

7



003479591

*На правах рукописи*

Зорина Анастасия Александровна

**НОРМАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ  
АСИММЕТРИИ ЖИВОТНЫХ И РАСТЕНИЙ**

Специальность 03.00.16 – «экология»

**АВТОРЕФЕРАТ**  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

*Зорина*

15 ОКТ 2009

Тольятти–2009

Работа выполнена на кафедре зоологии и экологии эколого-биологического факультета Петрозаводского государственного университета

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор  
**Коросов Андрей Викторович**

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор  
**Гелашвили Давид Бежанович**

доктор биологических наук  
**Шитиков Владимир Кириллович**

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

Защита состоится **11 ноября 2009 г. в 10<sup>00</sup> часов** на заседании диссертационного совета Д 002.251.01 при Институте экологии Волжского бассейна РАН по адресу: 445003, г. Тольятти Самарской области, ул. Комзина, 10.

Тел: (8482) 48-99-77, факс: 48-95-04, e-mail: [ievbras2005@mail.ru](mailto:ievbras2005@mail.ru).

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института экологии Волжского бассейна РАН, с авторефератом – на сайте ИЭВБ РАН по адресу <http://www.ievbran.ru>

Автореферат разослан « 3 » октября 2009 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



**А.Л. Маленев**

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Флуктуирующая асимметрия представляет собой незначительные ненаправленные отличия в проявлении признаков на симметричных сторонах биологического объекта. Считается, что данная форма асимметрии характеризует относительную неэффективность систем контроля процессов развития, их случайную изменчивость в пределах нормы реакции. Опыт применения флуктуирующей асимметрии показывает, что вопросы, связанные с методиками получения и статистической обработки данных, до сих пор не имеют однозначного ответа. Одной из важных проблем оказывается многообразие существующих показателей и индексов (Palmer, Strobeck, 1986, 2003; Leung et al., 2000; Гелашвили, 2004), работоспособность и статистические свойства которых обсуждаются редко. Назрела необходимость статистического изучения показателей на основе значительного объема эмпирических данных с целью выбора оптимального способа оценки асимметрии.

Количество публикаций, в которых показано изменение величины асимметрии в ответ на повреждающие антропогенные воздействия, во много раз превышает число работ по ее фоновой изменчивости (Palmer, 1996; Developmental., 2003). Однако, не зная нормального проявления асимметрии трудно говорить о ее поведении в экстремальных условиях. Особый интерес представляет изучение основных компонентов изменчивости уровня флуктуирующей асимметрии, включая ее изменение в пределах отдельного организма (внутри-генотипическое), внутри одной группы между особями, развивающимися в сходных условиях (меж-индивидуальное), и изменение между группами под действием естественных и антропогенных факторов.

**Цель и задачи исследования.** Цель работы состоит в определении модели изменчивости показателей флуктуирующей асимметрии метрических признаков разных групп организмов. При этом решались следующие задачи:

- 1) обосновать выбор признаков для оценки флуктуирующей асимметрии;
- 2) определить влияние методики сбора и обработки материала на свойства показателей флуктуирующей асимметрии;
- 3) изучить основные статистические свойства показателей асимметрии отдельных признаков и интегральных индексов, характеризующих асимметрию целого объекта, и обосновать выбор оптимального способа оценки;
- 4) установить влияние естественных и антропогенных факторов среды на величину показателей флуктуирующей асимметрии растений и животных;

5) оценить соотношение основных компонентов изменчивости асимметрии метрических признаков разных групп организмов.

**Научная новизна.** Впервые на значительном объеме эмпирических данных по растениям и животным изучены статистические свойства девяти показателей и восьми индексов флуктуирующей асимметрии; оценена эффективность математических преобразований исходных данных, используемых в формулах оценок; статистически обоснован выбор показателей асимметрии. Предложен новый показатель, в основе расчета которого лежит нормированное отклонение. Впервые использование такого количества показателей и индексов апробировано при изучении радиальной флуктуирующей асимметрии. Введены в практику анализа асимметрии один вид животных (гадюка обыкновенная), один вид растений (лютик едкий) и новые признаки черепов рыжей полевки и обыкновенной бурозубки, вегетативных органов березы пушистой и повислой, генеративных органов лютика едкого, пилеуса гадюки обыкновенной. Впервые изучена внутрииндивидуальная изменчивость показателей асимметрии листа березы повислой и пушистой; оценена зависимость величины асимметрии от морфофизиологического состояния особей березы пушистой. Экспериментально доказано влияние типа биотопа на уровень асимметрии листа березы пушистой; изучена изменчивость показателей асимметрии березы островов Кижского архипелага Онежского озера. Установлено влияние деятельности крупных промышленных предприятий Северо-Запада России и городских свалок на уровень асимметрии признаков листа обоих видов берез. Оценено внутривидовое изменение и многолетняя динамика показателей асимметрии признаков рыжей полевки, обыкновенной бурозубки окрестностей д. Гомсельга (Кондопожский район, р. Карелия) и гадюки обыкновенной о. Кизи (Онежское озеро).

