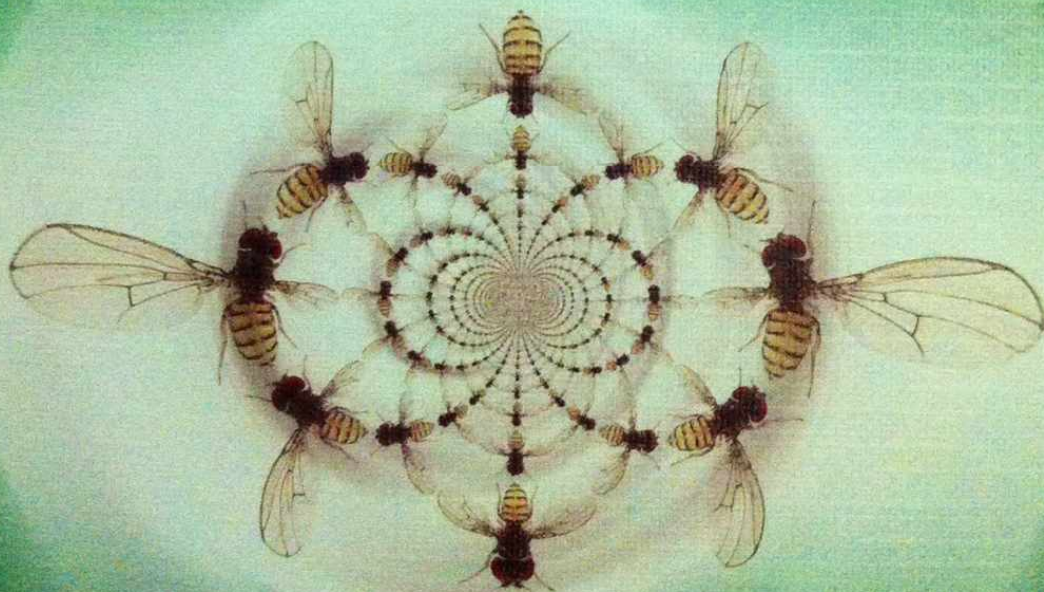


Дмитрий Гавриков

**АНАЛИЗ АСИММЕТРИИ
В ПРИРОДНОЙ ПОПУЛЯЦИИ
DROSOPHILA
MELANOGASTER**



Министерство образования и науки Российской Федерации
Федеральное государственное образовательное
учреждение высшего профессионального образования
«Восточно-сибирская государственная академия образования»

Д. Е. Гавриков

**Анализ асимметрии
в природной популяции
*Drosophila melanogaster***

Иркутск, 2012

УДК 592
ББК 28. 691. 8
Г 12

Рецензенты: **А. Я. Никитин**, доктор биол. наук, доцент,
вед. науч. сотр. зоолого-паразитологического отдела
ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский
противочумный институт Роспотребнадзора
М. В. Погодаева, кандидат биол. наук, доцент кафедры
психологии, конфликтологии и безопасности
жизнедеятельности ФГБОУ ВПО «ИГЛУ»

Гавриков Д. Е. Анализ асимметрии в природной популяции *Drosophila melanogaster*: моногр. -Иркутск: Изд-во Вост-сиб. гос. академии об-раз., 2012. – 120 с.

ISBN 978-5-91344-462-2

*В монографии рассмотрены подходы к оценке структурно-функциональной организации природной популяции *Drosophila melanogaster* и ее изменению во времени по различным формам асимметрии четырех билатеральных признаков. Приведены результаты анализа антисимметрии, направленной асимметрии и флуктуирующей асимметрии в сезонных выборках природной популяции *Drosophila melanogaster* у самок и самцов.*

*Предназначена для научных сотрудников, аспирантов и студентов естественнонаучных направлений подготовки.
Библиогр. 246 назв. Ил. 10. Табл. 18.*

ISBN 978-5-91344-462-2

© Гавриков Д. Е., 2012
© Восточно-сибирская государственная
академия образования

Введение

В биологии принято рассматривать фенотипическую изменчивость как результат интеграции генотипической и модификационной ее составляющих. Вместе с этим целый ряд исследователей указывает на наличие изменчивости организмов «шумового» характера, хотя суждения о причинах ее возникновения самые разнообразные. Подобная изменчивость, выраженная в асимметрии проявления признаков билатерально-симметричных организмов, может определяться вариацией системы развития, которая прямо не связана с внешней и генетической средой (Тимофеев-Ресовский, 1925; Филиппченко, 1926; Фолконер, 1985; Картель и др., 1999). Указанная асимметрия, в большинстве работ названная флуктуирующей, вызывает все больший интерес. Одними из первых обратили внимание на данное явление Тимофеев-Ресовский (1925), Астауров (1927). В настоящее время изучение асимметрии проводится у различных видов растений и животных (Møller, Thornhill, 1997; Palmer, Strobeck, 1986; Chippindale, Palmer, 1993; Klingenberg et al. 2004). Для выяснения причин возникновения асимметрии, которые и по настоящее время остаются дискуссионными, исследуется влияние на ее проявление генетических, средовых факторов, характера развития особи (Thoday, 1955; Alexander et al., 1984). На наш взгляд, многие из этих задач могут решаться через исследование популяционной динамики асимметрии организмов во времени. Кроме того, остается нераскрытой проблема возможностей использования критерия флуктуирующей асимметрии как маркера экологических стрессов различной этиологии.

В практике оценки асимметрии билатеральных организмов не проводился анализ структурно-функциональной и временной организации популяции *Drosophila melanogaster* по флуктуирующей асимметрии. В свете всего вышесказанного, исследование феномена асимметрии представляется, бесспорно, актуальным и интересным.

Впервые при анализе природных популяций животных была оценена фенотипическая и генотипическая структура популяции дрозофилы по флуктуирующей асимметрии четырех количественных морфологических признаков.

Установлен характер сезонной динамики показателя флуктуирующей асимметрии в популяции *Drosophila melanogaster*, который выражается в его увеличении от весны к лету и уменьшении к осени.

Показано, что в основе популяционной изменчивости по флуктуирующей асимметрии лежат генетическая и средовая компоненты. Мерные признаки, в отличие от счетных, проявляют большую генотипическую изменчивость по данному показателю. Это говорит о том, что асимметрия не в равной степени затрагивает различающиеся по функциональной нагрузке признаки организма, и поэтому при проведении экологических либо популяционно-генетических исследований необходимо тщательно относиться к их выбору. Полученные результаты позволяют расширить представления о структурно-функциональной организации природных популяций.

Работа посвящается светлой памяти моего научного руководителя д. б. н., профессора Гречаного Георгия Васильевича.

Автор приносит искреннюю благодарность всем сотрудникам лаборатории экологической генетики НИИ Биологии ИГУ (<http://degreen.narod.ru/ecogenlab.htm>).

Особая признательность за ценные консультации и помощь Никитину А. Я., доктору биологических наук, доценту, вед. науч. сотр. зоолого-паразитологического отдела ФГУЗ Иркутского научно-исследовательского противочумного института; научному сотруднику НИИ биологии ИГУ, к. б. н. Е. Л. Ермакову.

Появление этой книги было бы невозможно без помощи и поддержки сотрудников кафедры экологии и естествознания, кафедры общей биологии и экологии Восточно-сибирской государственной академии образования.

Глава I. Асимметрия особей как биологическое явление

«Мне всегда казалось, что в тех случаях, где природа уклоняется от правильного хода, мы легче можем проникнуть в ее тайны. . . »
Э. Гофман

В живой природе существуют все основные виды симметрии, которые возможны по геометрическим соображениям. Но ни для кого не секрет, что абсолютная симметрия в природе - явление довольно редкое. Как возникновение, так и нарушение симметрии в живых системах следует рассматривать как результат совместной деятельности биохимических, биофизических и других механизмов, регулирующих направление и интенсивность процессов роста и дифференцировки органов. Всем известно явление стереоизомерии химических соединений. Правыми (d) и левыми (l) называются такие молекулы, которые имеют одинаковый состав, но отличаются по пространственной конфигурации. Различия между ними проявляются в том, что при освещении их поляризованным светом они вызывают закручивание плоскости поляризации в противоположном направлении. В этой связи было сделано предположение, что явление левизны - правизны у моллюсков обусловлено химической стереоизомерией генетических продуктов, входящих в состав энантиоморфных организмов, т.е. противоположным характером их асимметричной протоплазмы. Явление асимметрии протоплазмы заключается в том, что из двух сортов термодинамически равноценных молекул каких-либо соединений в живых телах обычно имеется только один. Например, в исследованиях Бешана и Пастера было обнаружено избирательное поглощение плесневыми грибами определенных стереоизомеров (цит. по Касинов, 1971). Во многих случаях нарушение зеркальной симметрии передается половому потомству, но конфигурация ее не контролируется генетически и не наследуется. Возможно, асимметрия не имеет никакого приспособительного значения (см. главы о влиянии генетических факторов на асимметрию, а также о ее эволюционном значении).

На примере ряски, в результате гибридологического анализа показано, что в ее генетическом материале - ни в ядерном, ни в цито-

плазме - нет элементов или факторов, обеспечивающих преимущественное проявление какой-либо одной из двух конфигураций в потомстве, возникающих при половом размножении; исключение составляет вегетативное размножение (Касинов, 1971). До сих пор не понятно, почему появляются симметричные организмы, какие механизмы лежат в симметричном проявлении признаков у отдельной особи. Если симметрия в природе такая редкость, возможно, как раз асимметричные особи это норма? В любом случае, изучение данной проблемы представляется очень интересным.

1. 1. Понятие асимметрии организмов

Изучение асимметрии билатеральных организмов проводится довольно давно с привлечением различных видов и признаков: дентальные и поведенческие признаки у человека, крыс и мышей; признаки черепа у крыс, кошек, макак-резус, человека; скелетные элементы мышей, птиц; половой орнамент у птиц; количество стерноплевральных щетинок, длины крыла у пчел, мух, бабочек; длина антенн и другие (Астауров, 1974; Захаров, 1979; Гилева, 1984; Галактионов et al, 1985; Ефимов, 1987 а; Животовский, 1987; Chippindale, 1993; Møller, 1990,95,96; Møller, Pomiankoski, 1993; Polac, 1993; Møller, Zamora-Munoz, 1997; Benderlioglu et al., 2004). Кроме этого, рядом исследователей оценивались асимметричные изменения листьев растений (Розанова, 1926; Касинов, 1971; Møller, 1995,96,98; Valkama, Kozlov, 2001). Одну из первых классификаций симметрии-асимметрии дал в 1962 Ван Вален (Van Valen, 1962). Он выделил направленную, флуктуирующую асимметрии и антисимметрию.

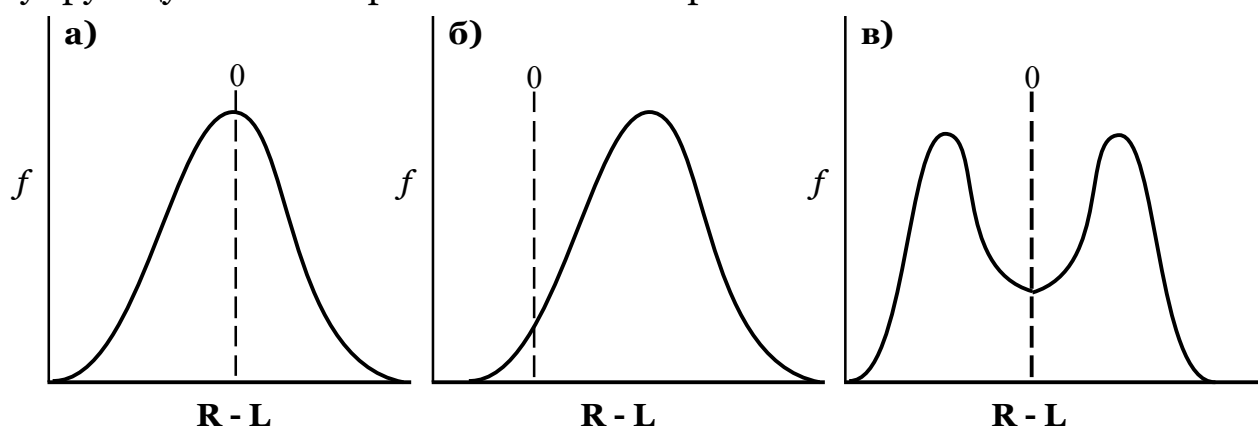


Рис. 1. Три основных типа распределения разниц (R-L) у билатеральных организмов (Van Valen, 1962): а) флуктуирующая асимметрия (ФА); б) направленная асимметрия (НА); в) антисимметрия (плосковершинная или двувершинная кривая).

Распределения значений между левой и правой сторонами организма формируют три основных типа (рис. 1). Флуктуирующей асимметрией (ФА) чаще всего называются незначительные отклонения морфологических признаков от идеальной симметрии (Ludwig 1932; Van Valen 1962; Palmer, 1994). ФА характеризуется нормальным распределением разниц R-L вокруг нуля.

Направленная асимметрия (НА) отражает постоянное отклонение признака внутри вида к большему развитию на одной стороне тела, чем на другой. Нормально асимметричные признаки дают нормальное распределение R-L (правая сторона минус левая) разниц вокруг средней.

Антисимметрия выражается кривой с бимодальным распределением разниц R-L вокруг нуля. Пример антисимметрии в природе может наблюдаться в развитии сигнализирующей клешни у самца краба, например, *Uca tenger*. Одна из клешней у самца вырастает значительно большей чем другая, она становится увеличенной сигнализирующей клешней и привлекает внимание большого количества самок краба. Это происходит с равной частотой на левых и правых сторонах, и невозможно предсказать, на какой стороне образуется сигнализирующая клешня.

В работах наших авторов чаще всего упоминается направленная асимметрия и флуктуирующая.

Необходимо отметить, что с 1971 года детальных работ, посвященных исследованию антисимметрии, так и не появилось.

Указанные типы асимметрии отмечаются исследователями довольно часто и причины их появления все еще остаются дискуссионными. Перечислим их (именно в этих направлениях ведется разработка проблемы асимметрии в целом):

1. Влияние факторов онтогенеза на различия в проявлении билатеральных количественных признаков.
2. Влияние внутренних факторов на изменчивость по асимметрии (цитоплазма, структура генов и т.д.).
3. Средовые влияния и изменения асимметрии на популяционном уровне.

Кроме этого вызывает интерес рассмотрение следующих проблем:

1. Эволюционный аспект асимметрии.
2. Математические модели, используемые для оценки асимметрии.

Оценка современного состояния проблемы асимметрии в указанных направлениях может дать целостную картину, проясняющую сложную проблему асимметрии билатеральных структур в живой природе. Но для начала рассмотрим явление асимметрии как объект исследования генетики количественных признаков.

1. 2. Асимметрия особей как часть генетики количественных признаков

Генетика количественных признаков берет свое начало с первых работ классиков общей генетики. Но в то время они не акцентировали внимание на различиях между количественными и качественными признаками. Несомненно, что и в настоящее время очень трудно определить, какой признак является качественным, а какой количественным. Разница может заключаться в подходах, которыми анализируются признаки. Например, окраску глаз у *Drosophila* можно характеризовать как качественный признак (градации цвета: коричневый, красный, белый), но в этом случае мы не учитываем оттенки и во многом наш выбор связываем с предыдущим опытом. Можно этот же признак охарактеризовать как количественный - способом определения количества поглощенного света.

В работах Нильсона-Эле (цит. по Гинзбург, 1987), Иогансена (1933) и Филипченко (1926) были показаны характерные отличия количественных признаков от качественных. Различия заключаются в наследовании данных признаков. В настоящее время наследование количественных признаков трактуется как полигенное, однако, имеются данные, указывающие на олигогенное наследование (Гинзбург, 1987). При формировании качественных признаков случайные факторы внешней среды, влияя на промежуточные продукты синтеза признак-формирующих белков, не оказывают резкого действия на конечный продукт – качество признака не меняется (Мглинец, 1978). Количественные признаки, в отличие от качественных, имеют явно выраженные средовые модификации в фенотипической реализации генотипа (Гинзбург, 1987). Часто для выяснения особенностей генетической детерминации количественных признаков пользуются методами, разработанными для генетического анализа качественных. Основная трудность при работе с количественными признаками заключается, по-видимому, в том, что нет никаких сведений о числе, концентрациях и размерах эффектов генов, определяющих конкретный признак. В

опытах по отбору (Thoday, 1958) было найдено, что число локусов, обеспечивающих отбор по числу стерноплевральных щетинок, может быть гораздо больше числа локусов, непосредственно отвечающих за данный признак. Для многих количественных признаков обнаружено, что локусы, так или иначе влияющие на детерминацию данного признака, могут быть рассеяны по всему геному.

В последнее время интерес к количественным признакам, их наследованию, проявлению в фенотипе значительно вырос, несмотря на более сложную генетическую организацию и, по всей видимости, более сложную реализацию. Это связано с тем, что к количественным признакам относится большинство хозяйственно ценных признаков (удой молока, плодовитость, вес и т.д.). Сегодня живой интерес исследователей вызывает проблема загрязнения окружающей среды и влияние таких загрязнений на организмы. В этой связи широко разрабатываются методики для экспресс-диагностики антропогенного воздействия на живую природу. Наиболее перспективным, но недостаточно разработанным, является критерий оценки билатеральной асимметрии организмов. Считается, что этот метод эффективно определяет «средовый стресс» (Иогансен, 1933; Thoday, 1958; Van Valen, 1962; Захаров, 1978 а, б; Ефимов, 1987 а, б) и отражает нестабильность онтогенеза (Beardmore, 1960; Reeve, 1960; Suzuki, 1981; Palmer, Strobeck, 1986; Parker, 1991; Leamy, 1993; Møller et al., 1995 b; Møller, 1996 c, d; 1997 a, c, d; Øxnevad et al., 2002).

