варианта проявления НА типа билатеральной изменчивости, уже описанных ранее. В данном случае проведение подобного компьютерного симулирования смогло разъяснить некоторые аспекты, касающиеся данного типа изменчивости, в том числе вопроса о выявлении НА в анализируемых выборках. Известно, что направленная асимметрия выражается в постоянном преобладании проявления признака на одной из сторон тела (глава 1). Соответственно, в связи с описанными в предшествующем разделе не «идеальными» случаями (табл. 3.2), должно быть статистически доказано, что средняя

арифметическая разности в проявлении признака с правой и левой стороны тела (R-L) отличается от нуля (рис.3.1).

Для вычленения этого типа проявления билатеральной симметрии предложен надежный метод идентификации с применением двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA смешанная модель: фиксированный фактор – «сторона тела»; случайный – «особь») [131, 133]. Авторы настоятельно рекомендуют делать повторные оценки (измерения) одних и тех же признаков. Это позволяет, не только вычленить НА тип фенотипической изменчивости, но и использовать величину факториальной дисперсии фиксированного фактора из ANOVA в качестве еще одного индекса, описывающего стабильность онтогенеза [131, 133]. Этот подход получил признание [18, 109, 135], но необходимо помнить, что если исследовать не мерные, а счетные признаки, то повторный анализ одних и тех же особей приведет к некорректному занижению дисперсии внутри ячеек ANOVA, на что обращает внимание и Палмер [131].

Так как нами изучены именно счетные признаки, мы вынуждены отказаться от их повторных оценок для одних и тех же особей. Для преодоления рассмотренного затруднения анализ материалов мы предлагаем проводить с применением непараметрического дисперсионного анализа Фридмана с одним наблюдением в ячейке [42, 78].

Такой подход имеет и определенное преимущество: можно анализировать признаки с ненормальным распределением. Очевидно, если дисперсионный анализ выявляет достоверное влияние фактора «сторона тела», то признак реализуется по НА типу. К сожалению, в этом случае, в отличие от двухфакторного ANOVA смешанной модели, мы не получаем индекса для оценки стабильности онтогенеза.

Для выявления НА типа изменчивости можно также воспользоваться доказательством отличия средней величины разности в проявлении признака с двух сторон тела от нуля с применением критерия Стьюдента. Например, используя метод Ван-дер-Вардена [81]. Однако, в этом случае показатель

разности в проявлении признака с двух сторон тела должен быть нормально распределен, что требует специальной проверки. Вместе с тем, если это ограничение выполняется, то параметрический метод (Стьюдента), являющийся по определению более мощным, чем непараметрические критерии [42, 78], позволяет исследовать меньшие по объему выборки, обобщать полученные выводы на всю совокупность.

В целом, как выявление НА фенотипической изменчивости у признаков, так и статистические поправки, учитывающие ее наличие при необходимости охарактеризовать непосредственно стабильность онтогенеза особей в популяциях, достаточно подробно описаны и применяются на практике (см. главу 1).

### **3.2. Исследование результатов компьютерной симуляции ненаправленной симметрии**

Описание этих типов изменчивости в проявлении билатеральных признаков дано в главе 1. Несмотря на то, что и при АнС и при ФА типах показатель средней разности в реализации морф с двух сторон тела (R-L) равен 0 (рис. 1) при их дифференциации в «идеальных» случаях проблем не возникает. Так, во-первых, при реализации АнС типа изменчивости особей с симметричным проявлением изучаемого признака быть не должно; во-вторых, корреляция в проявлении счетных признаков между сторонами тела равна -1. В случае ФА типа асимметрии доля С особей (по правилу Астаурова см. главу 1) равна  $(a^2+b^2+...)$ , а корреляция между сторонами тела по величине отличается от -1. Но этот подход к дифференциации двух типов асимметрии реализуется лишь при «идеальном» проявлении симметрии признаков (табл. 3.1 и 3.2), что в природе наблюдается достаточно редко.

В более сложных случаях для дифференциации АнС и ФА типов изменчивости билатеральной асимметрии Палмер и соавт. [131, 133] рекомендуют исследовать характер распределения показателя разности в реализации признака с двух сторон тела. Последний, как показано [140]

имеет двухвершинную кривую (см глава 1). Однако подобное распределение характерно для количественных мерных признаков.

На основе анализа результатов компьютерного моделирования нами исследован характер распределения в проявлении признака с двух сторон тела для счетных признаков (рис. 3.1).

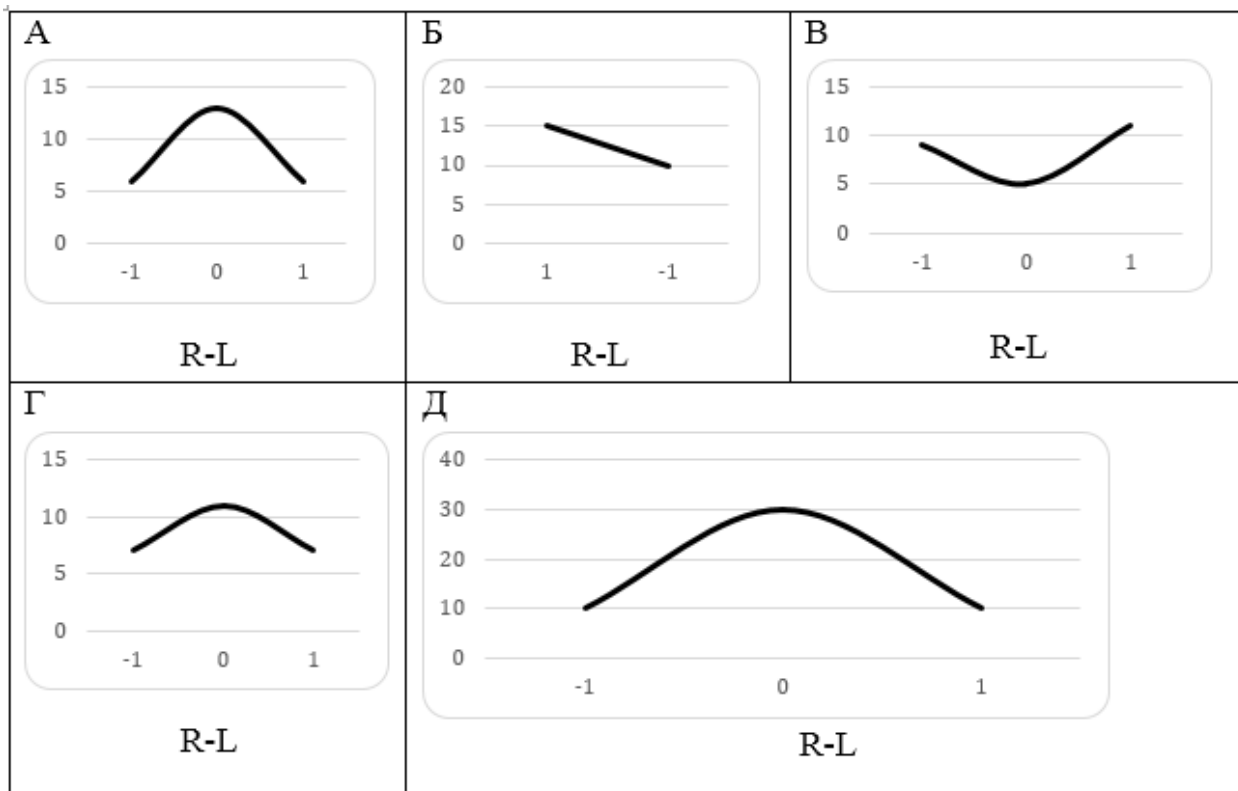


Рис. 3.1. Графики распределения разницы проявления билатерального счетного признака с двух сторон тела при компьютерном моделировании разных типов асимметрии: А) «идеальная» ФА; Б) «идеальная» АнС; В) «не идеальная» АнС (наличие симметричных особей); Г) «не идеальная» ФА (избыток асимметричных особей); Д) «не идеальная» ФА (избыток симметричных особей). По оси абсцисс отложены значения R-L, по оси ординат – число «особей».

Показано, что для них во всех случаях (варианты А, Г, Д) распределение разницы (R-L) для ФА изменчивости отличается от АнС (варианты Б, В). Таким образом, для дифференциации АнС и ФА можно применить визуальный анализ на близость к нормальному распределению показателя разности в проявлении билатерального признака с двух сторон тела. При ФА изменчивости отчетливо выражена унимодальность (рис. 3.1).

Еще один подход дифференциации АнС и ФА — это проверка соответствует или нет количество симметричных форм теоретически ожидаемому по правилу Б.Л. Астаурова [8], описанному в главе 1, что может проводиться на основе использования метода Стьюдента для качественных признаков.

### **3.3 Исследование результатов компьютерной симуляции проявления флуктуирующей асимметрии**

Компьютерное моделирование позволяет не только лучше разобраться с подходами к дифференциации отдельных типов асимметрии, но и выявить пороговые значения изменения доли симметричных форм при том, или ином ее типе. В частности, с их применением мы попытались ответить на следующие вопросы.

1. При каких частотах морф в популяции будет наблюдаться экстремум особей с симметричным проявлением билатерального признака в случае его реализации по ФА типу (при такой форме изменчивости мы будем также употреблять выражение «в соответствии с правилом Астаурова»)?

2. Какие экстремальные значения величины  $St$  могут наблюдаться для билатерального признака, реализующегося в соответствии с правилом Астаурова, то есть независимо с двух сторон тела?

3. Как связана доля  $St$  особей в выборке с числом морф, существующих по данному признаку?

4. Как влияет структура выборки (гомогенная или гетерогенная) на долю  $St$  особей?

Прежде чем ответить на поставленные вопросы, исследуем еще один вариант моделирования, который должен показать, может ли наблюдаться ФА изменчивость в природе, если предположение Б.Л. Астаурова [8] о независимости и случайности в реализации билатерального признака с двух сторон тела, верно. Для этого создадим особую «карточную» выборку, где левая сторона тела особей будет основана на реальных данных, а правая –

построена путем выбора случайных значений исследуемого признака в диапазоне его естественной вариации в популяции. В частности, в табл. 3.3 приведены данные, обсуждаемые в главе 4. В ней значения признака «число веточек аристы» с левой стороны тела мух соответствуют реальным наблюдениям; с правой – значения, получены на основе случайно выпадающих «карт».

Таблица 3.3

Ожидаемое и фактически наблюдаемое число симметричных (Ст) и асимметричных (АСт) по числу веточек аристы особей у дрозофилы при компьютерном моделировании с реальным строением тела слева и случайным справа

Варианты морф (число веточек аристы)	Число особей с данной морфой на левой стороне тела (фактически)	Число особей с данной морфой на правой стороне тела (моделируется)	Ожидаемое число Ст / АСт типа особей	Фактически полученное число Сф / АСф особей в трех повторностях эксперимента		
				1	2	3
8	2	1	195,6 / 129,4	197 / 128	195 / 130	191 / 124
9	64	57				
10	241	247				
11	18	20				
Всего	325	325	325	325	325	325
Сравнение по $\chi^2$ теоретически ожидаемых и фактических данных: во всех случаях $P > 0,05$				0,03	0,01	0,33

Из данных табл. 3.3 следует, что в искусственно созданных выборках правило Астаурова реализуется достаточно надежно. Фактически полученное число С и АС «особей» полностью соответствует значению ожидаемому: во всех трех независимо проведенных экспериментах различий между Ст и АСт, с одной стороны, и Сф и АСф, с другой стороны, не выявлено ( $P > 0,05$  по критерию  $\chi^2$ ).

**Гомогенные выборки.** Чтобы оценить при каких частотах морф в популяции будет наблюдаться экстремум значения симметричных форм, проанализируем априорное изменение долей С и АС особей в случае двух морф. На рис. 3.2 отражен характер изменения доли С и АС при изменении доли морфы «а» от 0,1 до 0,9 (соответственно, «b» = 1-а: от 0,9 до 0,1).

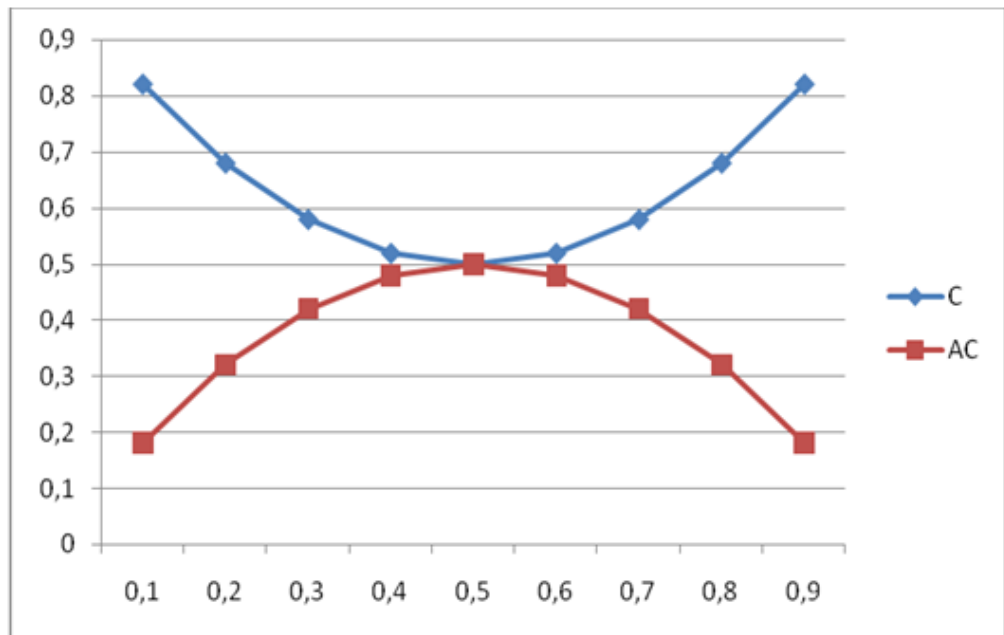


Рис. 3.2. Характер изменения частот симметричных и асимметричных по билатеральному признаку особей при ФА типе асимметрии в зависимости от значений доли одной из двух морф. По оси ординат – доля С особей; по оси абсцисс – доля морфы «а».

Как мы видим, априорная доля С особей в выборке не может быть ниже 0,5. И наблюдается этот минимум при «а» = «b» = 0,5. Также очевидно, что максимум С будет в случае отсутствия полиморфизма – все особи симметричны.

Ответ на вопрос о точке экстремума можно получить и в более общем виде. Так как  $AC=2ab = 2a(1-a) = 2a-2a^2$ . Известно, что функция имеет точку перегиба при значении, когда первая производная равна 0.

То есть, при  $AC= 2-4a = 0$ .

Таким образом, экстремум будет наблюдаться при  $a = 1/2 = 0,5$ .

Но если,  $a = 0,5$ , то и  $b = 0,5$ .

При этом минимум ожидаемой доли симметричных:  $C = a^2 + b^2 = 0,5^2+0,5^2 = 0,5$ .

Итак, минимальная априорная доля С особей не может быть в выборке ниже 0,5 (при ФА изменчивости признаков) и будет наблюдаться при равенстве частот отдельных морф ( $a = b = 0,5$ ).

Если предположим, что морфы не две, а три, то минимум априорного значения  $C$  будет при:  $a = b = c = 1/3$ .

Причем, доля  $C$  при трех морфах будет ниже, чем при двух:

$$(1/2)^2 + (1/2)^2 > (1/3)^2 + (1/3)^2 + (1/3)^2$$

Для доказательства приведем все дроби к общему знаменателю (1/6):

$$(3/6)^2 + (3/6)^2 > (2/6)^2 + (2/6)^2 + (2/6)^2 = 18/36 > 12/36$$

В общем виде минимальное ожидаемое значение  $C$  равно:

$1/m$ , где  $m$  – число наблюдаемых дискретных морф. Соответственно, максимум  $AC$  особей составит:  $(m-1)/m$ . Впервые эта граница появления  $AC$  форм для дискретных признаков приведена в работе А.Я. Никитина [67], а нами пересчитана на основе преобразования:  $1-AC = 1 - (m-1)/m = 1/m$ .

Следовательно, в выборках из природы, при исходно предполагаемой ФА изменчивости, если наблюдаемая доля  $C$  особей ( $C_{ф}$  – фактическая) достоверно ниже величины  $1/m$ , то это служит сигналом для проведения проверки, не происходит ли реализация изучаемого признака по иному типу билатеральной асимметрии или может указывать на наличие отбора против особей с симметричным проявлением морф (что тоже самое, по каким-либо причинам селективное преимущество имеют  $AC$  особи). К сожалению, если  $C_{ф}$  выше, чем ожидаемые значения, то, как далее будет показано, к определенным выводам прийти более сложно.

**Гетерогенные выборки.** Последний вопрос, который мы рассмотрим в этой главе, касается реализация ФА типа изменчивости билатерального счетного признака в зависимости от гетерогенности выборки.

Еще в 20-х годах XX века Б.Л. Астауров [8] обратил внимание специалистов, что при переходе от анализа гомогенных к гетерогенным выборкам, в силу статистических причин наблюдается избыток особей с симметричным проявлением признака (при независимой реализации существующих вариантов на двух сторонах тела) по сравнению с теоретически ожидаемым значением.

Нарушение между ожидаемым и наблюдаемыми значениями по доле симметричных форм ( $C_{ст} \neq C_{ф}$ ) в работе Б.Л. Астаурова [8] возникало при объединении отдельных семей дрозофил в одну выборку, что приводило к эксцессу симметричных форм по сравнению с теоретически ожидаемым. Естественно, автор подчеркивал, что избыток симметричных мух в данном случае явление статистическое и не отражает изменения стабильности их онтогенеза. Способа расчета величины эксцесса эмпирической величины  $C$  форм над априорной в работах Б.Л. Астаурова [8] не содержится.

Вместе с тем, в популяционной генетике с 40-50-х годов XX века рассматривается эффект Валунда, который в силу статистических причин приводит к эксцессу доли гомозигот в генетически гетерогенных выборках, по сравнению с теоретически ожидаемыми значениями показателя по правилу Харди-Вайнберга [4, 40, 63]. Процесс объединения гамет при формировании зигот, основополагающий при расчете частот отдельных генотипов в популяции, строится на принципах случайности, то есть, в статистическом смысле аналогичен реализации билатерального признака с двух сторон тела при флуктуирующем типе проявления симметрии. В силу этого многие формулы, выведенные в популяционной генетике, могут быть применимы к анализу особенностей реализации флуктуирующих билатеральных признаков [67].

В табл. 3.4 приведен анализ изменения априорной доли и числа симметричных особей ( $C_{ст}$ ) в трех гомогенных выборках и эмпирических значений ( $C_{ф}$ ) этих показателей при их объединении. В каждой из трех отдельных групп организмов, различающихся по частотам морф, правило Астаурова по соотношению симметричных и асимметричных форм выполняется. Однако при сравнении  $C_{ф}$  и  $C_{ст}$  для объединенных выборок выявляется избыточность симметричных форм. Так в табл. 3.4 описаны три возможные гетерогенные выборки: А – объединяющая 1 и 2 группы, Б – 1 и 3, В – 2 и 3. В гетерогенных выборках количество симметричных особей, соответственно, составляет: 132 вместо 116, 140 вместо 104, 108 вместо 104.

Причем, очевидно, что стабильность онтогенеза у особей при механическом объединении отдельных групп не изменялась.

В связи с тождеством причины (сформированная гетерогенность) и следствия (избыточность особей определенного строения), возникающих на генотипическом [4, 40, 63] и фенотипическом уровнях (табл. 3.4 и 3.5), мы оставили принятое в популяционной генетике название наблюдаемого явления – эффект Валунда.

Таким образом, эксцесс симметричных форм по сравнению с теоретически ожидаемой величиной симметричных ( $S_t$ ) в выборках может являться следствием эффекта Валунда, а не происходить в результате изменения стабильности онтогенеза или дифференциальной выживаемости особей с разным типом симметрии.

Как и в популяционной генетике для предотвращения возникновения эффекта Валунда необходимо брать максимально однородные выборки [4, 8, 40].

В популяционной генетике эффект Валунда научились количественно оценивать. Мы использовали для анализа эксцесса симметричных форм в проявлении билатерального признака с двух сторон тела (то есть, на фенотипическом уровне) первоначально те же формулы, что и в популяционной генетике [4, 8, 40], основанные, как и флуктуирующая билатеральная изменчивость, на принципах случайности в реализации исследуемого явления.

Теоретически эффект Валунда в долях равен:

$$2 \times (\sum b_i^2 / K - b_{\Sigma}^2),$$

где  $K$  – число объединяемых групп;  $b_i$  – частота морфы  $b$  в отдельных группах;  $b_{\Sigma}$  – частота морфы  $b$  в объединенной (гетерогенной) выборке.

В абсолютных значениях эксцесс симметричных форм (эффект Валунда) выразится формулой:

$$2 \times (\sum b_i^2 / K - b_{\Sigma}^2) \times N,$$

где  $N$  – число особей.

Для нашего примера из табл. 3.4 в гетерогенной выборке А (объединяет группы 1 и 2) эксцесс симметричных форм составит:

$$2 \times (\sum b_i^2 / K - b_\Sigma^2) \times N = 2 \times [(0,01+0,25)/2 - 0,09] \times 200 = 2 \times 0,04 \times 200 = 16.$$

Для Б (группы 1 и 3):

$$2 \times (\sum b_i^2 / K - b_\Sigma^2) \times N = 2 \times [(0,01+0,49)/2 - 0,16] \times 200 = 2 \times 0,09 \times 200 = 36.$$

Для В (группы 2 и 3):

$$2 \times (\sum b_i^2 / K - b_\Sigma^2) \times N = 2 \times [(0,25+0,49)/2 - 0,36] \times 200 = 2 \times 0,01 \times 200 = 4.$$

То есть, получили те значения, которые приведены в табл. 3.4. Однако в выборках из природы не известны такие параметры, как  $K$  и  $b_i^2$ .

Сравнение гетерогенных групп А и Б с В (табл. 3.4), показывает, что эффект Валунда выше в случае если доля анализируемой морфы меньше 0,5, то есть она является более редкой. Если анализируемая морфа становится доминирующей, то эффект Валунда снижается.

Таблица 3.4

Оценка величины эффекта Валунда в объединенной выборке, состоящей из «идеальных» гомогенных групп

Выборка №	Тип выборки	Число особей (N)	Частота морфы «а»	Частота морфы «b»	$a_{abc}$ – число особей с морфой «а» ( $a \times 2 \times N$ )	$St_a$ – число особей симметричных по морфе «а» ( $a^2 \times N$ )	$St_b$ – число особей симм. по морфе «b» ( $b^2 \times N$ )	Ст – ожидаемое число симметричных особей ( $St_a + St_b$ )	Сф – фактическое число симметричных особей	(Сф-Ст) – эффект Валунда
1	Гомогенная	100	0,9	0,1	20	81	1	82	82	0
2	Гомогенная	100	0,5	0,5	100	25	25	50	50	0
3	Гомогенная	100	0,3	0,7	140	9	49	58	58	0
А: гетерогенная (выборка 1+2)		200	0,7	0,3	120	98	18	116	132	16
Б: гетерогенная (выборка 1+3)		200	0,6	0,4	160	72	32	104	140	36
В: гетерогенная (выборка 2+3)		200	0,4	0,6	160	32	72	104	108	4

Сравнение данных табл. 3.4 и 3.5 показывает, что если доли морф в гетерогенных выборках идентичны, то размер объединенной выборки может не влиять на величину эксцесса С форм. Так избыток симметричных форм, рассчитанный по табл. 3.5 составит:

$$2 \times (\sum b_i^2 / K - b_{\Sigma}^2) = 2 \times [(0,16 + 0,64) / 2 - 0,36] = 0,08$$

$$\text{Или в абсолютных значениях: } 0,08 \times 50 = 4.$$

В табл. 3.4 в гетерогенной выборке В доля морфы  $b = 0,6$ . Аналогично в табл. 3.5 величина доли морфы  $b$  в объединенной выборке  $0,6$ . И хотя число анализируемых «особей» в табл. 3.4 и 3.5 различается (200 и 50, соответственно) эксцесс С форм в обоих случаях равен 4.

Во всех рассмотренных данных компьютерного моделирования достаточно легко находится ожидаемое значение избытка симметричных форм (табл. 3.4 и 3.5). Причем, во всех случаях индекс стабильности онтогенеза  $\sigma_d^2$  объединенной (гетерогенной) выборки отличается от  $\sigma_d^2$  обеих гомогенных групп, хотя очевидно, что механическое слияние выборок никак не влияет на стабильность развития «особей».

Таким образом, дисперсия разности сторон в проявлении признака ( $\sigma_d^2$ ) – индекс, очень часто используемый для характеристики уровня ФА и стабильности онтогенеза [18, 23, 25, 44, 54, 57, 131], не всегда объективно описывает интересующее нас явление. Он совершенно точно характеризует онтогенетические шумы развития при отсутствии нарушений в ФА типе изменчивости (то есть, когда в сравниваемых группах  $S_f - S_t = 0$ ). В других ситуациях необходимо с осторожностью относиться к результатам, основанных на оценке  $\sigma_d^2$ , и подкреплять анализ этого индекса другими, на что неоднократно указывал ряд авторов [18, 25, 54, 131, 133].

Таблица 3.5

Анализ выборок «особей» с билатерально флуктуирующим признаком, имеющим две морфы, в гомогенных (выборки 1 и 2) и объединенной (3) группе

Выборка 1				Выборка 2			
№ особи	Сторона тела		Разность	№ особи	Сторона тела		Разность
	левая	правая			левая	правая	
1	3	3	0	1	3	3	0
2	3	3	0	2	4	4	0
3	3	3	0	3	4	4	0
4	3	3	0	4	4	4	0
5	3	3	0	5	4	4	0
6	3	3	0	6	4	4	0
7	3	3	0	7	4	4	0
8	3	3	0	8	4	4	0
9	3	3	0	9	4	4	0
10	4	4	0	10	4	4	0
11	4	4	0	11	4	4	0
12	4	4	0	12	4	4	0
13	4	4	0	13	4	4	0
14	3	4	-1	14	4	4	0
15	4	3	1	15	4	4	0
16	3	4	-1	16	4	4	0
17	4	3	1	17	4	4	0
18	3	4	-1	18	3	4	-1
19	4	3	1	19	4	3	1
20	3	4	-1	20	3	4	-1
21	4	3	1	21	4	3	1
22	3	4	-1	22	3	4	-1
23	4	3	1	23	4	3	1
24	3	4	-1	24	3	4	-1
25	4	3	1	25	4	3	1
Доля морф	a= 0,6; b = 0,4		-	Доля морф	a= 0,2; b = 0,8		-
Ст(%) / абс.	$a_1^2+b_1^2 = 52,0 / 13$			Ст (%) / абс.	$a_2^2+b_2^2 = 68,0 / 17$		
Сф(%) / абс.	52,0 / 13			Сф (%) / абс.	68,0 / 17		
Сф - Ст	0			Сф - Ст	0		
$\sigma_d^2$	0,500			$\sigma_d^2$	0,333		
Объединенная выборка: n = 25+25 = 50							
Доля морф	a = 0,4;			b = 0,6			
Ст(%) / абс.	$a^2 + b^2 = 52,0 / 26$						
Сф(%) / абс.	60,0 / 30						
Сф - Ст	30-26 = 4						
$\sigma_q^2$	0,408						

Эффект Валунда может являться одной из основных причин избытка симметричных форм по сравнению с Ст и таким образом создавать значительные трудности в анализе соответствия фактически наблюдаемого и ожидаемого по правилу Астаурова соотношения С и АС форм. Эффект Валунда препятствует выявлению причин несоответствия Сф и Ст в случаях избыточности особей симметричного типа. Так как оценка эффекта Валунда возможна только в искусственно созданных выборках необходимо подкрепление результатов анализа показателя разности Сф и Ст оценкой иных индексов ФА, а также исследованием выживаемости симметричных и асимметричных особей.