**Теоретическое и практическое значение работы.** Полученные данные дополняют теоретические представления о самом явлении флуктуирующей асимметрии: о ее роли в общей изменчивости признака, о закономерностях в изменении ее величины в фоновых условиях и под действием антропогенных факторов. Результаты исследования позволяют обоснованно и методически корректно применять показатели асимметрии для характеристики здоровья или жизнеспособности отдельных особей, для оценки состояния природных популяций и качества среды в целях биомониторинга. Разработан и апробирован новый показатель асимметрии, основанный на нормированном отклонении. Получил развитие метод проведения промеров признаков разных биологических объектов в электронной среде с высокой точностью. Обоснован выбор новых признаков и видов, которые в дальнейшем могут использоваться в работах по применению показателей асимметрии. Проведенное иссле-

дование позволило оценить влияние крупных предприятий Северо-Запада России и городских свалок на качество особей и реализацию их нормальной программы развития.

**Основное положение, выносимое на защиту:** нормальная изменчивость величины флуктуирующей асимметрии сопоставима с ее изменением под действием антропогенных факторов среды.

**Апробация работы.** Результаты исследований были представлены на IV всероссийской научно-технической конференции «Вузовская наука – региону» (Вологда, 2006), X Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пущино, 2006), III Всероссийской научной конференции «Принципы и способы сохранения биоразнообразия» (Пущино, 2008), Международной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов – 2008» (Москва, МГУ имени М.В. Ломоносова, 2008), научно-практической конференции «Флора и фауна северных городов» (Мурманск, 2008).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 15 работ, в том числе две работы находятся в изданиях списка ВАК.

**Структура и объем диссертации.** Рукопись объемом 184 стр. состоит из введения, пяти глав, заключения, выводов, содержит 54 таблицы, 33 рисунка и список литературы из 142 работ, в том числе 90 на иностранном языке.

**Благодарности.** Автор благодарит научного руководителя А. В. Коросова за разностороннюю помощь в работе, предоставление данных по животным и совместную проработку показателей асимметрии; выражает признательность А. С. Лантратовой за помощь в определении видовой принадлежности и проработке методики сбора растительного материала, Д. Н. Грешникову, И. С. Ерохиной, Е. А. Петровой, Н. А. Седовой, Е. А. Шуйской за помощь в сборе и обработке материала, сотрудникам Института Биологии КарНЦ РАН за данные по динамике численности мелких млекопитающих в окрестностях д. Гомсельга. Работа частично выполнена при поддержке РФФИ (проект № 05-04-97506-р\_север\_a) программы «Университеты России» (грант ур.07.01.244).

## СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

### Введение

Во введении определили актуальность темы диссертации, а также цель и основные задачи исследования.

## **Глава 1. Флуктуирующая асимметрия и способы ее оценки (обзор литературы)**

При обзоре теоретических представлений о природе явления флуктуирующей асимметрии и результатов применения ее показателей основной акцент сделали на анализе иностранной литературы. Флуктуирующую асимметрию представили в виде компромисса между взаимодействием онтогенетического шума и стабильности развития, достигнутого в течение онтогенеза особи. Рассмотрели причины, определяющие величину асимметрии отдельной особи, и трудности, возникающие при ее вычленении из общей фенотипической изменчивости. Отметим применение флуктуирующей асимметрии в популяционной биологии для оценки состояния природных популяций, изучения микроразвиточных преобразований, а также для характеристики качества среды в целях биомониторинга. Рассмотрели те закономерности в изменении величины асимметрии признаков разных групп организмов, которые наиболее часто встречаются в литературе. Отметим не только основные направления использования флуктуирующей асимметрии, но и возникающие при этом проблемы. Особое внимание уделили вопросам статистического анализа, включая обзор показателей асимметрии и декомпозицию общей изменчивости билатерального признака на составляющие ее компоненты.

## **Глава 2. Материалы и методы**

Материалом для исследования послужили данные по метрическим признакам шести видов разных групп организмов (табл. 1). Для изучения статистических свойств показателей асимметрии применяли «чистые» выборки значительного объема, сформированные при однородных характеристиках среды из сходных в морфофизиологическом и онтогенетическом отношении особей. Выборки для учета влияния фактора среды на величину асимметрии создавали при контрастных вариантах его проявления, тогда как все прочие условия были однородными. Сбор листьев проводили в 2006—2008 гг. в окрестностях городов Северо-Запада России – Волхов, Петрозаводск, Сегежа, Костомукша, Мончегорск – и на островах Кижского архипелага Онежского озера. Цветки лютика едкого собирали в зеленой зоне Петрозаводска в 2007 г. В работе использовали черепа мелких млекопитающих, отловленных в окрестностях д. Гомсельга (Кондопожский район, Карелия) и фотографии пилеуса гадюки с о. Кижки Онежского озера (из коллекции Коросова А. В.).