1. 3. Онтогенез и нарушение билатеральной симметрии организмов

Одним из первых на проблему изменений в проявлении признаков на двух сторонах билатерально-симметричного организма, с точки зрения онтогенеза и генетики, обратил внимание Астауров в 1927 году, когда вышла его статья «Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophila melanogaster*» (Астауров, 1927). Им была детально изучена аутосомная мутация *tetraptera*, затрагивающая галтеры - органы равновесия у мух. Удивительным явился новый факт полного отсутствия какой бы то ни было связи в проявлении мутации *tr* на разных сторонах тела одной и той же особи в условиях максимально возможного постоянства среды и генотипа, которые должны были бы благоприятствовать постоянству фенотипической реализации признака, право-левосторонняя корреляция признака (R_{ds}) равнялась ну-

лю. Этот факт вступал в противоречие с существующим мнением об организме как саморегулирующейся в развитии системе с гармоничной корреляцией органов. Действительно, асимметричных уродов с беспорядочной изменчивостью, подобных мутантным мухам *tetraptera*, мы среди двусторонне-симметричных организмов практически никогда не видим. По этому поводу можно сказать, что в природных популяциях исключительно редки резкие асимметрии лишь биологически значимых признаков. Признаки же мелкие, ускользающие при первом взгляде и слабо влияющие на приспособленность, весьма часто обнаруживают асимметрию проявления. Исследования на монозиготных близнецах (у ряда животных), когда внимание обращено на мельчайшие наследственные признаки, вроде кожных узоров, направления волос в волосяном покрове, аномалий в щитках (у броненосца) и т. п., показывают, что резкие асимметрии - явление обычное (Бабков, 1985). И поведение признака *tr* не является исключением, а скорее подтверждением правила, что любому признаку в ходе его онтогенетической реализации и в конечном фенотипическом выражении свойственна известная степень чисто случайной флуктуации, не устранимой даже при идеальном постоянстве генотипа и среды. У дву- или многократно повторяющихся в пределах особи структур (в том числе у антимерных органов двусторонне-симметричной особи и у гомодинамичных органов многосегментных форм) эта независимая от генотипа и среды доля чисто случайной изменчивости никак не связана коррелятивно. Вся разница между признаком, затронутым мутацией *tr* и нормальными, якобы всегда идеально симметричными признаками, чисто количественная: у *tr* неустойчивость нормы реакции и изменчивость проявления огромны, в то время как у нормальных признаков (как количественных, так и качественных) окружающих нас форм в природе эта изменчивость нормы реакции, хотя и существует, но при постоянстве генотипа и среды она ничтожна по величине. По этому поводу Астауров говорил: «в силу существования объективной случайности, вторгающейся в процессы осуществления сложнейшей программы индивидуального развития, создается некоторый спектр случайной изменчивости признака, изменчивости, не сводимой ни к изменениям наследственной основы, ни к колебаниям условий среды. Эта полностью случайная изменчивость в той или иной степени имеет место всегда, даже среди организмов, совершенно тождественных как по своей наследственной структуре, так и по условиям, в которых шло развитие, и, таким образом, любой сформиро-

вавшийся признак есть результат трех групп факторов: наследственности, среды и случайностей формообразовательного процесса» (Астауров, 1978).

Была предложена гипотеза, по которой взаимодействие исходной организации и окружающей среды детерминирует в ходе онтогенеза любой признак как относительно устойчивую величину, флуктуирующую под влиянием некоторых внутренних факторов. Возможно, одним из этих факторов является цитоплазма, обладая неравномерным строением она доставляет неодинаковый материал для двух сходных процессов и ведет к различиям в результатах. Любой «индифферентный зачаток», не имеющий еще качественно обособленных частей, обладает известным строением (например, полярной структурой). Уже само яйцо обладает полярной структурой, а нередко и более сложной дифференцировкой плазмы с зональным или билатеральным распределением различных веществ. Такие количественные различия в распределении известных субстанций естественно связываются, по меньшей мере, с количественными же различиями в физиологической активности различных частей яйца. Например, при экспериментальных дефектах или ненормальном развитии прехордальной части крыши первичной кишки теряется симметрия в образовании глазных зачатков и образуется один глаз - циклопия (Шмальгаузен, 1982). О неоднородности протоплазмы в различных частях яйца о том, что эти различия по мере дробления становятся более очевидными писал в начале прошлого века Морган (цит. по Корочкин, 1977). Эксперименты, проведенные на ранних стадиях развития различных животных, ясно показали, что ядерная субстанция распределяется равномерно между бластомерами, а также между позднейшими продуктами клеточных делений. Ядра всех клеток зародыша равнозначны и поэтому не могут быть ответственны за процессы дифференцировки. Последние покоятся на различиях в плазме, получаемой бластомерами из тех или иных частей яйца, а также на различиях, развивающихся на базе исходных количественных отличий (градиенты) (Шмальгаузен, 1968). В цитоплазме содержатся вещества, влияющие на функциональную активность хромосом и по существу определяющих спектр генетических локусов, включающих и выключающих системы специализации (Медведев, 1968; Бигон, Харпер, 1989). Цитоплазматические факторы могут регулировать транскрипцию и репликацию. В цитоплазме обнаружены кольцевые молекулы ДНК, не входящие в состав каких-либо органелл (Прудовский, 1986). Можно допустить, что в

цитоплазме существуют не только гены, кодирующие белки-регуляторы ядерных функций, но также и гены, кодирующие некоторые тканеспецифичные белки или белки, участвующие в пролиферативных процессах (Хесин, 1984). Гольдшмидт в 1938 году отмечал, что различная активность одних и тех же генов зависит от строения цитоплазмы (цит. по Баглай, 1979). Под действием гормонов, ферментов и других веществ, находящихся в цитоплазме, возможно явление независимой дифференцировки тканей и органов. Подобные изменения можно считать результатом специфических элементарных реакций по объему вызываемых ими морфогенных превращений, соответствующих единичным генетическим изменениям (Раппопорт, 1948). Вспоминая слова Астаурова: «... начало индивидуального развития, вернее, его условное начало, должно быть помещено где-то гораздо ранее

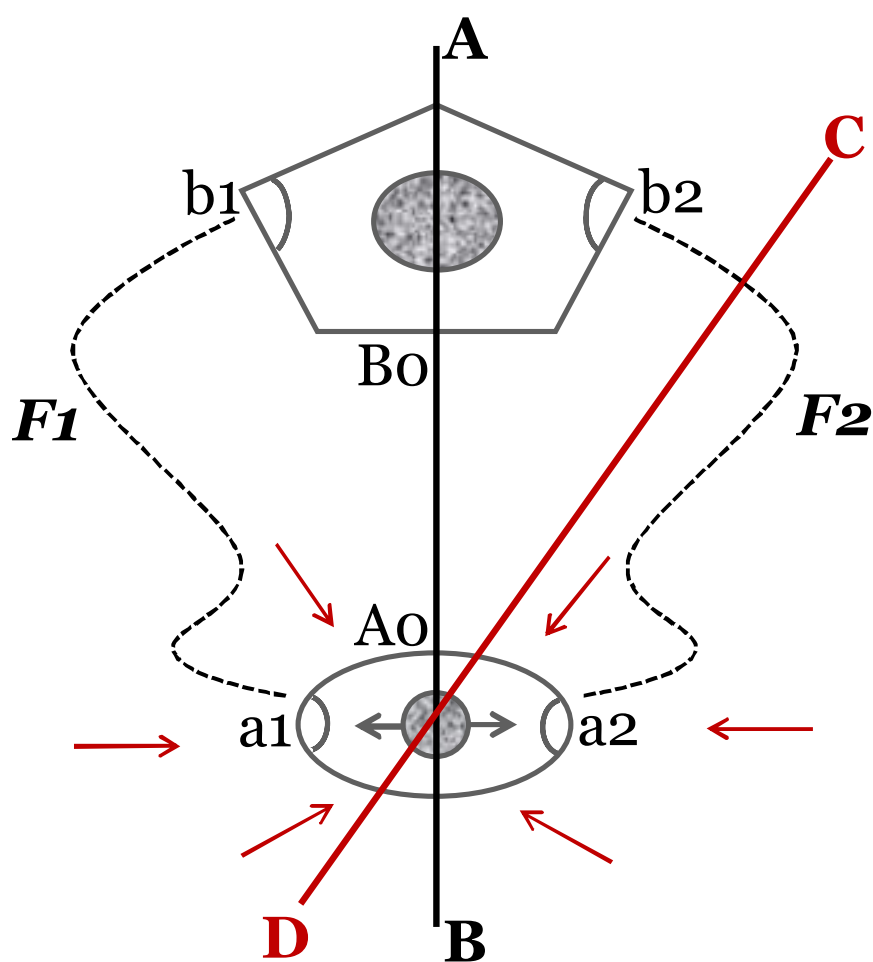


Рис. 2. Развитие некоего парного органа под действием внешнего фактора (Астауров, 1927).

Обратимся к символической схеме, предложенной Астауровым (1927) (рис. 2).

зрелого яйца», получается, что различия возникают еще в «утробе матери» при тесном взаимодействии между яйцом и материнским организмом. Так может возникать полярность в снабжении яйца питательными веществами и возникновение градиентов распределения биологически активных веществ. Это явление называется ооплазматической сегрегацией (Корочкин, 1977; Шмальгаузен, 1982; Хесин, 1984).

Здесь Ао изображает билатерально-симметричное яйцо в начальный момент развития, а1 и а2 - тождественные зачатки некоторого парного органа. Линии F1 и F2 символизируют пути развития этих зачатков, а Во изображает конечный результат развития - симметричный организм с симметричными органами b1 и b2. Линия АВ - плоскость симметрии, а стрелки - разнообразные влияния, исходящие из внешней среды и из самого яйца на рассматриваемые зачатки. Если мы сочтем организацию яйца идеально математически симметричной, равно как и среду, окружающую его, то мы должны с неизбежностью ждать тождества конечных результатов. Однако не вызывает сомнения, что подобный случай идеален и в природе практически не встречается, отсюда появляются те незначительные различия, которые могут привести к асимметрии в развитии признаков. Представим себе, что сила тяжести действует не в направлении плоскости симметрии, а под некоторым углом, по линии CD, вызывая тем самым какие-либо перемещения веществ, разницу давлений и т.д.

Данная схема наглядно демонстрирует, что любые, даже самые незначительные, воздействия могут вмешиваться в ход развития организма. Возвратимся к работе Астаурова. Основной вывод, который он сделал, заключается в том, что огромное количество признаков *D. melanogaster* обладает изменчивостью, которая не может быть сведена ни к вариации генотипической, ни к влияниям внешних условий (Астауров, 1930). Когда Астауров указывает на непричастность к данной изменчивости внешней среды, он имеет в виду следующее: говоря о среде как о причине того или иного явления, подразумевается прямая, непосредственная связь между причиной и следствием. То или иное свойство внешней среды является, в этом случае, специфическим агентом, вызывающим определенные изменения. В нашем же случае эти влияния настолько малы и незначительны, что могут быть сведены к случайности. К примеру, температура оказывается мощным фактором, определяющим частоту проявления признака. При 17-18°C почти все особи чистокровной линии tr нормальны – процент проявления признака для каждой стороны близок к единице, при 20-21°C этот процент близок к девяти. Тем не менее, признак продолжает колебаться при константных температурных условиях. Эту изменчивость мы вынуждены приписать действию причин случайного характера. Подобного рода изменчивость, выявленная Астауровым, особенно отчетлива у лабораторных мутаций - «мы должны признать справедливым, что у животных в прирученном состоянии признаки обладают

часто большей долей самостоятельной вариации, ведущей к асимметриям» (Астауров, 1927). Причина изменчивости внутреннего характера локальна, так как, влияя на одну структуру, в определенном смысле, не оказывает никакого влияния на вполне сходную с ней в пределах особи. В определенном смысле «правая сторона не ведает, что творит левая».

Таким образом, говоря о том, что асимметрия есть отклонение от строгой симметрии, можно предположить, что величину этого отклонения отражает баланс между, как минимум, двумя противоположными процессами. Первый процесс – это случайные ошибки развития, часто называемые «шумами развития» (по представлениям Уодингтона (Waddington, 1957)), причиной которых являются нарушения в процессе клеточных делений, дифференциации и роста, результатом чего становится наблюдаемая асимметричная экспрессия признаков относительно средней линии тела. Второй процесс – реализация механизмов стабильности развития – ослабляет шумы развития и снижает асимметрию, гарантируя, что развитие признака будет проходить в направлении его генетической траектории или креоды (Waddington 1957). Другими словами, стабильность развития ограничивает уровень потенциальной асимметрии особи или генотипа в данных условиях среды. Подобные рассуждения выводят нас на два очень важных вопроса: насколько изменения ФА в популяции будут отражать шумы развития и насколько тесно ФА скоррелирована со стабильностью развития (Whitlock, 1996; Van Dongen, 1998; Polak, Starmer, 2001).

К сожалению, однозначных ответов на указанные вопросы нет. Паркер (Parker, 1991), говоря о флуктуирующей асимметрии, указывает, что она отражает ошибки в процессах развития, которые являются результатом особенностей генотипа, способствующих эффективной устойчивости организма против изменений среды. Вообще о стабильности развития, видимо, можно говорить лишь в отношении отдельного определенного признака. То, что не существует общеорганизменного, влияющего одинаково на все части тела, уровня развития или, во всяком случае, что он не может в равной степени отразиться в изменчивости всех признаков, очевидно из такого известного факта, что при различных условиях среды определенные структуры оказываются совершенно неизменными в пределах больших систематических групп, в то время как целый ряд других признаков обнаруживает очень сильную вариабельность (Reeve, 1960; Захаров, 1982). В этой

связи, очевидно, при проведении оценки асимметрии в популяциях живых организмов требуется учитывать более чем один признак.

Многие авторы склонны отнести всякого рода изменения на сторонах билатерально симметричных организмов просто к «шумам в развитии» (*developmental noise*) (Suzuki, 1981; Тараканов, 1982; Palmer, 1986; Лазебный, Имашева, 1991; Левонтин, 1993). Но нам кажется, что многогранность онтогенеза, влияние на его нормальный ход большого числа факторов, как генетической, так и средовой природы, не дает нам права свести проявления асимметрии у живых организмов только к «шумам развития».

О связи ФА со стабильностью онтогенеза, говорит достоверная корреляция между этими двумя параметрами (Чубинишвили, 1998; Valkama, Kozlov, 2001; Aparicio, 2001). Однако, Ван Донгену (Van Dongen et al., 1999) не удалось выявить четкой взаимосвязи ФА с нестабильностью развития. Указанные противоречивые данные еще раз подтверждают предположение, что асимметрия в живой природе - интереснейшее явление, требующее дальнейшего изучения.

Пожалуй, наиболее широко дискутируемым в настоящее время вопросом, в отношении асимметрии билатерально-симметричных организмов, является вопрос, имеет ли данное явление под собой наследственную основу. Рассмотрим существующие точки зрения. В проявлении и развитии генотип действует как целостная система. При этом причинная зависимость фенотипа от генотипа должна быть сложной, ибо не следует упускать из вида, что, хотя индивидуальное эмбриональное развитие и является функцией того же генотипа, но представляет собой определенную систему, со своим механизмом и определенной зависимостью частей друг от друга. Возможно, что некоторые случаи несимметрично проявляющихся наследственных признаков можно представить с точки зрения зависимости фенотипического проявления малоспецифичных генов от вариации индивидуального развития. В процессе индивидуального развития, особенно на более поздних дифференцировочных стадиях, закладки органов на одной и на другой стороне могут варьировать довольно независимо друг от друга и тем самым вызывать асимметрию в фенотипическом проявлении малоспецифичных генов (Тимофеев-Ресовский, 1925). Стоит упомянуть, что построение организма – мероприятие кооперативное, причем внутренние связи в нем так сложны и запутанны, что отделить вклад одного гена от вклада другого почти невозможно. Данный ген может оказывать самые разнообразные воздействия на

совершенно разные части тела. Данная часть тела может находиться под влиянием многих генов, и эффект каждого отдельного гена зависит от его взаимодействия с другими генами (Докинз, 1993).

Материальной основой наследственной изменчивости билатеральных признаков может служить явление резких нарушений генной экспрессии, состоящих в том, что некоторые гены при определенных условиях не экспрессируются. Это явление может быть связано с флуктуациями внутренней структуры мутантного гена *in statu nascendi*¹ или того участка хромосомы, в котором он локализован. Лишь дальнейший отбор, если он вступает в свои права, может стабилизировать экспрессию генов в тканях билатерально проявляющихся органов на уровне биологически оправданного оптимума.

В силу того, что асимметрия, как правило, имеет крайне малые значения в своем проявлении, то можно предположить, что лежащие в их основе мелкие генетические изменения могут усиливаться (накапливаться) в процессе развития, приводя к более крупным фенотипическим эффектам (Кейлоу, 1986) тем самым влияя на приспособленность организмов к меняющимся экологическим условиям. По своей природе асимметрия многомерна. Эта многомерность вызывается, очевидно, неустойчивостью генома на отдельных стадиях онтогенеза; гетерогенностью генотипов, образующих популяции; разным давлением отбора на каждой из стадий онтогенеза (Дубинин, 1966). Возможно, существует характерный для каждого генотипа пул флуктуирующей асимметрии, превышение которого приводит организм к гибели (Ефимов, 1987а).

Интересно, что кроме ФА, предполагается наличие существенной генетической основы в направленной асимметрии и антисимметрии (Graham et al., 1993; Leamy et al., 2000) и, что в отдельных случаях путем отбора удастся изменить тип асимметрии (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966). В данной работе одним из анализируемых признаков были стерноплевральные щетинки, о наследственной основе которых Рокитский говорил: «ход отбора указывает на то, что число грудных щетинок зависит больше чем от одной пары генов» (Рокитский, 1927). Мглинец подтверждает это предположение: «в настоящее время наследование количественных признаков трактуется как полигенное» (Мглинец, 1978). В работе Маркова и Уондлера находим указания, что ФА может быть маркером полигенного наследования (Markow, Wandler, 1986). Морфологические признаки (длина крыла, количество

¹ на стадии формирования (лат.)

щетинок и т.д.) имеют более значительную величину коэффициента наследуемости по сравнению с величинами по признакам жизнеспособности. Прогресс количественного признака достигается за счет изменения концентрации желательных и нежелательных генов при определенной программе отбора.

Доказательства увеличения ФА, связанного с генетическими механизмами были получены в работах по гибридизации ряда видов из следующих родов: *Pungitius*, *Enneacanthus*, *Citellophilus*, *Drosophila*, *Salix* и др. (Tanaka 1982; Graham and Felley 1985; Markow, Ricker 1991; Корзун, Никитин, 1997; Hochwender, Fritz 1999; Никитин, Базанова и др., 2005). Однако, на некоторых видах отмечалось уменьшение этого показателя. Так, на нескольких видах форели (*Oncorhynchus mykiss* и *O. clarki*), а также на домовый мыши (*Mustusculus*), было показано, что наиболее гетерозиготные особи имеют низкие уровни ФА (Leary et al. 1983, 1984; Alibert et al. 1994). Подобные же эффекты наблюдались при инбредной депрессии (Waldmann, 2001).

Лими с соавторами показали эпистатические генетические механизмы, определяющие ФА (Leamy et al., 2002). В исследованиях на дрозофиле Полак и Стармер показали высокую стабильность сохранения различий по ФА мерных признаков в течение 16 поколений (Polak, Starmer, 2001).