Вместе с тем, затруднений в дифференциации типов проявления билатеральных меристических признаков по ФА или АНС типу эффект Валунда не создает, так как характер распределения разностей их реализации справа и слева достаточно хорошо различается при сравнении графиков (рис. 3.1: Б, В и Д).

В табл. 3.6 проведен анализ возможного изменения величины эксцесса С форм в зависимости от долей одной из двух морф в гомогенных группах живых организмов. Рассмотрен простейший случай, когда гетерогенная выборка состоит всего из двух однородных групп ( $K=2$ ), в каждой из которых доли исследуемой морфы изменяются с шагом в 0,1. Как можно видеть, величина эффект Валунда изменяется зеркально в зависимости от величины разности между значениями данной морфы в гомогенных группах.

При этом эксцесс имеет максимум при наибольших различиях в частотах исследуемой морфы между объединяемыми группами (по абсолютной величине равен 0,8 в табл. 3.6). В этой точке среднее значение морфы в объединенной выборке максимально и равно 0,5 (табл. 3.6 и рис. 3.5). Считая, что гетерогенная популяция включает 100 организмов (рис. 3.5), получаем максимальную величину эксцесса в 32 особи С типа, что соответствует 32 % или, при переводе в доли, 0,32. При  $K>2$  максимальный эксцесс С форм будет ниже, так как показатель К находится в знаменателе

формулы расчета величины их эксцесса. Следовательно, если в природной популяции избыток симметричных особей по изучаемому признаку достоверно выше 0,32, то это уже не проявление эффекта Валунда, а указывает, либо на преимущественную реализацию в процессе развития симметричных форм (жесткий генетический контроль фенотипического проявления), либо на лучшую выживаемость симметричных особей в окружающей среде.

Таблица 3.6

Изменение величины избытка С форм в зависимости от соотношения долей морфы («b») в двух объединяемых группах (K=2) для выборки, состоящей из 100 особей

Доля морфы b в группе 1	Доля морфы b в группе 2	Разность долей морфы b в двух группах	Доля морфы b в объединенной группе (b <sub>Σ</sub> )	Абсолютное значение величины эффекта Валунда
0,1	0,2	-0,1	0,15	0,5
0,1	0,3	-0,2	0,20	2,0
0,1	0,4	-0,3	0,25	4,5
0,1	0,5	-0,4	0,30	8,0
0,1	0,6	-0,5	0,35	12,5
0,1	0,7	-0,6	0,40	18,0
0,1	0,8	-0,7	0,45	24,5
<b>0,1</b>	<b>0,9</b>	<b>-0,8</b>	<b>0,50</b>	<b>32,0</b>
0,2	0,9	-0,7	0,55	24,5
0,3	0,9	-0,6	0,60	18,0
0,4	0,9	-0,5	0,65	12,5
0,5	0,9	-0,4	0,70	8,0
0,6	0,9	-0,3	0,75	4,5
0,7	0,9	-0,2	0,80	2,0
0,8	0,9	-0,1	0,85	0,5

В случаях, когда различия в частоте определенной морфы по гомогенным выборкам меньше, чем максимальные (в нашем случае меньше 0,8) эффект Валунда будет снижаться, принимая минимально возможное значение 0,5 «особи», т.е. фактически стать не выявляемым (табл. 3.6). Кроме того, если подходить к оценке эффекта Валунда со «статистических» позиций, то даже для достаточно больших выборок при его малой величине обосновать различия между априорными и эмпирическими показателями симметричности (С<sub>т</sub> и С<sub>ф</sub>) по критерию  $\chi^2$  не всегда возможно. Например, для выборки в 75 «особей», состоящей из трех групп (K=3) с частотами морф

объединенной выборки:  $a_{\Sigma} = 0,6$ ;  $b_{\Sigma} = 0,4$ , ожидаемый эксцесс симметричных форм составит 4 особи, что статистически не будет подтверждено (суммарный  $\chi^2 = 0,9$ ;  $P > 0,05$ ).

Таким образом, эксцесс С особей наблюдается в гетерогенных выборках (неоднородных) с минимальной выравненностью частот. Соответственно, отсутствие эксцесса не обязательно отражает гомогенность, а может быть следствием, как выше показано (табл. 3.6, рис. 3.3), выравненности частоты анализируемой морфы в объединяемых выборках. В результате при анализе выборок из природных популяций по индексу Сф-Ст нельзя по величине разности судить о степени гомогенности или выравненности исследуемого материала. Верно лишь утверждение, что при выявлении эксцесса С форм в случае ФА изменчивости, мы имеем дело либо с гетерогенной выборкой, либо с селективным преимуществом подобных особей. А причина различий по величине разности Сф-Ст требует дополнительного изучения с применением иных подходов.

В качестве двух наиболее важных выводов, вытекающих из анализа компьютерного моделирования гетерогенных выборок, мы рассматриваем: 1. Неизбежность проявления эффекта Валунда в гетерогенных популяциях, что приводит к эксцессу симметричных форм по билатеральным признакам даже в случае, если они подвержены ФА изменчивости; 2. При достоверном по величине эксцессе симметричных форм по сравнению с ожидаемой их долей более, чем на 0,32, или недостатках, превышающей величину обратную частоте морф ( $1/m$ ), следует тщательнее изучать характер выживаемости особей с разным типом строения. Причем необязательно именно изучаемый признак в симметричном проявлении дает адаптивное преимущество, он может выступать маркером более значительных морфогенетических сдвигов в организме.

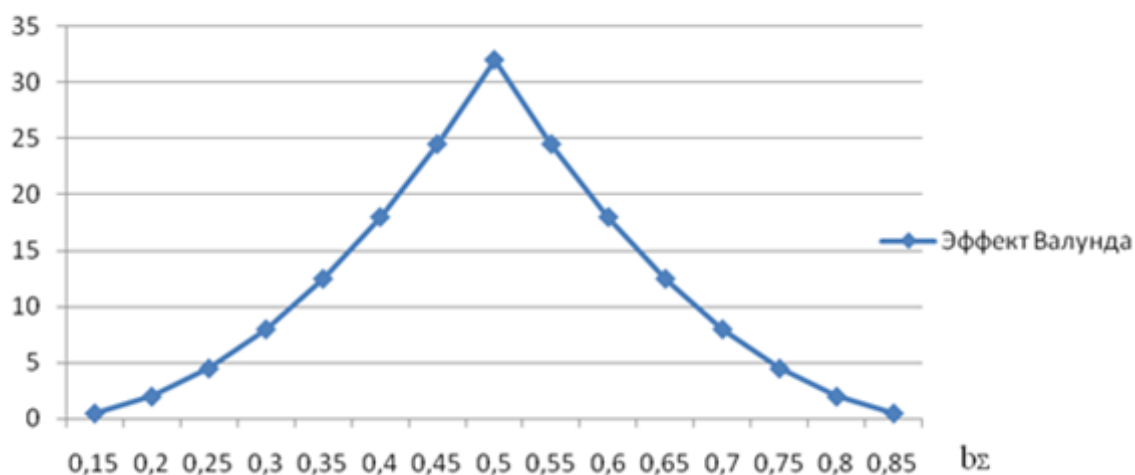


Рис. 3.3. Характер проявления эффекта Валунда в зависимости от доли изучаемой морфы в объединенной выборке. По оси ординат – абсолютное значение избытка симметричных особей в выборке из 100 организмов

Следовательно, даже в случае полиморфных билатеральных признаков и при отсутствии жесткой генетической детерминации на сторонах тела С типа их реализации, при направленной и ненаправленной асимметрии (табл. 3.2 – 3.6; рис. 3.2, 3.3) в не идеальных случаях АнС и НА (табл. 3.1) может наблюдаться достаточно много симметричных особей. Вне зависимости от причин этого явления, полученные с помощью симулирования факты, позволяют утверждать, что живое по счетным билатеральным признакам организовано в большей степени по варианту симметрии.

Основываясь на полученных с помощью компьютерного симулирования данных рассмотрим возможные пути их применения в рамках экологического мониторинга, ориентированного на анализ изменения стабильности онтогенеза по проявлению билатеральных признаков под действием различных факторов. Для этого кратко рассмотрим, как проявляется нестабильность онтогенеза по счетным признакам. Переход от жесткой детерминации развития билатеральных признаков (может проявляться в полной симметрии, направленной асимметрии и антисимметрии) к флуктуирующему типу, отражает изменение характера его фенотипической реализации. Однако, если отход от полной симметрии и НА типа асимметрии будет сопровождаться ростом показателя дисперсии

разности в проявлении билатеральных признаков, то переход от и АнС типов к ФА – уменьшением величины этого индекса в силу появления симметричных форм, то есть нулевых значений разности. Анализ только индекса  $\sigma_d^2$  не позволит выявить этих изменений.

В рамках ФА изменчивости повышение шумов развития всегда отражает расширение нормы реакции (фенотипической выраженности и фенотипической реализации). Представим, что признак имеет узкую норму реакции, при которой одна морфа (например, три щетинки) реализуется с частотой 0,9, а альтернативная – 0,1. При этом доля С особей составит 0,82. Если неопределенность возрастет, то есть норма реакции по проявлению признака расширится (например, до 0,7 и 0,3, соответственно), то доля С особей уменьшится (в нашем примере до 0,58). Максимум неопределенности и самая широкая норма реакции, будет при равенстве частот альтернативных морф, когда будет наблюдаться минимальная доля симметричных особей равная 0,5 (рис. 3.2). Соответственно, появление новых вариантов морф (например, пяти, шести и т.д.) будет также отражать расширение нормы реакции, увеличение нестабильности и приведет к снижению доли симметричных особей (раздел «гомогенные выборки»). Если бы все обстояло так просто, как описано, то дисперсия разности в качестве оценки нестабильности онтогенеза была бы лучше, чем расчет доли С особей (показателя Ст), т.к. в отличие от качественной оценки: симметрично – несимметрично, содержит информацию о степени различий между сторонами. Но как было показано выше (подраздел «гетерогенные выборки») неоднородность популяций (состоящих из невыровненных по частотам морф групп) приводит к эксцессу С форм не связанному с изменением стабильности онтогенеза, что не отражает адекватно показатель дисперсии разности. В этом случае значительно больше информации дает оценка Ст и разности Сф и Ст. Во-первых, индекс Ст при ФА типе изменчивости совершенно однозначно отразит расширение нормы реакции, выразившееся либо в появлении новых морф, либо в росте неопределенности их реализации

(приближение частот к равенству их долей, т.е. при альтернативной вариации к 0,5). Таким образом, изменение  $S_t$  индекса однозначно укажет на изменение стабильности онтогенеза, что не обеспечивает расчет  $\sigma_d^2$ . Во-вторых, анализ разности  $S_f-S_t$  выявит эффект эксцесса симметричных форм (эффект Валунда) и характер его изменения в различных выборках. При этом, если разность  $S_f-S_t$  достоверно больше 0, но меньше 0,32, являющийся максимальным значением эксцесса симметричного проявления признака, то невозможно без дополнительных исследований определить, связан ли эксцесс с гетерогенностью и/или действием отбора в пользу симметричных форм. Но, если разность  $S_f-S_t$  достоверно больше 0,32, то в соответствии с рис. 3.5, демонстрирующим, что подобное невозможно за счет эффекта Валунда, можно предположить, что  $S$  особи имеют селективное преимущество, что и привело к их избыточному числу по сравнению с ожидаемым. Из этого, однако, не следует, что преимущество обеспечивает именно исследуемый признак, который может являться маркером протекающего в популяции процесса перестройки структуры. При этом нельзя исключить, и это требует специального анализа, что признак практически мономорфен (соответственно, жестко детерминирована симметрия), а наблюдающиеся АС особи – редкие исключения. Кроме того, если  $S_f < 1/m$ , где  $m$  – число морф, то, как обсуждалось в разделе «гомогенные выборки», это также может указывать на изменение фенотипической структуры под действием отбора, либо отражать иной тип асимметрии.

Важно подчеркнуть, что если доля симметричных особей лежит за пределами обозначенных порогов ( $S_f-S_t > 0,32$  и  $S_f < 1/m$ ), то необходимо обсуждать влияние экологических факторов на выживаемость особей. Внутри этого диапазона мы говорим лишь о влиянии на стабильность онтогенеза. В обоих случаях для однозначных выводов нужен дополнительный анализ, но несомненно, что обсуждаемый акцент характера

действия экологических факторов (элиминация или изменение стабильности развития) претерпевает качественное изменение.

В табл. 3.7 мы обобщили возможный ход анализа стабильности онтогенеза особей в зависимости от изменения условия их существования с учетом информации полученной от всех рассмотренных в работе индексов.

Таблица 3.7

Оценка стабильности онтогенеза особей в выборках при изменении условий существования (переход из состояния А в Б) на основе сочетанного учета двух индексов

Вариант	Индекс	Характер изменения показателя при переходе из А в Б	Оценка уровня стабильности онтогенеза в точке Б
1	Сф-Ст	Не изменяется или растет	Увеличение нестабильности
	$\sigma_d^2$	Растет	
2	Сф-Ст	Не изменяется или уменьшается	Снижение нестабильности
	$\sigma_d^2$	Уменьшается	
3	Сф-Ст	Уменьшается	Ситуация не определяется
	$\sigma_d^2$	Растет	
4	Сф-Ст	Растет	Ситуация не определяется
	$\sigma_d^2$	Уменьшается	
5	Сф-Ст	Равно 0	Любой из индексов корректно характеризует стабильность онтогенеза
	$\sigma_d^2$ (и Ст)	Любое поведение	

## **Глава 4. ХАРАКТЕР ПРОЯВЛЕНИЯ СИММЕТРИИ ПО БИЛАТЕРАЛЬНЫМ СЧЕТНЫМ ПРИЗНАКАМ У ДРОЗОФИЛЫ**

### **4.1. Характер проявления признака «число веточек аристы» у самок**

Сезонные изменения факторов среды оказывают значительное влияние на существование популяций любых организмов, тем более, на жизнь пойкилотермных членистоногих. В серии ранее опубликованных работ [23, 30, 31, 32, 33] описаны особенности изменения фенотипической и генотипической структуры, наблюдающиеся в популяции дрозофилы, происходящей из окрестностей пос. Иноземцево. В частности, исследован характер изменения структуры этой популяции по проявлению билатеральной изменчивости признаков в зависимости от сезона и пола мух [22, 23, 30, 31]. Отличием нашего анализа от проведенного ранее, является применение иных индексов оценки стабильности онтогенеза, соблюдение протокола [18, 131] по вычленению АНС и НА типов изменчивости. Считаем важным, с одной стороны, на основе индексов, приведенных в главе 3, дать описание структуры популяции насекомых по счетным билатеральным признакам, охарактеризовать уровень стабильности онтогенеза у мух в зависимости от их пола, сезона, адаптивного значения признака. С другой стороны, сравнить выводы, полученные ранее и на основе предложенных подходов для верификации последних.

В соответствии с имеющимися рекомендациями [18, 22, 131, 133] на первом этапе анализа проявления билатеральной изменчивости и стабильности онтогенеза особей исключена возможность влияния на результаты исследования ошибок, связанных с наличием в выборках антисимметрии или направленной асимметрии.

Для оценки наличия АНС изменчивости у самок по признаку число веточек аристы (ВА) проведен графический анализ частоты распределения значений разности их количества с двух сторон тела. Во всех сезонных выборках выявлены схожие результаты (рис. 4.1). В соответствии с

описанным в главе 3, очевидно, что ярко выраженная унимодальность частотных графиков распределения значений разностей с вершиной, направленной вверх, позволяет говорить об отсутствии антисимметрии во всех исследованных выборках дрозофилы по ВА, что полностью соответствует выводу, недавно сделанному Д.Е. Гавриковым [22], с применением иного подхода к анализу этого материала.

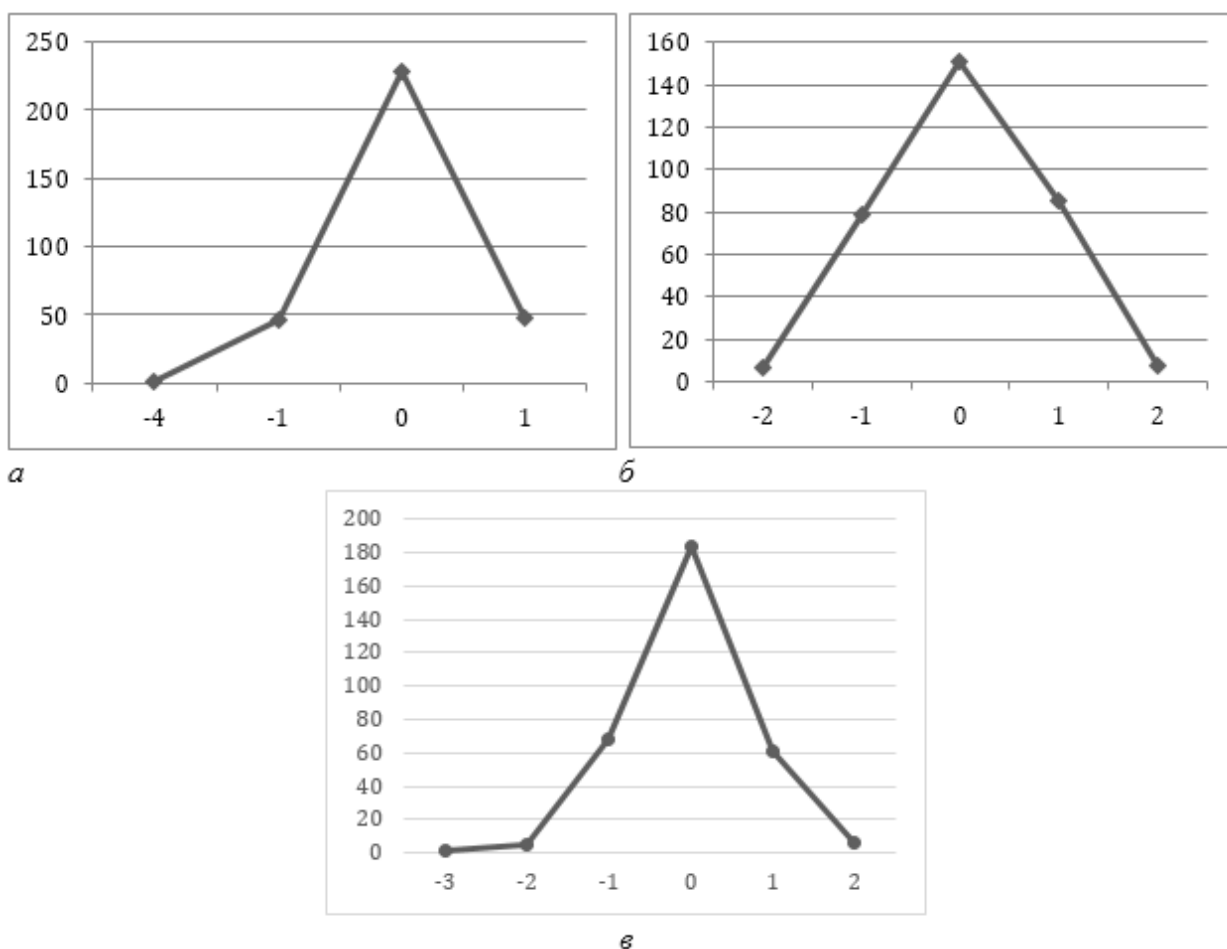


Рис. 4.1. Распределение значений разности между правой и левой сторонами у самок по числу веточек аристы: а – весенняя выборка, б – летняя, в – осенняя. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений

Для вычленения НА изменчивости у самок дрозофилы по признаку ВА дана оценка среднего значения разности его проявления на левой и правой сторонах. Получившееся среднее во всех сезонных выборках близко к нулю, что указывает на отсутствие НА изменчивости. Кроме того, для всех

исследованных выборок в дисперсионном анализе отсутствует влияние фактора «сторона тела» (табл. 4.1), что подтверждает сделанный вывод.

Таблица 4.1

Двухфакторный дисперсионный анализ (с одним наблюдением в ячейке) билатеральной изменчивости числа веточек аристы у самок дрозофилы

Выборка	Источник варьирования	df	MS	F
Весенняя	Особь	324	0,4197	2,5 ***
	Сторона тела	1	0,0138	0,1
	Погрешность	324	0,1713	-
Летняя	Особь	329	0,5434	1,6 ***
	Сторона тела	1	0,0970	0,3
	Погрешность	329	0,3404	-
Осенняя	Особь	324	0,5883	1,4 **
	Сторона тела	1	0,0062	0,0
	Погрешность	324	0,4352	-

Примечание в этой таблице и далее: \* -  $P < 0,05$ , \*\* -  $P < 0,01$ , \*\*\* -  $P < 0,001$

Интересно, отметить, что ранее [30, стр. 473] для этих же выборок дрозофилы констатировали наличие НА в отдельных семьях дрозофилы: «В каждой из выборок по всем признакам, как в  $F_2$  так и в  $F_3$  наблюдались случаи достоверного наличия НА как с положительным, так и отрицательным значением. ... Не обнаружено влияния сезонного изменения условий жизни и пола на этот показатель». Из приведенной цитаты, очевидно, что авторы выявили НА изменчивость в некоторых семьях, но с противоположенной направленностью. Как следствие взаимной компенсации разнонаправленных тенденций для всей выборки целиком у Г.В. Гречаного с соавторами [31] влияния сезона на НА не выявлено. Применяя дисперсионный анализ, рекомендуемый для выявления НА в настоящее время [18, 131, 133], мы также не обнаруживаем проявления НА в выборках дрозофилы ни в один из сезонов (табл. 4.1). То есть, вывод об отсутствии НА изменчивости у самок во всех трех сезонных выборках дрозофилы по ВА полностью у авторов совпадает. Интересный же вывод Г.В. Гречаного и др. [31] о наличии НА в отдельных семьях дрозофилы, требует специального изучения причин, что не входило в задачу нашего исследования.

Следовательно, с учетом, что средняя разность проявления признака ВА у мух с права и с слева близка к 0, в популяции наблюдается достаточно много С особей (табл. 4.2) и отсутствует АнС и НА изменчивость, приходим к выводу, что у самок дрозофилы реализуется ФА тип асимметрии. Этот вывод согласуется с предшествующими результатами изучения данной популяции [22, 23, 31].

В табл. 4.2 приведены показатели, характеризующие проявление признака ВА у самок дрозофилы в различные сезоны года.

Таблица 4.2

Показатели, характеризующие проявление признака «число веточек аристы» у самок *Drosophila melanogaster* в различные сезоны года

Сезон	Число мух (N)	Число морф (m)	Ст	Сф	Сф - Ст (индекс эффекта Валунда)	$\sigma_d^2$
Весна	325	5	0,54±0,027	0,70±0,025	0,16±0,020	0,343
Лето	330	5	0,42±0,027	0,46±0,027	0,04±0,011	0,680
Осень	325	6	0,49±0,028	0,57±0,028	0,08±0,015	0,870

Анализ пороговых значений, за пределами которых наблюдаемое изменение фенотипической структуры популяции по билатеральному признаку более вероятно связано с элиминацией особей, показывает: 1. Для всех сезонов года  $S_f > 1/m$  (соответственно, для весны больше  $S_f$  0,20; лета – 0,20; осени – 0,17).  $1/m$  – минимальное ожидаемое значение  $S_f$ , где  $m$  – число наблюдаемых дискретных морф. 2. Для всех сезонов года  $S_f - S_t$  достоверно меньше 0,32 (табл. 4.2), составляющей максимально возможную величину эксцесса симметричных особей, не связанную с действием отбора. Таким образом, ни в одном случае изучаемые индексы не выходят за обозначенные границы (глава 3), позволяющие более просто выявить наличие селективного изменения структуры популяции.

Во всех исследованных выборках (табл. 4.2) наблюдается преобладание значения  $S_f$  над  $S_t$ . Однако в летний сезон, по сравнению с весной, разность между этими двумя показателями снижается сразу в четыре раза, что вероятно, отражает уменьшение эффекта Валунда (глава 3). Произойти это

может по двум не взаимоисключающим причинам: или уменьшается гетерогенность выборки, или (и) отбор действует против симметричных по ВА особей. Нам кажется более вероятной первая причина. В частности, ранее по другим биологическим критериям показано [31], что летний период менее благоприятен, для дрозофилы т.к. факторы внешней среды, например, температура и плотность населения, имеют предельно высокие значения. Следовательно, селективная нагрузка на особей, обитающих в этот период, максимально велика. И хотя анализируемые нами дрозофилы являются потомками второго лабораторного поколения (глава 2), то есть, все мухи развивались в стандартных и абсолютно одинаковых условиях, выявляемые сезонные различия у выборок, отражают трансформацию генетической структуры исходной популяции, в том числе, по показателям стабильности онтогенеза.

Показанное ранее обитание мух в летней сезон в более жестких условиях внешней среды и значительное влияние отбора на их популяцию [31, 32], полностью согласуется с данными по уменьшению эксцесса С особей (табл. 4.2), как следствия сформировавшегося генотипического и фенотипического единообразия исследуемого материала.

Но, несмотря на то, что структура популяции дрозофилы по ВА в летний сезон претерпевает существенное изменение по отношению к весеннему периоду (табл. 4.2), в соответствии с табл. 3.7 (вариант соотношения показателей № 3) характер их изменения не позволяет утверждать, что происходит нарушение стабильности онтогенеза особей. Лишь косвенные данные, полученные ранее, позволяют предполагать, что в летний сезон действительно произошло увеличение шумов развития у мух по признаку ВА. Это можно допустить из того, что в предшествующих исследованиях [28, 37] показано, что мухи из летней выборки характеризуются генетически детерминированными более мелкими размерами тела. Высказывалось предположение [22, 31], что особи с малыми размерами тела отличаются довольно коротким периодом жизни,

ускоренным периодом развития, что в совокупности может привести к нарушению стабильности онтогенеза, т.е. увеличению числа асимметричных мух. Именно этот факт регистрируется по всем использованным индексам ФА, как в ранее проведенных исследованиях [22, 23, 31], так и в нашей работе (табл. 4.2).

Характер изменения индексов  $S_f$ - $S_t$  и  $\sigma_d^2$  и  $S_t$  соответствует ситуации № 1 из табл. 3.7 и позволяет утверждать о наличии некоторого роста нестабильности онтогенеза у мух в осенний период.

#### 4.2. Характер проявления признака «число веточек аристы» у самцов

Графики распределения разности в проявлении числа ВА у самцов приведены на рис. 4.2. Их унимодальность и направленность вершины вверх, свидетельствует, что, как и у самок у самцов не проявляется АнС изменчивость.