## Объем использованного материала

Вид	Число особей	Орган	Количество			Число выборок
			органов	признаков	промеров	
Береза повислая	127	лист	3050	12	3050 л. · 12 пр. · 2 стороны = 73200	708 (из них «чистые» - 360)
Б. пушистая	553	лист	5700	12	136800	876 (324)
Люттик едкий	80	цветок	400	3	400 · 3 · 5 = 6000	12 (6)
Полевка рыжая	789	череп	789	16	25248	176 (32)
Бурозубка обыкновенная	300	череп	300	13	7800	52 (26)
Гадюка обыкновенная	901	пилеус	901	6	5406	102 (12)

Примечание: данные представлены без учета повторных промеров для оценки методической ошибки

*Промеры признаков.* Промеры линейкой и штангенциркулем проводили по стандартной методике (Методические ..., 2003). Для измерения в электронной среде с помощью сканера получали растровые изображения органов на фоне миллиметровой бумаги. Снимки экспортировали в среду MapInfo в реальном масштабе, где выполняли промеры электронного изображения левой ( $L_{ij}$ ) и правой ( $R_{ij}$ ) сторон (Коросов, Коросов, 2006). Для отдельного органа ( $i = 1, \dots, n$  – номер органа) брали промеры соответствующих признаков ( $j = 1, \dots, m$  – номер признака); данные экспортировали в файл Excel. Для определения угла между жилками сначала вычисляли его синус. Промеры фотографий пилеуса гадюки выполняли в среде PhotoShop. Для каждой особи все 12 промеров делили на длину пилеуса для ликвидации различий в параметрах увеличения снимков и нивелировки варьирования общих размеров головы разновозрастных гадюк. Промеры признаков проводились одним исследователем, кроме выборок для учета методической ошибки признаков листа. Учет погрешности измерения проводили для каждого вида, для этого одну и ту же выборку объемом в 100 вариант промеряли дважды.

*Статистическая обработка данных.* На электронном листе Excel результаты промеров одной выборки образуют матрицу данных размером  $2m \cdot n$ . Все расчеты выполняли в программах Excel и StatGraphics.

Установление флуктуирующего характера асимметрии признака проводили по общепринятой методике (Palmer, Strobeck 1986, 1992, 2003); выборки проверяли на наличие выскакивающих вариант (Ивантер, Коросов, 2003). Для каждой «чистой» выборки вычисляли девять показателей асимметрии отдельного признака и восемь интегральных индексов по всем признакам (табл. 2).

Таблица 2

**Показатели ( $fa_{ij}$ ,  $fa_j$ ) и индексы ( $fa_i$ ,  $FA$ )  
флуктуирующей асимметрии**

N	$fa_{ij}$	$fa_j$	$fa_i$	$FA$
1	$fa_{ij} = (L_{ij} - R_{ij})$	$fa_j = S^2_{fa_{ij}}$		
2	$fa_{ij} =  L_{ij} - R_{ij} $	$fa_j = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_{ij}$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m  L_{ij} - R_{ij} $	$FA = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$
3	$fa_{ij} = \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N  L_{ij} - R_{ij} }$	$fa_j = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_{ij}$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{\frac{1}{N} \sum_{i=1}^N  L_{ij} - R_{ij} }$	$FA = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$
4	$fa_{ij} = \frac{(t_{L_{ij}} - t_{R_{ij}})}{t_{L_{ij}} - (L_{ij} - M)/S}$ $t_{R_{ij}} = (R_{ij} - M)/S$	$fa_j = S^2_{fa_{ij}}$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m (t_{L_{ij}} - t_{R_{ij}})$	$FA = S^2_{fa_i}$
5	$fa_{ij} = \frac{(L_{ij} - R_{ij})}{S_j}$	$fa_j = S^2_{fa_{ij}}$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{(L_{ij} - R_{ij})}{S_j}$	$FA = S^2_{fa_i}$
6	$fa_{ij} = \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{(L_{ij} + R_{ij})}$	$fa_j = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_{ij}$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{ L_{ij} - R_{ij} }{(L_{ij} + R_{ij})}$	$FA = \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$
7	$fa_{ij} = \frac{(L_{ij} - R_{ij})}{\frac{1}{2n} \sum_{i=1}^n (L_{ij} + R_{ij})}$	$fa_j = S^2_{fa_{ij}}$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \frac{(L_{ij} - R_{ij})}{\frac{1}{2n} \sum_{i=1}^n (L_{ij} + R_{ij})}$	$FA = S^2_{fa_i}$
8	$fa_{ij} = \frac{2 \cdot L_{ij} \cdot R_{ij}}{L_{ij}^2 + R_{ij}^2}$	$fa_j = 1 - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_{ij}$	$fa_i = \frac{2 \cdot \sum_{j=1}^m L_{ij} \cdot R_{ij}}{\sum_{j=1}^m (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)}$	$FA = 1 - \frac{1}{n} \sum_{i=1}^n fa_i$
9	$fa_{ij} = \log \left( \frac{L_{ij}}{R_{ij}} \right)$	$fa_j = S^2_{fa_{ij}} \cdot 100\%$	$fa_i = \frac{1}{m} \sum_{j=1}^m \log \left( \frac{L_{ij}}{R_{ij}} \right)$	$FA = S^2_{fa_i} \cdot 100\%$

Примечание:  $N$  – суммарный объем выборок;  $t_L$  ( $t_R$ ) – нормированное отклонение.

В дальнейшей работе при изучении роли факторов среды в изменчивости асимметрии использовали только три типа показателей –  $fa_{(4)}$ ,  $fa_{(6)}$  и  $fa_{(9)}$ . Применение статистических критериев и выявление закономерностей проводили по стандартным методикам с помощью непараметрических и параметрических критериев, в зависимости от соответствия распределения показателей нормальному закону.