О генетической природе асимметрии говорит и то, что в ряду последовательных линек у краба сохраняется асимметрия (Chippindale, Palmer, 1993), кроме того, уровень ФА часто скоррелирован с гетерозиготностью, которая определяется по белковой изменчивости (табл. 1). Чаще всего, популяции с более высокой гетерозиготностью показывают более низкую ФА (примеры 1-2 в табл. 1).

Гетерозиготность генома, как доказано, влияет на стабильность развития (Dobzhansky, Wallace, 1953; Lerner, 1954; Dobzhansky, Levene, 1955; Thoday, 1955; Soule, 1979; Soule, 1982; Soule, Couzin-Roudy, 1982). Более гетерозиготные генотипы обладают большим гомеостазом развития (Dobzhansky, 1956). В дополнение была показана связь вариации ФА с конкордантностью (примеры 3-5). Флуктуирующая асимметрия имеет тенденцию к увеличению с увеличением инбридинга (примеры 6-7), хотя не все работы дают постоянные результаты. Увеличение ФА здесь связывается с уменьшением гетерозиготности, но может являться также результатом увеличения экспрессии рецессивных аллелей с меньшей способностью к канализации. Кроме того, ФА увеличивается у гибридных видов по сравнению с родительскими (пример

8), в то время как гибриды между инбредными линиями обладают меньшей ФА, чем потомки от родительских скрещиваний (пример 9). Наиболее правдоподобное объяснение этих противоречивых результатов видится в том, что увеличение «защиты» при увеличении гетерозиготности у межвидовых гибридов перевешивается разрушением «коадаптивных генных комплексов» у каждого из родительских видов. Однако увеличение ФА не наблюдается у естественных гибридных популяций ушастого окуня или ящериц, при этом ракообразные демонстрируют увеличение ФА у особей, находящихся в экстремальных ситуациях. Правда, имеется несколько исключений (пример 10).

Наконец, проявляется эффект пола (пример 11). Самцы, как ожидается, должны иметь большую ФА из-за гемизиготности локусов Х-хромосомы. Однако подобные эффекты были обнаружены в небольшом количестве исследований. Значительно больше данных об отсутствии половых различий по уровням асимметрии.

В примере 12 приведены работы, в которых было показано влияние отбора на показатель ФА. Рив (Reeve, 1960) и Бердмор (Beardmore, 1965) обнаружили, что уровень ФА стерноплевральных щетинок у *D. melanogaster* может увеличиваться методом прямой селекции. Коэффициент наследуемости 0,02 - 0,03 был определен в эксперименте Рива и подтвержден при анализе потомства дикой линии, где генетическая изменчивость составила около 2% от фенотипической изменчивости в целом. Показанная наследуемость очень низка по сравнению с таковой у других количественных морфологических признаков *Drosophila*, для которых предел составляет 10-60%, и наибольшая вероятность находится между 20-45% (Roff, Mousseau, 1987). В более ранних исследованиях изменчивости стерноплевральных щетинок у *Drosophila* было показано, что она, как и ФА, уменьшаются у гибридов (Mather, 1953; Thoday, 1955).

Имеется множество примеров увеличения изменчивости и уменьшения приспособленности у вновь возникающих мутантов, которые через некоторое время могут стать приспособленными за счет ассимиляции генов-модификаторов (Fisher, 1928; 1930). Это явление было продемонстрировано на короткохвостых мышах. В течение многих лет было признано, особенно в прикладном аспекте, что гетерозиготность сильно влияет как на устойчивость, так и на стабильность (Lerner, 1954; Mitton and Grant, 1984).

Таблица 1.

Примеры вариации флуктуирующей асимметрии (по Palmer, Strobeck, 1986; с дополнениями)

Характер изменчивости	Работа подтверждающая характер	Работа не подтверждающая характер	Неопределенно
1. Уменьшение ФА с увеличением гетерозиготности популяций	Soule, 1979; Kat, 1982; Vrijenhoek, 1982; Biemont, 1983; Leary, 1985	Leary, 1984	
2. Уменьшение ФА с увеличением гетерозиготности среди особей	Leary, 1983; Leary, 1984; Alibert et al. 1994		
3. Достоверная изменчивость ФА между популяциями и видами	Sakai, 1965; Moodie, 1977; Jants, 1982; Alexander, 1984; Lane, 1984; Wayne, 1986; Hodar, 2002; Солдатова, 2006; Панова, 2012		
4. Конкордантность ФА для множественных признаков между популяциями	Soule, 1967,1968; Valentine, 1973; Moodie, 1977; Felley, 1980; Kat, 1982; Vrijenhoek, 1982; Greene, 1984; Jagoe, 1985	Jackson, 1973; Valentine, 1973; Mason, 1976; Vrijenhoek, 1982; Jagoe, 1985;	Sakai, 1965; Ames, 1979; Pankakoski, 1985
5. Конкордантность ФА для множественных признаков у особей внутри популяций		Truslove, 1961; Van Valen, 1962; Sakai, 1965,1967; Fox, 1975; Ames, 1979; Townsend, 1980; Vrijenhoek, 1982; Noss, 1983; Hubbs, 1989	Mason, 1976; Moodie, 1977; Leamy, 1984
6. Увеличение ФА в инбредных популяциях по сравнению с «дикими»	Beardmore, 1960; Siegel, 1975; Юрцева, 2005		Angus, 1983
7. Увеличение ФА с увеличением инбридинга	Mather, 1953; Thoday, 1955; Thoday, 1958; Beardmore, 1960	Waddington, 1960; Bailit, 1970; Bradley, 1980	Reeve, 1960

Характер изменчивости	Работа подтверждающая характер	Работа не подтверждающая характер	Неопределенно
8. Увеличение ФА у гибридов по сравнению с родителями	Захаров, Зюганов, 1980; Zakharov, 1981; Leary, 1985b; Корзун, Никитин, 1997	Felley, 1980; Jackson, 1973	
9. Уменьшение ФА у гибридов по сравнению с родителями	Mather, 1953; Rasmuson, 1960; Reeve, 1960; Leamy, 1984; Parsons, 1990	Thoday, 1955; Parsons, 1967	Tebb, 1958; Beardmore, 1960
10. Увеличение ФА у фенотипически отклоняющихся особей	Soule, 1982; Leary, 1984	Панова, 2012	
11. Увеличение ФА у самцов по сравнению с самками	Mather, 1953; Reeve, 1960; Bruckner, 1976	Beardmore, 1960; Jolicoeur, 1963; Hagen, 1973; Fox, 1975; Захаров, 1979; Greene, 1984	Gruneberg, 1952; Leamy, 1984
12. Увеличение ФА под действием отбора	Thoday, 1958; Reeve, 1960; Beardmore, 1965; Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966; Захаров, 1979; Лазебный и др., 1991	Захаров, Зюганов, 1980	Leamy, 1985
13. Увеличение ФА с увеличением стресса различной этиологии, включая загрязнение среды	Bailit, 1970; Siegel, 1973; Valentine, 1973; Siegel, 1975; Sciulli, 1979; Захаров, 1979; Кожара, 1985; Захаров, 1987; Parsons, 1990; Босенко, Graham, Freeman, Emlen, 1993; Polak, 1993; Møller, Pomiankovsky, 1993; Møller, Sanotra et al., 1995; Møller, 1996a, c; Imasheva et al., 1996; Møller, Swaddle, 1997; Somarakis et al., 1997; Имашева, 1998; Чубинишвили, 1998; Hoffmanetal, 2001; Гилева, Нохрин, 2001; Valkama, Kozlov, 2001; Антипин, Имашева, 2001; Øxnevad et al., 2002; Романов, Ковалев, 2005; Гавриков, Баранов, 2006; Гераськина, 2006;	Parsons, 1961; Angus., 1983; Гилева, Косарева, 1984; Parsons, 1990; Owen, McBee, 1990; Hurtadoetal, 1997; Зорина, Коросов, 2007; Панова, 2012;	Thoday, 1955; Beardmore, 1960; Siegel, 1975; Ames, 1979; Bradley, 1980; Hicks, 1981; Jagoe, 1985; Santos, 2002

Характер изменчивости	Работа подтверждающая характер	Работа не подтверждающая характер	Неопределенно
	Гелашвили и др., 2007; Ялковская, 2007; Кузнецов, Голышкин, 2008; Хорольская, Батлукская, 2008; Кузнецова, 2009; Шадрина и др., 2009; Ерофеева, Наумова, 2010		
14. Генетическая детерминация ФА	Tanaka 1982; Graham and Felley 1985; Markow, Wandler, 1986; Parsons, 1990; Markow, Ricker 1991; Chippindale, Palmer, 1993; Leamy, 1997; Møller, Thornhill, 1997; Бурлак, 1998; Hochwender, Fritz 1999; Polak, Starmer, 2001; Waldmann, 2001; Leamy, 2003; Schneider, 2003; Ермоленко и др., 2009	Астауров, 1974; Clarke et al. 1992; Fowler, Whitlock 1994	
15. Связь ФА с величиной признака	Møller, 1996a; Гилева, Нохрин, 2001		
16. Связь ФА с возрастом	Parsons, 1990; Parker, Leamy, 199; Siegel et al., 1977; Parker, Leamy, 1991		

Сравнение ФА между инбредными линиями у *Drosophila* согласуется с этим утверждением. При изучении 15 популяций ящерицы *Uta stansburiana* на островах залива Калифорния популяции с высокой гетерозиготностью, основанной на изучении 18 белковых локусов, имели более низкую ФА по 4 независимым мерным признакам (Soule, 1979). Подобные результаты были получены при изучении двух видов пресноводных моллюсков (*Elliptio complanata* и *Lampsilis radiata*) (Kat, 1982).

Таким образом, стабильность развития, а, следовательно, и ФА, связана как с гетерозиготностью по специфическим локусам, так и с белковой гетерозиготностью в целом (Leary et al., 1983). Важно отметить, что флуктуирующая асимметрия минимальна у высокогетерозиготных особей. Вопрос происходит ли это вследствие превосходства гетерогенной комбинации генов (теория сверхдоминирования) или увеличения экспрессии вредных рецессивных аллелей (теория доминирования) у организмов с меньшей гетерозиготностью, или вследствие обоих этих механизмов, находится в состоянии обсуждения.

В то время как многими авторами признаются генетические основы асимметрии, имеется ряд специалистов, которые считают такие утверждения необоснованными. Они полагают, что «шумы в развитии» являются причиной фенотипической изменчивости и различия между индивидами могут быть уже при рождении, не будучи, однако, следствием генетических различий (Левонтин, 1993). Внескольких исследования не было показано связей ФА с генетическими механизмами, например, на медоносной пчеле (*Apis mellifera*) и *D. melanogaster* (Clarke et al. 1992; Fowler, Whitlock 1994).

Геном зиготы не может содержать информацию о поведении клеток в случае непредвиденного нарушения предопределенного развития. Такая информация появляется в ходе самого развития. То есть геном в ходе онтогенеза развивается вместе с организмом (Красилов, 1986). Кроме того, что асимметрия проявляется на уровне морфологических признаков, существует поведенческая асимметрии.

В развивающемся организме существует единая система позиционного контроля, состоящая из ряда организующих точек или регионов. Если отнять или добавить часть ткани зародыша, то клетки перестраиваются таким образом, чтобы восстановить нарушенные соотношения (эта способность зародышей многоклеточных организмов называется морфолаксис).

Эрман и Парсонс выбрали для селекции два поведенческих признака: складывание крыльев и выбор направления в лабиринте (Эрман, Парсонс, 1984). У *Drosophila* при складывании крыльев в состоянии покоя одно крыло накладывается на другое, причем каждая особь всегда складывает крылья одинаково – либо левое крыло поверх правого, либо наоборот. Если этот признак имеет генетическую компоненту, то при отборе самцов и самок, накладывающих левое крыло на правое, и особей, у которых правое крыло накладывается на левое, будут получены две линии с расходящимися ответами на селекцию. В эксперименте, проводившемся на протяжении девяти поколений, отбор на усиление выраженности этого показателя не дал положительных результатов, хотя у некоторых особей обнаруживалось преобладание право- или левостороннего поведения. Отсюда следует, что если генетическая компонента латерализации поведенческих признаков и существует у *Drosophila*, то она должна быть очень мала.

При проведении исследований на домовых мышах из сильнозагрязненных техногенными выбросами регионов было показано, что ни один из исследованных краниологических признаков не обнаруживает роста флуктуирующей асимметрии, однако, имеет место рост частоты хромосомных нарушений (Гилева и др., 1984). Подобные результаты были также получены Оуэном (Owen et al., 1990).

Можно предположить, что при направленном отборе по отдельным признакам, проводимом в лаборатории, часто после первоначально быстрой реакции достигается определенный порог и несмотря на сильное давление отбора, дальнейшее изменение вызвать не удастся.

Подобная устойчивость фенотипа к сильному внешнему давлению отбора, возможно, обусловлена участием внутренней генетической и морфогенетической регуляции. Приведенные литературные данные достаточно противоречивы и поэтому продолжать исследования причин и условий возникновения асимметрии (направленной и флуктуирующей) представляется перспективным в целях общего понимания функционирования организмов на фоне изменяющихся внешних условий.

1. 4. Влияние среды на асимметрию

Для направленной асимметрии Астауровым отрицается непосредственное влияние среды на изменчивость билатеральных признаков (Астауров, 1927; 1974). Действительно, влияние какого-либо фактора должно быть достаточно сильным, чтобы произвести изменения в генном аппарате, нарушить гомеостаз. Полностью асимметричная в определенном направлении особь должна элиминироваться, если асимметрия затрагивает жизненно важные органы. В данный момент нет источников, указывающих на длительную передачу в поколениях какого-либо направленно-асимметричного признака. По-другому обстоит дело с флуктуирующей асимметрией. Известен факт, что признаки подвержены незначительным флуктуациям даже в константных условиях (ненаследственная изменчивость) (Астауров, 1978), не говоря уже об изменяющейся среде. Шмальгаузен по этому поводу говорил, что «вполне нормально идет развитие известных частей, только в нормальном окружении» (Шмальгаузен, 1982). При просмотре культур насекомых бросается в глаза то, что чем больше размером мухи, тем сильнее и чаще они изменены. Рассматривая влияние плотности организмов в популяции на изменения особей, Буров сделал вывод, что конкуренция за питание, вызванная переуплотнением личинок в популяции, приводит к снижению размера и веса не только личинок, но и имаго (Буров, 1968). Как известно, увеличение асимметрии связано с изменениями в ходе онтогенеза: чем раньше особь подвергается стрессирующему воздействию, тем сильнее она изменена по показателю флуктуирующей асимметрии (Beardmore, 1960; Захаров, 1978, 1979, 1980, 1981; Ефимов, 1987а, б; Palmer, 1986; Parker, 1991; Chippindale, 1993; Leamy, 1993). Поэтому уменьшение размера естественным образом приводит к уменьшению изменчивости на сторонах тела. Бигон с соавторами (Бигон и др., 1989) указывают на подобного рода влияние изменения плотности в популяциях. Уровень флуктуирующей асимметрии зависит от условий развития, так, на примере стрекоз показано, что наиболее рано вылетевшие особи, развитие которых проходило в более жестких условиях, оказываются наиболее асимметричными (Захаров, 1979). Наблюдаются сезонные колебания флуктуирующей асимметрии, наибольшими различиями в течение года обладают осенняя и весенняя генерации (Галактионов и др., 1985). Известно, что именно в эти периоды происходят резкие изме-

нения температурных и других условий. Многочисленные данные указывают на сильное увеличение флуктуирующей асимметрии при температурном шоке (признак стерноплевральных щетинок у *D. melanogaster* из популяции Орегон, США); с увеличением возраста матери; при белковом голодании (смотри, например Polac, 1993). 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 (Parsons, 1990).

Отдельного внимания заслуживает вопрос о влиянии на флуктуирующую асимметрию загрязненности окружающей среды. Ряд исследований свободно живущих организмов (животных и растений) показал взаимосвязи между морфологической асимметрией и расстоянием от выбросов химических фабрик (Møller, Swaddle, 1997). Например, длина задних долей листа у растения *Convolvulus arvensis* была выше возле химической фабрики, чем у расположенных далее растений. Нестабильность развития также включена в качестве непосредственного показателя потенциальных отрицательных влияний химических веществ. Примеры этого – положительная взаимосвязь между скелетной асимметрией у позвоночных животных и концентрацией ДДТ (Parsons, 1990). Имеются сведения о четырехкратном увеличении уровня асимметрии у стрекоз в загрязненных водоемах (Захаров, 1979), кроме того, флуктуирующая асимметрия растет в густонаселенных районах.

Приведем еще несколько примеров, доказывающих связь ФА с различными поллютантами в окружающей среде. Было зарегистрировано увеличение уровней асимметрии листа у двух видов березы *Betula pendula* и *B. pubescens* вдоль склонов недалеко от металлоплавильных и бумажных фабрик в Финляндии и России (Møller, 1996). В данном исследовании, показана положительная корреляция листовой асимметрии с концентрацией никеля. Валкама и Козлов также отмечают изменения уровня асимметрии листьев двух видов березы в разные годы в зоне промышленного загрязнения (Valkama, Kozlov, 2001). При оценке влияния бензола, добавленного в питательную среду личинок *D. melanogaster*, наблюдается увеличение флуктуирующей асимметрии с увеличением концентрации (Graham и др. 1993). Высокий уровень флуктуирующей асимметрии и цитогенетических повре-

ждений показан в популяции озерной лягушки (*Rana ridibunda*) в районе сброса сточных вод химического предприятия (Чубинишвили, 1998).

В последнее время появилось достаточно большое количество работ, демонстрирующих возможности применения критерия флуктуирующей асимметрии для экологического мониторинга. Приведем еще несколько примеров. Парсонс, в своем исследовании на позвоночных животных, доказал, что изменения среды (экстремальные температуры, аудиогенный стресс, влияние поллютантов) приводят к аномалиям развития скелета и увеличению уровней ФА. (Parsons, 1990). Сомаракисом с соавторами, при исследовании отолитов у мальков рыб было показано увеличение ФА у особей проживающих в негативных окружающих условиях (температура, недостаток питания и пр.) (Somarakis et al., 1997). При исследовании хлорорганического инсектицида эндосульфана (тиодана) на фенотипическую и генетическую изменчивость четырех морфологических признаков *D. melanogaster* был показан достоверный рост фенотипической изменчивости метрических признаков на среде с эндосульфаном, что позволяет использовать ФА как индикатор загрязнения окружающей среды (Антипин и др., 2001).