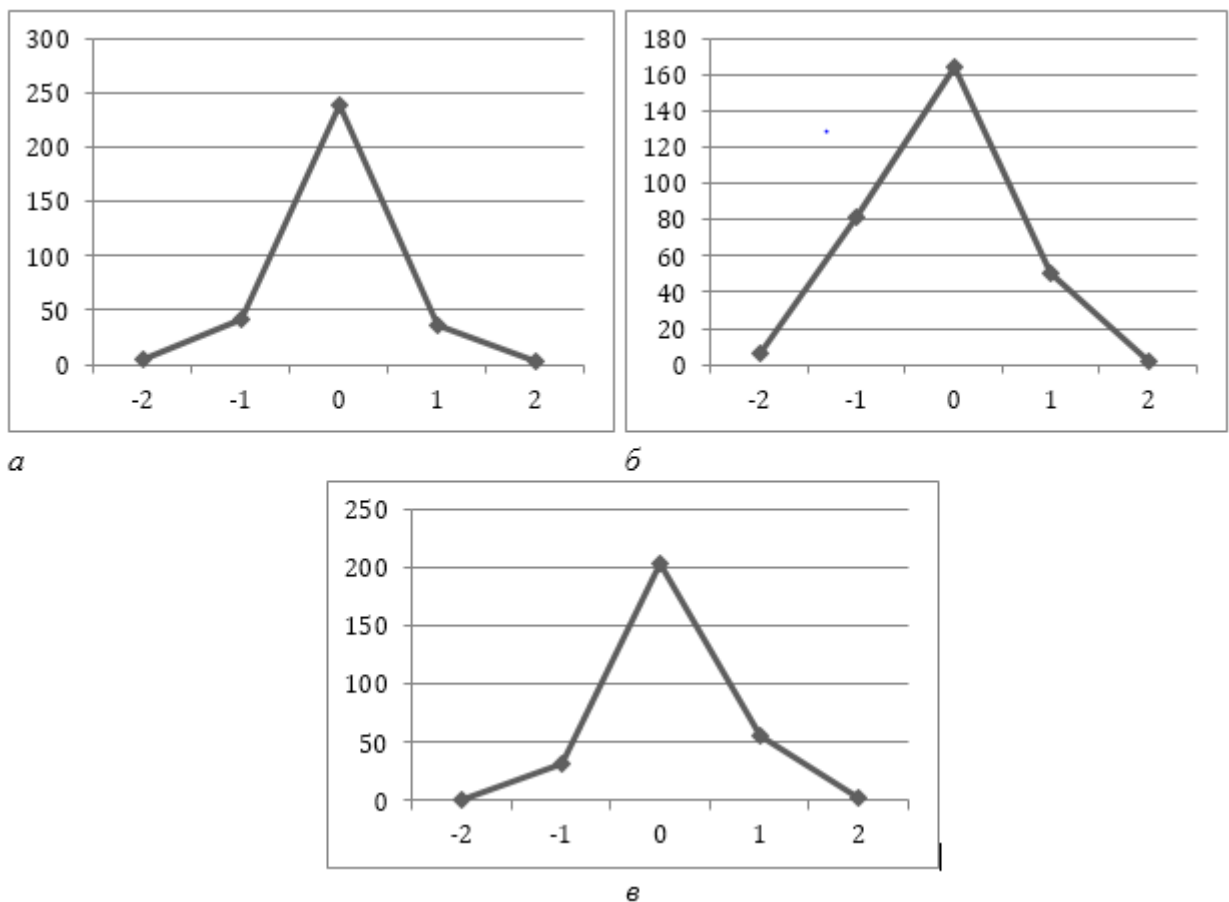


Рис. 4.2. Распределение значений разности между правой и левой сторонами у самцов по числу веточек аристы: а – весенняя выборка, б –

летняя, в – осень. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений

В табл. 4.3 приведены данные дисперсионного анализа по влиянию факторов «особь» и «сторона тела» на проявление признака число ВА у самцов. В весенней выборке, как и у самок, достоверного влияния фактора «сторона тела» не выявлено, что доказывает отсутствие НА изменчивости. Однако для летней и осенней выборки наблюдается статистически подтвержденное проявление НА асимметрии. Как обсуждалось в главе 1, при выявлении этого типа изменчивости требуется применение скорректированных методов расчета индексов, характеризующих стабильность онтогенеза особей.

Таблица 4.3  
Двухфакторный дисперсионный анализ (с одним наблюдением в ячейке) билатеральной изменчивости числа веточек аристы у самцов дрозофилы

Выборка	Источник варьирования	df	MS	F
Весенняя	Особь	324	0,3250	2,0***
	Сторона тела	1	0,1862	1,1
	Погрешность	324	0,1645	-
Летняя	Особь	304	0,4645	1,8***
	Сторона тела	1	2,3672	9,0**
	Погрешность	304	0,2619	-
Осенняя	Особь	294	0,3422	2,0***
	Сторона тела	1	1,3288	7,7**
	Погрешность	294	0,1724	-

Доля самцов в весенней выборке с симметричным проявлением ВА признака с двух сторон тела достаточно велика (табл. 4.4), что позволяет считать, что, как и у самок у них реализуется ФА асимметрия. В летней и осенней выборке у самцов достоверно проявилась НА изменчивость. С чем связан характер изменения типа изменчивости, причем только у самцов, мы затрудняемся сказать. Причем, величина индекса  $\sigma_d^2$  при этом не меняется в силу правила статистики: если из всех выборочных наблюдений вычесть одну и ту же величину (константу), то дисперсия выборки не изменится [42].

Индекс Ст и Сф-Ст вычислить не возможно в виду не разработанности подхода (табл. 4.4).

Таблица 4.4

Показатели, характеризующие проявление признака число веточек аристы у самцов *Drosophila melanogaster* в различные сезоны года

Сезон	Число мух (N)	Число морф (m)	Ст	Сф	Сф - Ст (индекс эффекта Валунда)	$\sigma_d^2$
Весна	325	4	0,60±0,030	0,74±0,026	0,14±0,018	0,329
Лето	305	6	-	0,54±0,032	-	0,524
Осень	295	5	-	0,69±0,035	-	0,345

Анализ пороговых значений, за пределами которых наблюдаемое изменение фенотипической структуры популяции по билатеральному признаку более вероятно связано с элиминацией особей, показывает: 1. Для весны Сф достоверно больше  $1/m$  ( $0,74 \pm 0,026 > 0,25$ ;  $t=17,8$  при  $P<0,05$ ). 2. Для весны Сф-Ст ( $0,14 \pm 0,018$ ) достоверно меньше 0,32 ( $t=4,28$  при  $P<0,05$ ) (табл. 4.4). То есть, ни в одном случае изучаемые индексы не выходят за обозначенные границы (глава 3), позволяющие выявить наличие селективного изменения структуры популяции.

Проследить характер изменения стабильности онтогенеза в зависимости от сезона в данном случае ни по одному из индексов не получается без привлечения дополнительной информации. Так ситуация изменения индексов от весны к лету соответствует пункту № 3, а от лета к осени – № 4 из табл. 3.7.

В настоящее время вопрос о половом диморфизме уровня асимметрии является спорным и не имеет однозначного ответа. Множество исследований демонстрируют полное отсутствие каких-либо отличий в проявлении билатеральной изменчивости между самками и самцами [44]. Вместе с тем, в ряде работ показано большее значение асимметрии у самцов в сравнении с самками [48]. Таким образом, немаловажным аспектом исследования является анализ половых различий в проявление билатеральных признаков (табл. 4.5).

Сравнительный анализ значений дисперсии разности проводился с помощью F-критерия Фишера, для остальных индексов использовался t-критерий Стьюдента. При рассмотрении данных полученных по признаку числа ВА для особей разного пола наибольшее значение индекса Ст весной и показателя Сф во все сезоны наблюдаются у самцов. Однако эти различия носят статистически значимый характер только для осенней выборки. По эффекту Валунда для весеннего сезона, единственного для которого его рассчитали для обоих полов (табл. 4.5), разности в его проявлении не выявлено. Для индекса  $\sigma_d^2$  наблюдается некоторая тенденция в различиях между полами, с преобладанием шумов развития у самок, но статистически значимых различий они достигают только в осенний сезон (табл. 4.5).

Таким образом, только в осенней популяции проявляются различия между самками и самцами. Однако сказать, что они вызваны именно увеличением нестабильности развития у самок нельзя, так как наблюдается одновременное увеличение  $\sigma_d^2$  и уменьшение Сф. Следовательно, выявляемые различия могут быть обусловлены разной степенью неоднородности выборок исследуемых самок и самцов (эффектом Валунда).

Таблица 4.5

Сравнение индексов стабильности у самок и самцов дрозофилы по признаку ВА

Сезон	Показатели стабильности развития											
	Ст			Сф			Сф-Ст			$\sigma_d^2$		
	♀♀	♂♂	P	♀♀	♂♂	P	♀♀	♂♂	P	♀♀	♂♂	P
Весна	0,54±0,027	0,60±0,030	P>0,05	0,70±0,025	0,74±0,026	P>0,05	0,16±0,020	0,14±0,018	P>0,05	0,343	0,329	P>0,05
Лето	0,42±0,027	-	-	0,46±0,027	0,54±0,032	P>0,05	0,04±0,011	-	-	0,680	0,524	P>0,05
Осень	0,49±0,024	-	-	0,57±0,028	0,69±0,035	P<0,05	0,08±0,010	-	-	0,870	0,345	P<0,01

### 4.3. Характер проявления признака «число стерноплевральных щетинок» у самок

Проведен графический анализ частоты распределения значений разности между сторонами тела у самок по признаку «число стерноплевральных щетинок» (рис. 4.2). Выявлен схожий характер изменчивости для всех сезонных выборок, а именно унимодальность распределений значений разности с вершиной, направленной вверх, что позволяет исключить АнС асимметрию в его проявлении.

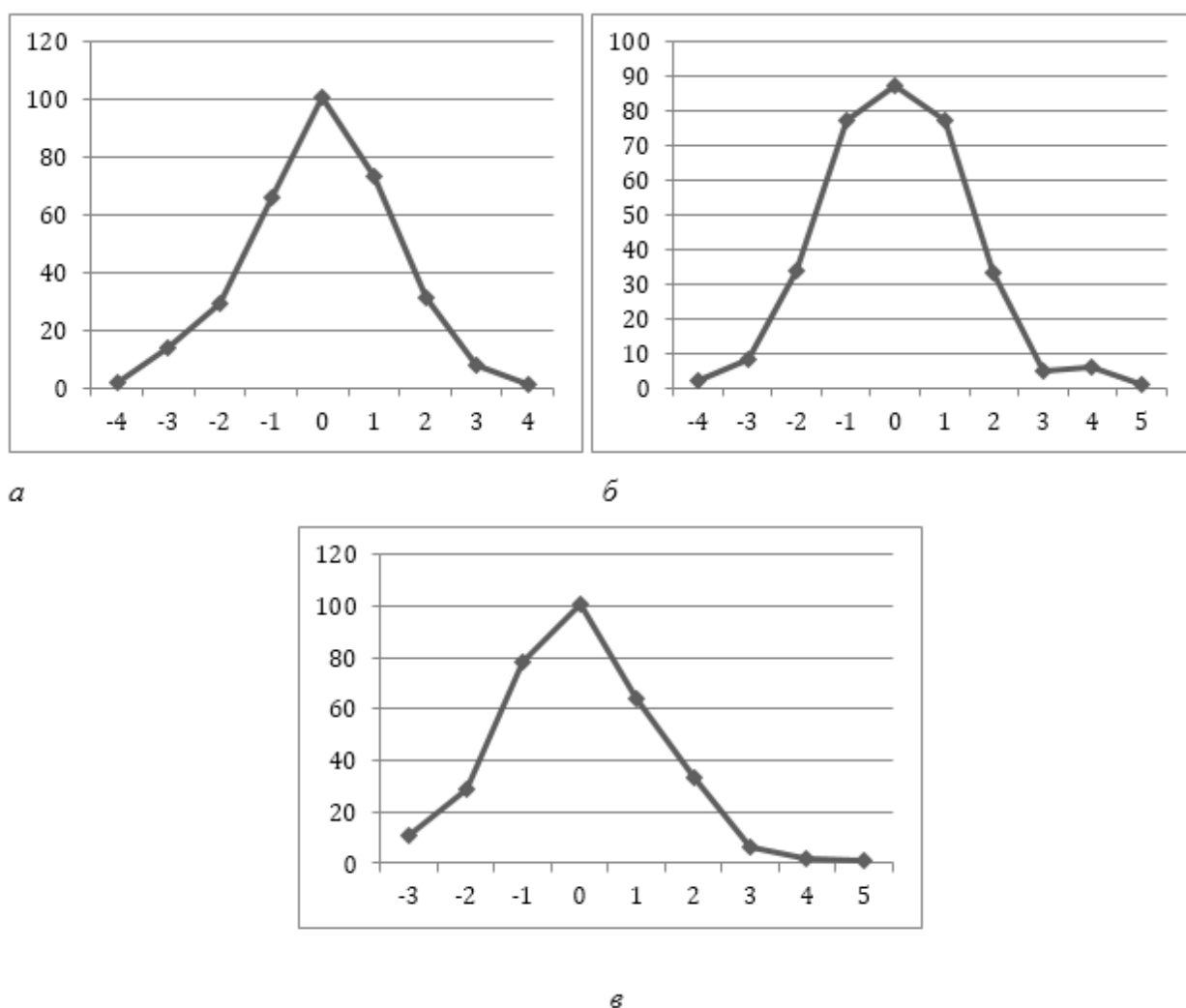


Рис. 4.3. Распределение значений разности между правой и левой сторонами у самок по числу стерноплевральных щетинок: *а* – весенняя выборка, *б* – летняя, *в* – осенняя. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений

Двухфакторный дисперсионный анализ среднего значения разности проявления признака слева и справа (табл. 4.6) не выявил наличия НА, т.к.

отсутствует влияние фактора «сторона тела». Кроме того, средние значения разности близкие к 0, подтверждают отсутствие НА в рассматриваемых выборках у самок.

Учитывая выше изложенное, и проявление достаточно значительной доли симметричных особей (табл. 4.7) по признаку число СЩ, следует считать, что для рассматриваемых сезонных выборок характерен ФА тип изменчивости.

Таблица 4.6

Двухфакторный дисперсионный анализ (с одним наблюдением в ячейке) билатеральной изменчивости числа стерноплевральных щетинок у самок дрозофилы

Выборка	Источник варьирования	df	MS	F
Весенняя	Особь	324	1,9062	2,0***
	Сторона тела	1	0,1862	0,2
	Погрешность	324	0,9639	-
Летняя	Особь	329	2,3984	2,3***
	Сторона тела	1	0,1515	0,1
	Погрешность	329	1,0512	-
Осенняя	Особь	324	1,9711	2,1***
	Сторона тела	1	0,0985	0,1
	Погрешность	324	0,9256	-

Отдельные индексы, характеризующие сезонные выборки самок дрозофилы по признаку СЩ, приведены в табл. 4.7.

Анализ пороговых значений, за пределами которых наблюдаемое изменение фенотипической структуры популяции по билатеральному признаку более вероятно связано с элиминацией особей, показывает: 1. Для всех сезонов года  $S_f > 1/m$  (соответственно, для весны больше 0,11; лета – 0,10; осени – 0,13). 2. Для всех сезонов года  $S_f - S_t$  достоверно меньше 0,32 (табл. 4.7). То есть ни в одном случае изучаемые индексы не выходят за обозначенные границы (глава 3), позволяющие выявить наличие селективного изменения структуры популяции.

Таблица 4.7

Показатели, характеризующие проявление признака «число стерноплевральных щетинок» у самок *Drosophila melanogaster* в различные сезоны года

Сезон	Число мух (N)	Число морф (m)	Ст	Сф	Сф - Ст (индекс эффекта Валунда)	$\sigma_d^2$
Весна	325	9	0,25±0,013	0,31±0,011	0,06±0,010	1,928
Лето	330	10	0,11±0,010	0,26±0,015	0,15±0,041	2,102
Осень	325	8	0,24±0,014	0,31±0,015	0,07±0,013	1,851

Наиболее существенные изменения показателей характерны для летней выборки (табл. 4.7). Показатель дисперсии разности для особей из этой выборки демонстрирует наибольшее значение в сравнении с другими сезонами. Однако различия статистически не существенны. Значения Ст для особей летнего периода достоверно ниже, чем для особей весеннего ( $t=8,54$  при  $P<0,05$ ) и осеннего ( $t=7,56$  при  $P<0,05$ ) сезонов. Тенденции в изменении индексов Сф-Ст и  $\sigma_d^2$  в соответствии с пунктом 1 табл. 3.7 позволяют утверждать, что нестабильность развития летом у мух по признаку СЩ выше, чем весной. Это косвенно подтверждает, что и характер сезонных различий по признаку ВА (см. 4.2) связан именно со стабильностью онтогенеза особей.

Между весной и осенью ни по одному из индексов существенных различий не выявлено. Таким образом, по признаку СЩ, как и по ВА, наибольшая нестабильность онтогенеза у мух проявляется в летнее время.

Во всех представленных в табл. 4.7 выборках прослеживается избыток симметричных форм проявления признака. Наибольший разрыв между Сф и Ст характерен для летней выборки. Экссесс симметричных форм (увеличение разности с 0,07 до 0,15 не имеющей достоверной статистической разности) должен вести к снижению показателя  $\sigma_d^2$  не затрагивающему фактический уровень стабильности онтогенеза (глава 3). Это одновременно объясняет почему по этому индексу в отличие от применения Ст не удается выявить значимых различий. Экссесс С форм маскируется фактический

характер поведения индекса  $\sigma_d^2$ , который, тем не менее, также возрос в летний сезон, подтверждая увеличение нестабильности онтогенеза у мух, связанный, вероятно, с влиянием неблагоприятных экологических факторов, обсуждавшихся выше, в летний период.

Причина разного характера изменения величины эффекта Валунда в летний сезон по ВА и СЩ признаку, по нашему мнению, связаны с их разной адаптивной значимостью для дрозофилы, что будет обсуждаться ниже (разд. 4.5).

#### 4.4. Характер проявления признака «число стерноплевральных щетинок» у самцов

При графическом анализе частоты распределения значений разности между сторонами тела по признаку СЩ не выявлено АнС типа проявления асимметрии, так как наблюдается унимодальность распределений значений разности с вершиной, направленной вверх (рис 4.4).

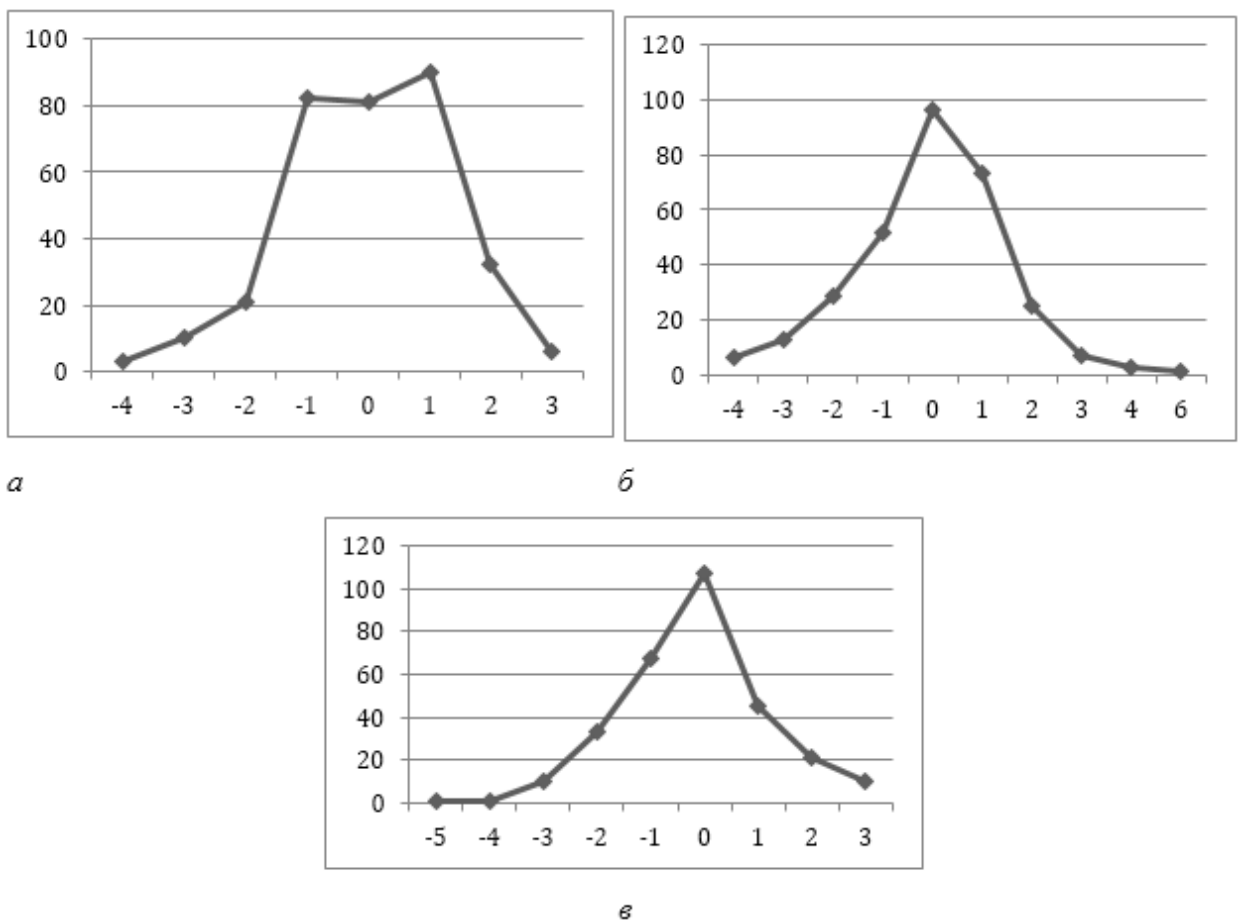


Рис. 4.4. Распределение значений разности между правой и левой сторонами у самцов по числу стерноплевральных щетинок: а – весенняя

выборка, *b* – летняя, *в* – осенняя. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений

Среднее значение разности проявления признака слева и справа близко к 0. Двухфакторный дисперсионный анализ с одним наблюдением в ячейке (табл. 4.8) не выявил достоверного влияния фактора «сторона тела» по признаку СЩ у самцов. Это свидетельствует об отсутствии у них изменчивости по НА типу.

Таблица 4.8

Двухфакторный дисперсионный анализ (с одним наблюдением в ячейке) билатеральной изменчивости числа стерноплевральных щетинок у самцов дрозофилы

Выборка	Источник варьирования	df	MS	F
Весенняя	Особь	324	2,5829	2,9***
	Сторона тела	1	0,0554	0,1
	Погрешность	324	0,8887	-
Летняя	Особь	304	2,8879	2,5***
	Сторона тела	1	0,1984	0,2
	Погрешность	304	1,1523	-
Осенняя	Особь	294	2,0415	2,2***
	Сторона тела	1	5,1271	5,6
	Погрешность	294	0,9162	-

Таким образом, исключив из исследования АнС и НА и учитывая достаточно значительную долю особей с симметричным проявлением рассматриваемого признака (табл. 4.9), можно заключить, что в выборках наблюдается ФА тип изменчивости по признаку СЩ.

Анализ пороговых значений, за пределами которых наблюдаемое изменение фенотипической структуры популяции по билатеральному признаку более вероятно связано с элиминацией особей, показывает: 1. Для всех сезонов года  $S_f > 1/m$  (соответственно, для весны больше 0,10; лета – 0,09; осени – 0,13). 2. Для всех сезонов года  $S_f - S_t$  достоверно меньше  $0,32 \pm 0,038$  (табл. 4.9). То есть ни в одном случае изучаемые индексы не выходят за обозначенные границы (глава 3), позволяющие выявить наличие селективного изменения структуры популяции.

Таблица 4.9

Показатели, характеризующие проявление признака число стерноплевральных щетинок у самцов *Drosophila melanogaster* в различные сезоны года

Сезон	Число мух (N)	Число морф (m)	Ст	Сф	Сф - Ст (индекс эффекта Валунда)	$\sigma_d^2$
Весна	325	10	0,22±0,011	0,25±0,010	0,03±0,005	1,777
Лето	305	11	0,22±0,013	0,31±0,019	0,09±0,012	2,305
Осень	295	8	0,24±0,014	0,36±0,022	0,12±0,016	1,832

Достоверного влияние сезона не выявлено ни по индексу  $\sigma_d^2$ , ни по Ст. Это указывает, что поданному признаку стабильность онтогенеза особей не изменяется (табл. 4.9).

Эффект Валунда по признаку СЩ у самцов достоверно выше летом ( $t=4,62$  при  $P<0,05$ ) и осенью ( $t=5,37$  при  $P<0,05$ ) по сравнению с весной. Различия между летом и осенью у мух не существенны (табл. 4.9).

Сравнительный анализ значений дисперсии разности проводился с помощью F-критерия Фишера, для остальных индексов использовался t-критерий Стьюдента. Не выявлены и межполовые различия в проявлении СЩ признака по всем исследованным индексам (табл. 4.10). Однако и у самок и у самцов по признаку СЩ наблюдается в летний период рост эффекта Валунда.

Таким образом, нельзя считать доказанным наличие каких-либо половых различий в проявлении билатеральных признаков в рассматриваемой популяции.

#### **4.5. Сравнение характера проявления симметрии по билатеральным признакам с разной адаптивной значимостью**

Проводя сравнительный анализ проявления исследуемых признаков у особей в зависимости от условий их обитания (сезона) или пола, следует учитывать, что они имеют разную адаптивную значимость для организма. Известно, что признак ВА для дрозофилы обладают большей адаптивной ценностью, чем СЩ [30, 31, 37].

И для самцов и для самок большая нестабильность развития по всем индексам ( $\sigma_t$  и  $\sigma_d^2$ ) характерна для менее адаптивно важного признака – СЩ (табл. 4.11 и 4.12). Эта закономерность прослеживается независимо от сезона года, нередко достигая значимых различий.

По всем индексам при изучении обоих признаков у самок и самцов дрозофилы мы приходим к выводу о росте нестабильности развития у мух в неблагоприятный для них летний сезон (табл. 4.11 и 4.12).

Единственный показатель, который изменяется по более (ВА) или менее (СЩ) адаптивно важному признаку неодинаково – это эффект эксцесса С форм: в лений сезон разность Сф-Ст по ВА достоверно падает, а по СЩ – растет. Полагаем, что это может быть следствием более жесткого отбора, по адаптивно важному признаку, что выравнивает его значение во всех внутривидовых группах, тем самым снижая эффект Валунда. Признак СЩ подвергающийся меньшему контролю со стороны естественного отбора (или даже нейтрального для его носителей в популяции) постепенно в течение сезона накапливает разнообразие, которое приводит к росту индекса Сф-Ст. В частности, весь диапазон изменчивости по признаку ВА укладывается в шесть вариантов проявления. Вместе с тем, по признаку СЩ может наблюдаться до 11 вариантов фенотипов одновременно существующих в популяции, то есть практически в два раза больше, чем по ВА.

В соответствии с данными табл. 3.7 (вариант № 1) можно считать, что только весной различий в стабильности онтогенеза по признакам ВА и СЩ нет. Летом и осенью, как выше указывалось, возможно в результате накопления селективно более нейтральных вариантов СЩ признака стабильность развития по СЩ ниже, чем по ВА (варианты № 1 табл. 3.7).