### Глава 3. Статистические свойства показателей флуктуирующей асимметрии

Явление флуктуирующей асимметрии отмечено для всех исследуемых признаков; дополнительно для 8% признаков установлена направленная асимметрия, антисимметрии обнаружено не было. Уровень асимметрии обычно очень мал по сравнению с общей изменчивостью билатерального признака, по нашим данным ее доля не превышает 25% (в среднем – 9%). Именно поэтому любая стохастичность, дополнительно привнесенная в процессе получения и обработки данных, будет оказывать значительное влияние на биологические выводы. Например, ошибки измерений могут вызывать появления достоверных отличий между выборками. Для признаков, промеренных в электронной среде, доля ошибки составляет 4.7–36% от общей изменчивости показателя отличия сторон ( $L_{ij} - R_{ij}$ ): 4.7–12.4% для признаков листа берез; 34–36% для цветков лютика; 7–31% для черепов млекопитающих; и не более 16% для пилеуса гадюки. Тип инструмента измерения влияет на характер распределения показателей: точные методы в электронной среде сохраняют нормальное распределение, промеры линейкой приводят к существенной асимметрии гистограммы. Способ формирования выборок также сказывается на величине асимметрии. Выборки листьев с разных деревьев, учитывают внутри- и меж-индивидуальные компоненты изменчивости асимметрии. Обобщенная выборка, каждое значение варианты которой представляет усредненную по десяти листьям величину асимметрии отдельного дерева, имеет меньший размах вариации и сохраняет только меж-индивидуальную изменчивость. В дальнейшем использовались признаки, доля ошибки которых не превышала 20%, все промеры проводились в электронной среде одним исследователем, а признаки с направленной асимметрией были удалены. Изучение изменчивости асимметрии растений проводилось на основе выборок, объединяющих серии листьев с разных деревьев.

*Изучение статистических свойств показателей флуктуирующей асимметрии проводилось с использованием 760 «чистых» выборок растений и животных по 100 вариант каждая, что составляет 38% от общего числа выборок, сформированных для нашего исследования. Матема-*

тические приемы (модуль, возведение в квадрат, перевод показателей в разряд относительных индексов) в формулах большинства показателей вызывают отклонение распределения разности сторон от нормального закона и приводят к необходимому применению грубых непараметрических критериев. Например, сравнение выборок средней и верхней частей кроны березы повислой по восьмому признаку проводилось с помощью критерия Уилкоксона, когда использовали шестой показатель асимметрии (рис. 1). Те же выборки по четвертому показателю сравнивались параметрическим критерием Фишера.

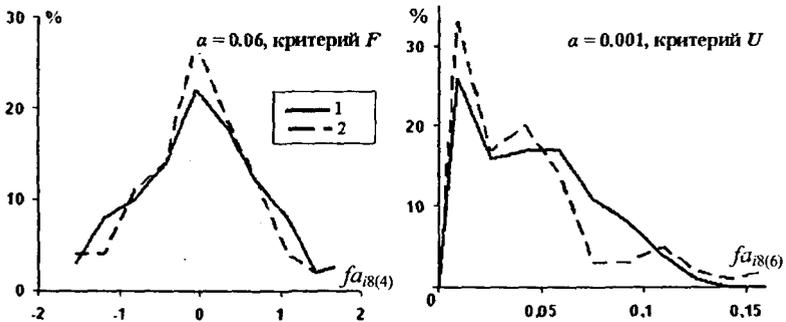


Рис. 1. Распределение показателей асимметрии листа средней (1) и верхней (2) частей кроны березы повислой

Показатели характеризуются разной чувствительностью к изменению объема выборок и к наличию случайных отличий между ними. Прием ликвидации знака билатеральных отличий усиливает роль редких уклоняющихся вариантов. На том же примере мы видим, что незначительная доля (в 8%) листьев обеспечила достоверные отличия выборок по шестому показателю, при отсутствии отличий между выборками по четвертому (рис. 1). Еще один широко распространенный прием – нормирование на величину или изменчивость признака (например, в формулах показателей  $fa_{(3)}, fa_{(5)} - fa_{(9)}$ ) – приводит к появлению различий в форме и параметрах распределения оценок асимметрии и несоответствию размерному показателю  $fa_{(1)}$ . В свою очередь индексы, объединяющие показатели асимметрии отдельных признаков, сохраняют их недостатки. Индексы рассчитываются путем суммирования или усреднения показателей, когда как для асимметричных распределений наиболее представительной характеристикой выступает медиана. Многие индексы не учитывают различие в свойствах показателей асимметрии отдельных признаков. Объединение разноразмерных показателей означает, что

значительную роль в величине индекса будут играть признаки с наибольшими значениями асимметрии. Основные статистические свойства сопоставляемых оценок асимметрии представлены в виде обобщающей таблицы (табл. 3).