В ряде исследований не было показано прямой связи ФА с загрязнением окружающей среды. Например, в работе Гилевой и Косаревой, при изучении краниологических признаков у домовых мышей, взятых с сильнозагрязненных химическими и радиоактивными мутагенами территорий, ни один из исследованных признаков не обнаруживает роста флуктуирующей асимметрии (Гилева, Косарева, 1984). Подобные данные получили Оуэн и МакБи (Owen, McBee, 1990). Но, возможно, вышеуказанное явление связано с недостаточным объемом выборки либо понижение уровня флуктуирующей асимметрии в описанных условиях вызвано жесткими ограничениями по отношению к онтогенезу, отсекающими маргинальные варианты индивидуального развития, которые в отсутствие стресса находятся в пределах популяционной нормы и увеличивают дисперсию флуктуирующей асимметрии. Интересно, что в другой работе Гилевой и Нохрина (Гилева, Нохрин, 2001) было обнаружено увеличение среднепопуляционных показателей ФА у мышей в зоне техногенного загрязнения.

В свете описанных выше фактов, необходимо отметить, что флуктуирующая асимметрия способна реагировать на средовые стрессы

разнонаправленно. Однако это не умаляет ценности данного показателя и его возможности для использования в системе экологического мониторинга, т. к. он является индикатором сильного антропогенного воздействия, состояния популяции при действии различных стресс-факторов (табл. 1, в частности, Thoday, 1958; Reeve, 1960; Beardmore, 1960; Van Valen, 1962; Кожара, 1985; Ефимов, 1987б; Polac, 1993; Chippindale, 1993).

Говоря о влиянии различных средовых факторов на показатель ФА необходимо также рассмотреть вопрос как изменяется асимметрия на популяционном уровне

Анализ уровня асимметрии в различных участках ареала вида, на примере прыткой ящерицы, обнаружил наибольший уровень асимметрии на пределе высотного распределения вида, а также в популяциях, интродуцированных в необычные для них места обитания (Захаров, 1979). Существует дисбаланс по критерию флуктуирующей асимметрии, связанный с притоком генов из достаточно сильно различающихся популяций на границах ареала. Другим объяснением увеличения асимметрии в популяции может быть комбинация уже существующего генетического материала под влиянием внешних факторов, допустим увеличения солнечной радиации на больших высотах.

Была показана возрастная корреляция критерия флуктуирующей асимметрии – его значения по большинству исследованных признаков у вида стрекоз (*Sympetrum danae*) оказались достоверно выше у молодых особей по сравнению со старыми (Захаров, 1979).

Уже указывалось, что флуктуирующая асимметрия зависит от внешних условий и обнаруживает изменения на границах ареала, в связи с этим можно сравнить уровни флуктуирующей асимметрии с уровнем мутабельности в популяции. Как и флуктуирующая асимметрия, определенный уровень мутабельности характеризует определенную популяцию. Имеются данные о наличии сезонных корреляций в проявлении мутаций (Дубинин, 1966) и флуктуирующей асимметрией (Ефимов, 1987). Эти сходства дают возможность предполагать, что процессы, вызывающие флуктуирующую асимметрию, связаны с процессами мутагенеза, а, следовательно, асимметрия может иметь генетическую природу.

Следует отметить различия в характере распределения флуктуирующей асимметрии между полами. Так Захаров указывает на отсутствие половых различий в популяции стрекоз (Захаров, 1979), Паркер

и Лими показали незначительные изменения ФА между полами (Parker, Leamy, 1991). Имеются данные о достоверном увеличении флуктуирующей асимметрии у самцов по сравнению с самками. Кроме того получены доказательства, что асимметрия по различным признакам отражает степень приспособленности особей у самцов (Kimball et al., 1997). Указанные факты согласуются с теорией Геодакяна об эволюционной логике дифференцировки полов (Геодакян, 1983). Согласно этой теории большее фенотипическое разнообразие или дисперсия мужского пола по сравнению с женским приводит к тому, что первыми жертвами любых экстремальных условий среды становятся самцы. Эта дисперсия мужского пола может определяться более высоким уровнем мутаций у самцов. В результате узкой нормы реакции самцы менее пластичны, несовершенны в онтогенезе и, следовательно, сильнее изменяются и выбраковываются.

В связи со всем вышесказанным, рядом авторов была рассмотрена возможность использования показателя флуктуирующей асимметрии как популяционной характеристики для решения определенных популяционно-экологических задач (Корзун, Никитин и др., 1999; Корзун, Никитин и др., 2004; для оценки изолированности, а, следовательно, и величины притока генов в популяцию; и для определения необычных для данных генотипов условий среды. Для некоторых видов, особенно пойкилотермных животных, продемонстрирована несомненная ценность феномена флуктуирующей асимметрии как маркера реакции популяции на экстремальные воздействия (Животовский, 1982). Приведем еще несколько примеров. Сюкамаки с соавторами полагают, что ФА нельзя безоговорочно связывать с приспособленностью (Sükamäki et al., 2002). В другой работе (Møller et al., 1995) были показаны положительные связи между скоростью роста особей и асимметрией.

На пяти популяциях евразийского окуня (*Perca fluviatilis*) были показаны существенные различия по ФА числа лучей в грудных плавниках и числа верхних жаберных гребней. Асимметрия была больше у популяций, живущих в окисленных озерах, чем в неокисленных (Øxnevad et al., 2002).

Работы, рассматривающие связи популяционных показателей и флуктуирующей асимметрии, и их выводы, только на первый взгляд кажущиеся противоречивыми, позволяют утверждать, что исследование асимметрии в приложении к экологии популяций бесспорно перспективно.

1. 5. Эволюционное значение асимметрии

Теперь попытаемся взглянуть на данную проблему с точки зрения эволюции. Много общего с теорией Астаурова о нестабильности онтогенеза содержит теория стабилизирующего отбора Шмальгаузена. Прежде всего, обе они отрицают возможность рассмотрения организма как совокупности отдельных частей. Ошибка, по его мнению, заключается в суммативном представлении об организме, в вырывании известной части из общей связи (Шмальгаузен, 1982).

Стоит обратить внимание на то, что изменения, затрагивающие определенный орган, вызывают изменения в другом органе, то есть имеют место морфогенетические корреляции или взаимозависимости во внутренних факторах онтогенетического развития. Таким образом, организм необходимо воспринимать как единое целое и все изменения, проходящие в нем, имеют определенное значение для последующего существования организма (популяции). Если изменения, затрагивающие орган, не будут оказывать заметного влияния на жизнеспособность и если при этом основное из них благоприятно для организма в его взаимоотношениях с внешней средой, то оно может приобрести положительное значение в борьбе за существование. Возможно, с этой точки зрения имеет определенный смысл появление различий в билатерально-симметричных органах. Хочется подкрепить подобного рода утверждение словами Шмальгаузена, что «целесообразность не есть изначальное свойство всего живого» (Schmalhausen, 1949). То есть накопление асимметричных изменений в популяции может и не нести никакой эволюционной роли. Естественный отбор, по Дарвину, действует через накопление в известных направлениях множества малых наследственных изменений. Пусть в данных конкретных условиях внешней среды эти изменения не оказывают существенного влияния на выживаемость, плодовитость и другие показатели, но в будущем, при изменении среды, некий запас генетической изменчивости будет просто необходим.

Лазебный с соавторами сделали попытку показать корреляцию показателя ФА с адаптивными признаками у *Drosophila* (Лазебный, 1991). Исследовалась лабораторная популяция *D. melanogaster*, гомозиготная по рецессивной аутосомной мутации *radius incompletus* (*ri*), которая приводит к неполному развитию жилки крыла L2. Проводился направленный отбор на увеличение проявления мутации и стабилизирующий отбор по комплексу метрических признаков крыла. Наряду с этим была проведена оценка параметров приспособленности. В качестве характеристик приспособленности экспериментальной популяции были взяты

следующие популяционные параметры: общая численность, конкурентоспособность и флуктуирующая асимметрия. В итоге эксперимента было обнаружено, что проведение искусственного направленного отбора по различным признакам обычно приводит к снижению приспособленности.

Наиболее отчетливо стабилизирующий отбор проявил себя по такому показателю, как флуктуирующая асимметрия. Она, асимметрия, селектируемого признака под действием направленного отбора резко возрастала как в плюс, так и в минус направлениях отбора. Следовательно, направленный отбор приводит к нарушению гомеостаза индивидуального развития, что является следствием нарушения искусственным отбором коадаптивных генных комплексов. Таким образом, из трех используемых популяционных характеристик приспособленности, только флуктуирующая асимметрия проявила себя как крайне чувствительный показатель, быстро реагирующий на внешние воздействия.

Ранее уже говорилось о нестабильности развития и асимметрии. Кроме этого, часто эти явления связывают с канализацией по Уодингтону. Яблонский подтвердил, что если уровень ФА отражает степень канализации, возможно ФА может быть использована как эволюционный тест увеличивающейся канализирующей способности внутри таксона (например, трилобитов или брахиопод) за несколько миллионов лет (Mather, 1953; Soule, 1982). Наконец, предполагая, что ФА отражает степень канализации, сравнение уровней ФА у признаков внутри одного вида может выявить различия в силе отбора на канализованность различных признаков: можно предположить, что признаки с большим функциональным значением для организма будут подвергаться более сильному действию такого отбора.

То, что билатерально-симметричные признаки обнаруживают достаточно большую изменчивость по асимметрии, наталкивает на мысль, что их изменчивость находится под контролем стабилизирующего отбора (Воронцов, 1987). Кроме всего прочего, асимметрия обладает достаточно низкой наследуемостью, а по мнению Фолконера (1985), этот факт говорит о связи данного явления с приспособленностью.

Все вышесказанное демонстрирует, что организм есть совокупность взаимозависимых частей, и изменения в одной его части приводят к изменениям в другой. Как раз асимметрия демонстрирует подобные явления.

Глава II. Материал и методы

Работа выполнена на выборке из природной популяции плодовой мухи *D. melanogaster* Mg., обитающей в пос. Иноземцево Ставропольского края (Северный Кавказ). Имаго отлавливали при помощи полиэтиленовых мешков, куда в качестве приманки помещали нарезанные яблоки. Верх мешков загибался так, чтобы не попадали капли дождя, но оставался проход для мух. Из мешков мух собирали эксгаустерами и помещали на минимальную среду с соком вишни. Используемые для исследования мухи отловлены в период 21-25 мая (весенняя выборка), 8-11 августа (летняя выборка) и 19-22 сентября (осенняя выборка). Выборки были представлены 59-66 линиями (семьями). Оплодотворенная в природе самка помещалась в популяционную камеру (стакан) объемом 30 мл, содержащую 6 мл полной (дрожжевой) среды и далее культивировалась в стандартных условиях при температуре 25°C и постоянном освещении. Полученное потомство инбредно разводилось в тех же условиях в течение ряда поколений. От каждой линии во втором (первый опыт) и третьем (второй опыт) поколении (F_2 и F_3), считая от времени их закладки, в анализ брали по пять самок и пять самцов для каждого опыта. Впоследствии мух фиксировали в смеси глицерина со спиртом в соотношении 1 : 1. Этот материал и подвергался морфологическому анализу. В целом исследовано 196 линий (семей), представленных 3810 особями.

У пяти самок и пяти самцов, взятых от линий во втором (первый опыт) и в третьем (второй опыт) поколении (F_2 и F_3) от начала их закладки, учитывали с обеих сторон тела имаго следующие морфологические признаки:

I. Счетные признаки:

1. *Число веточек аристы* (рис. 3). Ариста представляет собой третий членик усиков, расположенных у мухи на голове кнутри от глаз над ротовыми органами, трансформировавшийся в перистое образование, служащее органом химического чувства.

2. *Число стерноплевральных щетинок* (рис. 3).

Стерноплевральные щетинки – это группа щетинок, расположенная по бокам тела мухи между первой и второй парами ног. Включает две группы щетинок – макрохеты (**M1**) (обычно их количество равно 3-4), располагающиеся вдоль линии параллельной оси тела, в латеральной ориентации, и микрохеты (основная масса щетинок), распо-

лагающиеся вдоль линии, перпендикулярной оси тела, в дорзовентральной ориентации.

Группа микрохет (**m2**) находится кнутри от группы макрохет и своими задними щетинками прилегает к 3-4 макрохетам.

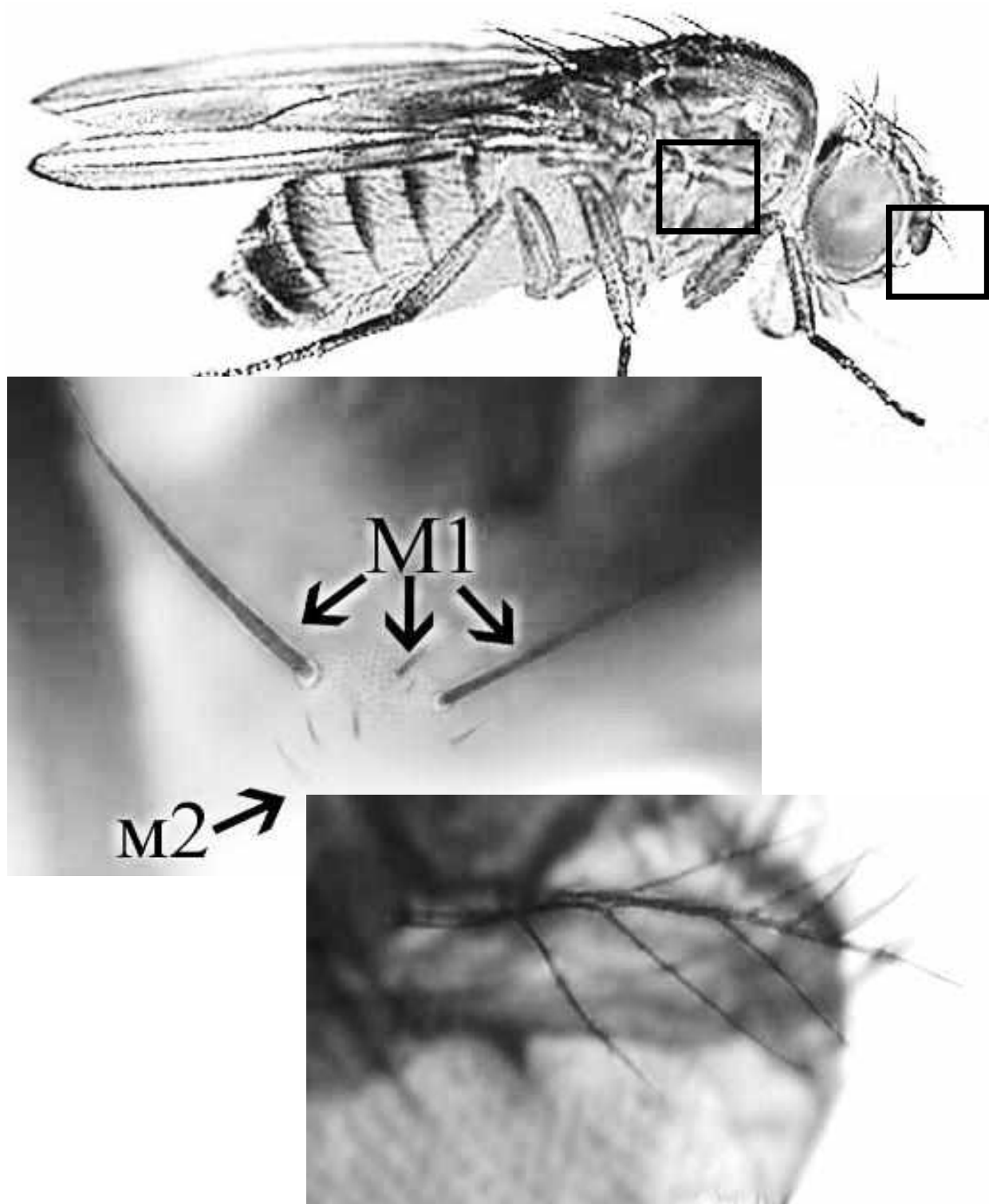


Рис. 3. Морфологические признаки «число веточек аристы» (справа) и «число стерноплевральных щетинок» (слева).

II. Мерные признаки:

3. *Длина крыла* (рис. 4). Оценивали по расстоянию между концами четвертой и пятой продольных жилок (L4 и L5).

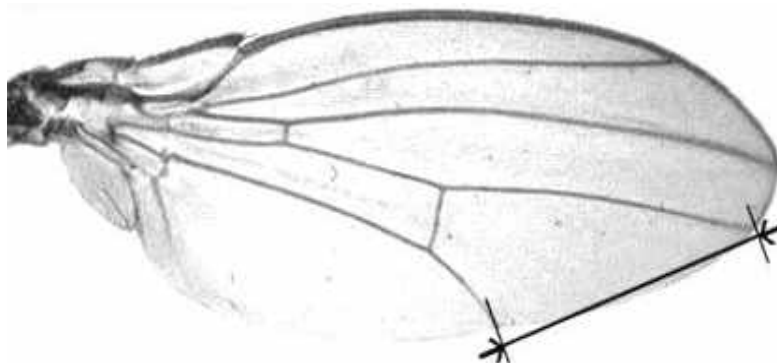


Рис. 4. Признак «длина крыла».

4. *Длина бедра* (рис. 5). Исследовали длину бедра третьей пары ног, которую измеряли с внутренней стороны. Все значения мерных признаков переведены в миллиметры.

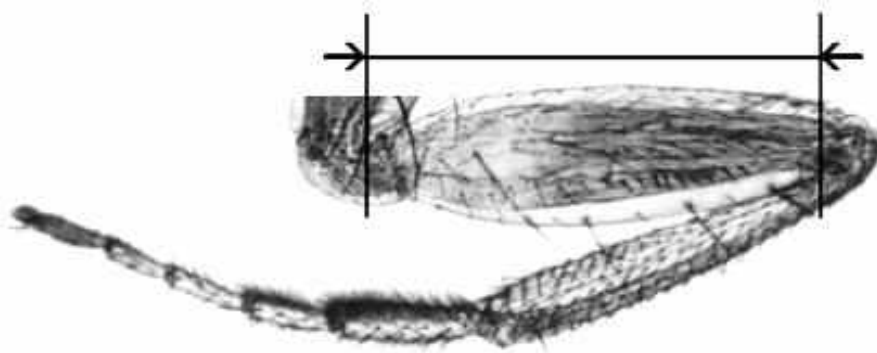


Рис. 5. Признак «длина бедра».

Измерения признаков проводили следующим образом: на предметное стекло наносили каплю фиксирующей жидкости и в нее помещали муху. Все измерения (подсчет) проводились под биноклем МБС-9 при помощи окуляр-микрометра. Препарирование осуществляли при увеличении бинокля 8 x 2, а измерение (подсчет) признаков - при увеличении 8 x 7. Во всех случаях измерения соответствующих признаков начинали с левой стороны. Измерение (подсчет) признаков удобнее проводить на белом фоне в одном фиксированном положении. При измерении соответствующих признаков перемещали

только предметное стекло с объектом и не сдвигали шкалу окуляр-микрометра.