Таблица 4.10

Сравнение индексов стабильности у самок и самцов дрозофилы по признаку СЦ

Сезон	Показатели стабильности развития											
	Ст			Сф			Сф-Ст			$\sigma_d^2$		
	♀♀	♂♂	P	♀♀	♂♂	P	♀♀	♂♂	P	♀♀	♂♂	P
Весна	0,25±0,013	0,22±0,011	P>0,05	0,31±0,011	0,25±0,010	P<0,05	0,06±0,010	0,03±0,005	P<0,05	1,928	1,777	P>0,05
Лето	0,11±0,010	0,22±0,013	P<0,05	0,26±0,015	0,31±0,019	P<0,05	0,15±0,041	0,09±0,012	P>0,05	2,102	2,305	P>0,05
Осень	0,24±0,014	0,24±0,014	P>0,05	0,31±0,015	0,36±0,022	P>0,05	0,07±0,013	0,12±0,016	P<0,05	1,851	1,832	P>0,05

Таблица 4.11

Сравнение индексов стабильности у самок дрозофилы по признакам ВА и СЦ

Сезон	Показатели стабильности развития											
	Ст			Сф			Сф-Ст			$\sigma_d^2$		
	ВА	СЦ	P	ВА	СЦ	P	ВА	СЦ	P	ВА	СЦ	P
Весна	0,54±0,027	0,25±0,013	P<0,05	0,70±0,025	0,31±0,011	P<0,05	0,16±0,020	0,06±0,010	P<0,05	0,343	1,928	P<0,01
Лето	0,42±0,027	0,11±0,010	P<0,05	0,46±0,027	0,26±0,015	P<0,05	0,04±0,011	0,15±0,041	P<0,05	0,680	2,102	P<0,01
Осень	0,49±0,028	0,24±0,014	P<0,05	0,57±0,028	0,31±0,015	P<0,05	0,08±0,015	0,07±0,013	P>0,05	0,870	1,851	P<0,01

Таблица 4.12

Сравнение индексов стабильности у самцов дрозофилы по признакам ВА и СЦ

Сезон	Показатели стабильности развития											
	Ст			Сф			Сф-Ст			$\sigma_d^2$		
	ВА	СЦ	P	ВА	СЦ	P	ВА	СЦ	P	ВА	СЦ	P
Весна	0,60±0,030	0,22±0,011	P<0,05	0,74±0,026	0,25±0,010	P<0,05	0,14±0,018	0,03±0,005	P<0,05	0,329	1,777	P<0,01
Лето	-	0,22±0,013	-	0,54±0,032	0,31±0,019	P<0,05	-	0,09±0,012	-	0,524	2,305	P<0,01
Осень	-	0,24±0,014	-	0,69±0,035	0,36±0,022	P<0,05	-	0,12±0,016	-	0,345	1,832	P<0,01

Таким образом, подтверждено [22, 23, 30], что в большинстве случаев для ВА и СЦ признаков наблюдается изменчивость по ФА типу. Во всех анализируемых выборках прослеживается избыток С форм, что может являться результатом проявления эффекта Валунда. С применением индекса Ст подтвержден ранее выявленный эффект [22, 23, 30] более высокого уровня нестабильности развития у дрозофилы в неблагоприятный для мух летний период по сравнению с весной и в несколько меньшей степени осенью. Выявлено, что величина эксцесса С форм по адаптивно важному признаку (ВА) в летний период резко падает по сравнению с весной. Подобной закономерности не наблюдается по признаку с меньшей селективной ценностью (СЦ), который по разным индексам достоверно имеет более высокие шумы развития, чем ВА.

## **Глава 5. ХАРАКТЕР ПРОЯВЛЕНИЯ СИММЕТРИИ ПО БИЛАТЕРАЛЬНЫМ СЧЕТНЫМ ПРИЗНАКАМ У ТАЕЖНОГО КЛЕЩА**

### **5.1. Характер проявления билатеральных признаков кокс первой пары ног у особей, обитающих в разных климатических условиях**

Степень риска инфицирования позвоночных животных и человека патогенами определяется особенностями популяционной структуры переносчика [1, 16, 56].

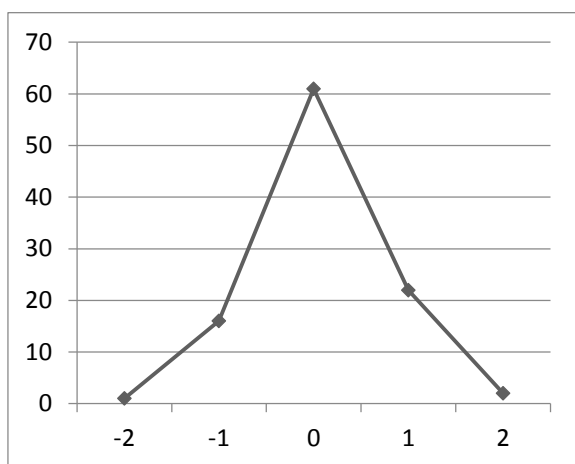
Для изучения влияния экологических факторов на особенности проявления изменчивости билатеральных признаков у особей таежного клеща проведено сравнение выборок, собранных в 2007-2010 гг. в пригородах Братска и Иркутска. Для приведения выборок к большей однородности, необходимость чего обоснована в главе 3, анализировали только самок, собранных на небольшой территории, то есть представителей одной популяции. Кроме того, при изучении изменчивости билатеральных признаков были учтены и другие рекомендации по подобному анализу [18, 131, 133] изложенные в главах 1-3.

Известно, что *I. persulcatus*, собранные в окрестностях г. Братска, обитают в условиях климатически менее благоприятных (резко выражена континентальность) и значительного антропогенного пресса. Так по официальным данным за 2007-2009 гг. суммарный выброс в атмосферу загрязняющих веществ составил в г. Братске 364, а в г. Иркутске 93 тысячи т [29]. Как следствие действия факторов, численность и встречаемость *I. persulcatus* в пригородах Братска, по сравнению с рекреационной зоной г. Иркутска, достоверно ниже, сроки активности короче, а в популяциях иксодид наблюдается значительная доля особей с аномалиями экзоскелета [74, 76, 77].

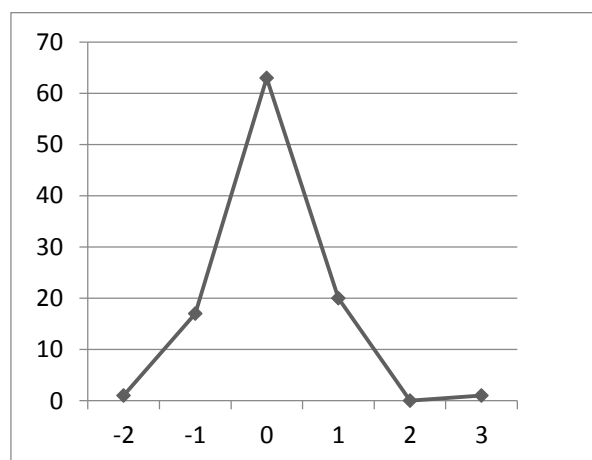
На коксе первой пары ног исследовано проявление четырех билатеральных признаков. Распределение значений отклонений в их проявлении с двух сторон тела является унимодальным с вершиной,

направленной вверх. Исключения наблюдаются для особей, собранных на рекреационной территории г. Братск в 2007 г., для признаков 11а и 11 в (рис. 5.1) анализ распределения значений отклонения выявил наличие АнС (вершина направлена вниз). Признаки проявившие АнС из дальнейшего исследования исключены, т.к. корректный расчет Ст не представляется возможным.

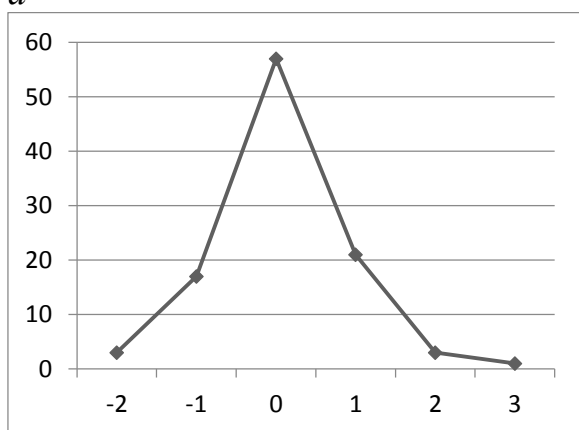
В остальных случаях для самок, собранных в пригородах Иркутска и Братска исключено наличие АнС типа изменчивости (рис. 5.1, Приложение 1). Об этом же свидетельствуют данные о большом количестве Сф особей, которых при идеальных АнС и НА типах изменчивости быть не должно. Интересно отметить, что визуальное проявление билатеральных признаков у клещей из пригородов Иркутска более хорошо соответствует ФА изменчивости, чем у особей с менее благоприятных условий жизни, собранных в пригородах Братска (рис.5.1).



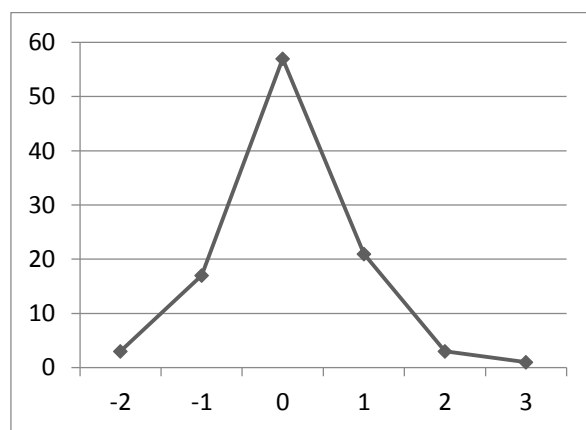
а



б



в



г

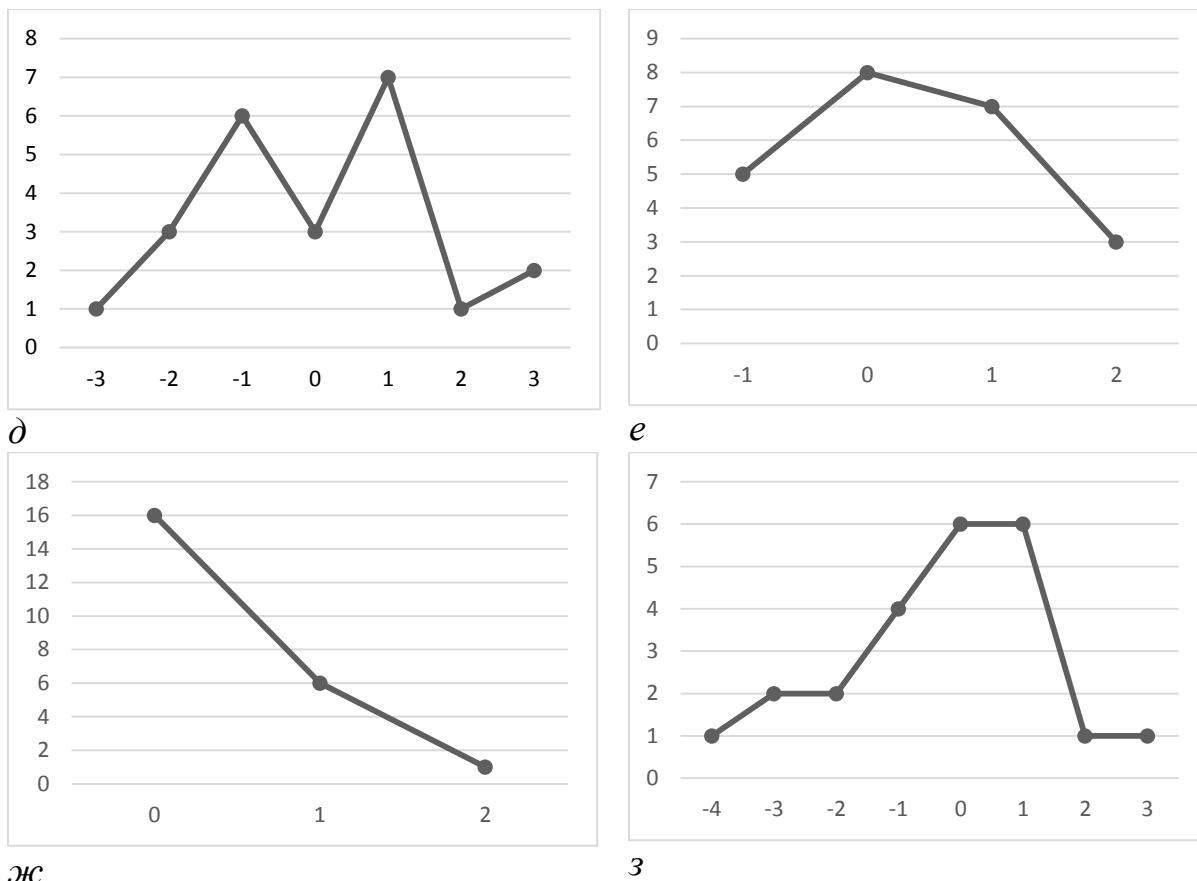


Рис. 5.1. Распределение значений разности между правой и левой сторонами билатеральных признаков первой коксы у особей собранных в 2007 г в рекреационной зоне г. Иркутска: *a* – признак 11а, *б* – 11б, *в* – 11в, *г* – 11г; в рекреационной зоне г. Братска: *д* – признак 11а, *е* – 11б, *ж* – 11в, *з* – 11г. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений.

Для выявления НА изменчивости проведен двухфакторный дисперсионный анализ (смешанная модель с одним наблюдением в ячейке, анализируемые факторы – «особь» и «сторона тела») (табл. 5.1). Из 22 проанализированных выборок клещей (четыре признака у самок из пригороды Иркутска и Братска за 2007-2009 гг.), влияние фактора «сторона тела» установлено только в двух случаях: по признакам 11 б в 2009 г. и 11 г в 2008 г для Иркутска. Причем, в обоих случаях показатель уровня значимости влияния фактора минимальный:  $P < 0,05$  (табл. 5.1). Мы полагаем, что это проявление так называемой «ошибки второго рода», когда случайно фиксируется достоверное влияние фактически не значимого фактора [42]. То есть, НА изменчивость по признакам коксы первой пары ног у клещей отсутствует. Вместе с тем, очень четко проявляются индивидуальные

особенности в числе щетинок у исследуемых особей. Так фактор «особь» достоверно влияет в 15 случаях из 22, то есть 68,2 % всех наблюдений.

Таблица 5.1

Двухфакторный дисперсионный анализ (с одним наблюдением в ячейке) билатеральной изменчивости первой коксы самок *I. persulcatus* из двух районов с контрастными экологическими условиями обитания

Район сбора	Признак	Год	Источник варьирования	Число степеней свободы	Средний квадрат	F (P)
1	2	3	4	5	6	7
Рекреационная зона г. Иркутска	11а	2007	Особь	101	0,6533	2,7***
			Сторона тела	1	0,3137	1,3
			Погрешность	101	0,2444	-
		2008	Особь	98	0,7713	2,1**
			Сторона тела	1	0,0455	0,1
			Погрешность	98	0,3720	-
		2009	Особь	97	0,7873	2,2***
			Сторона тела	1	0,4133	1,2
			Погрешность	97	0,3514	-
	11б	2007	Особь	101	0,6236	2,5***
			Сторона тела	1	0,0784	0,3
			Погрешность	101	0,2467	-
		2008	Особь	98	0,4944	2,0**
			Сторона тела	1	0,2475	1,0
			Погрешность	98	0,2475	-
		2009	Особь	97	0,4105	2,0**
			Сторона тела	1	1,0000	4,9*
			Погрешность	97	0,2062	-
	11в	2007	Особь	101	0,6667	1,9**
			Сторона тела	1	0,2402	0,7
			Погрешность	101	0,3491	-
		2008	Особь	98	0,3859	2,4***
			Сторона тела	1	0,0000	0,0
			Погрешность	98	0,1633	-
2009		Особь	97	0,2919	1,2	
		Сторона тела	1	0,4133	1,7	
		Погрешность	97	0,2380	-	
11г	2007	Особь	101	0,3679	4,2****	
		Сторона тела	1	1,2549	3,9	
		Погрешность	101	0,3242	-	

Продолжение табл. 5.1

1	2	3	4	5	6	7
		2008	Особь	98	1,6985	3,0***
			Сторона тела	1	2,9091	5,1*
			Погрешность	98	0,5724	-
		2009	Особь	97	0,8420	1,0
			Сторона тела	1	1,0000	1,2
			Погрешность	97	0,8247	-
Рекреационная зона г. Братска	11а	2008	Особь	48	1,0349	1,8*
			Сторона тела	1	0,5000	0,9
			Погрешность	48	0,5833	-
		2009	Особь	83	0,9575	1,7*
			Сторона тела	1	1,1667	2,0
			Погрешность	83	0,5763	-
	11б	2007	Особь	22	1,1818	2,5*
			Сторона тела	1	1,3913	2,9
			Погрешность	22	0,4822	-
		2008	Особь	48	0,3151	1,2
			Сторона тела	1	0,5000	1,8
			Погрешность	48	0,2708	-
		2009	Особь	83	0,3347	1,3
			Сторона тела	1	0,0536	0,2
			Погрешность	83	0,2584	-
	11в	2008	Особь	48	1,3002	25,9***
			Сторона тела	1	0,0918	1,8
			Погрешность	48	0,0502	-
		2009	Особь	83	0,3915	1,2
			Сторона тела	1	1,0060	3,2
			Погрешность	83	0,3192	-
	11г	2007	Особь	22	1,4842	1,0
			Сторона тела	1	1,0652	0,7
			Погрешность	22	1,4289	-
2008		Особь	48	1,8958	1,2	
		Сторона тела	1	0,2551	0,2	
		Погрешность	48	1,5259	-	
2009		Особь	83	1,4397	1,5*	
		Сторона тела	1	0,0536	0,1	
		Погрешность	83	0,9451	-	

Примечание в этой таблице и далее: \* -  $P < 0,05$ , \*\* -  $P < 0,01$ , \*\*\* -  $P < 0,001$

Анализ пороговых значений, за пределами которых наблюдаемое изменение фенотипической структуры популяции по билатеральному признаку более вероятно связано с элиминацией, показывает: 1. Значение  $S_f$  во всех рассматриваемых случаях выше  $1/m$ . 2. Разность  $S_f$  и  $S_t$  ни в одном случае не превысила порогового значения 0,32 (табл. 5.2).

Средняя величина  $\sigma_d^2$  по всем выборкам для четырех признаков выше у самок из Братского района ( $t=2,0$ ;  $P>0,05$ ), по сравнению с рекреационной зоной г. Иркутска (табл. 5.2). Подробный анализ показал, что значения дисперсии разности сторон тела выше для Братского района в 10 случаях из 12 рассматриваемых ( $P<0,01$  по критерию знаков), причем в 6 наблюдениях из 9 превышение достоверно по критерию Фишера. Таким образом, значение  $\sigma_d^2$  возрастает у особей, обитающих в неблагоприятных условиях жизни.

Следует ли из этого, что экологические факторы повлияли на стабильность онтогенеза самок в выборках из пригородов Братска?

Для ответа на вопрос рассмотрим влияние экологических условий на другие индексы, характеризующие стабильность онтогенеза (табл. 5.2). Средние значения  $S_f$  клещей достоверно выше у особей из пригородов Иркутска, по сравнению с Братском. Во всех (22) случаях  $S_f$  клещей выше  $S_t$ . Различия существенны (по критерию Стьюдента) для выборок из рекреационной зоны г. Иркутска ( $P<0,01$ ), хотя и не достигают значимых величин ( $P>0,05$ ) для Братского района.

Как показано в главе 3 избыток симметричных особей по сравнению с теоретически ожидаемым может быть следствием эффекта Валунда, который хотя и можно количественно оценить в искусственных выборках (глава 3), в выборках из природных условий детальному анализу не поддается. Следовательно, разность значений  $S_f$  и  $S_t$ , наряду с другими индексами оценки ФА [121, 123], сама по себе не может являться показателем стабильности онтогенеза особей в выборках.

Таблица 5.2

Показатели фенотипической изменчивости четырех билатеральных признаков первой коксы самок *I. persulcatus* из двух районов с контрастными экологическими условиями обитания

Район сбора	Признак	Год сбора	n	m	Пороговое значение (1/ m)	$\sigma_d^2$	Сф	Ст	Сф-Ст	
Рекреационная зона г. Иркутска	11а	2007	102	5	0,20	0,489	0,60	0,44	0,16	
		2008	99	6	0,17	0,744	0,49	0,40	0,09	
		2009	98	5	0,20	0,703	0,48	0,38	0,10	
	11б	2007	102	4	0,25	0,493	0,62	0,42	0,20	
		2008	99	3	0,33	0,495	0,60	0,44	0,16	
		2009	98	3	0,33	0,412	0,57	0,47	0,10	
	11в	2007	102	5	0,20	0,698	0,56	0,48	0,08	
		2008	99	4	0,25	0,327	0,71	0,62	0,09	
		2009	98	5	0,20	0,476	0,64	0,60	0,04	
	11г	2007	102	5	0,20	0,648	0,71	0,31	0,40	
		2008	99	7	0,14	1,145	0,47	0,29	0,18	
		2009	98	5	0,20	1,649	0,44	0,32	0,12	
	Средние значения						0,69±0,107	0,57±0,026	0,43±0,030	0,14±0,027
	Рекреационная зона г. Братска	11а	2008	49	6	0,17	1,167	0,49	0,34	0,15
			2009	84	6	0,17	1,153	0,39	0,35	0,04
11б		2007	23	4	0,25	0,964	0,35	0,31	0,04	
		2008	49	3	0,33	0,542	0,57	0,51	0,06	
		2009	84	3	0,33	0,517	0,56	0,48	0,08	
11в		2008	49	5	0,20	0,100	0,57	0,42	0,15	
		2009	84	5	0,20	0,638	0,52	0,51	0,01	
11г		2007	23	6	0,17	2,858	0,26	0,24	0,02	
		2008	49	8	0,13	3,052	0,27	0,25	0,02	
		2009	84	6	0,17	1,890	0,37	0,28	0,09	
Средние значения						1,29±0,317	0,44±0,039	0,37±0,033	0,07±0,016	
Сравнение показателей между двумя районами						t=1,8; P>0,05	t=2,8; P<0,05	t=1,4; P>0,05	t=2,2; P<0,05	

Учитывая, то что для выборки с территории г. Братск наблюдается увеличение значения дисперсии разности сторон, но показатель Сф-Ст при этом достоверно снижается, в соответствии с табл. 3.7 (вариант 3) мы не можем утверждать, что наблюдаемое изменение индекса  $\sigma_d^2$  связано с изменением уровнем стабильности развития, а не с эффектом Валунда.

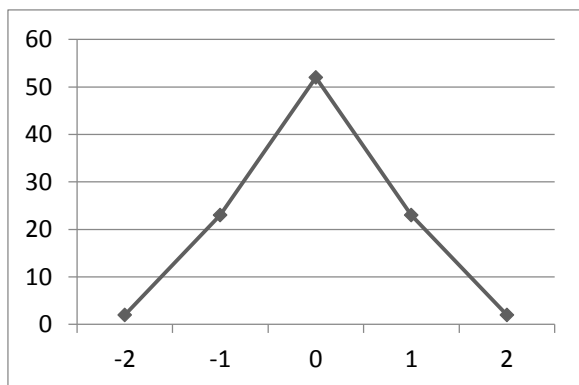
Таким образом, не один из примененных нами индексов оценки стабильности онтогенеза при имеющемся характере различий по ним у особей таежного клеща из двух районов обитания (табл. 5.2) не позволяет однозначно утверждать, что в неблагоприятных условиях произошло возрастание уровня онтогенетического шума. Только, исходя из общетеоретических представлений по данной проблеме, мы можем допустить, что рост дисперсии разности в проявлении признаков с двух сторон тела, наблюдающийся у клещей в Братском районе, отражает возросшую нестабильность онтогенеза в более неблагоприятных условиях жизни. Имеющиеся данные не позволяют ответить и на вопрос, связано ли наблюдаемое изменение индексов стабильности онтогенеза у клещей из двух районов (табл. 5.2) с различиями в условиях среды обитания или влиянием антропогенных факторов.

## **5.2 Характер проявления билатеральных признаков кокс четвертой пары ног у особей, обитающих в разных климатических условиях**

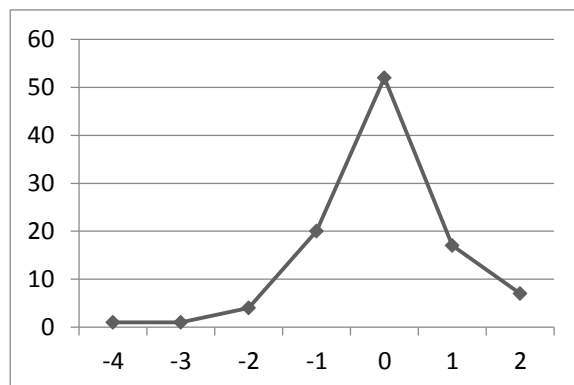
Для выявления АнС типа изменчивости проведен анализ распределения значений отклонений в проявлении признаков с двух сторон тела. Для выборок из пригородов Иркутска и Братска оно является унимодальным с вершиной, направленной вверх (рис. 5.2, Приложение 1). Это, а также наличие значительного числа симметричных особей (табл. 5.4) в выборках свидетельствуют об отсутствии АнС типа изменчивости у признаков IV коксы.

Для выявления НА изменчивости проведен двухфакторный дисперсионный анализ (смешанная модель) (таблица 5.3), показавший

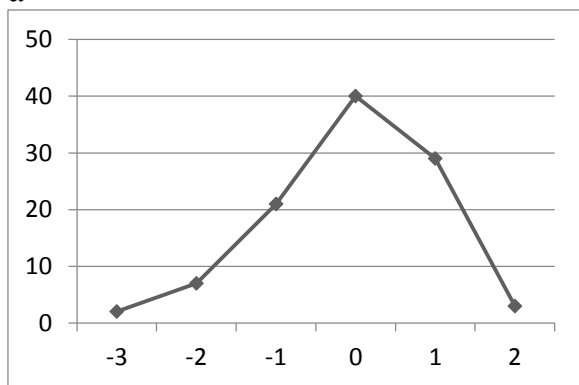
единичный случай влияния фактора «сторона тела»: по признаку 11 б в 2008 г. (Иркутск). При этом уровень значимости для данного фактора минимальный ( $P < 0,05$ ), что может свидетельствовать не о наличии НА, а так называемой «ошибки второго рода» [42]. В то же время фактор «особь», определяющий индивидуальные особенности исследуемых признаков у особей, оказывает достоверное влияние в 19 случаях из 24 (79,2%).