Таблица 3

### Характеристика показателей флуктуирующей асимметрии

Характеристика	Номер показателя из табл. 2								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
1. Ненормальное распределение	-	+	+	-	-	+	-	+	-
2. Несоответствие размерному $f_{a(1)}$	-	-	-	-	+	+	+	+	+
3. Усиление случайных различий	-	+	+	-	-	+	-	+	-
4. Невозможность интеграции	+	-	-	-	-	-	-	-	-
5. Несовместимость интегрируемых показателей асимметрии признаков	+	+	-	-	+	+	-	+	-
6. Деление на выборочный параметр	-	-	+	(+)	+	-	+	-	-
7. Деление на величину признака	-	-	-	-	-	+	+	+	+
8. Деление на характеристику изменчивости	-	-	+	(+)	+	-	-	-	-
9. Интенсивность практического применения (в баллах от 0 до 5)	5	3	1	1	1	5	2	2	4
10. Выбор оптимальной оценки	-/+	-	-	+	-	-	-	-	-/+

Примечание: показатель обладает «+», либо не обладает «-» данной характеристикой; «(+)-» – процедуре деления подвергаются промеры, а не разность между ними.

В качестве альтернативы значительному разнообразию показателей асимметрии мы предлагаем характеристику, основанную на нормированном отклонении ( $f_{a(4)}$ ). В данном показателе нормируется не разность между промерами, как это используется в других формулах, а сами промеры. Разность между нормированными значениями сохраняет исходно нормальное распределение, что позволяет проводить сравнение

выборок с помощью параметрического критерия Фишера. Показатель приводит все признаки к одинаковому диапазону изменчивости, учитывает массовые проявления флуктуирующей асимметрии и в меньшей мере (по сравнению с другими показателями) зависит от случайностей при формировании выборки.

#### Глава 4. Компоненты изменчивости флуктуирующей асимметрии животных и растений

*Нормальная изменчивость* флуктуирующей асимметрии подразумевает естественное ее проявление в природных условиях (без воздействия человека и проведения дополнительных искусственных экспериментов). Она включает три основные компоненты: во-первых, изменение показателя асимметрии в пределах отдельной особи; во вторых, изменчивость между особями одной группы (населения или популяции); в третьих, изменение уровня асимметрии между группами, сформированными для оценки влияния какого-либо фактора. Изменчивость асимметрии под действием антропогенных факторов, наиболее часто используемая для оценки состояния популяций и качества среды, относится к межгрупповой компоненте общей изменчивости асимметрии.

*Внутрииндивидуальная изменчивость.* Уровень асимметрии в пределах одной особи не остается постоянным. Например, в 24% случаев (по показателю  $fa_{ij(4)}$ ) наблюдается уменьшение уровня асимметрии признаков листа из верхней части кроны березы по сравнению с нижней. Чем выше находятся листья, тем они в среднем мельче (вследствие адаптивной модификации в условиях сильной освещенности), тем меньше их общая изменчивость и уровень асимметрии по некоторым признакам. На величину асимметрии листа влияет также тип побега – асимметрия 30% признаков больше у брахибластов по сравнению с ауксибластами (рис. 2).

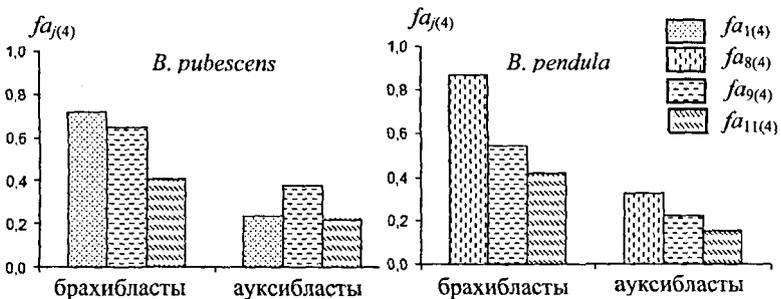


Рис. 2. Уровень асимметрии 1, 8, 9 и 11 признаков листьев с разных типов побега в пределах кроны березы пушистой и повислой

Ассимиляционные побеги характеризуются мощным развитием зеленых листьев и высоким потреблением питательных веществ для их формирования, тогда как низкие затраты пластических веществ на построение брахибластов с розеткой в несколько листьев могут послужить причиной накопления случайных отклонений в процессе развития листьев и повышения асимметрии их признаков. Таким образом, внутрииндивидуальные закономерности в изменении характеристик листа в пределах кроны березы могут сказываться на величине асимметрии отдельных признаков, хотя по интегральным индексам достоверного влияния локальных условий произрастания листа в пределах дерева на уровень асимметрии не обнаружили. Однородность генотипического материала не всегда свидетельствует о сходном уровне флуктуирующей асимметрии признаков исследуемых органов, т. к. условия развития объектов с идентичным генотипом могут значительно отличаться.

*Меж-индивидуальная изменчивость.* Величина флуктуирующей асимметрии у отдельных особей в пределах одной группы не остается постоянной. Например, наблюдается повышение уровня асимметрии листьев у деревьев березы пушистой с извилистым стволом, что можно объяснить нарушением притока питательных веществ, необходимых для развития растения. Мы установили, что на уровень асимметрии признаков может оказывать влияние также степень отклонения особи от типичной формы березы пушистой, выраженная в виде гибридного индекса, и механическая поврежденность деревьев. Изучение изменения величины асимметрии между демографическими группами особей в популяциях животных показало, что половая принадлежность особей не влияет на уровень асимметрии полевков и бурозубок, и только у одного признака гадюки уровень асимметрии оказался больше у самок по сравнению с самцами. Оценка влияния на уровень асимметрии физиологического состояния животных, отличающихся степенью полового созревания (на примере гадюки), показала отсутствие достоверных отличий между выборками неполовозрелых и половозрелых особей.