Препарирование соответствующих органов проводили в следующем порядке:

1. Стерноплевральные щетинки. Муха помещалась набок так, чтобы щетинки находились в горизонтальной плоскости. В противном случае последние микрохеты могут быть невидны. Подсчитывались микрохеты, а потом макрохеты. Аналогично подсчитывались хеты на другой стороне.

2. Ариста. При помощи препаровальной иглы отсекалась голова и поворачивалась таким образом, чтобы вся ариста была видна на однородном белом фоне, но не на фоне головы. Потом подсчитывалось количество ответвлений от главного стержня аристы с двух сторон.

3. Крылья. Препаровальная игла вводилась в скутеллум и с ее помощью муха помещалась на спину так чтобы оба крыла оказывались лежащими по бокам торакса. С помощью препаровальной иглы отсекались оба крыла. Левое крыло размещалось в верхнем секторе зрения, правое- в нижнем. При помощи окуляр-микрометра измерялась длина между L4 и L5 жилками обоих крыльев.

4. Ноги. Муха помещалась на бок с помощью препаровальной иглы, введенной в передний отдел торакса. Другой препаровальной иглой, заведенной со стороны брюшка, отсекалась третья пара ног. И при помощи окуляр-микрометра измерялась длина от начала бедра до перехода в голень.

Использование данных признаков обосновано, как уже говорилось, во-первых, простотой их подсчета, и, во-вторых, эффективностью отбора по ним (Reed, Reed, 1947; Тараканов, 1982; Гречаный, 1996; Гречаный и др., 2004).

Все измерения признаков проводили с каждой стороны дважды для определения ошибки измерения. Оценка антисимметрии проводилась при помощи теста Шапиро-Уилка на нормальность распределения.

Большинство авторов, занимающихся проблемой асимметрии организмов, перед анализом флуктуирующей асимметрии, требуют проверить исследуемую популяцию на наличие направленной асимметрии.

В нашем случае она оценивалась у каждой линии в F₂ и F₃ по пяти самкам или пяти самцам, а суммарные данные по десяти самкам или

десяти самцам с использованием формулы $\bar{X}_d = \frac{\sum d}{n}$, где $\bar{X}_d$ – величина направленной асимметрии каждой линии (семьи), $\sum d$ – сумма разниц значений признака справа и слева у пяти или десяти самок или самцов.

Показатель $\bar{X}_d$ был взят за варианту. Далее по $\bar{X}_d$ линии рассчитывали среднюю арифметическую направленной асимметрии каждой сезонной выборки самок, от которых линии были заложены. Оценка достоверности отклонений НА от нуля проводилась с помощью t -теста (Антипин и др., 2001).

При расчете ФА, когда фиксируется наличие НА, требуется устранить последнюю. В этой связи рекомендуется из значений разниц с правой и левой сторон особи вычесть среднюю разницу, рассчитанную по группе особей (Mather, 1953; Гилева, Косарева, 1984; Graham et al., 1998). Для оценки ФА были использованы три, наиболее часто применяемые формулы.

$$1. \sigma[(R_i - L_i) - \bar{X}_d]; \quad 2. \sigma\left[\frac{|R_i - L_i| - \bar{X}_d}{(R_i + L_i)/2}\right]; \quad 3. \sigma\left[\frac{(R_i - L_i) - \bar{X}_d}{(R_i + L_i)/2}\right],$$

где R_i – размер признака справа; L_i – размер признака слева; $\bar{X}_d$ – введенный показатель для нивелирования влияния направленной асимметрии. В формулах: прямые скобки – абсолютные значения признака (без учета знака); обычные скобки – натуральные значения признака (с учетом знака).

С помощью каждой из этих формул по данным F_2 и F_3 рассчитывалась ФА каждой из линий. Показателями ФА сезонных выборок линий служили $\bar{X}\sigma$.

Статистическая обработка данных осуществлялась с помощью группировки вариант выборок, теста W-Шапиро-Уилка, метода редукции выборки, критерия знаков, t -критерия, двухфакторного дисперсионного анализа (смешанная модель), критерия χ^2 (Рокитский, 1967; Антипин и др., 2001; Гречаный и др., 2004). Статистический анализ проводился в пакете прикладных программ STATISTICA'6.0 компании StatSoft Inc.

Глава III. Структура и сезонная динамика асимметрии билатеральных признаков в природной популяции *Drosophila melanogaster*

3. 1. Качественная оценка асимметрии в популяции дрозофилы

Асимметрия – биологический феномен, результаты исследования которого могут быть использованы в различных разделах биологии и медицины. Вместе с этим она представляется во многом неясной, начиная с природы самого явления, факторов его определяющих и кончая значением асимметрии для функционирования биологических систем различного уровня организации. Более того, не ясен ответ на вопрос, имеющий важнейшее значение для понимания законов структурной организации природных объектов вообще. Живое организовано больше по варианту симметрии или асимметрии? Чтобы решить указанную проблему, мы попытались на качественном уровне оценить количество асимметричных особей/линий в природной популяции дрозофилы.

Анализ степени асимметричности в выборках мух был проведен через фактическое исследование количества симметричных линий (такowymi во втором или третьем поколении считались линии, у которых 5 самок и 5 самцов были симметричны по исследованным признакам) и количества симметричных особей в двух опытах в различные сезоны года. Оценка достоверности производилась при помощи критерия знаков. Под симметрией понималось отсутствие различий по признаку с левой и правой стороны тела при данной точности оценки. Интересным является тот факт, что в рассматриваемой популяции практически преобладают асимметричные особи и линии (табл. 2).

Количество симметричных особей и линий незначительно для всех признаков и во все рассматриваемые сезоны года. Кроме того, показано, что меньше всего симметричных особей по признаку стерноплевральных щетинок (от 14 до 18 из 320), больше всего - по веточкам аристы (от 28 до 43 из 320). Различия между признаками достоверны ($P < 0,01$). По признакам веточки аристы, длина крыла и длина бедра имеют место сезонные различия. Наименьшее количество симмет-

ричных особей характерно для летнего периода и наибольшее – для весеннего ($P < 0,01$). Сходные закономерности были показаны в изменении количества симметричных линий по различным признакам и в различные сезоны года (табл. 2).

Полученные результаты представляются интересными в нескольких аспектах. Во-первых, многими учеными принято считать, что симметрия биологических объектов – наиболее распространенное явление в природе (Любищев, 1982). Наши данные показали, что для подавляющего количества особей и линий по всем изученным признакам характерно наличие билатеральной асимметрии. Говоря о причинах наблюдаемого явления, можно предполагать, что уровень последнего определяется особенностями признака, генотипа и сезона года. Во-вторых, тот факт, что из любой сезонной выборки природной популяции дрозофилы можно выделить линии с полной симметрией во втором и третьем поколении, дает основание сделать предположение о генетической обусловленности таких особенностей, тем более, что такая обусловленность отмечалась в многочисленных работах разных авторов (см. главу I). В-третьих, наблюдаемые закономерности в распределении количества симметричных особей и линий позволяют, пока на качественном уровне, предполагать наличие сезонной динамики различных форм асимметрии в рассматриваемой популяции.

Отмеченные особенности позволяют только на качественном уровне сделать предварительные выводы. Для более детального изучения причин широкого распространения асимметрии в анализируемой популяции необходимо оценить отдельные ее формы.

Таблица 2.

Количество симметричных особей и линий в популяции дрозофилы

Выборка	Поколение	Число особей или линий (самок/самцов)		Число особей и линий симметричных по признаку							
				СЩ		ВА		ДК		ДБ	
				♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
весенняя	второе	особи	320/320	17	14	38	42	26	26	30	33
		линии	65/65	0	0	7	8	1	1	5	5
	третье	особи	320/320	17	18	43	36	29	30	31	32
		линии	65/65	0	0	8	6	3	3	4	3
летняя	второе	особи	320/300	15	16	25	28	21	24	24	23
		линии	66/61	0	0	2	3	1	1	0	1
	третье	особи	320/300	17	16	29	28	21	18	23	21
		линии	66/61	0	0	4	5	1	2	1	1
осенняя	второе	особи	320/290	17	18	31	34	22	22	25	23
		линии	65/59	0	0	3	3	1	0	3	2
	третье	особи	320/290	18	16	33	30	25	20	26	26
		линии	65/59	0	0	4	4	2	0	1	2

Примечание. В данной и последующих таблицах: СЩ – стерноплевральные щетинки, ВА – веточки аристы, ДК – длина крыла, ДБ – длина бедра

3. 2. Характеристика популяции дрозофилы по антисимметрии и направленной асимметрии и их сезонная динамика

Долгое время явление асимметрии оставалось за пределами экологических и популяционной генетических исследований. Одним из первых исследователей, обративших свое внимание на это явление, был Астауров (Астауров, 1927). Но его в большей степени привлекал анализ эмбриологических составляющих асимметрии. Нас же интересуют популяционные аспекты данной проблемы. Важность таких исследований была подчеркнута во многих работах (смотри, например, Захаров, Яблоков, 1985).

Мы провели оценку антисимметрии, направленной (НА) и флуктуирующей асимметрии (ФА) в исследованных выборках мух.

Во многих работах обычно эти типы асимметрии оцениваются вместе. Чаще всего в отношении антисимметрии и НА авторы останавливаются на простой констатации: есть она в популяции или нет (Møller, 1997 a). В зависимости от полученных результатов вносятся поправки для дальнейшего изучения ФА. Однако разработка этой проблемы может оказаться очень продуктивной (Graham, Freeman, 1993). По крайней мере, в большинстве исследований на первых этапах анализа популяций на предмет НА обнаруживаются высокие уровни ее значений (Graham et al., 1993; Гилева, Косарева, 1984). В этой связи представляется интересным оценить природную популяцию дрозофилы по уровням антисимметрии и НА.

3. 2. 1. Подбор математического метода выявления направленной асимметрии признаков

Исследователю, начинающему заниматься проблемой асимметрии природных популяций, кроме сложности связанной с понятийной интерпретацией данного явления (см. главу 3.1.) приходится сталкиваться с вопросом математического обеспечения оценки указанных двух типов асимметрии. Это действительно не тривиальная проблема, поскольку использование той или иной формулы должно базироваться на конкретных задачах, стоящих перед исследователем.

Для оценки популяции на наличие антисимметрии требуется предварительная оценка распределения вариантов внутри выборки на нормальность (Palmer, 1994). Подобная процедура может быть проведена с применением тестов Колмогорова-Смирнова, Шапиро-Уилка и других. Нами использовался тест на нормальность W-Шапиро-Уилка. Если W-статистика больше критерияльной, значит гипотеза о нормальности распределения отвергается (Royston, 1982).

Что касается анализа направленной асимметрии, в обширной литературе, освещающей вопросы исследования асимметрии, предлагается два основных метода оценки ее уровней. Первый обладает рядом особенностей, главная из которых состоит в том, что он (метод) не выделяет НА непосредственно из общей асимметрии. Он просто позволяет избавиться от ее влияния для дальнейшего анализа ФА. Данная методика предложена Мазером (Mather, 1953) и состоит в использовании следующей формулы:

$$s_d^2 = \frac{\sum (d_i - \bar{x}_d)^2}{n-1}, \text{ где } d - \text{разница между значениями признака с пра-}$$

вой и левой стороны особи; n – число проанализированных особей.

Анализ, проведенный Грэхемом (Graham, 1998) показал, что данная формула является, в сущности, эквивалентом $\sigma(R - L)$.

В этой связи более перспективной выглядит методика, предложенная Захаровым (Захаров, 1979):

$$\bar{X}_d = \frac{\sum d}{n}, \text{ где } \bar{X}_d - \text{величина направленной асимметрии; } d - \text{раз-}$$

ница в значениях признака справа и слева.

Очевидно, что данная формула является упрощением первой. Если в результате ее использования мы получим данные, достоверно отличающиеся от нуля, то это будет свидетельствовать о наличии НА. Главное преимущество указанного метода состоит в том, что полученные с его помощью значения наиболее близко подходят под определение НА. Направленная асимметрия есть постоянное отклонение признака к большему развитию на одной стороне тела, по сравнению с другой. Нормально асимметричные признаки дают нормальное распределение $(R - L)$ вокруг средней. Если принять, что абсолютная симметрия какого-либо признака это ноль, то любое отклонение значений в отрицательную или положительную стороны будет говорить об асимметричном развитии данного признака. Если же отклонение в

одну определенную сторону будет встречаться достаточно часто в группе особей и кроме того будет достоверно отличаться от нуля, в таком случае мы вправе говорить о наличии НА.

Данный метод, в первую очередь, прост в использовании, во-вторых, он дает объективные оценки НА, что было продемонстрировано в ряде исследований (Захаров, 1979; Graham, 1998). В силу указанных причин мы решили остановить свой выбор именно на нем. Оценка достоверности направленных отклонений в проявлении признаков была проведена с помощью t -теста (Антипин и др., 2001).

3. 2. 2. Антисимметрия и направленная асимметрия в популяции дрозофилы

Развитие того или иного признака на двух сторонах одного организма может быть смещено как в правую, так и в левую сторону. В этом случае мы просто констатируем факт асимметрии, что и было сделано ранее на качественном уровне в данной и многих других работах. Но для того чтобы определить общие закономерности в проявлении признаков одной особи явно недостаточно. Именно значения асимметрии, рассчитанные для группы особей или для популяции, могут дать ответ на вопрос, как ведет себя признак на двух сторонах билатерально симметричных организмов под действием различных факторов. Когда в природных популяциях животных показано преобладающее развитие признаков на одной стороне тела особей по сравнению с другой, принято говорить либо об антисимметрии (если признак «колеблется», т.е. преобладает то на одной стороне тела, то на другой), либо о НА (стабильное смещение в значениях проявления признака на определенной стороне тела). На сегодняшний день, указанные две формы асимметрии изучены слабо.

Нами был проведен анализ антисимметрии и направленной асимметрии природной популяции *D. melanogaster*. Как уже упоминалось выше, для оценки выборок на наличие антисимметрии был применен тест W-Шапиро-Уилка. Для его расчета использовались разницы в значениях признака справа и слева, рассчитанные по пяти самкам и пяти самцам в двух поколениях. Оценка проводилась для всех сезонных выборок, по всем признакам, отдельно для самок и самцов. Было показано, что значения W-статистики во всех случаях незначимы, что позволяет говорить о нормальном распределении

значений ($R - L$) (в качестве примера представлены графики распределения разниц в значениях признака веточки аристы справа и слева, отдельно для самок и самцов, в трех сезонных выборках (каждая гистограмма построена, в среднем, по шестиста шестидесяти особям) (рис. 5-10).

Таким образом, в проведенном исследовании антисимметрия не была обнаружена, что позволяет перейти к анализу направленной асимметрии в популяции дрозофилы.

Оценка направленной асимметрии проводилась для каждой линии в F_2 и F_3 по пяти самкам или пяти самцам, а в двух опытах – по десяти самкам или десяти самцам, с использованием формулы $\bar{X}_d = \frac{\sum d}{n}$.

В таблице 3 представлены полученные данные.

Таблица 3.

Оценка наличия направленной асимметрии в популяции дрозофилы

Сезон	По- коле- ние	п линий	Признак	♀	♂	Признак	♀	♂
Весна	2	65*/65**	СП	-0,03±0,07-	0,02±0,07-	ВА	-0,01±0,04-	-0,03±0,04-
	3	65/65		0,01±0,07-	0,14±0,07+		0,01±0,04-	0,01±0,04-
Лето	2	66/61		0,03±0,07-	-0,04±0,11-		0,02±0,04-	-0,13±0,04+
	3	66/61		-0,04±0,07-	-0,02±0,09-		0,02±0,04-	0,02±0,05-
Осень	2	65/59		-0,03±0,07-	-0,19±0,09+		0,01±0,05-	0,10±0,03+
	3	65/59		-0,19±0,07+	-0,14±0,09-		0,07±0,04+	-0,04±0,05-
Весна	2	65/65	ДК	0,13±0,54+	0,08±0,06-	ДБ	0,01±0,05-	-0,16±0,04+
	3	65/65		0,10±0,05+	0,02±0,07-		-0,04±0,05-	0,04±0,04-
Лето	2	66/61		0,11±0,07-	0,18±0,06+		0,13±0,06+	0,01±0,05-
	3	66/61		0,11±0,06+	0,01±0,08-		0,11±0,06+	0,10±0,05+
Осень	2	65/59		0,10±0,06-	-0,05±0,08-		-0,04±0,06-	-0,04±0,05-
	3	65/59		0,12±0,07+	0,12±0,06+		0,01±0,05-	-0,11±0,05+

Примечание. В данной и последующих таблицах: «-» - $P > 0,05$; «+» - $P < 0,05$; «++» - $P < 0,01$; «+++» - $P < 0,001$; * - самки, ** - самцы.