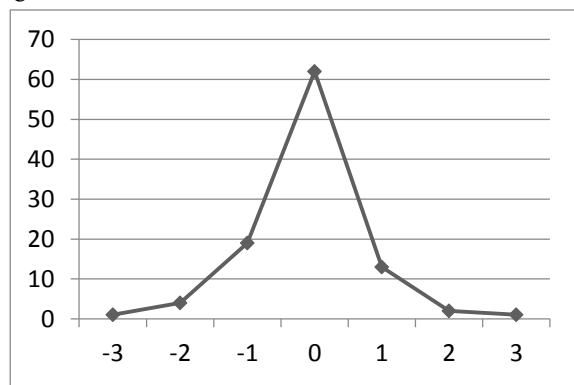
а



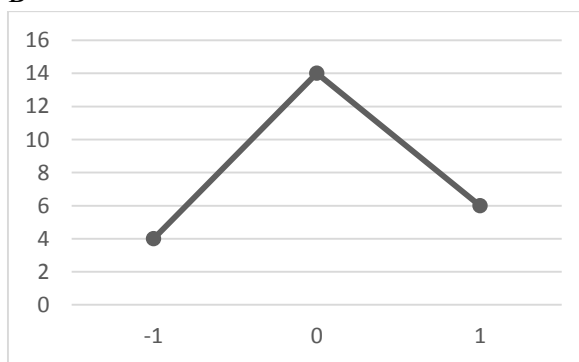
б



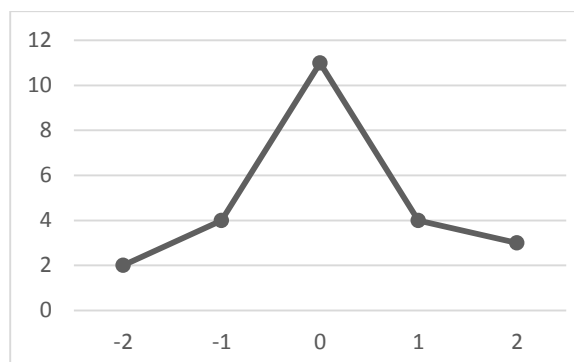
в



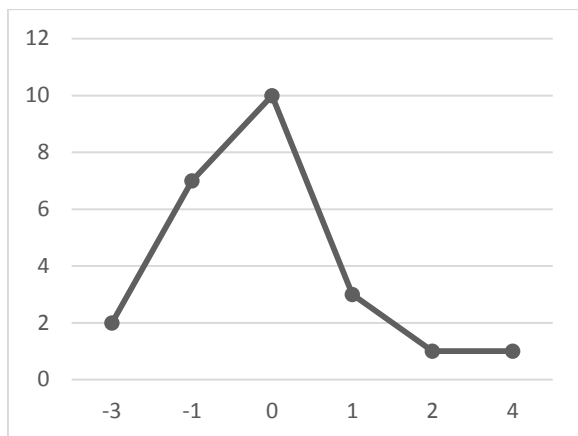
г



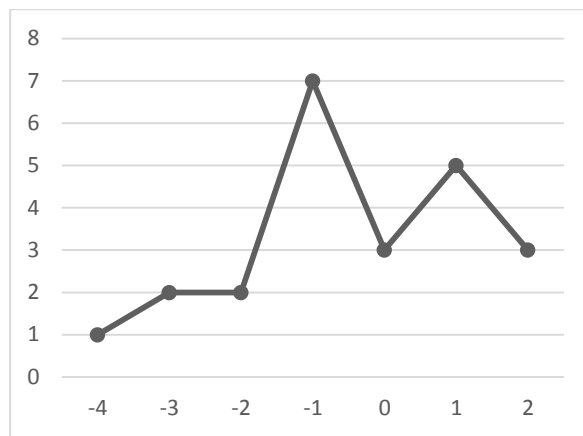
д



е



ж



з

Рис. 5.2. Распределение значений разности между правой и левой сторонами билатеральных признаков четвертой коксы у особей собранных в 2007 г в рекреационной зоне г. Иркутска: а – признак 11а, б – 11б, в – 11в, г – 11г; в рекреационной зоне г. Братска: д – признак 11а, е – 11б, ж – 11в, з – 11г. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений

Таблица 5.3

Двухфакторный дисперсионный анализ (с одним наблюдением в ячейке) билатеральной изменчивости четвертой коксы самок *I. persulcatus* из двух районов с контрастными экологическими условиями обитания

Район сбора	Признак	Год сбора	Источник варьирования	Число степеней свободы	Средний квадрат	F (P)
1	2	3	4	5	6	7
Рекреационная зона г. Иркутска	11а	2007	Особь	101	0,4094	1,3
			Сторона тела	1	0,0000	0,0
			Погрешность	101	0,3069	-
		2008	Особь	98	0,6123	2,1**
			Сторона тела	1	0,0051	0,0
			Погрешность	98	0,2908	-
		2009	Особь	97	0,5167	2,2*
			Сторона тела	1	1,4200	0,0
			Погрешность	97	0,2371	-
	11б	2007	Особь	101	0,8548	1,6**
			Сторона тела	1	0,0784	0,1
			Погрешность	101	0,5240	-
2008		Особь	98	0,9206	2,2*	
		Сторона тела	1	2,2273	5,3*	
		Погрешность	98	0,4212	-	

Продолжение таблицы 5.3

1	2	3	4	5	6	7
	11в	2009	Особь	97	0,6695	1,5*
			Сторона тела	1	0,0051	0,0
			Погрешность	97	0,4587	-
		2007	Особь	101	1,2392	2,3***
			Сторона тела	1	0,1765	0,3
			Погрешность	101	0,5329	-
		2008	Особь	98	0,7141	1,6*
			Сторона тела	1	1,6364	3,6
			Погрешность	98	0,4527	-
	2009	Особь	97	0,9070	1,8**	
		Сторона тела	1	0,0204	0,0	
		Погрешность	97	0,4946	-	
	11г	2007	Особь	101	0,6669	1,8**
			Сторона тела	1	0,4902	1,4
			Погрешность	101	0,3615	-
		2008	Особь	98	0,7540	2,4***
			Сторона тела	1	0,5051	1,6
			Погрешность	98	0,3112	-
2009		Особь	97	0,7800	2,3*	
		Сторона тела	1	0,0051	0,0	
		Погрешность	97	0,3453	-	
Рекреационная зона г. Братска	11а	2007	Особь	23	0,5616	2,6*
			Сторона тела	1	0,0833	0,4
			Погрешность	23	0,2138	-
		2008	Особь	48	0,3865	1,4
			Сторона тела	1	0,1633	0,6
			Погрешность	48	0,2674	-
		2009	Особь	83	0,6066	2,3**
			Сторона тела	1	0,1488	0,6
			Погрешность	83	0,2693	-
	11б	2007	Особь	23	0,6522	1,1
			Сторона тела	1	0,0833	0,1
			Погрешность	23	0,6051	-
		2008	Особь	48	0,9341	2,0**
			Сторона тела	1	1,2347	2,7
			Погрешность	48	0,4639	-
		2009	Особь	83	0,9744	1,5*
			Сторона тела	1	0,0536	0,1
			Погрешность	83	0,6319	-

Продолжение таблицы 5.3

1	2	3	4	5	6	7
	11в	2007	Особь	23	1,6377	1,6
			Сторона тела	1	0,3333	0,3
			Погрешность	23	1,0290	-
		2008	Особь	48	1,4758	2,4**
			Сторона тела	1	0,0102	0,0
			Погрешность	48	0,6144	-
		2009	Особь	83	1,3233	2,6***
			Сторона тела	1	0,0952	0,2
			Погрешность	83	0,5169	-
	11г	2007	Особь	22	2,0336	1,5
			Сторона тела	1	2,1739	1,6
			Погрешность	22	1,4012	-
		2008	Особь	48	0,9983	2,0**
			Сторона тела	1	0,0408	0,1
			Погрешность	48	0,4991	-
		2009	Особь	83	0,8975	2,7***
			Сторона тела	1	0,4821	1,4
			Погрешность	83	0,3376	-

Анализ пороговых значений, за пределами которых наблюдаемое изменение фенотипической структуры популяции по билатеральному признаку более вероятно связано с элиминацией, показывает: 1. Значение  $S_f$  во всех 24 случаях выше уровня  $1/m$ . 2. Для всех выборок  $S_f - S_t$  меньше 0,32 (табл. 5.4). Таким образом, изучаемые индексы не выходят за обозначенные границы (глава 3), позволяющие выявить наличие селективного изменения структуры популяции.

Средние значения дисперсии разности для всех признаков выше у особей из Братского района ( $t=1,7$ ;  $P>0,05$ ) в сравнении с Иркутским (табл. 5.4). Подробный анализ показал, что  $\sigma_d^2$  выше для Братского района в 9 случаях из 12, при чем в 3 наблюдениях различия статистически достоверны по критерию Фишера. Использование этого критерия для сравнения средних значений дисперсии также выявило статистическую достоверность ( $F=1,4$ ;  $P<0,05$ ) в отличии от критерия Стьюдента).

Таблица 5.4

Показатели фенотипической изменчивости четырех билатеральных признаков четвертой коксы самок *I. persulcatus* из двух районов с контрастными экологическими условиями обитания

Район сбора	Признак	Год	n	m	Пороговое значение (1/ m)	$\sigma_d^2$	Сф	Ст	Сф-Ст	
Рекреационная зона г. Иркутска	11а	2007	102	3	0,33	0,614	0,51	0,45	0,06	
		2008	99	4	0,25	0,582	0,60	0,43	0,17	
		2009	98	4	0,25	0,474	0,61	0,45	0,16	
	11б	2007	102	6	0,17	1,048	0,51	0,35	0,16	
		2008	99	5	0,20	0,842	0,45	0,34	0,11	
		2009	98	4	0,25	0,917	0,46	0,39	0,07	
	11в	2007	102	6	0,17	1,066	0,39	0,31	0,08	
		2008	99	6	0,17	0,905	0,46	0,42	0,04	
		2009	98	6	0,17	0,989	0,48	0,34	0,14	
	11г	2007	102	5	0,20	0,723	0,61	0,46	0,15	
		2008	99	5	0,20	0,622	0,53	0,39	0,14	
		2009	98	6	0,17	0,691	0,46	0,40	0,06	
	Средние значения						0,79±0,057	0,51±0,020	0,39±0,014	0,11±0,014
	Рекреационная зона г. Братска	11а	2007	23	3	0,33	0,428	0,58	0,44	0,14
			2008	49	3	0,33	0,535	0,53	0,47	0,06
2009			84	3	0,33	0,539	0,61	0,41	0,20	
11б		2007	23	4	0,25	1,210	0,46	0,37	0,09	
		2008	49	5	0,20	0,928	0,45	0,36	0,09	
		2009	84	5	0,20	1,264	0,36	0,32	0,04	
11в		2007	23	6	0,17	2,058	0,42	0,29	0,13	
		2008	49	6	0,17	1,229	0,33	0,29	0,04	
		2009	84	7	0,14	1,034	0,40	0,32	0,08	
11г		2007	23	7	0,14	2,802	0,13	0,24	-0,11	
		2008	49	5	0,20	0,998	0,45	0,36	0,09	
		2009	84	6	0,17	0,675	0,54	0,39	0,15	
Средние значения						1,14±0,198	0,44±0,037	0,36±0,019	0,08±0,022	
Сравнение показателей между двумя районами						t=1,7; P>0,05	t=1,7; P>0,05	t=1,3; P>0,05	t=1,2; P>0,05	

Средняя Сф и Ст выше у особей из пригородной зоны г. Иркутск, в сравнении с г. Братском. В 23 случаях из 24 Сф превышает Ст (табл. 5.4). Однако, как уже неоднократно упоминалось ранее, наблюдаемый эксцесс симметричных форм может являться результатом эффекта Валунда, который также может оказывать влияние на значение показателя  $\sigma_d^2$ .

В связи с тем, что отсутствуют достоверное различие среднего значения Сф-Ст между выборками по критерию Стьюдента (табл. 5.2), можно сделать вывод, о большем уровне нестабильности развития (глава 3; табл. 3.7) у особей этой зоны в сравнении с клещами с пригородной территории г. Иркутск.

### **Сравнительный анализ кокс первой и четвертой пары ног**

Известно, что первая пара ног у клещей служит не только для движения, но и играет важную роль в момент ожидания (подстерегания) добычи. Благодаря обонятельным органам (орган Галлера) расположенным на передних лапках, клещ определяет направление в котором находится его потенциальная жертва. А используя крючки передних лапок, клещ может зацепиться практически за все, что его коснется. Это обуславливает большую адаптивную важность первой пары ног по отношению ко всем остальным [15, 16]. Кроме того, четвертая пара ног формируется у клещей на нимфальной стадии, соответственно, она меньше время по сравнению с первой парой, имеющейся уже у личинок, подвергается действию естественного отбора. Учитывая, различное адаптивное значение для особей – первой и четвертой пар ног мы имеем возможность провести сравнительный анализ показателей ФА для подобных – неравноценных структур тела.

Исходно ожидалось, что первой паре ног присущ более высокий уровень стабильности развития. Сделано допущение, что это должно распространяться и на другие признаки, формирующиеся на первой паре ног по сравнению с аналогичными морфами на других ногах. Для особей с пригородной территории г. Иркутск наблюдается достоверное снижение

показателя  $S_f$  для четвертой пары ног в сравнении с первой, сопровождаемое повышением  $\sigma_d^2$  (табл. 5.5), позволяющее предположить в данном случае больший уровень нестабильности развития.

Подводя итог исследованию по оценке влияния экологических факторов, связанных с условиями жизни таежного клеща, на характер проявления у них билатеральных признаков, мы пришли к следующим выводам: 1. Изменчивость по меристическим признакам проявления щетинок на коксах в подавляющем числе случаев не относится к АНС и НА типам; 2. В популяциях наблюдается высокая доля С особей по всем изученным признакам *I. persulcatus*, что свидетельствует в пользу их ФА изменчивости; 3. Изучаемые индексы во всех случаях не превышают пороговых значений, следовательно, по изученным признакам не происходит явно выраженного селективного изменения структуры популяций. 4. Индекс  $\sigma_d^2$  выше у самок из Братского района, обитающих в более неблагоприятных условиях по коксе I и IV; 5. Значения индексов  $S_f$  и  $S_f-S_t$  выше у *I. persulcatus* из пригородов Иркутска по коксе I, что не позволяет однозначно трактовать различия по  $\sigma_d^2$ , как следствие нарушения стабильности развития у самок в пригородах Братска; 6. Однако, по коксе IV значимых различий в эффекте Валунда у клещей из двух мест обитания нет, следовательно, различия по  $\sigma_d^2$  в этом случае однозначно должны трактоваться как нарушение стабильности онтогенеза у самок из неблагоприятных условий пригородов Братска.

Таблица 5.5

Сравнение показателей фенотипической изменчивости по четырем билатеральным признакам у самок таежного клеща

Район сбора	Показатели	$\sigma_d^2$		Ст		Сф		Сф-Ст	
		Кокса I	Кокса IV	Кокса I	Кокса IV	Кокса I	Кокса IV	Кокса I	Кокса IV
Рекреационная зона г. Иркутск	Среднее и ошибка	0,69±0,107	0,79±0,057	0,44±0,033	0,40±0,015	0,59±0,029	0,51±0,022	0,14±0,032	0,11±0,015
	Значение критерия	t=0,8		t=1,1		t=2,2		t=0,9	
	Значение P	P>0,05		P>0,05		P<0,05		P>0,05	
Рекреационная зона г. Братск	Среднее и ошибка	1,29±0,317	1,14±0,198	0,36±0,035	0,36±0,019	0,40±0,048	0,44±0,037	0,04±0,021	0,08±0,022
	Значение критерия	t=0,4		t=0,0		t=0,7		t=1,3	
	Значение P	P>0,05		P>0,05		P>0,05		P>0,05	

### **5.3. Характер проявления билатеральных признаков кокс у особей с внутривидовыми различиями в строении экзоскелета**

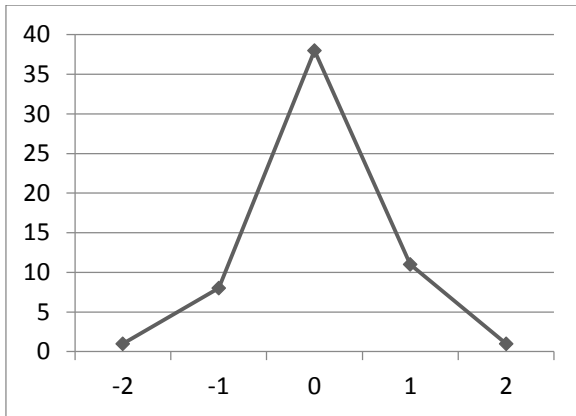
Нарушения в строении экзоскелета (морфозы) – достаточно частое явление, наблюдающееся у *I. persulcatus* на всем протяжении видового ареала [1, 2, 74, 76, 77]. Выявлено, что частота морфозов возрастает у иксодовых клещей при росте загрязненности почв тяжелыми металлами [2]. Однако в популяциях *I. persulcatus* с севера Иркутской области показан рост числа морфозов, по сравнению с югом, при отсутствии избыточного содержания кадмия и ряда других тяжелых металлов [74, 76, 77].

Существует значительное число работ, где показаны различия в векторной способности имаго таежного клеща в зависимости от его генотипических и фенотипических особенностей, в том числе от наличия или отсутствия аномалий экзоскелета [2, 76, 77, 85]. В этой связи представлялось важным исследовать особенности проявления билатеральных счетных признаков и стабильность онтогенеза у нормальных и аномальных клещей, как еще одного индикатора их эпидемиологического значения.

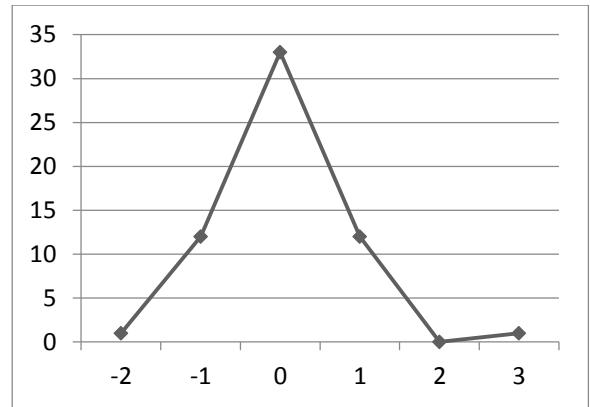
В связи с тем, что выборки довольно редко содержат достаточное количество и нормальных и аномальных особей, мы остановились на анализе одной выборки, включающей 59 особей с нормальным строением экзоскелета и 43 с аномальным строением. Данная выборка собрана на территории рекреационной зоны г. Иркутск в 2007 г.

В разд. 5.1 и 5.2 показано, что изменчивость исследованных билатеральных морфологических признаков *I. persulcatus* в большинстве случаев не соответствует НА и никогда не проявляет АНС тип и лучше всего описывается как ФА вариация. Но так как в данном разделе нормальные и аномальные самки клещей анализируются отдельно, для них вновь проведены необходимые анализы в отношении НА и АНС типов изменчивости. Распределение значений отклонений в проявлении признаков с двух сторон тела является унимодальным (рис. 5.3, 5.4) с вершиной, направленной вверх. Следовательно, наличие АНС типа изменчивости может

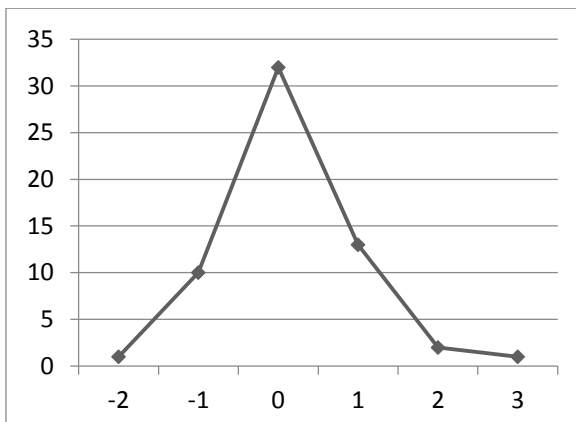
быть исключено и у нормальных, и у аномальных по строению экзоскелета особей.



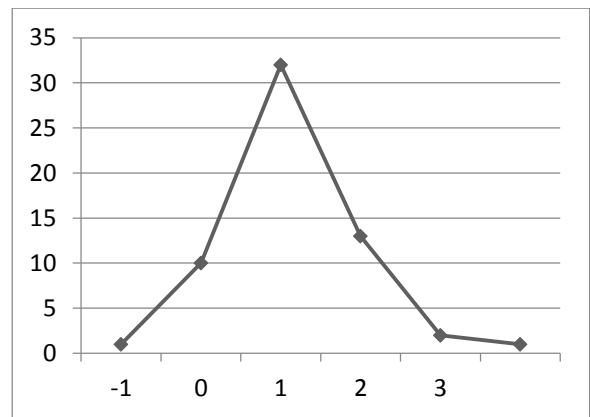
*a*



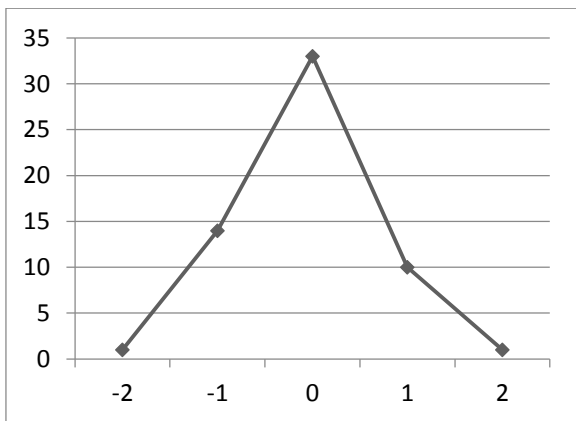
*б*



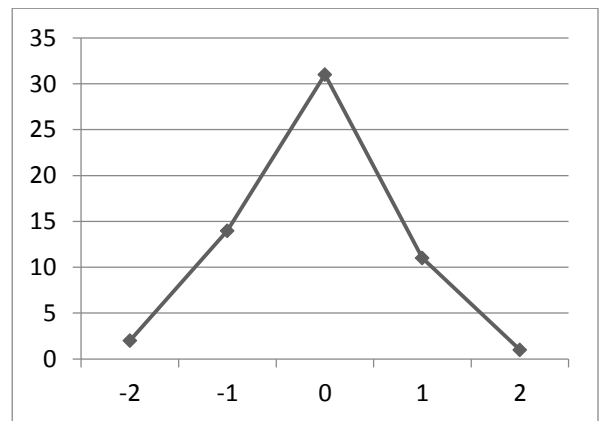
*в*



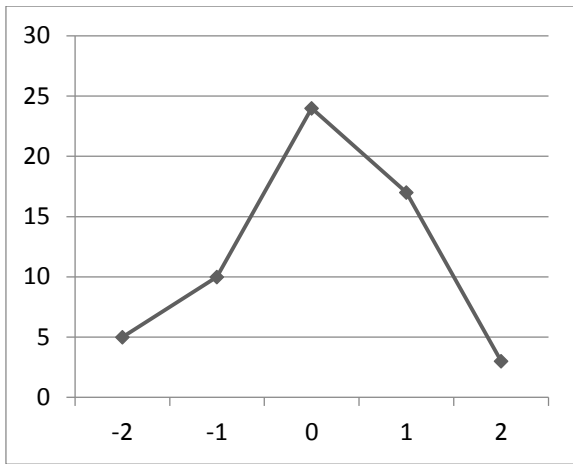
*г*



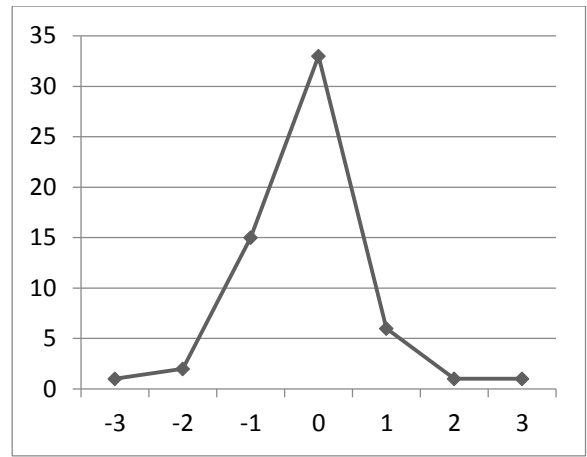
*д*



*е*

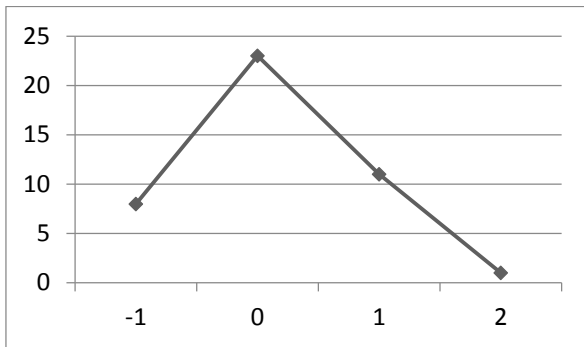


жс

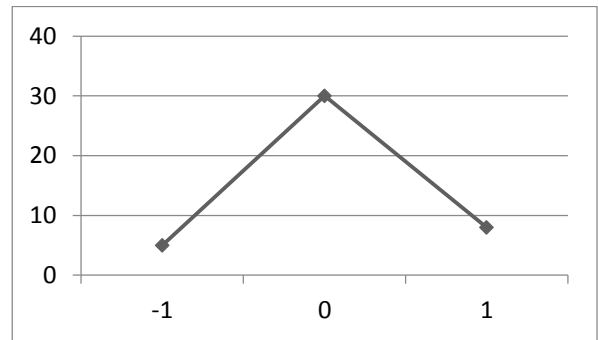


з

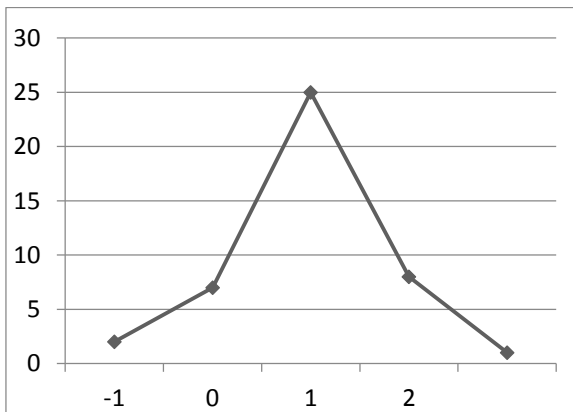
Рис. 5.3. Распределение значений разности у особей с нормальным строением экзоскелета между правой и левой сторонами кочсы I: *a* – признак 11а, *б* – 11б, *в* – 11в, *г* – 11г. Кочсы IV: *д* – признак 11а, *е* – 11б, *жс* – 11в, *з* – 11г. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений



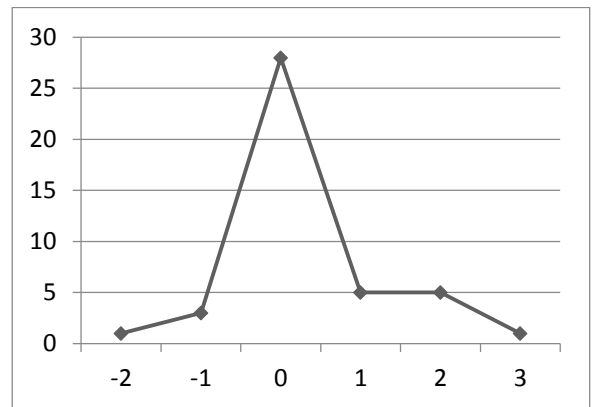
*a*



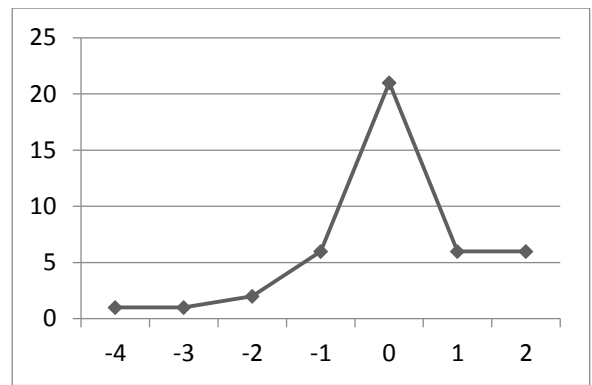
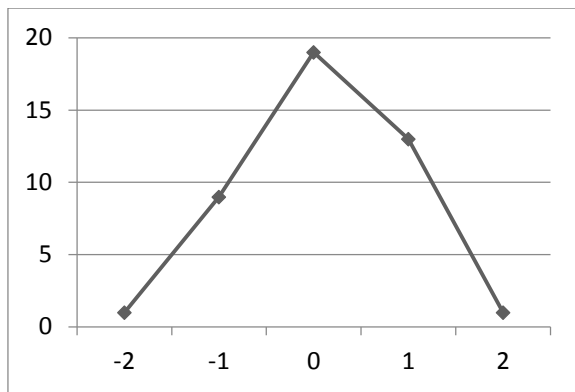
*б*



*в*

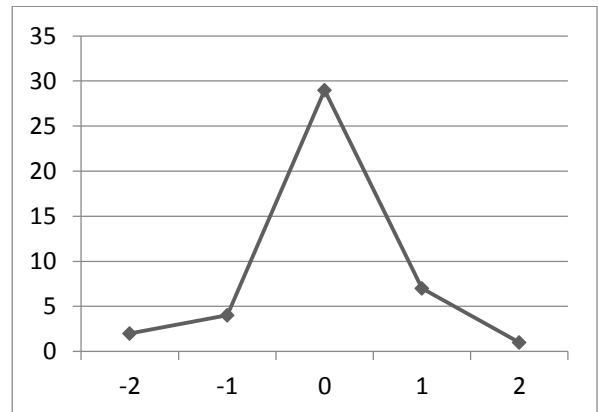
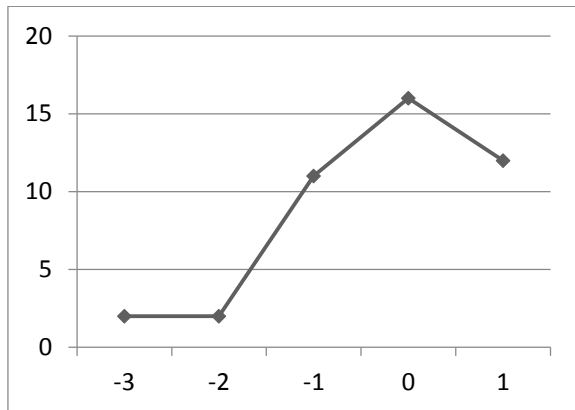


*г*



*д*

*е*



*ж*

*з*

Рис. 5.4. Распределение значений разности у особей с аномальным строением экзоскелета между правой и левой сторонами коксы I: *a* – признак 11а, *б* – 11б, *в* – 11в, *г* – 11г. Коксы IV: *д* – признак 11а, *е* – 11б, *ж* – 11в, *з* – 11г. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений

Двухфакторный дисперсионный анализ с одним наблюдением в ячейке по каждому из признаков первой коксы показал, что НА полностью отсутствует в выборках особей с нормальным строением экзоскелета (табл. 5.6), частично присутствует в выборке с аномальным строением особей (табл. 5.7), а именно только для признака 11г. Учитывая минимальный уровень значимости ( $P < 0,05$ ) и единичное проявление данный случай более вероятно свидетельствует не о наличии НА, а о проявлении «ошибки второго рода» (Закс, 1976). Таким образом, можно считать, что в рассматриваемой выборке отсутствует НА тип изменчивости. В то же время прослеживается явная связь с индивидуальными особенностями анализируемых признаков, определяемая фактором «особь», достоверное влияние которого наблюдается в 6 случаях из 8 (75%) как для аномальных, так и для нормальных особей.