*Межгрупповая изменчивость показателей асимметрии.*

*Многолетняя изменчивость.* «Качество» популяции, соотношение разноразмерных групп зверьков с разными способностями к выживанию и размножению, может зависеть от ее плотности (например, повышение численности сопровождается ростом социальной напряженности). Поэтому изменение флуктуирующей асимметрии по годам предлагают использовать для выявления механизмов динамики численности животных (Захаров, 2001).

Анализ многолетних данных по асимметрии признаков черепов полевки и пилеуса гадюки показал, что величина асимметрии может дос-

товерно изменяться по годам учета. В то же время однозначной зависимости между уровнем асимметрии и численностью особей установить не удалось. Так, влияние фазы динамики численности на уровень асимметрии признаков полевок происходит опосредованно через изменение внутривидовой структуры, при этом нарушение зависимости усиливается за счет наложения тренда изменчивости асимметрии в онтогенезе отдельных особей. Например, наблюдается достоверное увеличение показателя  $fa_{j(4)}$  асимметрии 5 ( $\alpha = 0.002$ ) и 8 ( $\alpha = 0.019$ ) признаков полевок, переживших зиму 2001-2002 гг., по сравнению с прибылыми зверьками предшествующего 2001 года (рис. 3).

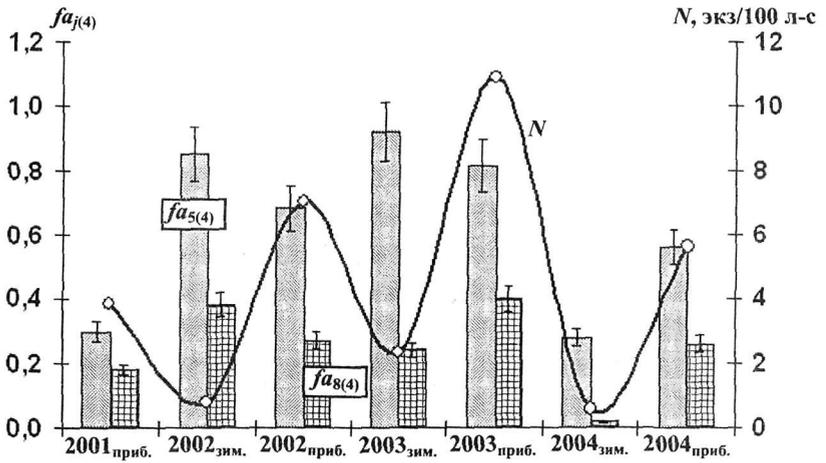


Рис. 3. Многолетнее изменение величины асимметрии 5 и 8 признаков рыжей полевки разного возраста и динамика численности ( $N$ ) зверьков в окрестностях д. Гомсельга за период 2001-2004 гг.

При невысокой плотности популяции зимнее вымирание особей происходит, скорее всего, за счет действия случайных причин, поэтому качественный состав популяции не претерпевает сильных изменений. Повышение асимметрии на популяционном уровне происходит за счет ее увеличения в онтогенезе отдельных особей. Данная закономерность нарушается 2003 г., на который приходится пик численности полевок с последующим резким ее снижением в 2004 г. Осенняя численность (10.91 экз/100 л-с, рис. 3) сократилась в зимний период до 0.57 ( $N$  весной 2004 г.). Очевидно, здесь проявляются эффекты изменения структуры популяции. Выборочная элиминация в зимний период 2003-2004 гг. привела к достоверному уменьшению уровня асимметрии 5 ( $\alpha = 0.048$ )

и 8 ( $\alpha = 0.001$ ) признаков – выжили, в основном, особи с оптимальным фенотипом (симметричные). Низкие значения асимметрии признаков зимовавших зверьков 2004 г. повышаются до характерных для данной популяции величин (уровень асимметрии прибылых особей 2004 г. больше, чем у зимовавших). Это происходит за счет восстановления структуры популяции в период летнего воспроизводства: увеличение численности животных приводит к увеличению фенотипического разнообразия, что в свою очередь «уравновешивает» отклонения в уровне асимметрии популяции.

*Биотопическая изменчивость.* Изменение уровня асимметрии при смене местообитаний фактически не исследовано. Мы проводили работы на березе пушистой, которая характеризуется высокой пластичностью и способна существовать в разнообразных биотопах. Максимальный уровень асимметрии наблюдается в условиях избыточного увлажнения, минимальная величина обнаружена для деревьев, произрастающих на месте пожара. Изучение изменчивости асимметрии листа при смене островных фитоценозов показало, что ее уровень повышается в условиях заболоченности и каменистости почв, а также продуваемости, которая зависит от площади острова, его удаленности от крупных участков суши. Прослеживается тенденция увеличения асимметрии листовой пластинки особей, произрастающих под пологом ели.