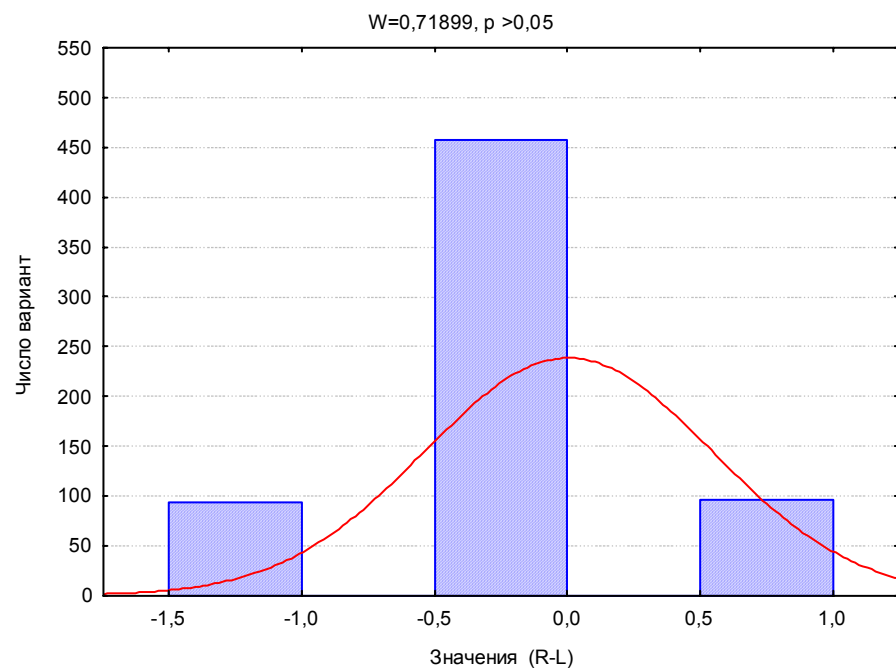


Рис. 5. Распределение значений (R-L) по признаку ВА самок в весенний период (На этом и других графиках, сверху приведены значения W -теста и уровня его значимости)

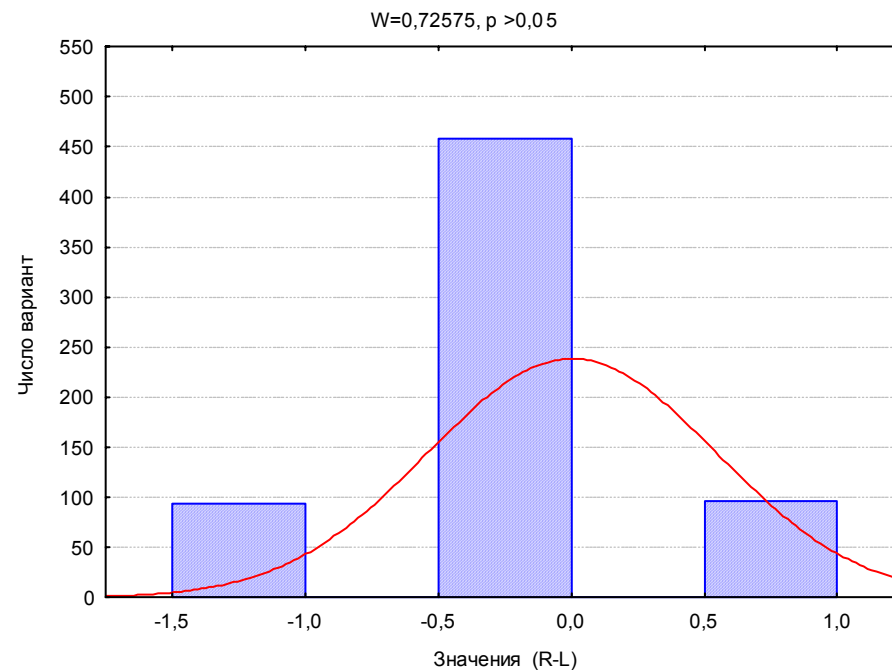


Рис. 6. Распределение значений (R-L) по признаку ВА самцов в весенний период

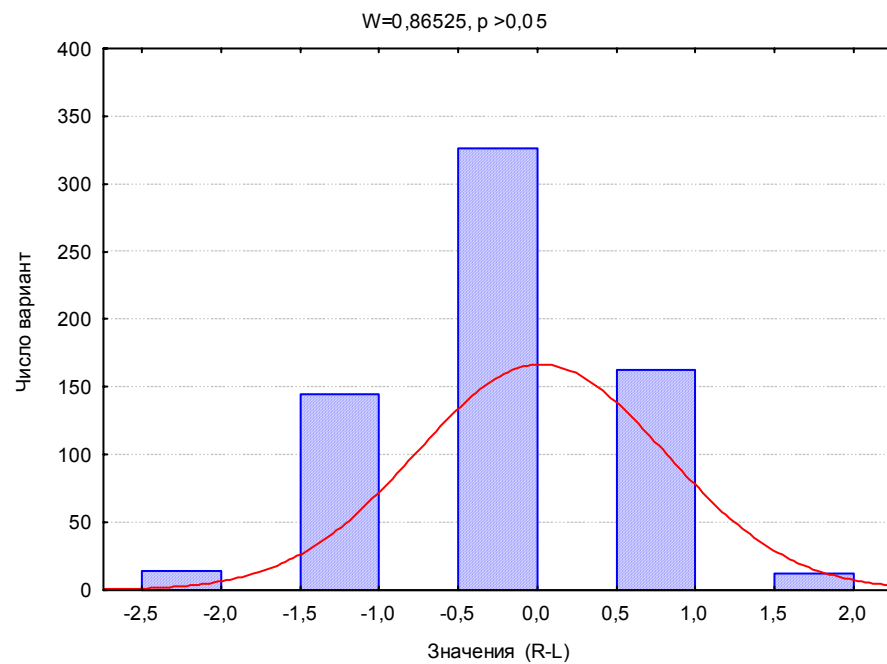


Рис. 7. Распределение значений (R-L) по признаку ВА самок в летний период

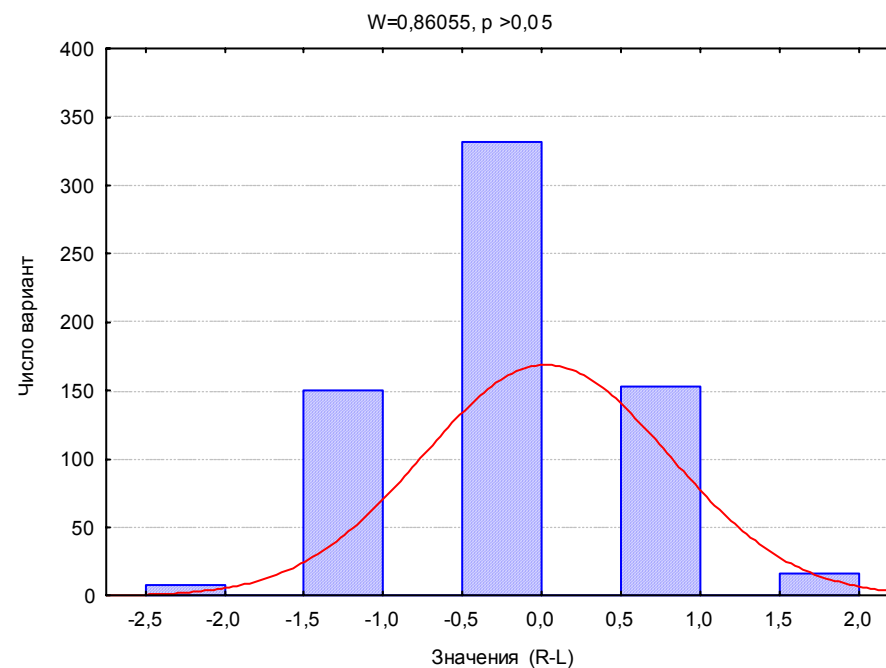


Рис. 8. Распределение значений (R-L) по признаку ВА самцов в летний период

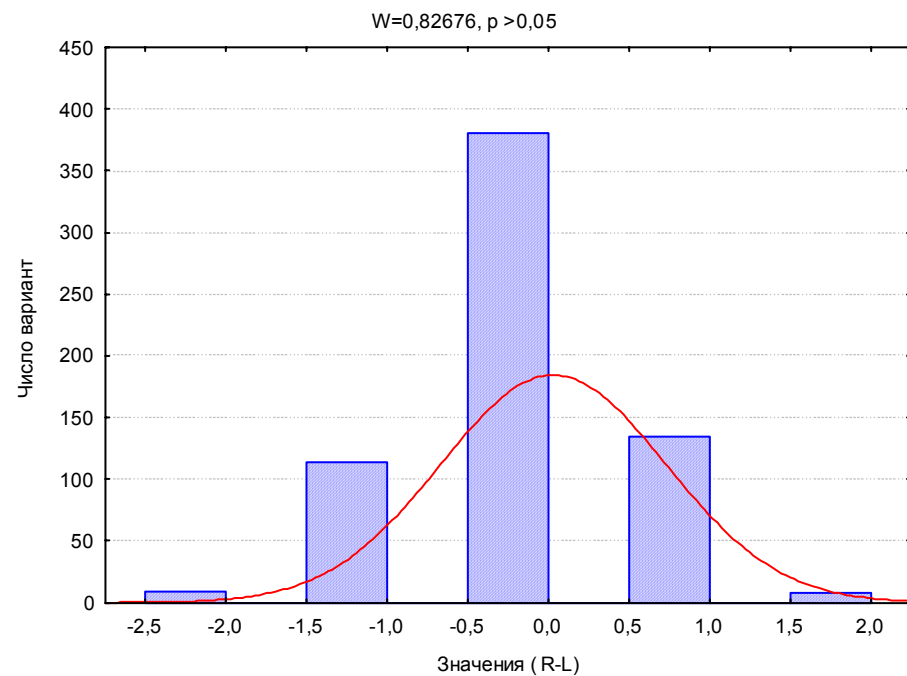


Рис. 9. Распределение значений (R-L) по признаку ВА самок в осенний период

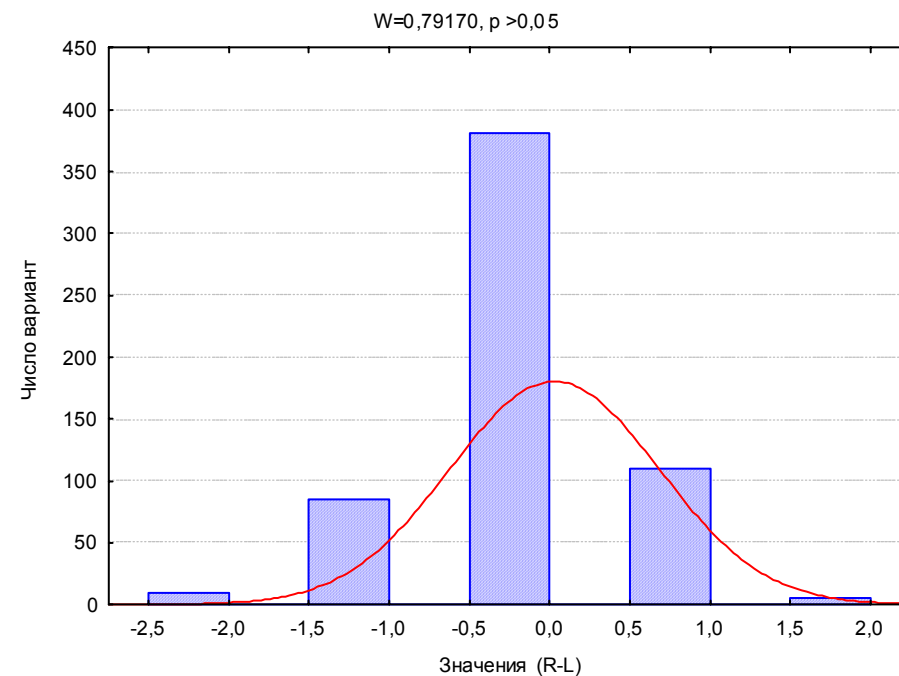


Рис. 10. Распределение значений (R-L) по признаку ВА самцов в осенний период

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, то есть существуют выборки у которых значения признаков на правой стороне тела больше, чем на левой и наоборот. Не обнаружено влияния сезонного изменения условий жизни и пола на этот показатель у четырех исследованных признаков. Исключение составляет лишь признак длина крыла у самок. Здесь отмечается уменьшение значений НА от весны к осени. Также показано сезонное изменение НА по признаку длина бедра у самцов. Интересным является то, что от весны к осени меняется направление асимметрии данного признака. При сравнении значений НА между поколениями ($F_2 - F_3$) не удалось обнаружить их направленного изменения.

Для того чтобы оценить вклад различных компонент в изменчивость анализируемых признаков по НА нами был применен дисперсионный анализ (смешанная модель) (табл. 4). Это позволило оценить влияние на дисперсию признаков факторов «линия» (в нашем случае генотип – генотипическая компонента в изменчивости по ФА); «поколение» (влияние средовых факторов). Кроме того, по фактору «взаимодействие линия-поколение» мы можем определить влияние на общую дисперсию ФА генетических факторов на фоне каких-либо средовых изменений.

Оценивались выборки, где различия между поколениями ($F_2 - F_3$) были наиболее контрастны, например, низкие отрицательные значения НА по одному признаку в определенный сезон года во втором поколении и низкие положительные значения по тому же признаку в третьем.

Обращает на себя внимание факт преобладающего влияния на изменчивость анализируемых признаков по НА фактора «линия» (3 случая из 4). Такие результаты позволяют предполагать наличие генотипической составляющей в изменчивости данного показателя. Только в одном случае обнаружено достоверное влияние фактора «поколения тестирования». Замечено, что вклад взаимодействия «линия-поколение» в общую изменчивость по уровню НА проявляется у самцов во всех случаях и не разу у самок. Указанные факты позволяют, наряду с генотипической, выделить влияние средовой компоненты в изменчивости признаков дрозофилы по направленной асимметрии.

Таблица 4.

Двухфакторный дисперсионный анализ направленной асимметрии в популяции дрозофилы по некоторым признакам (смешанная модель)

Вариант	Источник изменчивости	<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>
Весна Самки Признак ВА	Линия (генотип)	65	0,5095	0,83
	Поколение	1	3,3500	5,43+++
	Взаимодействие	65	0,6717	1,09
Лето Самки Признак ДБ	Линия (генотип)	65	1,3626	1,36+
	Поколение	1	0,6510	3,35
	Взаимодействие	65	0,9260	0,93
Лето Самцы Признак СЩ	Линия (генотип)	60	3,0352	1,80+++
	Поколение	1	1,3830	1,98
	Взаимодействие	60	2,2791	1,35+
Осень Самцы Признак СЩ	Линия (генотип)	58	1,9815	1,28+
	Поколение	1	0,6410	2,16
	Взаимодействие	58	2,0742	1,34+

Таким образом, нами была обнаружена направленная асимметрия в популяции *D. melanogaster* (из 24 тестирований различных признаков (количество выборок – два пола – количество признаков) в 10 случаях обнаружено достоверное направленное их изменение). В некоторых случаях, такие изменения являются генетически обусловленными. Кроме того, показано влияние средовой компоненты на изменчивость признаков по уровню НА.

Следующим этапом была проведена оценка ФА.

3. 3. Характеристика популяции дрозофилы по флуктуирующей асимметрии и ее сезонные изменения

На сегодняшний день накоплено огромное количество материала по проблемам оценки ФА. Такой интерес связан, в первую очередь, с усилением антропогенного влияния на окружающую среду и, следовательно, с необходимостью поиска чувствительного и простого метода для его оценки. Работы, характеризующие возможности показателя ФА для экологического мониторинга были приведены в главе I. Кроме того, интерес к проблеме ФА подогревается недавно полученными данными о статистически значимых связях между ФА и белковой ге-

терозиготностью; об увеличении ФА у межвидовых гибридов; об адаптивном значении явления ФА и т.д. (Leary, 1985b; Palmer, Strobeck, 1986; Møller, 1997a; Корзун, Никитин и др., 1999). Эти и другие работы прямо или косвенно указывают на возможные генетические основания ФА.

В большинстве работ по ФА природных популяций исследователи останавливаются на этапе идентификации этого типа асимметрии и связях его с различными факторами. Однако для более глубокого понимания данного явления необходимо детально изучить, как ведет себя показатель ФА в популяции. В частности, требуется исследовать причины изменения асимметрии на популяционном уровне, узнать значение таких изменений для функционирования популяции и многое другое. Ответы на эти вопросы могут быть связаны с возможностью описания структуры природной популяции по критерию ФА.

3. 3. 1. Математические основания оценки флуктуирующей асимметрии

Несмотря на всю привлекательность оценки уровня ФА для популяционно-генетических исследований существует ряд трудностей в его использовании. Возможно, затруднения в вычленении ФА из общей асимметрии возникают из-за не всегда верного применения математических формул. Вообще, таких формул для оценки ФА существует много (Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 2003). В ряде случаев они дают сходные результаты и, на первый взгляд, мало отличаются друг от друга. Но иногда применение разных формул приводит к сильно различающимся выводам, что требует ответа на вопрос, какой из них пользоваться.

Использование многих показателей часто обосновывается формальными соображениями «по аналогии» (Животовский, 1982). В этом случае, естественно, не учитываются цели и задачи стоящие перед конкретным анализом, разрешающая способность или чувствительность формулы. Ясно, что такой формальный подход, зачастую давая правдоподобные результаты, может иногда вводить в заблуждение, поскольку для разных задач популяционной экологии не существует показателя корректного во всех случаях.

Формул для анализа ФА на сегодняшний день существует более 20. В целом они являются вариациями девяти основных (табл. 5)

(Palmer, Strobeck, 1986). При этом среди исследователей нет однозначного мнения, какая из формул оценки уровня ФА является наиболее корректной для популяционно-генетических исследований. Например, формулу 1 использовали в своих исследованиях Beardmore, 1960; Reeve, 1960; Jackson, 1973; Valentine et al., 1973; Moodie, 1977; Bradley, 1980; Angus, 1982; Kat, 1982; Soule et al., 1982; Angus et al., 1983; Jagoe et al., 1985; формулу 2 - Thoday, 1955; Thoday, 1958; Sakai et al., 1965; Vrijenhoek et al., 1982; Jagoe et al., 1985; Pankakoski, 1985; формулу 3 - Soule, 1967; Soule, 1979; формулу 4 – Ames et al., 1979; Felley, 1980; Angus, 1982; Biemont, 1983; Greene, 1984; Leamy, 1984 и т.д.

Таблица 5.

Формулы для оценки уровня флуктуирующей асимметрии (по Palmer, Strobeck, 1986, с изменениями)

№	Формула	№	Формула
1	$\frac{\sum R_i - L_i }{N}$	5	$\frac{\sum (R_i - L_i)^2}{N}$
2	$\sigma \left[\frac{ R_i - L_i }{(R_i + L_i)/2} \right]$	6	$\sigma \left[\frac{(R_i - L_i)}{(R_i + L_i)/2} \right]$
3	$\frac{\left[\frac{\sum R_i - L_i }{N} \right]}{\left[\frac{\sum (R_i + L_i)}{2N} \right]}$	7	$\frac{\sigma(R_i - L_i)}{\left[\frac{\sum (R_i + L_i)}{2N} \right]}$
4	$\sigma(R_i - L_i)$	8	$\sigma \left[\log \left(\frac{L_i}{R_i} \right) \right]$
		9	(1 - r ²), где r = корреляции между R _i и L _i

В работе Палмера и Стробека (Palmer, Strobeck, 1986) было показано, что различные индексы, используемые для оценки ФА, дают противоречивые результаты, поскольку, зачастую, исследователи не обращают внимание на ряд влияющих на данный тип асимметрии факторов (например, величины признака, наличия НА и т.д.).

При анализе ФА большое значение имеет учет величины признака. В частности, в исследованиях на насекомых было показано, что она

находится в прямой зависимости от размера организма. Причем, чем больше особи, тем большие уровни изменчивости обнаруживают их признаки (Буров, 1968). Предполагается, что чем больше размером особь, тем большее значение ФА она будет показывать по сравнению с другой особью, обладающей меньшим размером. Поэтому при анализе флуктуирующей асимметрии желательно нивелировать влияние величины признака. Очевидно, что без такого учета сравнение между особями, а тем более между популяциями нежелательно. Из рассмотренных девяти формул оказалось, что формулы 1, 4 и 5 неспособны нивелировать влияния величины признака (Palmer, Strobeck, 1986). При этом формула 5 показывала стабильно высокие уровни ФА по сравнению с остальными в отсутствие вариации этой величины. Следует отметить, что при увеличении размера выборки разрешающие способности формул 4 и 5 уравниваются. Кроме того, среди проанализированных формул наибольшую чувствительность к вариации величины признака, а также к влиянию НА показала формула 9. Значения ФА, полученные с ее помощью, никогда не достигают уровней сравнимых с другими формулами. В этой связи, формула 9, в основном, не очень пригодна для анализа ФА в популяциях.