Таблица 5.6

Двухфакторный дисперсионный анализ (с одним наблюдением в ячейке)  
 билатеральной изменчивости у самок *I. persulcatus* с нормальным  
 строением экзоскелета

Кокса	Признак	Источник варьирования	Число степеней свободы	Средний квадрат	F (P)
I	11а	Особь	58	0,5926	2,6**
		Сторона тела	1	0,0763	0,3
		Погрешность	58	0,2314	-
	11б	Особь	58	0,4906	1,5
		Сторона тела	1	0,0085	0,0
		Погрешность	58	0,3188	-
	11в	Особь	58	0,4822	1,3***
		Сторона тела	1	0,5424	1,5
		Погрешность	58	0,3700	-
	11г	Особь	58	1,0181	4,4***
		Сторона тела	1	0,0763	0,3
		Погрешность	58	0,2314	-
IV	11а	Особь	58	0,4874	1,8*
		Сторона тела	1	0,1356	0,5
		Погрешность	58	0,2735	-
	11б	Особь	58	0,6958	2,2**
		Сторона тела	1	0,2119	0,7
		Погрешность	58	0,3153	-
	11в	Особь	58	0,9375	1,8*
		Сторона тела	1	0,0763	0,2
		Погрешность	58	0,5073	-
	11г	Особь	58	0,5488	1,3
		Сторона тела	1	1,0254	2,4
		Погрешность	58	0,4220	-

Таблица 5.7

Двухфакторный дисперсионный анализ (с одним наблюдением в ячейке) билатеральной изменчивости у самок *I. persulcatus* с аномальным строением экзоскелета

Кокса	Признак	Источник варьирования	Число степеней свободы	Средний квадрат	F (P)
I	11а	Особь	42	0,6999	2,6**
		Сторона тела	1	0,2907	1,1
		Погрешность	42	0,2669	-
	11б	Особь	42	0,7691	5,1***
		Сторона тела	1	0,1047	0,7
		Погрешность	42	0,1523	-
	11в	Особь	42	0,8416	2,6**
		Сторона тела	1	0,0116	0,0
		Погрешность	42	0,3212	-
	11г	Особь	42	1,8654	4,2***
		Сторона тела	1	1,9651	4,5*
		Погрешность	42	0,4413	-
IV	11а	Особь	42	0,2752	0,8
		Сторона тела	1	0,1860	0,5
		Погрешность	42	0,3527	-
	11б	Особь	42	1,0615	1,3
		Сторона тела	1	0,0116	0,0
		Погрешность	42	0,8212	-
	11в	Особь	42	1,5941	2,8**
		Сторона тела	1	0,9419	1,7
		Погрешность	42	0,5609	-
	11г	Особь	42	0,8128	3,0***
		Сторона тела	1	0,0116	0,0
		Погрешность	42	0,2735	-

Высокая доля самок с С типом строения указывает, что лучше для описания изменчивости у нормальных и аномальных *I. persulcatus* подходит ФА изменчивость (табл. 5.8).

Таблица 5.8

Показатели фенотипической изменчивости по четырем билатеральным признакам у *I. persulcatus*, имеющих нормальное и аномальное строение экзоскелета

Кокса	Признак	m	1/m	Нормальное строение			Сф-Ст	m	1/m	Аномальное строение			Сф-Ст
				$\sigma_d^2$	Сф	Ст				$\sigma_d^2$	Сф	Ст	
I	11а	4	0,25	0,463	0,64	0,44	0,20	5	0,20	0,534	0,53	0,45	0,08
	11б	4	0,25	0,638	0,56	0,45	0,11	3	0,33	0,305	0,70	0,40	0,30
	11в	5	0,20	0,740	0,54	0,50	0,04	5	0,20	0,642	0,58	0,46	0,12
	11г	5	0,20	0,463	0,75	0,36	0,39	5	0,20	0,883	0,65	0,26	0,39
Ср. значения				0,58±0,068	0,62±0,048	0,44±0,029	0,19±0,076			0,59±0,120	0,62±0,038	0,39±0,046	0,22±0,074
IV	11а	3	0,33	0,547	0,56	0,45	0,11	3	0,33	0,705	0,44	0,47	-0,03
	11б	4	0,25	0,631	0,53	0,41	0,12	6	0,17	1,642	0,49	0,31	0,18
	11в	5	0,20	1,015	0,41	0,33	0,08	6	0,17	1,122	0,37	0,29	0,08
	11г	5	0,20	0,844	0,56	0,45	0,11	5	0,20	0,547	0,67	0,48	0,19
Ср. значения				0,76±0,106	0,52±0,036	0,41±0,028	0,11±0,009			1,00±0,245	0,49±0,064	0,39±0,051	0,11±0,051
Сравнение показателей				t=1,4 P>0,05	t=1,7 P>0,05	t=0,7 P>0,05	t=1,1 P>0,05			t=1,5 P>0,05	t=1,8 P>0,05	t=0,0 P>0,05	t=1,2 P>0,05

Анализ пороговых значений, за пределами которых наблюдаемое изменение фенотипической структуры популяции по билатеральному признаку более вероятно связано с элиминацией, показывает: 1. Значение  $S_f$  выше  $1/m$  для всех выборок особей с нормальным и аномальным строением экзоскелета. 2. Для разности  $S_f$  и  $S_t$  не наблюдается достоверно значимого превышения порогового уровня 0,32 у клещей с любым строением экзоскелета (табл. 5.8). Таким образом, изучаемые индексы не выходят за обозначенные границы (глава 3), позволяющие считать, что-либо у особей изменился тип проявления асимметрии, либо в популяции происходит селективное изменение ее структуры.

У самок с нормальным и аномальным строением экзоскелета в 15 случаях из 16 наблюдается эксцесс симметричных форм, за исключением признака 11а коксы IV для особей с аномальным строением. Не выявлено достоверных различий в индексах, характеризующих стабильность онтогенеза особей ( $\sigma_d^2$ ,  $S_f$ ,  $S_t$  и  $S_f-S_t$ ), что не позволяет утверждать о возможном наличии разницы в уровне стабильности развития между коксами I и IV нормальных и аномальных в строении экзоскелета клещей.

Сравнение средних показателей индексов стабильности онтогенеза (табл. 5.9) так же не выявило каких-либо значимых различий между особями с нормальным строением экзоскелета и аномальным для каждой коксы.

Таблица 5.9

Сравнение средних показателей фенотипической изменчивости по четырем билатеральным признакам у самок таежного клеща с аномальным и нормальным строением экзоскелета.

Кокса	Показатели	$\sigma_d^2$		Ст		Сф		Сф-Ст	
		Норм	Аном	Норм	Аном	Норм	Аном	Норм	Аном
I	Среднее и ошибка	0,58±0,068	0,59±0,120	0,44±0,029	0,39±0,046	0,62±0,048	0,62±0,038	0,19±0,076	0,22±0,074
	Значение критерия	t=0,1		t=0,9		t=0,00		t=0,3	
	Значение P	P>0,05		P>0,05		P>0,05		P>0,05	
IV	Среднее и ошибка	0,76±0,106	1,00±0,245	0,41±0,028	0,39±0,051	0,52±0,036	0,49±0,064	0,11±0,009	0,11±0,051
	Значение критерия	t=0,9		t=0,9		t=0,4		t=0,0	
	Значение P	P>0,05		P>0,05		P>0,05		P>0,05	

По итогам сравнительного анализа выборок с различным строением экзоскелета можно сделать следующие выводы: 1. Изменчивость по меристическим признакам проявления щетинок на коксах не относится к НА и АнС типам билатеральной изменчивости; 2. В популяциях наблюдается высокая доля С особей *I. persulcatus*, что свидетельствует в пользу ФА изменчивости; 3. Изучаемые индексы в большинстве случаев не превышают пороговых значений, следовательно, не представляется возможным обсуждать наличие селективного изменения структур популяций по изученным признакам; 4. Предположение о возможном различии в симметричном проявлении билатеральных признаков для особей с разным строением экзоскелета однозначно не подтверждаются ни одним из рассмотренных индексов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Как отмечено во введении, приобретение билатеральной симметрии – важное эволюционное достижение, позволяющее расширить спектр фенотипической изменчивости организмов [44]. Для выживания видов диплоидных организмов, для их адаптации к меняющейся среде, очень важным является приобретение изменчивости не связанной с изменением их генотипа, проявляющейся в течение жизни одного поколения.

Характер реализации билатерального признака на двух сторонах тела при трех основных типах проявления асимметрии (НА АнС, ФА) взят нами за основу при проведении симуляции формирования структуры популяций по изучаемому показателю – доли симметричных особей по счетным признакам. Счетные признаки исследованы в связи с тем, что только для них можно рассчитать теоретически ожидаемые частоты проявления, подходы к чему заложены классическими работами Б.Л. Астаурова [8].

Искусственные выборки созданы максимально универсальными, пригодными для выявления трех основных типов асимметрии, с учетом необходимости вскрытия возможных причин отклонения в ожидаемой и наблюдаемой структуре исследуемых выборок. В качестве прикладного примера использования выводов, полученных при исследовании результатов симулирования, рассмотрены реальные данные о структуре популяций двух видов членистоногих (представитель насекомых – плодовая муха дрозофила; клещей – таежный клещ), находящихся в различных условиях среды, различающихся по полу, уровню приспособленности адаптивной значимости изучаемых признаков.

Анализ уровня флуктуирующей асимметрии является важной составляющей при проведении мониторинга состояния популяций в меняющейся среде. Наиболее широко ФА используется для выявления стресс факторов [18, 23, 26, 44, 57, 95, 110, 121, 124, 125, 133, 137]. Кроме того, также может применяться для обнаружения селективных преимуществ или нарушения типа асимметрии проявления определенных признаков (при

выходе изменчивости за пороговые значения, описанные в главе 3), а также для сравнительной оценки их адаптивной значимости.

Для более полного понимания пределов, в которых может изменяться структурная организация билатеральных признаков в естественных популяциях, проведен предварительный анализ результатов компьютерного моделирования, позволяющий регулировать основные параметры выборок. С его помощью можно установить возможные границы применения отдельных индексов стабильности онтогенеза, изменения их информативности в определенных условиях и определить возможный алгоритм анализа билатеральной изменчивости.

Установлено, (глава 3) что для дифференциации НА, АНС и ФА при «идеальных» условиях достаточно установить среднее значение разности в проявлении признака с двух сторон тела и наличие в выборке особей с симметричным проявлением признака. Включении в выборку особей, отклоняющихся от «идеального» типа асимметрии оказывает воздействие на реализацию анализируемых индексов, изменяя значения  $\sigma_d^2$ , среднего значения разности и доли симметричных форм, но не исключает возможности использования данного анализа в качестве сопутствующего метода идентификации билатеральной изменчивости.

Вычленение НА по счетным признакам наиболее надежно проводится с помощью двухфакторного дисперсионного анализа (смешанная модель: фиксированный фактор – «сторона тела»; случайный – «особь»), путем оценки достоверности влияния фактора «сторона тела». Отклонение средней арифметической разности в проявлении признака с двух сторон тела (R-L) от нуля будет являться дополнительным аргументом в пользу изменчивости признака в выборке по НА типу.

В отношении АНС наиболее оптимальным методом является графический анализ распределения показателя разности в реализации признака с двух сторон тела. Показано, что для счетных билатеральных признаков во всех случаях распределение разницы (R-L) для ФА

изменчивости отличается от АнС. Для ФА характерна унимодальность с вершиной направленной вверх.

На основе представленных в работе Б.Л. Астаурова (1974) различных модификаций формул расчета доли особей с определенным типом симметрии получен индекс  $С_t$ , используемый в дальнейшем при анализе данных компьютерного симулирования и природных выборок членистоногих. Теоретически ожидаемая доля симметричного проявления признака будет равна при альтернативной вариации сумме квадратов двух морф:  $a^2 + b^2$ . Соответственно, для трех и более морф:  $С_t = a^2 + b^2 + c^2 \dots + m^2$ . Соответственно, доля АС $_t$  при альтернативном проявлении признаков равна  $2ab$  или  $(1 - С_t)$ . Последнее выражение справедливо для любого числа морф.

Анализ результатов, полученных с использованием «карточной» модели, построенной с учетом изменчивости признака в реальной популяции дрозофилы, показал, что в искусственно созданных однородных по своей структуре выборках правило Астаурова, заключающееся в независимой реализации признака с двух сторон тела и выражающееся в соответствии фактического числа С и АС «особей» их ожидаемым значениям, полностью реализуется. Нарушение соотношения  $С_t = С_f$  возникает при объединении отдельных групп особей и выражается в эксцессе наблюдаемого значения доли симметричных форм в сравнении с теоретически ожидаемым. Наиболее вероятной причиной подобного отклонения является так называемый эффект Валунда, хорошо известный в популяционной генетике [4, 63]. С помощью компьютерного симулирования проведен анализ показателей трех гомогенных выборок и трех гетерогенных, полученных путем объединения однородных. В каждой из трех отдельных групп организмов, различающихся по частотам морф, соотношение симметричных и асимметричных форм соответствует правилу Астаурова. Объединенные выборки при сравнении  $С_f$  и  $С_t$  проявляют избыточность симметричных форм. Нами предложен индекс  $С_f - С_t$ , который (при отсутствии отбора) характеризует величину неоднородности объединенной выборки (популяции).

Исходя из того, что механическое создание объединенной выборки из однородных, где правило Астаурова выполнялось, приводит к избытку симметричных форм ( $C_{\text{ф}} > C_{\text{т}}$ ) и изменению дисперсии разности в проявлении признака с двух сторон тела ( $\sigma_d^2$ ), хотя стабильность развития «особей» в данном случае остается прежней, следует с осторожностью относиться к результатам оценки стабильности онтогенеза, полученных с помощью любого из этих индексов в отдельности.

Нам удалось с помощью компьютерного моделирования количественно не только оценить величину избыточности симметричных форм, но и впервые предсказать ожидаемые значения индекса  $C_{\text{ф}}-C_{\text{т}}$  на основе информации о структуре и числе объединяемых групп. Однако на данный период подобные расчеты невозможно сделать для реальных популяций.

Впервые показано, что величина эксцесса симметричных форм при ФА изменчивости признака, в отсутствие отбора не должна быть достоверно выше 32 %. Превышение данного предела при анализе выборки указывает либо на взаимозависимость в проявлении признака с двух сторон тела, либо на лучшую выживаемость симметричных форм. Причем это эмпирически установленное правило применимо и при оценке природных популяций.

Значение  $C_{\text{ф}}$  при реализации ФА изменчивости в выборке не может быть ниже уровня  $1/m$ , где  $m$  – число наблюдаемых дискретных морф. Соответственно, в случае альтернативной изменчивости  $C_{\text{ф}} \geq 50\%$ . В случае если  $C_{\text{ф}} < 1/m$  это может являться следствием реализации другого типа билатеральной изменчивости или отбора в пользу особей с АС проявлением признака.

Сочетание показателей  $\sigma_d^2$ ,  $C_{\text{т}}$  и  $C_{\text{ф}}-C_{\text{т}}$ , учет возможных пороговых значений реализации некоторых из этих индексов в отсутствие отбора при ФА изменчивости билатеральных признаков, использовали при анализе структуры природных популяций членистоногих по доле симметричных форм и стабильности онтогенеза особей в них.

С помощью описанных методов вычленения типа асимметрии, установлено, что в подавляющем числе случаев, как для дрозофилы, так и для таежного клеща наблюдается флуктуирующий тип асимметрии анализируемых признаков. Причем  $S_f - S_t > 0$ , что указывает на неоднородность исследованных выборок. Вместе с тем, практически не наблюдали случаев, когда бы величина  $S_f$  выходила за установленные пороговые значения. Следовательно, селективное преимущество, если и существует у симметричных форм, то давление отбора в реальной среде не велико.

Для дрозофилы показано, что условия летнего периода являются наименее оптимальными для особей из природной популяции, обитающей в районе пос. Иноземцева Ставропольского края. Это подтверждено с использованием нескольких индексов оценки, показавших рост нестабильности развития для обоих признаков у самцов и самок в этот период. При этом достоверных половых различий в проявлении билатеральных признаков не установлено. Большая нестабильность развития по всем индексам характерна для признака числа стерноплевральных щетинок. Это прослеживается для всех сезонов и для обоих полов. Наиболее вероятной причиной является меньшая адаптивная ценность СЩ в сравнении с ВА. В этой связи большие значения индекса  $S_f - S_t$  характерные для СЩ при сравнении с ВА, отражают высокую степень неоднородности выборок, которые подвергаются меньшему давлению отбора. Следовательно, данный индекс пригоден для оценки, как неоднородности сравниваемых выборок, так и для получения косвенной информации об интенсивности действия на особей в популяции естественного отбора.

Исследования двух популяций таежного клеща (*I. persulcatus*) важно не только в теоретическом, но и прикладном значении. Таежный клещ – основной резервуар и переносчик вируса клещевого энцефалита, боррелий, риккетсий и других возбудителей зооантропонозов на территории России, в частности, в Иркутской области [36, 47, 89].

С одной стороны, существует значительное число работ, где показаны различия в векторной способности имаго таежного клеща в зависимости от фенотипических и генотипических особенностей переносчика [2, 76, 85]. С другой стороны, для некоторых видов кровососущих членистоногих установлена связь их векторной активности с уровнем стабильности онтогенеза [57, 68]. Соответственно, данные по изменению фенотипической структуры популяций клещей по билатеральным признакам могут быть востребованы для повышения эффективности мероприятий неспецифической профилактики инфекций, передающихся клещами, прогнозам изменения эпидемиологических рисков отдельных участков природных очагов.

Всего нами проанализирована изменчивость самки таежного клеща из двух популяций (из пригородов Иркутска и Братска) по 8 счетным признакам.

Применение рассматриваемых в работе индексов для анализа выборок таежного клеща показало, что особи, обитающие в менее благоприятных условиях пригородной зоны г. Братск, характеризуются низким уровнем стабильности онтогенеза в сравнении с особями из рекреационной зоны г. Иркутск. Не получено достоверных различий, подтверждающих несоответствие по уровню стабильности онтогенеза между признаками, находящимися на структурах тела с различной адаптивной значимостью, и между особями с нормальным и аномальным строением экзоскелета.

## ВЫВОДЫ

1. В случае изменчивости билатеральных признаков по типу флуктуирующей асимметрии при неоднородности выборок в них будет наблюдаться избыток симметричных форм, величину которого ( $S_f$ - $S_t$ ) в искусственных моделях можно прогнозировать.

2. Результаты компьютерного моделирования показали, что доля симметричных форм и величина их избытка по отношению к теоретически ожидаемым значениям находятся в пределах:  $S_f > 1/\text{число морф}$  и  $S_f - S_t < 0,32$ . Выход за эти пороговые границы с большой долей вероятности указывает на изменения структуры популяции, связанные с действием естественного отбора.

3. Большинство билатеральных счетных признаков в природных популяциях членистоногих изменяется по типу флуктуирующей асимметрии. Во всех природных выборках дрозофилы и таежного клеща наблюдается избыток симметричных форм над теоретически ожидаемой величиной, обусловленный неоднородностью исследуемого материала.

4. В летний период – наиболее неблагоприятный по температуре и влажности воздуха для жизни дрозофилы, происходит уменьшение неоднородности популяций и встречаемости симметричных по билатеральным признакам форм, а также рост нестабильности развития особей. Нестабильность развития по адаптивно важному признаку ниже, а изменения фенотипической структуры популяций при ухудшении условий более выражены, чем по признаку с меньшей адаптивной ценностью.

5. Сокращение встречаемости самок таежного клеща с симметричным проявлением билатеральных признаков в более суровых условиях жизни происходит на фоне снижения неоднородности выборок и роста нестабильности развития особей. Не выявлено различий в уровне стабильности онтогенеза по признакам, учитываемым на I и IV коксах, а также у самок с нормальным и аномальным строением экзоскелета.

6. Результаты, полученные при компьютерном моделировании проявления билатеральных счетных признаков, качественно адекватны природным аналогам и могут быть использованы для мониторинга состояния естественных популяций.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Алексеев А.Н., Дубинина Е.В. Вирус клещевого энцефалита во внутренней среде клеща-переносчика: экологические аспекты // Бюллетень Сибирского отделения Российской академии медицинских наук. - 2007. - № 4. - С. 100-104.
2. Алексеев А.Н., Дубинина Е.В., Юшкова О.В. Функционирование паразитарной системы «клещ-возбудители» в условиях усиливающегося антропогенного пресса. - СПб, 2008. - 146 с.
3. Алиханян С.И., Акифьев А.П., Чернин Л.С. Общая генетика. — М. Высш, шк., 1985.— 448 с.
4. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях (3-е перераб. и дополн. изд.). М.: ИКЦ Академкнига, 2003. - 431с.
5. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. - М.: Наука, 1989. - 328 с.
6. Антипин М.И., Ракицкая Т.А., Имашева А.Г. Стабильность развития и изменчивость морфологических признаков в природной популяции *Drosophila melanogaster*. Сезонная динамика в 1999 г. // Генетика. - 2001. - №1. - С. 66-72.
7. Аралбаева Л.С., Уразгильдин Р.В., Кулагин А.Ю. Оценка относительного жизненного состояния и стабильности развития березы повислой (*Betula pendula* roth. ) города Салават // Вестник Оренбургского государственного университета. - 2009. - N 6. - С. 39-42.
8. Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. - М.: Наука, 1974. - 359 с.
9. Балахонов С.В., Никитин А.Я., Андаев Е.И., Алленов А.В., Борисенко Е.А., Зверева Т.В., Гордейко Н.С., Краснощеков В.Н., Адельшин Р.В., Борисова Т.И., Вержуцкая Ю.А., Вершинин Е.А., Сидорова Е.А. Эколого-паразитологическая характеристика совмещенных очагов инфекций, передаваемых клещами, на территории проведения Саммита АТЭС (2012 г.) // Сиб. мед. журн. – 2012. – Вып. 4. С. 67–71.

10. Балашкевич Ю.А. Лесоводственная оценка зарастания неиспользуемых сельхозземель и возможности вовлечения их в лесное и охотничье хозяйство: на примере северо-западных районов Брянской области. Автореф. ... канд. сельскохозяйств. наук. - Брянск, 2013. - 193 с.
11. Балашов Ю.С. Иксодовые клещи — паразиты и переносчики инфекций. СПб., Наука, - 1998. - 287 с.
12. Балашов Ю.С. Кровососущие клещи (Ixodidae) — переносчики болезней человека и животных. Л.: Наука, 1967. - 320 с.
13. Балашов Ю.С., Григорьева Л.А. Оценка биологического возраста самок таежного клеща (*Ixodes persulcatus*: Ixodidae) по изменениям запасов жира в организме // Паразитология. - 2010. - Т. 44, вып. 4. - С. 289-296.
14. Балашов Ю.С. - Паразитизм клещей и насекомых на наземных позвоночных. М.: Наука, - 2009. – 357 с.
15. Балашов Ю.С. Паразито-хозяйинные отношения членистоногих с наземными позвоночными. Л.: Наука, - 1982. - 320 с.
16. Балашов Ю.С., Медведев С. Г. Структура популяций переносчиков как экологическая основа существования природных очагов облигатно-трансмиссивных инфекций // Национальные приоритеты России. - 2009. - № 2 - С. 13.
17. Бей-Биенко Г.Я. Общая Энтомология, - М.: Высш.школа, 1980. - 416 с.
18. Васильев А.Г., Васильева Е.А., Большаков В.Н. Феногенетическая изменчивость и методы её изучения. – Екатеринбург: Изд-во уральского университета – 2007. - 279 с.
19. Вершинин В.Л., Гилева Э.А., Глотов Н.В. Флуктуирующая асимметрия мерных признаков у остромордой лягушки: методические аспекты // Экология. - 2007. - №1. - С. 75-77.
20. Винокурова А.В., Ноговицына С.Н. Фенетическая изменчивость рисунка надкрылий божьей коровки *Adonia variegata* Gz. (Coleoptera, Coccinellidae) в Центральной Якутии // Наука и образование. – 2011. - №2. - С. 90-92.