*Антропогенная изменчивость.* Для оценки влияния антропогенной деятельности на уровень флуктуирующей асимметрии березы отбор проб проводился в биотопах с разной степенью антропогенной нагрузки и типом воздействия, но максимально сходных по естественным условиям. ОАО «Волховский алюминиевый завод им. С. М. Кирова» (ВАЗ) и ОАО «Комбинат Североникель» (СН) характеризуются значительным выбросом тяжелых металлов; в выбросах Костомукшского горно-обогатительного комбината ОАО «Карельский окатыш» (КГОК) преобладает диоксид серы, а в окрестностях ОАО «Сегежский целлюлозно-бумажный комбинат» (СЦБК) представлен спектр загрязняющих веществ от различных оксидов до твердых соединений. Отбор проб проводился на расстоянии в 2, 10 и 30 км от предприятий. Также листья собирались на городских свалках Петрозаводска и Костомукши, которые характеризуются целым комплексом загрязняющих веществ, влияющих на растения через почву, воду и воздух. Для березы пушистой достоверно высокие уровни асимметрии наблюдаются на городских свалках, в окрестностях ВА3 и в пределах зоны выбросов комбината СН. Воздействия СЦБКа и КГОКа на величину асимметрии листа берез обнаружить не удалось. Отмечается согласованная реакция березы повислой и пушистой на антропогенное воздействие. Не обнаружено влияния условий произрастания лютика едкого вдоль придорожной полосы на уровень

асимметрии генеративных органов. Таким образом, по нашим данным удалось подтвердить увеличение асимметрии только в условиях достаточно интенсивного антропогенного воздействия.

### Глава 5. Модель изменчивости величины флуктуирующей асимметрии метрических признаков

Для сопоставления интенсивности воздействия естественных и антропогенных факторов на процессы развития организмов их проранжировали по силе воздействия на уровень флуктуирующей асимметрии (в порядке возрастания значений показателя асимметрии, рис. 4). На графике видно, что естественные факторы среды в природных условиях определяют уровень асимметрии с той же интенсивностью, что и антропогенное воздействие.

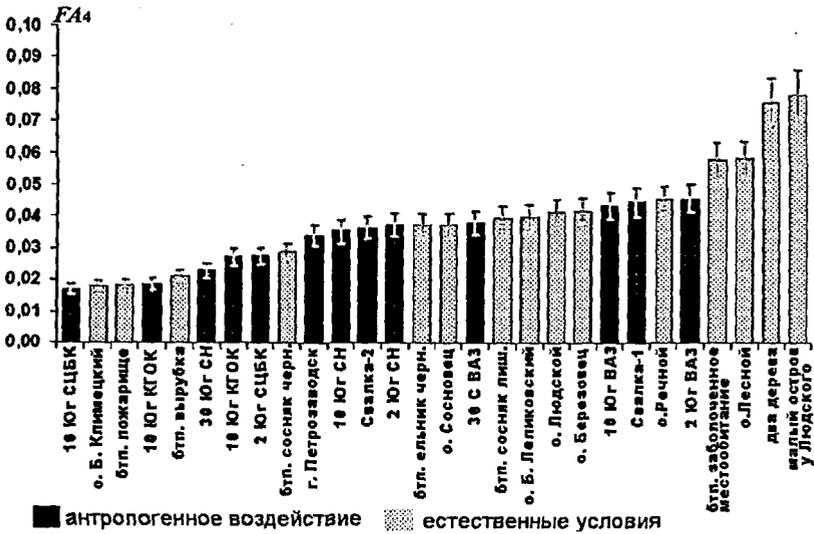


Рис. 4. Градация факторов по силе воздействия на величину показателя флуктуирующей асимметрии признаков листа березы пушистой

Для количественного сопоставления силы воздействия факторов провели декомпозицию общей изменчивости показателя асимметрии на основные ее компоненты (рис. 5) с помощью дисперсионного анализа по методике Левена (Levene's test в публикации Developmental..., 2003).

## Соотношение компонентов изменчивости:



- 1 – ошибка измерения (4-12%);  
 2 – изменчивость между признаками (6-18%);  
 3 – внутрииндивидуальная (5-24%);  
 4 – меж-индивидуальная (7-28%);  
 5 – межгрупповая (3-48%, при этом доля изменчивости обусловленная воздействием антропогенных факторов составляет 8-31%);  
 6 – погрешность (входят неучтенные компоненты, например, взаимодействие факторов).

Рис. 5. Компоненты изменчивости показателя  $f_{ij(4)}$  асимметрии признаков листа березы повислой и пушистой

Доли компонентов от общей изменчивости показателя асимметрии варьируют в зависимости от качества сравниваемых выборок, степени их отличия друг от друга, а также от вида организма и используемых для оценки асимметрии признаков. Антропогенные факторы определяют от 8 до 31% общей изменчивости показателя  $f_{ij(4)}$  асимметрии признаков листа березы повислой и пушистой, тогда как на долю общей межгрупповой изменчивости под действием естественных факторов приходится от 3 до 48%.