До сих пор спорным остается вопрос, какими значениями пользоваться для анализа ФА: абсолютными (т.е. значениями без учета знака) или натуральными (со знаком). Оказалось, что в случае отсутствия вариации величины признака формулы, учитывающие знак, в среднем, более мощные, чем те, что основаны на оценке абсолютных значений разниц. В данном случае, формулы 1, 2 и 3 оказались менее пригодны, чем остальные. Когда имеет место вариация размера признака между выборками наиболее пригодными оказались формулы 6 и 8.

Кроме учета величины признака при выборе формулы для анализа ФА необходимо обращать внимание на наличие в анализируемой популяции направленной асимметрии. В ходе исследования было обнаружено, что формулы 4, 6, 7 и 8 показывают стабильно высокие уровни ФА даже в присутствии незначительных направленных изменений. Среди остальных индексов, наиболее чувствительной оказалась формула 5. Ранее указывалось, что данная формула обладает рядом преимуществ по сравнению с остальными, однако при наличии НА эти преимущества нивелируются.

Использование логарифма в формуле 8 обосновывается тем, что в силу ряда особенностей вариации значений количественных признаков, данные удобнее представлять в логарифмическом масштабе (Северцев, 1941; Уильямсон, 1975; Уиттекер, 1980; Ефимов, Галактионов, 1983). Данная формула показала свои преимущества при анализе ФА в популяциях организмов даже при наличии вариации величины признаков, но эти преимущества теряются при наличии НА.

Опираясь на описанные выше факты необходимо отметить, что из всего многообразия предложенных формул невозможно пока выбрать какую-либо одну, идеально подходящую для анализа ФА всей совокупности билатеральных признаков организмов, для сравнения, как между небольшими группами особей, так и между популяциями. Формула 6, по-нашему предположению, может наиболее адекватно охарактеризовать исследуемую популяцию по критерию ФА. Эта формула нечувствительна к вариации величины признака, влиянию НА и пригодна для сравнения различных по объему групп (подобные данные мы находим в работе Палмера и Стробека, посвященной сравнению математических формул оценки ФА на моделях (Palmer, Strobeck, 1986).

Учитывая указанные выше замечания, мы остановили свой выбор на использовании трех основных формул 2, 4 и 6 (табл. 5). Эти формулы имеют ряд указанных выше преимуществ и широко применяются при анализе ФА. От оригинальных формул, приведенных у Палмера, предложенные три отличаются одним существенным дополнением – для того чтобы нивелировать показанные в нашем исследовании различия выборок по уровню НА особей требуется вычесть среднее арифметическое значение $(R - L)$ для данной выборки по конкретному морфологическому признаку. Это делается в связи с описанным выше большим влиянием направленной асимметрии на показатель ФА. Таким образом, указанные три формулы приобрели следующий вид:

$$1. \sigma[(R_i - L_i) - \bar{X}_d]; \quad 2. \sigma\left[\frac{|R_i - L_i| - \bar{X}_d}{(R_i + L_i)/2}\right]; \quad 3. \sigma\left[\frac{(R_i - L_i) - \bar{X}_d}{(R_i + L_i)/2}\right]$$

Примечание: именно эта нумерация формул будет использована в дальнейшем описании и обсуждении результатов настоящей работы.

При помощи каждой из формул был проведен общий анализ ФА в популяции дрозофилы для самок и самцов.

3. 3. 2. Общая оценка флуктуирующей асимметрии в популяции дрозофилы

Начнем анализ популяции по ФА с формулы 1, поскольку она наиболее часто используется в многочисленных работах по асимметрии (Гилева, Косарева, 1984; Palmer, Strobeck, 1986; Graham, 1998).

Показано, что сезонные различия по ФА признака стерноплевральные щетинки отсутствуют ($P > 0,05$) (табл. 6). Для другого счетного признака – веточки аристы, как у самок, так и у самцов обнаружены наибольшие значения данного показателя в летний период, наименьшие в весенний. Такие сезонные изменения показателя флуктуирующей асимметрии по указанным признакам чаще всего высоко достоверны ($P < 0,01$). В целом, половые различия по ФА признака стерноплевральные щетинки не обнаружены, за исключением весенней выборки, где флуктуирующая асимметрия самок больше таковой у самцов ($P < 0,05$). Значения ФА признака веточки аристы на достоверном уровне выше в весенней и осенней выборке у самок. Сходные сезонные изменения были обнаружены при анализе ФА по исследуемым признакам во втором и третьем поколении.

Таблица 6.

Уровни значимости между сезонными выборками в популяции дрозофилы по флуктуирующая асимметрия счетных признаков (расчет проведен по формуле 1)

Выборка	Поколение	Число линий (♀/♂)	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
			стерн. щетинки		веточки аристы		длина крыла		длина бедр	
P	В - Л	130/132	-	-	+++	+++	+++	-	+++	+++
	Л - О	132/130	-	-	-	+++	-	+++	-	+++
	В - О	130/130	-	-	+++	-	+++	-	+++	+

Примечание. В данной и последующих таблицах: «В» - весна; «Л» - лето; «О» - осень.

Таблица 7.

Уровни значимости между сезонными выборками в популяции дрозофилы по флуктуирующая асимметрия признаков (расчет проведен по формуле 2)

Выборка	Поколение	Число линий (♀/♂)	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
			стерн. щетин- ки		веточки аристы		длина крыла		длина бедр	
<i>P</i>	В - Л	130/132	-	-	-	+	+++	-	+++	++
	Л - О	132/130	-	-	-	-	+	+++	++	++
	В - О	130/130	-	-	-	-	+++	+++	-	-

Таблица 8.

Уровни значимости между сезонными выборками в популяции дрозофилы по флуктуирующая асимметрия признаков (расчет проведен по формуле 3)

Выборка	Поколение	Число линий (♀/♂)	♀	♂	♀	♂	♀	♂	♀	♂
			стерн. щетинки		веточки аристы		длина крыла		длина бедр	
<i>P</i>	В - Л	130/132	-	-	+++	+++	+++	+	+++	+++
	Л - О	132/130	-	-	+	+	+++	+++	+	+++
	В - О	130/130	-	-	-	-	+++	+	+	-

При анализе мерных признаков было показано, что наибольшие значения флуктуирующей асимметрии по признаку длина крыла у самок наблюдаются в осенний период, а наименьшие – в весенний ($P < 0,001$) (табл. 6). У самцов же максимальные значения ФА показаны в летний период. По признаку длина бедра были получены сезонные различия данного показателя, сходные с таковыми по признаку веточки аристы. По признаку длина крыла показаны половые различия по ФА во все сезоны. Значения флуктуирующей асимметрии другого мерного признака – длина бедра, не отличаются между полами.

Наличие указанных сезонных изменений ФА проанализированных мерных морфологических признаков дрозофилы подтверждается при анализе выборочных средних, рассчитанных отдельно для потом-

ков второго и третьего поколения (F2 и F3). Показано, что при помощи формулы 1 выявляется сезонная динамика уровней ФА трех признаков (веточки аристы, длина крыла и длина бедра) в исследуемой популяции. Характер половых различий в уровне флуктуирующей асимметрии четырех признаков неоднозначен.

Обратимся к результатам, полученным при помощи формулы 2 (табл. 7). Напомним, что в данном случае использовались абсолютные значения ФА. Сезонные различия выборочных средних по флуктуирующей асимметрии счетных признаков не выявлены. Обращает на себя внимание тот факт, что, в целом, наибольшие уровни ФА двух счетных признаков характерны для летнего периода, а наименьшие для весеннего ($P > 0,05$). Сходная тенденция уже отмечалась при анализе флуктуирующей асимметрии мерных признаков по формуле 1. Половые различия по ФА признака стерноплевральные щетинки отсутствуют. Средние значения ФА признака веточки аристы всегда достоверно выше у самок ($P < 0,05$).

Говорить о возможных причинах отсутствия сезонных изменений флуктуирующей асимметрии двух рассматриваемых признаков на данном этапе довольно трудно.

При анализе ФА мерных признаков дрозофилы было показано, что самые высокие ее уровни, как у самок, так и у самцов характерны для летнего периода ($P < 0,01$ и $0,001$). В весенней и осенней выборках значения флуктуирующей асимметрии больше у самцов по признаку длина крыла. Половые различия по ФА признака длина бедра не были показаны.

При анализе сезонных изменений ФА выборочных средних, рассчитанных отдельно для потомков второго и третьего поколения (F2 и F3) были получены данные аналогичные общим средним значениям ФА исследованных признаков.

Обращает на себя внимание, что в сравнении с данными, полученными по формуле 1, значения ФА особей, полученные по формуле 2, обнаруживают более узкий диапазон их изменений. Можно предполагать, что формула 2 по сравнению с формулой 1 нивелирует влияние размера признака и в некоторых случаях может оказаться более пригодной для популяционного анализа ФА.

Но прежде чем делать окончательные выводы, обратимся к результатам анализа ФА в популяции дрозофилы по формуле 3 (табл. 8).

По формуле 3 не было показано значимых сезонных различий средних значений флуктуирующей асимметрии признака стерноплевральные щетинки. Сходные закономерности уже отмечались в настоящей работе ранее. Возможно, отсутствие сезонной динамики уровней ФА этого счетного признака связано с минимальной адаптивной ценностью признака стерн. щетинки (Фолконер, 1985) и низким показателем его наследуемости (Roff, Mousseau, 1987). Полученные результаты также могут говорить о том, что признак стерноплевральные щетинки не входит в комплекс адаптивно ценных признаков *D. melanogaster* и, скорее всего, наблюдаемые невысокие значения асимметрии данного признака объясняются с точки зрения «шумов развития». В главе I уже говорилось, что «шумы развития» это ошибки в реализации онтогенетического развития организма, часто не имеющие генетической основы. Они, нарушая гомеостаз развития, проявляются в виде незначительных отклонений от идеальной симметрии.

Наибольшие значения выборочных средних по флуктуирующей асимметрии признака веточки аристы, как у самок, так и у самцов были обнаружены в летний период, наименьшие – в весенний ($P < 0,05$ и $< 0,001$ соответственно). При сравнении ФА между самками и самцами по признаку стерноплевральные щетинки половые различия не были обнаружены. Значения ФА признака веточки аристы во все сезоны достоверно выше у самок ($P < 0,05$).

При анализе выборочных средних, рассчитанных отдельно для потомков второго и третьего поколения (F_2 и F_3), отмечаются сходные закономерности с описанными выше изменениями общих показателей флуктуирующей асимметрии двух счетных признаков.

Обратимся к оценке уровней ФА признаков длина крыла и длина бедра. Установлены значимые сезонные различия средних значений ФА указанных признаков: наибольшие значения ФА обнаружены в летней выборке, а наименьшие – в весенней. Сходная тенденция уже неоднократно отмечалась ранее для данных признаков, рассчитанных по другим формулам. Показаны половые различия в уровнях ФА мерных признаков, как правило, самцы показали более высокие значения данного показателя по сравнению с самками. Показанные сезонные изменения ФА исследованных мерных признаков еще раз были продемонстрированы при анализе выборочных средних, рассчитанных отдельно для потомков второго и третьего поколения (F_2 и F_3).

Замечено, что уровень значений ФА, полученных по формуле 1, всегда выше по всем признакам, как у самок, так и у самцов по сравнению с формулами 2 и 3. Поскольку в формулу расчета изначально была введена корректирующая поправка на наличие направленной асимметрии (см. главу 3.2.2.), нами подтверждается, описанный в работе Палмера и Стробека (Palmer, Strobeck, 1986), недостаток формулы 1, а именно, ее чувствительность к величине анализируемого признака. В этой связи, на данном этапе исследования, использование формулы 1 для популяционно-генетического анализа ФА нам кажется не совсем корректным, по крайней мере, в исследуемой популяции *D. melanogaster*.

Отмеченные более высокие значения флуктуирующей асимметрии морфологических признаков, рассчитанные по формуле 3, по сравнению с формулой 2, могут быть связаны с большей её разрешающей способностью. Кроме того, данное предположение подтверждает тот факт, что с использованием третьей формулы была продемонстрирована достоверная перестройка сезонной структуры популяции по ФА трех признаков (веточки аристы, длина крыла и длина бедра).

В принципе, сезонные изменения уровней ФА морфологических признаков дрозофилы в той или иной степени были показаны с помощью всех трех формул. В этой связи было решено продолжить оценку их возможностей для целей нашего исследования через анализ компонент изменчивости флуктуирующей асимметрии с использованием дисперсионного анализа.

3. 3. 3. Структура популяционной изменчивости флуктуирующей асимметрии

Характеристика структуры популяции по определенным признакам является важной задачей при проведении популяционно-генетических исследований. При таком анализе, в первую очередь, исследователь пытается оценить характер функционирования популяции в изменяющихся условиях окружающей среды. В целом, анализ структуры популяции по количественным признакам и ее сезонной динамики можно разделить на несколько более частных характеристик, а именно:

- оценка генотипической гетерогенности популяции;

- описание фенотипической структуры популяции;
- анализ генотипической структуры.

Генотипическая гетерогенность является важным показателем, который дает нам информацию о наличии материала для естественного отбора. Оценить уровень генетической гетерогенности можно используя для статистической обработки результатов метод дисперсионного анализа. Как известно, дисперсионный анализ дает возможность выявить значимость различий между совокупностями путем сравнения вкладов в общую дисперсию каждого источника изменчивости (компонент изменчивости) (Закс, 1976; Поллард, 1982; Глотов, Тараканов, 1985). Нами использовалась двухфакторная схема дисперсионного анализа (смешанная модель). Это позволило оценить влияние на дисперсию признаков факторов «линия» (в нашем случае, генотип – генотипическая компонента в изменчивости по флуктуирующей асимметрии); «поколение» (влияние средовых факторов). Кроме того, по фактору «взаимодействие линия-поколение» мы можем определить влияние на общую дисперсию ФА генетических факторов на фоне каких-либо средовых изменений.

Теперь обратимся к результатам дисперсионного анализа данных по оценке уровня флуктуирующей асимметрии с использованием трех разных формул.

Начнем описание с наиболее часто используемой для оценки ФА формулы 1 (табл. 9-10). Ни по одному из исследуемых счетных признаков, как у самок, так и у самцов не удалось обнаружить вклада в общую изменчивость флуктуирующей асимметрии генетической компоненты ($P > 0,05$). В двух случаях, у самцов было показано значимое влияние фактора «поколение» на изменчивость асимметрии по признаку веточки аристы в летний и осенний период ($P < 0,05$), что может говорить о воздействии факторов среды на данный показатель. Вклад генетической и средовой компоненты в изменчивость ФА признака стерноплевральные щетинки отсутствует. Самцы по данному признаку обнаружили влияние фактора «взаимодействие линия-поколение» в летней и осенней выборках ($P < 0,05$). В этом случае можно предполагать воздействие на изменчивость морфологических признаков по флуктуирующей асимметрии совокупности генетических и средовых факторов, но выделить какой-либо один из них не удалось.

Таблица 9.

Двухфакторный дисперсионный анализ ФА счетных признаков в популяции дрозофилы (смешанная модель) (формула 1)

Пол	Выборка	Источник изменчивости	Признак					
			стерноплевральные щетинки			веточки аристы		
			<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>
♀	В	Линия (генотип)	64	0,000225	0,0001	64	0,000234	0,0006
		Поклоение	1	0,260345	0,1298	1	0,039286	0,0933
		Взаимодействие	64	1,748328	0,8719	64	0,523341	1,2427
	Л	Линия (генотип)	65	0,000156	0,0001	65	0,000346	0,0006
		Поклоение	1	0,873348	0,4494	1	0,006485	0,0103
		Взаимодействие	65	1,725274	0,8878	65	0,686115	1,0869
	О	Линия (генотип)	64	0,000158	0,0001	64	0,000224	0,0003
		Поклоение	1	4,654289	2,5825	1	0,555168	0,8175
		Взаимодействие	64	1,607249	0,8918	64	0,630341	0,9282
♂	В	Линия (генотип)	64	0,000224	0,0001	64	0,000224	0,0007
		Поклоение	1	2,340378	1,3057	1	0,302335	0,8704
		Взаимодействие	64	1,643256	0,9168	64	0,342167	0,9850
	Л	Линия (генотип)	60	0,000132	0,0001	60	0,000342	0,0005
		Поклоение	1	0,041387	0,0230	1	3,031137	4,3473+
		Взаимодействие	60	2,431256	1,3504+	60	0,555267	0,7964
	О	Линия (генотип)	58	0,000341	0,0002	58	0,000345	0,0009
		Поклоение	1	0,381268	0,2234	1	2,578248	6,4902+
		Взаимодействие	58	2,288185	1,3410+	58	0,571319	1,4382++

Также обнаружены значимые изменения ФА по признаку веточки аристы у самцов в осенний период (фактор «взаимодействие линия-поклоение») ($P < 0,01$).

Оценка гетерогенности природной популяции дрозофилы по флуктуирующей асимметрии мерных признаков показала сходные, с описанными выше, тенденции (табл. 10). Также ни по одному из исследуемых признаков, ни у самок, ни у самцов не обнаружена генетическая компонента в общей изменчивости по ФА ($P > 0,05$).

Таблица 10.