21. Воробьева Л.И., Таглина О.В. Генетические основы селекции растений и животных: учебное пособие для вузов. – Харьков: Колорит, 2006. – 223 с.
22. Гавриков Д.Е. Анализ асимметрии в природной популяции *Drosophila melanogaster*: монография. – Иркутск: Изд-во Вост-сиб. Гос. Академии образ. 2012. – 120с.
23. Гавриков Д.Е. Асимметрия билатеральных признаков в природной популяции *Drosophila melanogaster* и ее сезонная динамика. Дис. ...канд. биол. наук. – Иркутск, 2005. – 85 с.
24. Гавриков Д.Е., Гречаный Г.В. К вопросу оценки показателей флуктуирующей асимметрии // Сб трудов мол ученых «Эколого-географическис проблемы Байкальского региона» - УланУдэ, 1999 – С. 108-113.
25. Галактионов К.В., Добровольский А.А. Развитие и размножение материнского поколения партенит трематод рода *Microphallus* (Plagiorchiida, Microphallidae) // Зоологический журнал. - 1985. - №64. С. 1468-1475.
26. Гелашвили Д.Б., Чупрунов Е.В., Иудин Д.И. Структурные и биоиндикационные аспекты флуктуирующей асимметрии билатерально-симметричных организмов // Общая биология. - 2004. - №5. – С. 433-441.
27. Гераськина Н.П. Биоиндикационная оценка устойчивости лесных экосистем к промышленному загрязнению среды // Вестник ВГУ. Серия: Химия. Биология. Фармация. - 2006. - №2 – С. 128-132.
28. Гордеева И.В. Сезонные изменения структуры и регуляция численности природной популяции *Drosophila melanogaster* Mg. Дис. ... кандидата биологических наук. – Иркутск. 2000. - 191с.
29. Государственный доклад «О состоянии и об охране окружающей среды Иркутской области в 2010 г.» – Иркутск, Министерство природных ресурсов и экологии Иркутской области, 2011 – 198 с.
30. Гречаный Г.В., Гавриков Д.Е., Семенова Л.А. Сезонная изменчивость популяции дрозофилы по асимметрии особей // Общая биология. - 2005. - №6. – С. 471-483.

31. Гречаный Г.В., Ермаков Е.Л., Сосунова И.А. Популяционная структура дрозофилы по количественным мерным признакам и ее сезонное изменение // Журн. общ. биол. - 2004. - Т. 65. № 1. - С. 39-51.
32. Гречаный Г.В., Ермаков Е.Л., Сосунова И.А., Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по счетным морфологическим признакам и ее сезонное изменение // Генетика. – 1998. - Т.34. № 12. - С.1619-1629.
33. Гречаный Г.В., Сосунова И.А., Гордеева И.В., Ермаков Е.А., Никитин А.Я., Гавриков Д.Е., Антощук Н.Д., Оценка генетического состава популяций по количественным признакам // Проблемы экологии. Тез. докл. 5 Междунар. конф. Т.1. - Новосибирск, 1995. - С.308-309.
34. Гречаный Г.В., Сосунова И.А., Гордеева И.В., Никитин А.Я., Ермаков Е.Л., Сезонное изменение устойчивости популяции дрозофилы к низкой температуре и ее связь с плодовитостью // Генетика. – 1997 - Т. 33. № 4. С.464-470.
35. Гречаный Г.В. Эколого-генетические основы динамики численности животных (на примере дрозофилы и дафнии). Автореф. дис. д-ра биол. наук. Иркутск, 1990. - 38 с.
36. Данчинова Г.А. Экология иксодовых клещей и передаваемых ими возбудителей трансмиссивных инфекций в Прибайкалье и на сопредельных территориях: Автореф. дис. ... док. биол. наук: 03.00.16 / Иркутский гос. ун-т. – Иркутск, 2006. – 45 с.
37. Ермаков Е.Л. Сезонная динамика природной популяции *Drosophila melanogaster* Mg. по количественным морфологическим признакам. Автореферат дис. ... кандидата биологических наук. - Иркутск, 2000 - 21 с.
38. Ерофеева Е.А., Наумова М.М. Взаимосвязь физиолого-морфологических показателей листовой пластинки березы повислой с содержанием в ней тяжелых металлов // Вестн. Нижегород. Ун-та им. Н.И. Лобачевского. -2010. -№1. С. 140-143.

39. Ефимов В.М., Галактионов Ю.К., Акимов И.А. Формальная иерархическая классификация типов билатеральной асимметрии биологических объектов // Докл. АН УССР. - 1987. - Сер. БЗ. - С. 64-66.
40. Животовский Л.А. Популяционная биометрия. – М.: Наука, 1991. – 271 с.
41. Жимулёв И.Ф. Общая и молекулярная генетика: учеб. пособие для вузов / И. Ф. Жимулёв - Новосибирск: Сиб. унив. изд-во, 2007. - 479 с.
42. Закс А. Статистическое оценивание. / Под ред. Ю.П.Адлера, В.Г.Горского. — М.: Статистика, 1976. — 600 с.
43. Захаров В.М., Чубинишвили А. Т., Дмитриев С. Г., Баранов А. С., Борисов В. И., Валецкий А. В., Крысанов Е. Ю., Кряжева Н. Г., Пронин А. В., Чистякова Е. К. Здоровье среды: практика оценки. М.: Центр экологической политики России. 2000. 320 с.
44. Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). - М.: Наука, 1987. - 214 с.
45. Захаров В.М. Основные методы популяционных исследований билатеральных структур животных // Физиологическая и популяционная экология животных: Межвуз. Науч. Сб. Саратов: Изд-во Саратов. ун-та. - 1978. - Вып. 5 (7). - С. 54-60.
46. Захарова Е.Ю., Чибиряк М.В., Рудоискатель П.В. Использование спектров изменчивости при анализе числа и размеров глазчатых пятен в крыловом рисунке *Coenonympha Hero* (Linnaeus, 1761) (Lepidoptera: Nymphalidae: Satyrinae) // Известия Челябинского научного центра - Вып. 4 (34). - 2006. - С. 85-90.
47. Злобин В.И. Клещевой энцефалит. Этиология, эпидемиология, профилактика в Сибири / В.И. Злобин, О.З. Горин. – Новосибирск: Наука, 1996. – 177 с.
48. Зорина А.А. Нормальная изменчивость флуктуирующей асимметрии растений и животных. Автореферат дис. ... кандидата биологических наук. - Тольятти, 2009. - 20 с.

49. Зорина А.А., Коросов А.В. Характеристика флуктуирующей асимметрии листа двух видов берез в Карелии // Экология. Экспериментальная генетика и физиология. Тр. КарНЦ РАН. - 2007. - Вып. 11. - С. 28-36.
50. Игнатенко О.В., Сенченко М.В., Мещерова Н.А. Зонирование селитебной территории г. Братска по уровню загрязнения снежного покрова // Системы. Методы. Технологии. – 2012. -№3 (15). – С. 138-149.
51. Изюмов Ю. Г., Касьянов А. Н. Стабильность морфогенеза и устойчивость леща к лигулидозам // Паразитология. 1981. Т. 15. Вып. 2. С. 174 — 177.
52. Ищенко В.Г. Динамический полиморфизм бурых лягушек фауны СССР. - М.: «Наука», 1978. - 148 с.
53. Климец Е.П. Выявление чувствительности колорадского жука к действию инсектицидов с помощью фенов // Фенетика природных популяций. Тез. докл. М.: Наука, 1988. - С. 111–117.
54. Кожара А.В. Структура показателя флуктуирующей асимметрии и его пригодность для популяционных исследований // Биологические науки. - 1985. - № 6. - С. 100–104.
55. Козлова Ю.А. Динамика численности кровососущих членистоногих и совершенствование профилактических мероприятий в антропобиоценозах Предбайкалья. – Автореферат дис. ... кандидата биологических наук. Улан-Удэ. 2009. – 22 с.
56. Коренберг Э.И. Инфекции, передающиеся иксодовыми клещами в лесной зоне, и стратегия их профилактики: изменения // Эпидемиология и вакцинопрофилактика : Научно-практический журнал. - 2013. - № 5. - С. 7-17.
57. Корзун В.М., Никитин А.Я. Асимметрия щетинок у блох *Citellophilus tesquorum* как возможный маркер способности к блокообразованию // Мед. паразитол. – 1997. – № 1. – С. 34-36.
58. Корня Т.М. Количественный учет аномалий жилкования крыльев стрекозы красотки блестящей *Calopteryx splendens* Harris, как элемент

биомониторинговых исследований состояния окружающей среды // Сборник тезисов докладов X Международной научно-практической конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Экология. Человек. Общество».- К.: НТУУ «КПИ», 2007. – 230 с.

59. Креславский А.Г., Дервиз Н.В. Экологические основы поддержания изменчивости по числу стерноплевральных щетинок в популяциях *Drosophila melanogaster* // Зоол. журн. - 1987. - Т.66. -С.54-56.

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

61. Кузнецов М.Н., Гольшкин Л.В. Сравнительная характеристика особенностей флуктуирующей асимметрии листьев яблони в разных экологических условиях // Сельскохозяйственная биология. Серия: Биология растений. - 2008. - №3 – С. 72-77.

62. Кузьмичев В.В., Пшеничникова Л.С. Влияние плотности популяций сосны на изменчивость размеров деревьев // Сибирский лесной журнал. – 2014. - №3. – С. 150-156.

63. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. Изд-во: Мир. 1978. – 557 с.

64. Литвинова Е.М. Биология размножения дрозофилы // Проблемы генетики в исследованиях на дрозофиле, под ред. Хвостовой В.В., Корочкина Л.И., Голубовского М.Д. Новосибирск: Наука, 1977. - 277 с.

65. Лобашев М.Е., Ватти К.В., Тихомирова М.М. Генетика с основами селекции: Учебник для пед.ин-тов. - М.: Просвещение, 1970. - 431 с.

66. Маркина Н.В., Перевелкина О.В., Плеханова И.Л., Маркова Е.Г., Ревещин А.В., Полетаева И.И. Асимметрия поведения и морфологии мозга у мышей, селективных по весу мозга // Журнал высшей нервной деятельности. – 2003. – том 53. - № 2. – С. 176-183.

67. Никитин А.Я. Вероятностные модели описания флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков. // Материалы V международной конференции Проблемы экологии. – 1995. - Том 1. - С. 269-273.

68. Никитин А.Я. Динамика численности популяций членистоногих и совершенствование приемов борьбы с видами-переносчиками болезней человека. Автореф. дис. . докт. биол. наук. Иркутск, 2006. – 46 с.
69. Никитин А.Я., Козлова Ю.А., Морозов И.М., Панова Т.С. Морфологическая изменчивость самок таежного клеща с географически удаленных территорий Иркутской области // Известия Иркутского государственного университета (сер. «Биология. Экология»). – 2009в. – Т. 2., № 1. – С. 113-117.
70. Никитин А.Я., Корзун В.М., Токмакова Е.Г. и др. Флуктуирующая асимметрия признаков хетотаксии у представителей отряда Siphonaptera / А.Я. Никитин, // Успехи совр. естествознания. – 2005. – № 3. – С. 56-57.
71. Никитин А.Я., Вержуцкий Д.Б., Вершинин Е.А., Корзун В.М. и др. Численность членистоногих и особенности ее регуляции на объектах различного типа в г. Иркутске // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. – 2004. – Т. 2, № 1. – С. 149-154.
72. Никитин А.Я., Антонова А.М. Учеты, прогнозирование и регуляция численности таежного клеща в рекреационной зоне г. Иркутска. – Иркутск: Иркут. ун-т, 2005. – 116 с.
73. Никитин А.Я., Балахонов С.В., Андаев Е.И., Хазова Т.Г., Евтушок Г.А., Козловский Л.И., Иванова Е.В. Эпидемиологическая обстановка по клещевому энцефалиту, ее прогноз и основные направления профилактических мероприятий в регионах Сибири // Проблемы особо опасных инфекций. – 2008а. – Вып. 98, № 4. – С. 21-24.
74. Никитин А.Я., Панова Т.С., Алексеев А.Н., Дубинина Е.В., Богомазова О.Л., Козлова Ю.А. Частота аномалий экзоскелета у самок таежного клеща в популяциях из пригородов Иркутска и Братска // Известия Иркутского госулар. ун-та., 2011. - Серия "Биология. Экология". - Т. 4., № 1. - С. 95-98.
75. Ноздрачев А.Д., Поляков Е.Л., Лапицкий В.П., Осипов Б.С., Фомичев Н.И. Анатомия беспозвоночных: пиявка, прудовик, дрозофила, таракан, рак (лабораторные животные). СПб.: Лань, 1999. — 288 с.

76. Панова Т. С. Экологические и морфологические особенности популяций таежного клеща в контрастных условиях обитания (на примере территорий юга и севера Иркутской области). Автореф. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 2011. – 19 с.
77. Панова Т.С., Никитин А.Я., Кунекова С.А., Козлова Ю.А. Эколого-паразитологическая характеристика рекреационной зоны г. Братск (Иркутская область) по инфекциям, передающимся таежным клещом // Изв. ИГУ. Серия: Биология. Экология. – 2011. – Т. 4., № 3. – С. 93-98.
78. Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики. – М.: Финансы и статистика, 1982. - 173 с.
79. Пустовойт С.П. Анализ взаимосвязи гетерозиготности и величины флуктуирующей асимметрии горбуши (*Oncorhynchus gorbuscha*) // Вестник ВОГиС. – 2010. – Т.14., №3. – С. 530-536.
80. Пшеничникова О.С., Сорокин П.А., Клёнова А.В. Популяционная изменчивость большой конюги, *Aethia cristatella* (Alcidae, Charadriiformes) // Поволжский экологический журнал. – 2014. - №4. – С. 570-580.
81. Рокицкий П.Ф. Биологическая статистика / П.Ф. Рокицкий. – Минск: Высшая школа, 1973. – 320 С.
82. Романов Н.С., Ковалев М.Ю. Морфологическая изменчивость мелкочешуйной красноперки *Tribolodon brandti* (Cyprinidae) из некоторых водоемов Дальнего Востока // Чтения памяти Владимира Яковлевича Леванидова. – Владивосток. 2005. Вып. 3. - С. 483-491.
83. Санников С.Н., Петрова И.В., Полежаева М.А., Мищикина Ю.Д., Черепанова О.Е., Дымшакова О.С. Генетическая дивергенция восточноевропейских и притобольских популяций *Callunavulgaris* (L.) Hull // Экология. - 2013. - № 2. - С. 110-114.
84. Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих – переносчиков возбудителей природно-очаговых инфекций: Методические указания 3.1.1027-01. – М.: Федеральный центр госсанэпиднадзора Минздрава России, 2002. – 55 с.

85. Семенов А.В. Многообразие заражения патогенами популяций клещей *Ixodes persulcatus* на территориях с сильным антропогенным прессом: Дис. ... канд. биол. наук / А.В. Семенов. – М., 2003. – 136 с.
86. Сергиевский С.О., Захаров И.А. Изучение генетического полиморфизма популяций двуточечной божьей коровки *Adalia bipunctata* L. Ленинградской области. Сообщение 2. Состав популяций города Ленинграда // Генетика. - 1983. - Т. 19. Вып. 4. – С. 634-641.
87. Спирина Е.В. Оценка стабильности развития в популяциях *Rana ridibunda* pall. в Ульяновской области // Известия оренбургского гос. аграрного университета. – 2011. –Т.1., № 29-1. С. 199-201.
88. Сурина Е.В., Удалов М.Б., Беньковская Г.В. Популяционно-генетические аспекты восприимчивости колорадского жука к микопатогенам на территории Республики Башкортостан // Экология. - 2013. - № 3. - С. 204-209.
89. Таежный клещ *Ixodes persulcatus* Schulze (Acarina. Ixodidae). Морфология, систематика, экология, медицинское значение – Л.: Наука, 1985. – 420 с.
90. Тарасов В.В. Членистоногие переносчики болезней человека / В. В. Тарасов. - М.: Изд-во МГУ, 1981. - 287 с.
91. Тимофеев-Ресовский Н.В. Генетика, эволюция, значение методологии в естествознании. Лекции, прочитанные в Свердловске в 1964 году. – Екатеринбург: Токмас-Пресс, 2009. – 239 с.
92. Тимофеев-Ресовский Н.В. Избранные труды. Серия: Памятники отечественной науки. - М.: Наука, 2009. - 511 с.
93. Тимофеев-Ресовский Н.В., Иванов В.И. Некоторые вопросы фенотипики // Актуальные вопросы современной генетики. - 1966. - С. 114-130.
94. Токмакова Е.Г. Динамика фенетической структуры населения блохи *Amphalium runatus* (J. et R., 1923) в Горно-Алтайском природном очаге чумы. Автореф. дис. ... канд. биол. наук – Иркутск, 1998. – 21 с.

95. Трубянов А.Б. Анализ показателей флуктуирующей асимметрии. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. - Нижний Новгород. 2010. - 23 с.
96. Урманцев Ю.А. Симметрия природы и природа симметрии. (Философские и естественнонаучные аспекты). - М.: Мысль, 1974. - 229 с.
97. Филиппова Н.А., Мусатов С.А. Географическая изменчивость половозрелой фазы *Ixodes persulcatus*(Ixodidea). Опыт применения баз данных по морфометрии // Паразитология. – 1996. – Т. 30, вып. 3. – С. 205–215.
98. Филипченко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения / Ю. А. Филипченко. – М.: Наука, 1978. – 240 с
99. Фолконер Д.Г. Введение в генетику количественных признаков. - М.; Агропромиздат, 1985, - 486 с.
100. Чернышев В.Б. Экология насекомых. - М.: Изд-во МГУ, 1996. - 304 с.
101. Шадрина Е.Г., Вольперт Я.Л., Данилов В.А. Показатели нарушения стабильности развития растений и животных как критерий качества среды в зоне воздействия предприятий угледобывающей промышленности Якутии // Проблемы региональной экологии. - 2009. - №3. - С. 43-48.
102. Шарова И.Х. Зоология беспозвоночных. – М.: Владос, 1999. – 592 с.
103. Швецов А.Г. Основы генетики. Новгород: НГУ, 2008. - 55 с.
104. Яблоков А.В. Популяционная биология / А.В. Яблоков. – М.: Высшая школа. 1987. – 303 с.
105. Яблоков А.В. Фенетика / А.В. Яблоков. – М.: Наука, 1980. – 136 с.
106. Aizawa. H. Habenula and the asymmetric development of the vertebrate brain // Anatomical Science International. - 2013. - V. 88. – P. 1–9.
107. Benítez H.A., Lemic D., Bažok R., Gallardo-Araya C.M., Mikac K.M. Evolutionary directional asymmetry and shape variation in *Diabrotica virgifera virgifera* (Coleoptera: Chrysomelidae): an example using hind wings // Biological Journal of the Linnean Society. – 2014. – V. 111. – P. 110-118.
108. Benítez H.A., Püschel T., Lemic D., Čačija M., Kozina A., Bažok R. Ecomorphological variation of the wireworm cephalic capsule: Studying the

interaction of environment and geometric shape // PLOS ONE. – 2014. – V. 9. – e102059

109. Bjorksten T.A. Fluctuating asymmetry of sexual and non-sexual traits in stalk-eyed flies: a poor indicator of developmental stress and genetic quality // J. Evol. Biol. – 2000. – V.13. - P. 89-97.

110. Cain A.J., Currey J.D. Differences in interactions between selective forces acting in the wild on certain pleiotropic genes of *Cepaea* // Nature. - 1963a. - V. 197. - P. 117-118.

111. Chippindale A.K., Palmer A.R. Persistence of statistical departures from symmetry over multiple molts in individual brachyuran crabs: Relevance to developmental stability // Genetica. – 1993. – V. 89. - P. 185-199.

112. Coutelis J.B., Géminard C., Spéder P., Suzanne M., Petzoldt A.G., Noselli S. *Drosophila* left/right asymmetry establishment is controlled by the hox gene abdominal-B // Development cell. – 2013. - V. 24. – P. 89-97.

113. Coutelis J.B., Petzoldt A.G., Spéder P., Suzanne M., Noselli S. Left-right asymmetry in *Drosophila* // Seminars in Cell & Developmental Biology. – 2008. – V. 19. – P. 252-262.

114. David JR., Gilbert P., Legout H., Pétavy G., Capy P. and Moreteau B. Isofemale lines in *Drosophila*: an empirical approach to quantitative trait analysis in natural populations // Heredity. – 2005. – V. 94. – P. 3-12.

115. Duboc V., Lepage T. A conserved role for the nodal signaling pathway in the establishment of dorso-ventral and left–right axes in deuterostomes // Journal of experimental zoology (mol dev evol). – 2008. – V. 310B. – P. 41-53.

116. Frey F.M., Bukoski M. Floral symmetry is associated with flower size and pollen production but not insect visitation rates in *Geranium robertianum* (Geraniaceae) // Plant Species Biology. – 2014. - V. 29. – P. 272-280.

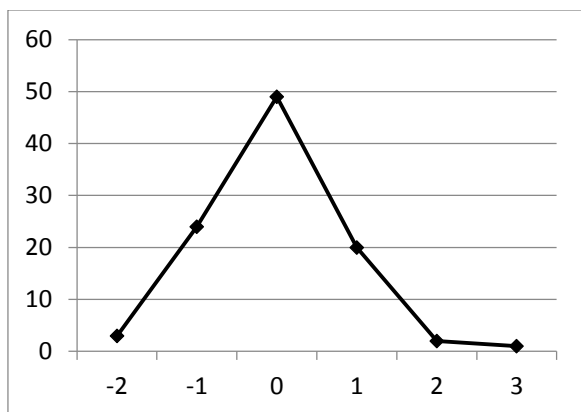
117. Géminard C., Gonzalez-Morales N., Coutelis J.B., Noselli S. The Myosin II Pathway and Left–Right Asymmetry in *Drosophila* // Genesis. – 2014. – V. 52. – P. 471-480.

118. Gonzalez P.N., Lotto F.P., Hallgrímsson B. Canalization and developmental stability of the fetal skull in a mouse model of maternal nutritional stress // *American Journal of Physical Anthropology*. – 2014. – V. 154. – P. 544-553.
119. Heuzé Y., Martínez-Abadías N., Stella J.M., Senders C.W., Boyadjiev S.A., Lo L.-J., Richtsmeier J.T. Unilateral and bilateral expression of a quantitative trait: Asymmetry and symmetry in coronal craniosynostosis // *Journal of Experimental Zoology. Part B Molecular and developmental evolution*. – 2012. – V. 318. – P. 109-122.
120. Klingenberg C.P. Analyzing fluctuating asymmetry with geometric morphometrics: concepts, methods, and applications // *Symmetry*. – 2015. – V. 7. – P. 843-934.
121. Klingenberg C. P., Leamy L. J., Cheverud J. M. Integration and modularity of quantitative trait locus effects on geometric shape in the mouse mandible. // *Genetics*. – 2004 – V. 166. - P. 1909–1921.
122. Lazić M., Carretero M.A., Crnobrnja-Isailović J., Kaliontzopoulou A. Effects of environmental disturbance on phenotypic variation: An integrated assessment of canalization, developmental stability, modularity, and allometry in lizard head shape // *The American Naturalist*. – 2015. – V. 185. – P. 44-58.
123. Leamy L. J., Klingenberg C. P., Sherratt E., Wolf J. B., Cheverud J. M. The genetic architecture of fluctuating asymmetry of mandible size and shape in a population of mice: another look // *Symmetry*. – 2015. – V. 7. – P. 146-163.
124. LeClerc J. E., Che J. P. K., Swaddle J. P., Cristol D. A. Reproductive success and developmental stability of eastern bluebirds on golf courses: evidence that golf courses can be productive // *Wildlife Society Bulletin*. – 2005. V. 33(2). P. 1-11.
125. Møller A., Thornhill R. A Meta-analysis of the heritability of fluctuating asymmetry // *Journal of Evolutionary Biology* - 1997. – V. 10. - P.1-16.
126. Morton B.E. Behavioral laterality of the brain: Support for the binary construct of hemisity // *Frontiers in Psychology*. – 2013. – V. 4. – P.1-12.

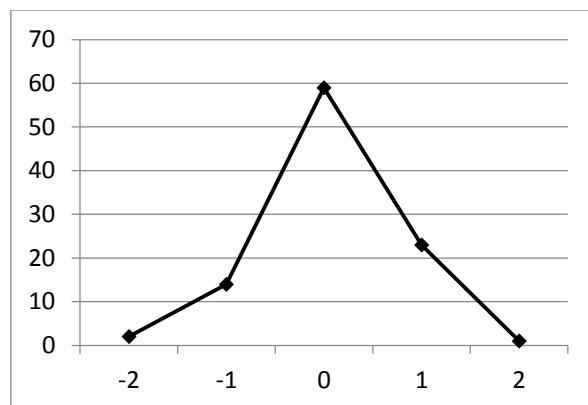
127. Namigai E.K.O., Kenny N.J., Shimeld S.M. Right across the tree of life: The evolution of left–right asymmetry in the Bilateria // *Genesis*. – 2014. – V. 52. – P. 458-470.
128. Ocklenburg S., Beste C., Arning L., Peterburs J., Güntürkün O. The ontogenesis of language lateralization and its relation to handedness // *Neuroscience and Biobehavioral*. – 2014. – V. 43. – P. 191-198.
129. Palmer A.R. Developmental origins of normal and anomalous random right-left asymmetry: lateral inhibition versus developmental error in a threshold trait // *Contributions to Zoology*. – 2012. – V. 81 (2). – P. 111-124.
130. Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analyses: A primer. In T. A. Markow (ed.), *Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications*. Kluwer, Dordrecht, Netherlands. – 1994. - P. 335-364.
131. Palmer A.R. From symmetry to asymmetry: Phylogenetic patterns of asymmetry variation in animals and their evolutionary significance // *Proceedings of the National Academy of Sciences (USA)*. – 1996. – V. 93. – P. 14279-14286.
132. Palmer A.R., C. Strobeck. Fluctuating asymmetry as a measure of developmental stability: Implications of non-normal distributions and power of statistical test // *Acta Zoologica Fennica*. – 1992. – V. 191. – P. 55-70.
133. Palmer A.R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry: Measurement, analysis, patterns // *Annual Review of Ecology and Systematics* - 1986. – V. 17. – P. 391-421.
134. Pohk C. Left-right patterning in the *C. elegans* embryo Unique mechanisms and common principles // *Communicative & Integrative Biology*. – 2011. – V. 4. – P. 34-40.
135. Polak M. Response of fluctuating asymmetry to arsenic toxicity: support for the developmental selection hypothesis // *Environmental Pollution*. – 2002. – V.118. – P. 19-28.
136. Roussigne M, Blader P., Wilson S.W. Breaking symmetry: The zebrafish as a model for understanding left-right asymmetry in the developing brain // *Developmental Neurobiology*. – 2012. – V. 72. – P. 269-281.