## Выводы:

1. Доля флуктуирующей асимметрии не превышает 25% (в среднем – 9%) в общей изменчивости билатерального признака и характерна для всех изученных метрических признаков; направленная асимметрия проявилась у 8% признаков;

2. Методы получения и обработки данных могут сказываться на распределении показателей и вызывать достоверные отличия между выборками. Доля ошибки измерения от общей изменчивости показателя отличия сторон в электронной среде составляет 4,7–36% в зависимости от признака и вида. Форма распределения показателя асимметрии зависит от инструмента измерения: точные промеры в электронной среде сохраняют нормальное распределение, измерение линейкой приводит к существенной асимметрии гистограммы;

3. Большинство показателей и индексов выступают ненадежными характеристиками флуктуирующей асимметрии. Предложенный показатель на основе нормированного отклонения корректно учитывает и объединяет уровни асимметрии отдельных признаков, подчиняется нормальному закону, учитывает массовые проявления асимметрии и в меньшей мере зависит от случайных различий между выборками, по-

зволяет проводить сравнение выборок с помощью точных параметрических критериев;

4. Достоверное изменение величины показателей флуктуирующей асимметрии отдельных признаков обнаружено в пределах кроны отдельных деревьев, между морфофизиологически отличающимися особями, по годам учета животных, у деревьев с разных биотопов и на территориях с разной степенью антропогенной нагрузки;

5. Достоверное изменение интегральных индексов, оценивающих асимметрию целого объекта по нескольким признакам, обнаружено по годам учета животных, при смене биотопических условий произрастания растений и в условиях достаточно интенсивного антропогенного воздействия;

6. Естественные факторы среды в природных условиях могут определять уровень флуктуирующей асимметрии с той же интенсивностью, что и антропогенное воздействие.

## СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Зорина А.А. Количественная оценка величины флуктуирующей асимметрии меристических признаков пилеуса гадюки обыкновенной *Vipera berus* // Вузовская наука – региону. Материалы конференции. – Вологда, 2006. – Т. 1. – С. 417-419.

2. Зорина А.А. Полиморфизм морфологических фенотипов гадюки обыкновенной на островах Онежского озера // Биология – наука 21 века: 10-я Пушкинская школа конференция молодых ученых, посвященная 50-летию Пушкинского научного центра РАН (Пушино, 17-21 апреля 2006 года). Сб. тезисов. – Пушино, 2006. – С. 279.

3. Зорина А.А., Коросов А.В. Оценка флуктуирующей асимметрии / Коросов А.В. Специальные методы биометрии. – Петрозаводск, 2007. – С. 79-88.

4. Зорина А.А., Коросов А.В. Характеристика флуктуирующей асимметрии листа двух видов берез в Карелии // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. Выпуск 11. Экология. Экспериментальная генетика и физиология. – Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2007. – С. 28-36.

5. Коросов А.В., Зорина А.А. Исследование динамики численности рыжей полевки с помощью функций последования // Экология, 2007. – №1. – С. 49-54.

6. Коросов А.В., Зорина А.А. Модели динамики систем / Коросов А.В. Специальные методы биометрии. – Петрозаводск, 2007. – С. 217-233.

7. Зорина А.А. Асимметрия березы пушистой островов Кижского архипелага // Ломоносов – 2008: Международная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых. Секция «Биология». Тез. докл. – М., 2008. – С. 258-259.

8. Зорина А.А. Биотопическая изменчивость показателей флуктуирующей асимметрии березы пушистой // Экологические проблемы Севера. Материалы конференции. – Архангельск, 2008. – С. 27-29.

9. Зорина А.А. Влияние морфофизиологической изменчивости особей на уровень асимметрии березы пушистой // Северные территории России: проблемы и перспективы развития. Материалы конференции. – Архангельск, 2008. – С. 48-50.

10. Зорина А.А. Естественная и методическая изменчивость показателей флуктуирующей асимметрии // Вузовская наука – региону: Материалы шестой всероссийской научно-технической конференции. – Вологда: ВоГТУ, 2008. – Т. 2. – С. 350-353.

11. Зорина А.А. Работоспособность индексов флуктуирующей асимметрии при оценке влияния антропогенных факторов // Принципы и способы сохранения биоразнообразия. Материалы конференции. – Пушино, 2008. – С.62.

12. Зорина А.А. Техногенная изменчивость показателей и индексов асимметрии березы пушистой в Карелии // Флора и фауна северных городов: Сборник статей Международной научно-практической конференции. 24-26 апреля 2008 г. – Мурманск: МГПУ, 2008. – С. 54-57.

13. Коросов А.В., Зорина А.А. Анализ популяционной саморегуляции с помощью функций последования // Современное состояние и пути развития популяционной биологии. Материалы семинара. – Ижевск, 2008. – С. 42-44.

14. Коросов А.В., Зорина А.А. Флуктуирующая асимметрия пластических признаков пилеуса обыкновенной гадюки // Труды Петрозаводского государственного университета. Серия Биология. – Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ, 2008. – Вып. 2: Вопросы популяционной экологии. – С. 25–39.

15. Зорина А.А., Коросов А.В. Изменчивость показателей и индексов асимметрии признаков листа в кроне *Betula pendula* (*Betula-ceae*) // Ботанический журнал, 2009. – Т. 94. – №8. – С. 1172–1192.

Подписано в печать 28.09.09. формат 60×84<sup>1</sup>/<sub>16</sub>  
Бумага офсетная. Уч.-изд. л. 1. Тираж 100 экз. Изд. № 219

Государственное образовательное учреждение  
высшего профессионального образования  
**ПЕТРОЗАВОДСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ**

Отпечатано в типографии Издательства ПетрГУ  
185910, г. Петрозаводск, пр. Ленина, 33