137. Smith L.D., Palmer A.R. Effects of manipulated diet on size and performance of brachyuran crab claws // *Science*. – 1994. – V. 264. - P. 710-712.
138. Soule' M.E., Baker B/ Phenetics of natural populations. IV: The population asymmetry parameter in the butterfly *Coenonympha tullia* // *Heredity*. - 1968. - V. 23, pt. 4. - P. 611-614.
139. Tsujino M., Takahashi K.H. Lack of response to artificial selection on developmental stability of partial wing shape components in *Drosophila melanogaster* // *Genetica*. – 2014. – V. 142. – P. 177-184.
140. Van Valen L. A study of fluctuating asymmetry // *Evolution*. – 1962. – V.16. - P. 125–1
141. <http://rostamy.persiangu.com/image/fruit%20fly/>
142. <http://tiaurus.info/9848>
143. <http://www.entomology2011.blogfa.com/post/31>

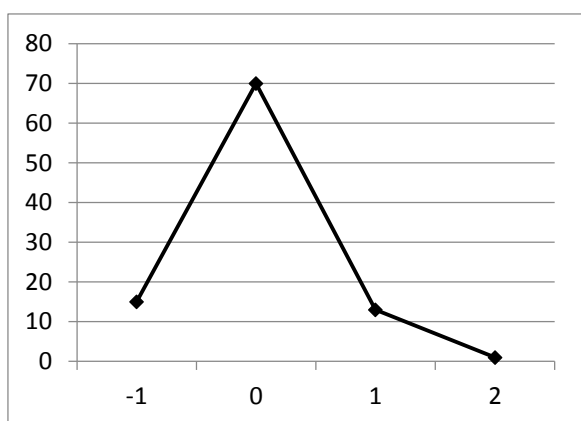
Распределение значений разности между правой и левой сторонами билатеральных признаков кокс



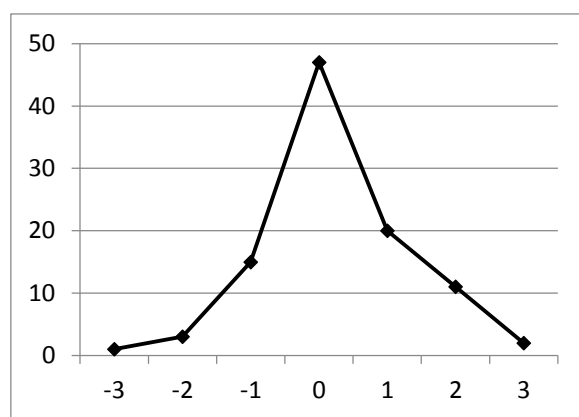
11а



11б

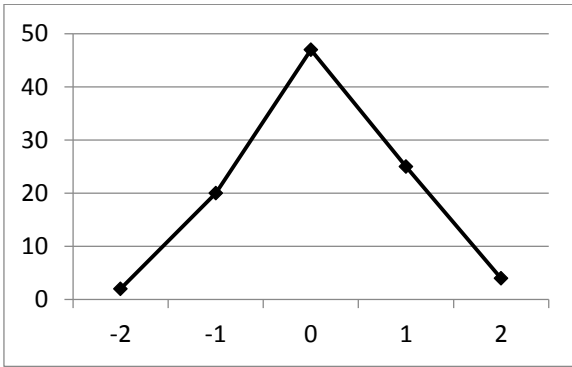


11в

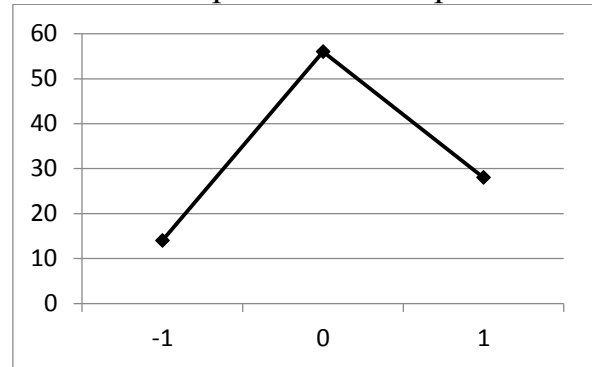


11г

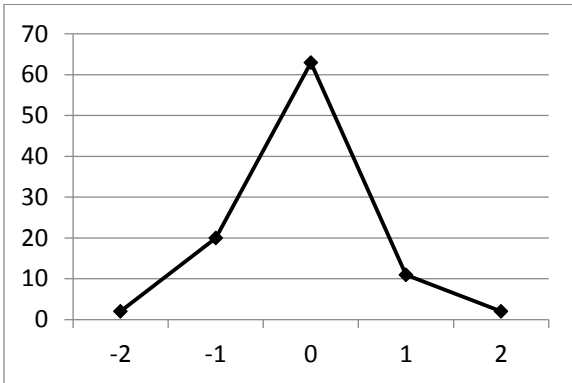
Рис. 1. Распределение значений разности между правой и левой сторонами билатеральных признаков первой коксы у особей собранных в 2008 г в рекреационной зоне г. Иркутска: *а* – признак 11а, *б* – 11б, *в* – 11в, *г* – 11г. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений.



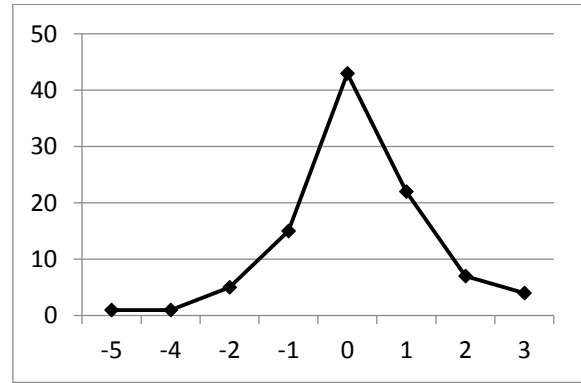
11а



11б

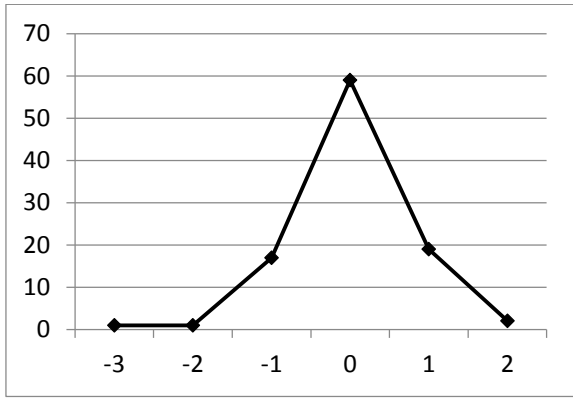


11в

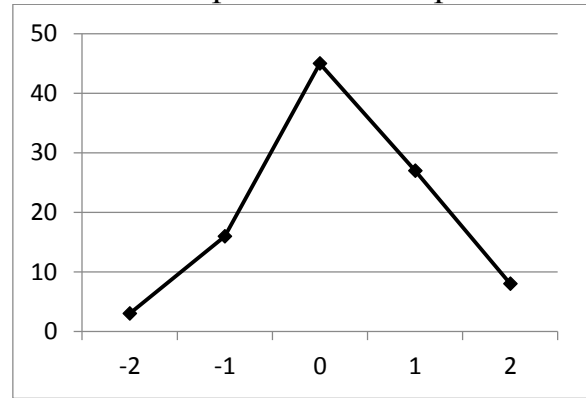


11г

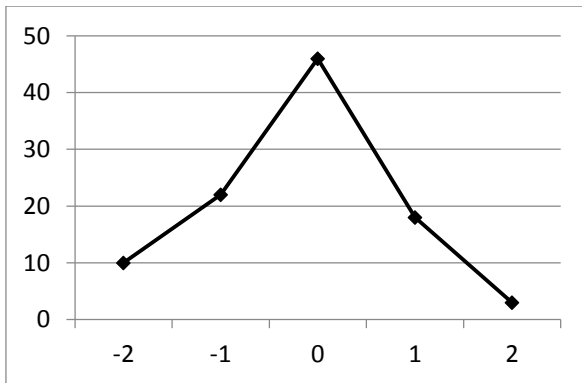
Рис. 2. Распределение значений разности между правой и левой сторонами билатеральных признаков первой куксы у особей собранных в 2009 г в рекреационной зоне г. Иркутска: *a* – признак 11а, *б* – 11б, *в* – 11в, *г* – 11г. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений.



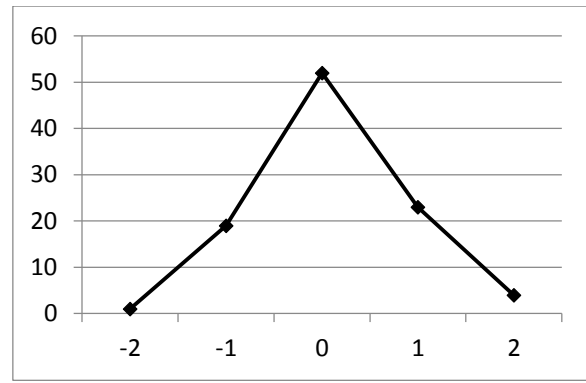
11а



11б

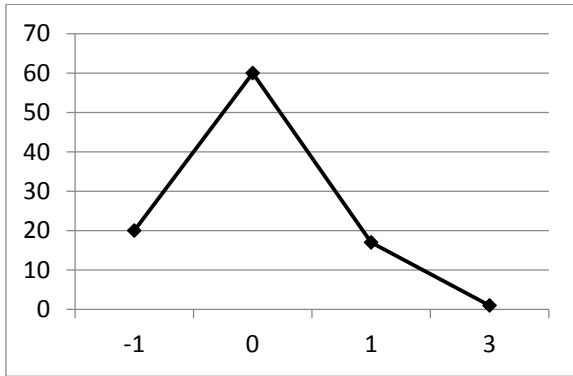


11в

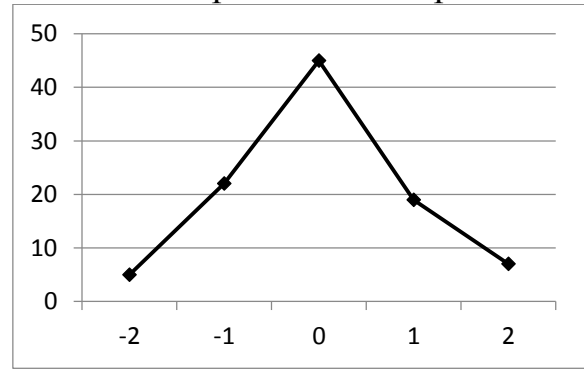


11г

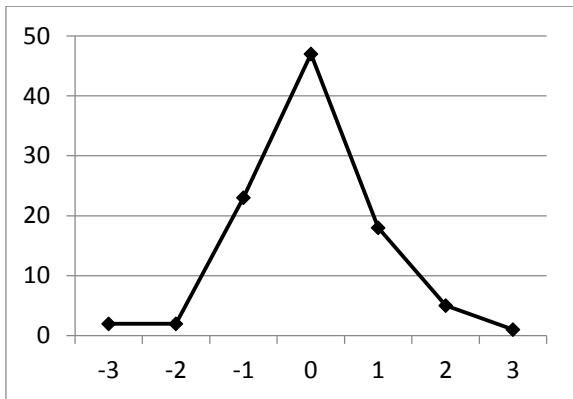
Рис. 3. Распределение значений разности между правой и левой сторонами билатеральных признаков четвертой коксы у особей собранных в 2008 г в рекреационной зоне г. Иркутска: *a* – признак 11а, *б* – 11б, *в* – 11в. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений.



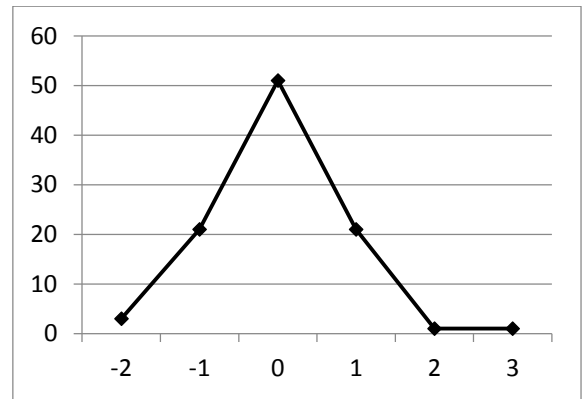
11а



11б

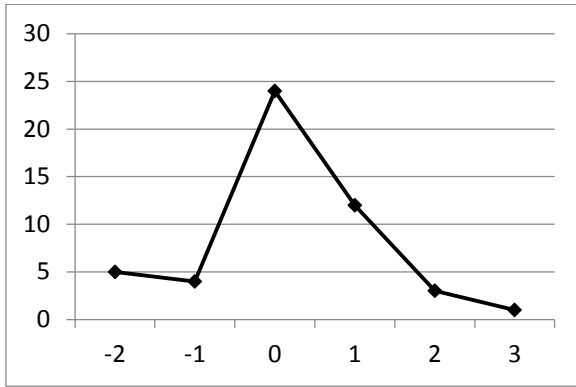


11в

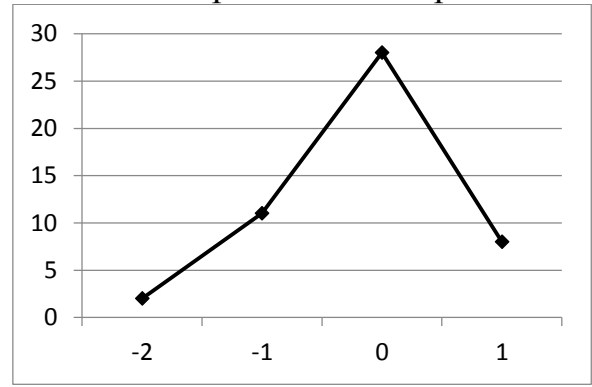


11г

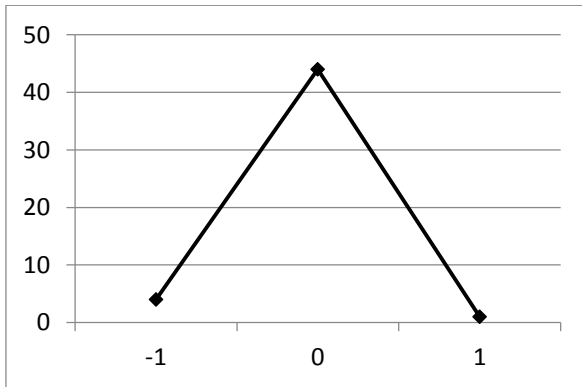
Рис. 4. Распределение значений разности между правой и левой сторонами билатеральных признаков четвертой коксы у особей собранных в 2009 г в рекреационной зоне г. Иркутска: а – признак 11а, б – 11б, в – 11в, г – 11г. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений.



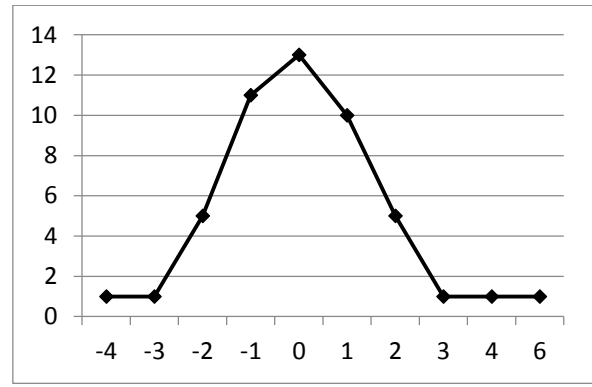
11а



11б

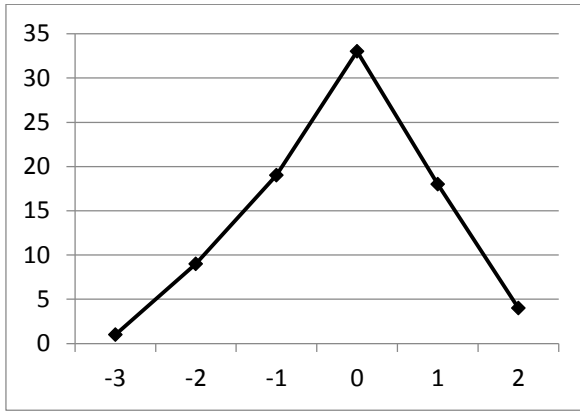


11в

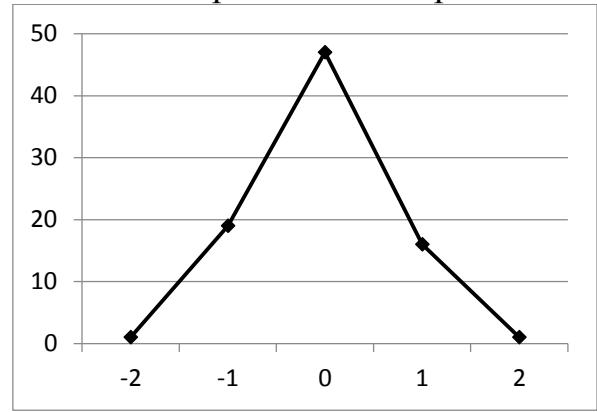


11г

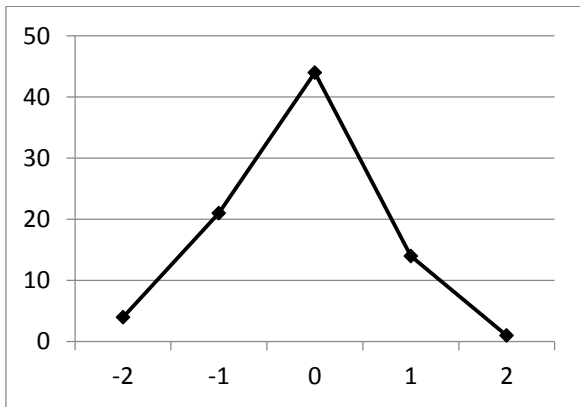
Рис. 5. Распределение значений разности между правой и левой сторонами билатеральных признаков первой коксы у особей собранных в 2008 г в рекреационной зоне г. Братск: *а* – признак 11а, *б* – 11б, *в* – 11в, *г* – 11г. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений.



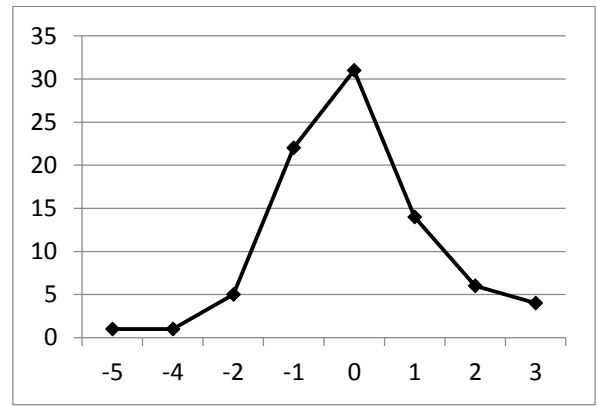
11а



11б

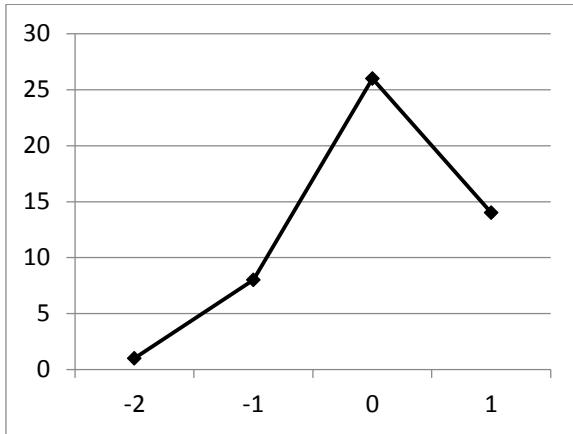


11в

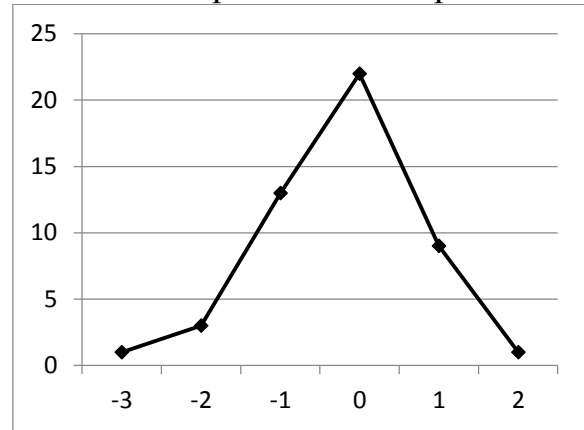


11г

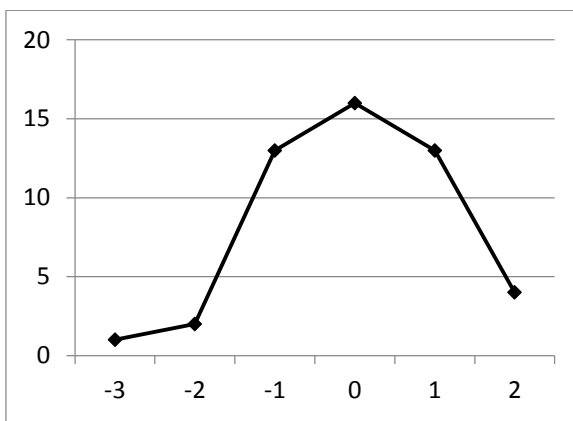
Рис. 6. Распределение значений разности между правой и левой сторонами билатеральных признаков первой коксы у особей собранных в 2009 г в рекреационной зоне г. Братск: *а* – признак 11а, *б* – 11б, *в* – 11в, *г* – 11г. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений.



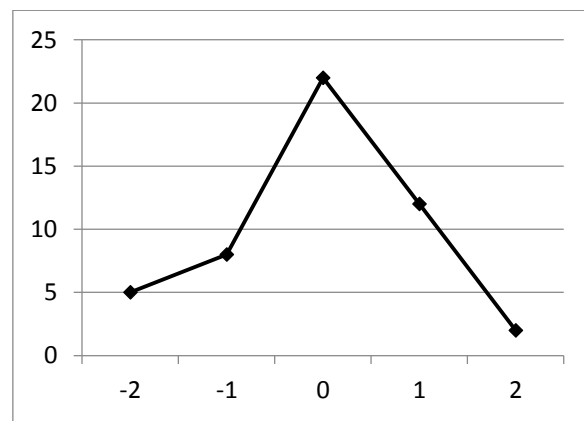
11а



11б

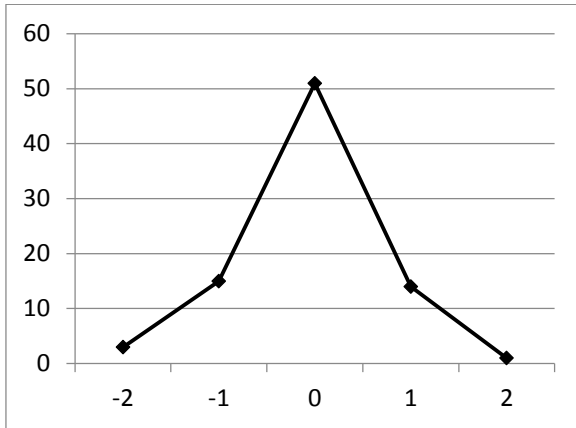


11в

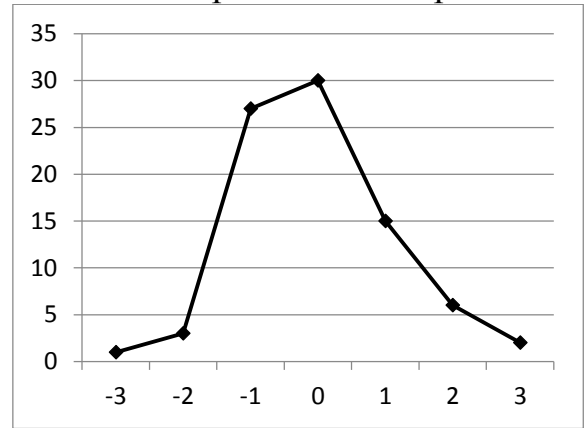


11г

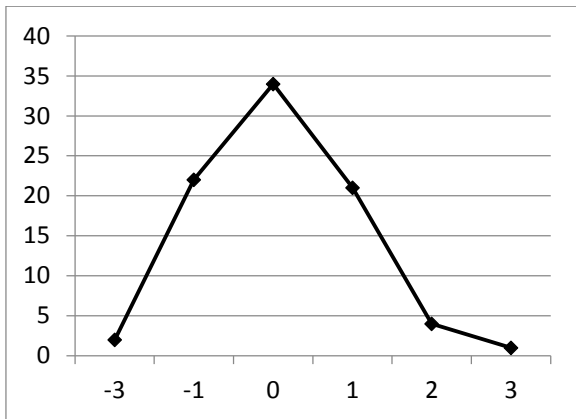
Рис. 7. Распределение значений разности между правой и левой сторонами билатеральных признаков четвертой коксы у особей собранных в 2008 г в рекреационной зоне г. Братск: а – признак 11а, б – 11б, в – 11в, г – 11г. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений.



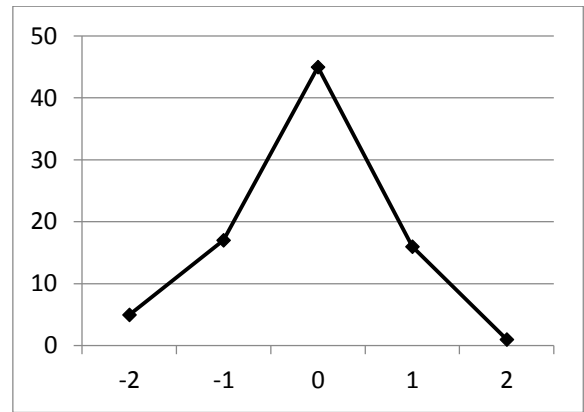
11а



11б



11в



11г

Рис. 8. Распределение значений разности между правой и левой сторонами билатеральных признаков четвертой коксы у особей собранных в 2009 г в рекреационной зоне г. Братск: а – признак 11а, б – 11б, в – 11в, г – 11г. По оси абсцисс отложены значения R-L, а по оси ординат – количество наблюдаемых проявлений.

## Акт

## О внедрении результатов научных исследований

Результаты научных исследований аспиранта кафедры общей биологии и экологии Педагогического института Иркутского государственного университета Новицкой Анны Сергеевны, выполненных в рамках ее диссертационной работы «Билатеральная симметрия счетных признаков: в моделях и природных популяциях членистоногих» на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 – экология, используются на естественно-географическом факультете ФБГОУ ВПО «Иркутский государственный университет» при подготовке студентов направления 020801.62 «Экология и природопользование» и специальности 020801.65 «Экология».

10.02.2015 г.

Декан естественно-географического  
факультета Педагогического  
института ФБГОУ ВПО «ИГУ»,  
кандидат биол. наук, доцент



Подковыров В.А.

УТВЕРЖДАЮ  
 Директор Евразийского лингвистического института  
 в г. Иркутске – филиала ФГБОУ ВПО МГЛУ  
 доктор филологических наук, профессор  
 А.М. Кашунина



*[Handwritten signature and initials]*  
 03 05 г.

**АКТ О ВНЕДРЕНИИ**

1. *Наименование предложения для внедрения:* понимание механизмов дифференциации территорий по эпидемиологическим рискам в отношении инфекций, передаваемых иксодовыми клещами, на основе изучения полиморфизма их популяций.
2. *Кем предложен:* Педагогический институт ФГБОУ ВПО «Иркутский государственный университет». *Автор:* Новицкая А.С. – аспирант кафедры общей биологии и экологии естественно-географического факультета.
3. *Источник информации:* публикации, рукопись подготавливаемой А.С. Новицкой диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.02.08 – экология.
4. *Где и когда внедрено:* Евразийский лингвистический институт в г. Иркутске филиал ФГБОУ ВПО «Московский государственный лингвистический университет», кафедра конфликтологии и безопасности жизнедеятельности в 2012-2015 гг.
5. *Результаты внедрения:* материалы, полученные в ходе совместных исследований и отраженные в публикациях, использованы студентами направления подготовки 050100 «Педагогическое образование» профили Безопасность жизнедеятельности кафедры Психологии, конфликтологии и безопасности жизнедеятельности при подготовке курсовых и дипломных работ, а также преподавателями при чтении лекций и проведении практических занятий по дисциплинам «Экология человека», «Основы экологической культуры» (д.б.н., доц. А.Я. Никитин) и «Биологические опасности в Сибирском Федеральном округе» (к.б.н., доц. А.Ф. Булнаева).
6. *Эффективность внедрения:* полученные данные расширяют знания студентов о причинах различий по эпидемиологическим рискам отдельных территорий Сибири и Дальнего Востока в отношении природно-очаговых инфекций, мотивируют их на правильное поведение в лесу, применение мер профилактики, обеспечивающих биологическую безопасность.
7. *Заключение:* представленные в рукописи диссертации А.С. Новицкой материалы, внедренные в учебный процесс на кафедре Психологии, конфликтологии и безопасности жизнедеятельности, могут найти дальнейшее применение при подготовке студентов в Евразийском лингвистическом институте.

Зав. кафедрой конфликтологии  
 и безопасности жизнедеятельности

*[Handwritten signature]*

Гречман Л.Н.