Двухфакторный дисперсионный анализ флуктуирующей асимметрии мерных признаков в популяции дрозофилы (смешанная модель)
(формула 1)

Пол	Выборка	Источник изменчивости	Признак					
			длина крыла			длина бедра		
			<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>
♀	В	Линия (генотип)	64	0,008256	0,0104	64	0,080113	0,1579
		Поколение	1	0,268223	0,3364	1	0,014425	0,0284
		Взаимодействие	64	0,973148	1,2206	64	0,822359	1,6209+++
	Л	Линия (генотип)	65	0,000267	0,0002	65	0,000311	0,0003
		Поколение	1	0,002354	0,0018	1	0,097354	0,0971
		Взаимодействие	65	1,571332	1,1829	65	0,925284	0,9224
	О	Линия (генотип)	64	0,000334	0,0003	64	0,000335	0,0004
		Поколение	1	0,075254	0,0561	1	0,346156	0,4308
		Взаимодействие	64	1,441423	1,0738	64	0,946325	1,1778
♂	В	Линия (генотип)	64	0,000236	0,0002	64	0,000354	0,0006
		Поколение	1	0,679324	0,4697	1	6,706257	12,0129+++
		Взаимодействие	64	1,466452	1,0139	64	0,527447	0,9448
	Л	Линия (генотип)	60	0,000168	0,0001	60	0,000152	0,0002
		Поколение	1	10,756234	6,5814+	1	1,379371	1,4715
		Взаимодействие	60	1,649425	1,0092	60	0,829214	0,8846
	О	Линия (генотип)	58	0,000112	0,0001	58	0,000224	0,0003
		Поколение	1	4,070378	3,3549	1	0,550158	0,7926
		Взаимодействие	58	1,232467	1,0158	58	0,791354	1,1401

У самцов удалось обнаружить значимое влияние фактора «поколение» в летний период по признаку длина крыла ($P < 0,05$), а также в весенний период по признаку длина бедра ($P < 0,001$). На высоком достоверном уровне показан вклад в общую изменчивость признака длина бедра по ФА у самок весной фактора «взаимодействие линия-поколение» ($P < 0,001$). Самцы в указанный период продемонстрировали влияние фактора «поколение» в изменчивость по флуктуирующей асимметрии, что, опять же, позволяет предполагать воздействие на данную изменчивость средовых факторов ($P < 0,001$).

Таким образом, оценивая полученные результаты, можно сказать, что в исследуемой природной популяции, где ранее была продемонстрирована сезонная изменчивость морфологических признаков по флуктуирующей асимметрии, не удалось обнаружить влияние на эту изменчивость генетических факторов. Кроме того, в единичных случаях был показан вклад в указанную изменчивость средовых факторов.

Полученная картина может быть связана либо с реальным отсутствием гетерогенности исследуемой популяции дрозофилы по показателю ФА, либо с некорректным, для данного исследования, применением формулы 1. Для того чтобы проверить это предположение, далее рассмотрим результаты дисперсионного анализа данных, полученных при оценке уровня флуктуирующей асимметрии по формуле 2 (табл. 11-12).

Как и при анализе ФА счетных признаков по формуле 1, ни в одной из выборок не удалось обнаружить достоверных межлинейных различий. Показана связь общей дисперсии флуктуирующей асимметрии с дисперсией, обусловленной фактором «поколение» в осенний период по признаку веточки аристы ($P < 0,01$). Это указывает на большое влияние средовой компоненты в общей дисперсии ФА данного признака. В летний и осенний период обнаружены сезонные различия дисперсий по фактору «взаимодействие линия-поколение» у самцов по признаку стерноплевральные щетинки ($P < 0,05$ и $< 0,01$), а также в осенний период у самцов по признаку веточки аристы.

Результаты дисперсионного анализа мерных признаков, оценка ФА которых производилась с использованием формулы 2, даны в таблице 12.

В целом, они согласуются с полученными выше. Влияние средовой компоненты на общую дисперсию флуктуирующей асимметрии в летний период было показано у самцов по признаку длина крыла и в весенний период - по признаку длина бедра ($P < 0,05$ и $< 0,001$, соответственно).

Таблица 11.

Двухфакторный дисперсионный анализ флуктуирующей асимметрии
счетных признаков в популяции дрозофилы (смешанная модель)
(формула 2)

Пол	Выборка	Источник изменчивости	Признак					
			стерноплевральные щетинки			веточки аристы		
			<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>
♀	В	Линия (генотип)	64	0,002412	0,03	64	0,000036	0,01
		Поклоение	1	0,000263	0,03	1	0,000345	0,08
		Взаимодействие	64	0,001932	0,23	64	0,005732	1,24
	Л	Линия (генотип)	65	0,000216	0,01	65	0,000021	0,003
		Поклоение	1	0,012326	0,61	1	0,000234	0,03
		Взаимодействие	65	0,018133	0,89	65	0,007719	1,10
	О	Линия (генотип)	64	0,000136	0,01	64	0,000032	0,01
		Поклоение	1	0,042346	2,47	1	0,013515	2,44
		Взаимодействие	64	0,015828	0,92	64	0,004928	0,89
♂	В	Линия (генотип)	64	0,000135	0,01	64	0,000024	0,01
		Поклоение	1	0,026444	1,35	1	0,002654	0,71
		Взаимодействие	64	0,018225	0,93	64	0,003635	0,97
	Л	Линия (генотип)	60	0,000345	0,02	60	0,000033	0,01
		Поклоение	1	0,000445	0,02	1	0,020624	3,57
		Взаимодействие	60	0,027735	1,34+	60	0,004944	0,86
	О	Линия (генотип)	58	0,000145	0,01	58	0,000023	0,01
		Поклоение	1	0,006835	0,38	1	0,028442	7,09++
		Взаимодействие	58	0,023344	1,31+	58	0,005923	1,48++

Самки обнаружили значимые уровни дисперсии по фактору «взаимодействие линия-поклоение» в весенний период по ФА признаков длина крыла и длина бедра ($P < 0,05$ и $< 0,001$, соответственно). Необходимо отметить, что генетической гетерогенности популяции дрозофилы по ФА мерных признаков при использовании формул 1 и 2 обнаружить не удалось. В нескольких случаях показано влияние среды компоненты изменчивости.

Отсутствие указанных различий по флуктуирующей асимметрии может быть связано с важностью данных морфологических признаков

для выживаемости вида. Вследствие этого, по ним идет элиминирующее действие отбора (Шмальгаузен, 1982).

Таблица 12.

Двухфакторный дисперсионный анализ флуктуирующей асимметрии мерных признаков в популяции дрозофилы (смешанная модель)
(формула 2)

Пол	Выборка	Источник изменчивости	Признак					
			длина крыла			длина бедра		
			<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>
♀	В	Линия (генотип)	64	0,000026	0,14	64	0,000013	0,04
		Поклоение	1	0,000032	0,17	1	0,000022	0,07
		Взаимодействие	64	0,000175	0,93+	64	0,000355	1,20
	Л	Линия (генотип)	65	0,000043	0,10	65	0,000032	0,07
		Поклоение	1	0,000033	0,08	1	0,000142	0,29
		Взаимодействие	65	0,000465	1,07	65	0,000357	0,73
	О	Линия (генотип)	64	0,000044	0,15	64	0,000034	0,09
		Поклоение	1	0,000043	0,14	1	0,000129	0,34
		Взаимодействие	64	0,000295	0,99	64	0,000423	1,12
♂	В	Линия (генотип)	64	0,000028	0,09	64	0,000013	0,05
		Поклоение	1	0,000215	0,66	1	0,003191	11,65+++
		Взаимодействие	64	0,000324	0,99+++	64	0,000253	0,92
	Л	Линия (генотип)	60	0,000013	0,03	60	0,000018	0,04
		Поклоение	1	0,003158	6,71+	1	0,000572	1,35
		Взаимодействие	60	0,000462	0,98	60	0,000032	0,08
	О	Линия (генотип)	58	0,000012	0,05	58	0,000019	0,05
		Поклоение	1	0,001032	3,84	1	0,000233	0,62
		Взаимодействие	58	0,000265	0,99	58	0,000367	0,97

Второе предположение состоит в том, что рассмотренные формулы, в силу своей специфики (прежде всего влияния на них величины исследуемых признаков), недостаточно подходят для оценки флуктуирующей асимметрии в исследуемой популяции.

Далее обратимся к результатам дисперсионного анализа, оценка ФА которых проводилась по формуле 3 (табл. 13-14).

При оценке флуктуирующей асимметрии признака стерн. щетинки, в отличие от результатов показанных предыдущими формулами, были обнаружены значимые уровни дисперсии обусловленной межлинейной компонентой изменчивости в весенний и летний период у

самцов ($P < 0,05$). Также заметное влияние на общую дисперсию по ФА стерноплевральных щетинок у самцов показывает фактор «взаимодействие линия-поколение» в осенний период. Кроме этого, в летний период показан существенный вклад в общую дисперсию по ФА данного признака фактора «поколение» у самок.

При оценке флуктуирующей асимметрии признака веточки аристы обнаружены высокие достоверные значения дисперсии по всем факторам («линия», «поколение» и «взаимодействие линия-поколение») ($P < 0,01 - < 0,001$) в весенний и летний периоды, как у самок, так и у самцов.

Рассматривая ФА мерных признаков, необходимо отметить достоверный вклад в общую изменчивость данного показателя фактора «линия» (табл. 14). Эта тенденция просматривается у самцов во всех сезонных выборках, а у самок в трех случаях из шести.

Таблица 13.

Двухфакторный дисперсионный анализ флуктуирующей асимметрии счетных признаков в популяции дрозофилы (смешанная модель)
(формула 3)

Пол	Выборка	Источник изменчивости	Признак					
			стерноплевральные щетинки			веточки аристы		
			<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>
♀	В	Линия (генотип)	64	0,005496	0,36	64	0,003942	2,17+
		Поколение	1	0,001477	0,10	1	0,027990	15,41+
		Взаимодействие	64	0,003399	0,22	64	0,002571	1,42+
	Л	Линия (генотип)	65	0,008067	1,24	65	0,003578	1,53+
		Поколение	1	0,028168	4,33+	1	0,012435	5,32+
		Взаимодействие	65	0,005413	0,83	65	0,003415	1,46+
	О	Линия (генотип)	64	0,006582	1,09	64	0,002648	1,18
		Поколение	1	0,002149	0,36	1	0,006795	3,04
		Взаимодействие	64	0,005889	0,98	64	0,002636	1,18
♂	В	Линия (генотип)	64	0,008532	1,39+	64	0,003228	1,99+
		Поколение	1	0,000044	0,01	1	0,004189	2,59
		Взаимодействие	64	0,005955	0,97	64	0,001881	1,16
	Л	Линия (генотип)	60	0,009434	1,38+	60	0,002909	1,36+
		Поколение	1	0,003744	0,55	1	0,000207	0,10
		Взаимодействие	60	0,006215	0,91	60	0,002049	0,96
		Линия (генотип)	58	0,007401	1,20	58	0,003277	1,80+

Пол	Выборка	Источник изменчивости	Признак					
			стерноплевральные щетинки			веточки аристы		
			<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>
	О	Поколение	1	0,000509	0,08	1	0,006346	3,49
		Взаимодействие	58	0,008681	1,40+	58	0,001509	0,83

Таблица 14.

Двухфакторный дисперсионный анализ флуктуирующей асимметрии мерных признаков в популяции дрозофилы (смешанная модель)
(формула 3)

Пол	Выборка	Источник изменчивости	Длина крыла			Длина бедра		
			<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>	<i>df</i>	<i>mS</i>	<i>F</i>
♀	В	Линия (генотип)	64	0,000090	1,45+	64	0,000143	1,42+
		Поколение (опыт)	1	0,000121	1,95	1	0,000047	0,47+
		Взаимодействие	64	0,000052	0,84	64	0,000118	1,17
	Л	Линия (генотип)	65	0,000219	0,88	65	0,000149	0,95
		Поколение (опыт)	1	0,002136	8,58+	1	0,000009	0,06
		Взаимодействие	65	0,000145	0,58	65	0,000164	1,05
	О	Линия (генотип)	64	0,000131	1,12	64	0,000157	1,30+
		Поколение (опыт)	1	0,000089	0,76	1	0,000076	0,63
		Взаимодействие	64	0,000131	1,12	64	0,000109	0,90
♂	В	Линия (генотип)	64	0,000377	1,81+	64	0,000171	1,43+
		Поколение (опыт)	1	0,000008	0,04	1	0,000115	0,96
		Взаимодействие	64	0,000205	0,99	64	0,000122	1,02
	Л	Линия (генотип)	60	0,000399	1,75+	60	0,000234	1,37+
		Поколение (опыт)	1	0,000161	0,71	1	0,000142	0,83
		Взаимодействие	60	0,000174	0,76	60	0,000128	0,75
	О	Линия (генотип)	58	0,000292	2,70+	58	0,000167	1,45+
		Поколение (опыт)	1	0,000053	0,49	1	0,000002	0,02
		Взаимодействие	58	0,000142	1,32+	58	0,000088	0,77

Также обращает на себя внимание достоверное влияние фактора «поколение» на изменчивость по флуктуирующей асимметрии признака длина крыла у самок в летний период и признака длина бедра в весенний. В нескольких случаях по мерным признакам обнаружено влияние фактора «взаимодействие линия-поколение».

Таким образом, данные по флуктуирующей асимметрии счетных и мерных морфологических признаков, полученные с использованием формулы 3 позволяют констатировать влияние на флуктуирующую асимметрию генетических и средовых факторов. Генотипическая изменчивость (линейная дисперсия) по ФА признака веточки аристы выше, чем аналогичная по стерноплевральным щетинкам. Линейная дисперсия по флуктуирующей асимметрии признака длина бедра была больше, чем аналогичная по асимметрии признаку длина крыла. Кроме того, в ряде случаев, показано влияние средовой компоненты, причем воздействию факторов среды более подвержены самки, чем самцы.

3. 4. Обсуждение

Современные исследования асимметрии сфокусированы на нескольких основных проблемах:

- выборе математических формул для корректной оценки асимметрии;
- изучении влияния внешних факторов на рассогласования в проявлении признаков на двух сторонах билатерально-симметричных организмов;
- оценке генетических оснований асимметрии;
- изучении возможности использования критерия асимметрии для мониторинга окружающей среды.

В результате оценки природной популяции *D. melanogaster* по асимметрии четырех билатеральных признаков была проведена подобная оценка и предложен необходимый алгоритм действий.

На первом предварительном этапе анализа асимметрии в природной популяции дрозофилы предлагается качественная оценка наличия/отсутствия асимметрии. Было показано, что в рассматриваемой популяции для всех сезонных выборок практически отсутствуют симметричные особи и линии. Представления о том, что живая природа стремиться к гармонии, а, следовательно, симметрии, встречаются в

работах различных ученых достаточно давно (Любищев, 1982). В исследуемой популяции дрозофилы симметричные линии явление довольно редкое. При этом показанное наличие сезонной изменчивости в распределении таких линий в двух поколениях, предположительно, может быть связано с генотипической и средовой составляющей. В главе I уже обсуждался вопрос о причинах асимметричного проявления билатеральных признаков. Указанное явление представляется мультифакторным и определяется особенностями признака, генотипа и сезона года. На данном этапе исследования возможно только на уровне предположения определить составляющие изменчивости билатеральных признаков дрозофилы по симметрии/асимметрии.

Обнаруженная в исследуемой популяции *D. melanogaster* асимметрия четырех морфологических признаков позволяет продолжить наши исследования в отношении анализа ее форм, в частности, антисимметрии и направленной асимметрии. Этот (второй) этап представляется очень важным, поскольку было показано, что в присутствии указанных форм асимметрии формулы оценки ФА значительно ослабляются (Palmer, Strobeck, 1986).

В проведенном исследовании антисимметрия не была обнаружена. В целом, отсутствие данного типа асимметрии констатировалось многими авторам (смотри, например, Palmer, Strobeck, 1986). Что касается анализа направленной асимметрии, было показано, что существуют выборки животных, у которых значения признаков на правой стороне тела достоверно больше, чем на левой и наоборот. Не обнаружено влияния сезонного изменения условий жизни и пола на этот показатель по исследуемым признакам. При оценке вклада различных компонент в изменчивость анализируемых признаков по НА при помощи дисперсионного анализа, обращает на себя внимание факт преобладающего влияния на их изменчивость фактора «линия» (3 случая из 4). Кроме того, показано влияние факторов «поколение» и «взаимодействие линия-поколение» на изменчивость по уровню направленной асимметрии исследуемых признаков.

Уже отмечалось, что внимание исследователей к рассмотренным типам асимметрии недостаточно. Хотя такие исследования могли бы прояснить некоторые проблемы функционирования популяций в условиях гетерогенности среды. Наша работа дает основания для такого предположения.

Схема настоящего исследования подразумевала изначальную стандартизацию условий постановки опыта. Таким образом, влияние факторов окружающей среды было сведено к минимуму. Понятно, что, даже в этом случае, мы не можем избавиться от влияния различных факторов стохастического свойства (незначительные различия в освещенности, влажности, степени зарастания среды и прочее). Это и было показано с помощью дисперсионного анализа. При этом, полученные в опыте достоверные направленные изменения морфологических признаков по фактору «линия» позволяют связать наблюдаемую изменчивость по НА с генотипическими особенностями особей, отловленных из природной популяции, и их способностью передавать эти свойства своим потомкам.

Следующим (третьим) этапом исследования асимметрии в популяциях живых организмов должна была стать оценка флуктуирующей асимметрии в целом и математических оснований способов ее анализа, в частности.

Напомним, что индексов для оценки уровней ФА существует довольно много. Было показано, что они по разному характеризуют популяцию по данному критерию. Возможно в силу самой структуры той или иной формулы, они демонстрируют лишь определенные стороны явления асимметрии. Например, одни адекватно отражают асимметрию на уровне небольшой группы особей, но применение их для анализа больших популяций не корректно. Другие формулы очень чувствительны к влиянию размера признака и НА, что не позволяет использовать их для сравнения различных признаков в популяциях с проявляющейся направленной асимметрией. Кроме этого много споров ведется относительно того, какие значения следует употреблять при анализе флуктуирующей асимметрии—абсолютные(без знака) или натуральные(со знаком). К примеру, Палмер и Стробек считает, что все формулы, основанные на натуральных значениях, предпочтительней, основанных на абсолютных (Palmer, Strobeck, 1986). Противоположного мнения придерживаются Паркер и Леми (Parker, Leamy, 1991).

Таким образом, на данном этапе анализа необходимо провести предварительную работу по выбору наиболее адекватной формулы оценки асимметрии, которая будет максимально учитывать особенности конкретной модели исследования и самой популяции.

Нами была проделана указанная работа. Выбор формул для настоящего исследования был проведен на основании анализа имеющейся литературной базы по проблемам асимметрии и основан на частоте использования тех или иных формул оценки ФА и их чувствительности (например, к величине признака и др.). Дальнейший анализ, с привлечением этих индексов, должен был показать их преимущества и недостатки при исследовании конкретной популяции *D. melanogaster*. Отметим, что на данном этапе, нами была введена поправка, призванная нивелировать влияние, показанной ранее для данной популяции, направленной асимметрии по исследованным признакам.

Рассмотрим полученные результаты. По всем трем формулам для трех морфологических признаков дрозофилы (веточки аристы, длина крыла и бедра), в той или иной степени, была показана сезонная динамика показателя ФА: увеличение его значений от весны к лету с последующим спадом к осени. По флуктуирующей асимметрии признака стерн. щетинки достоверные сезонные различия не были обнаружены по указанным формулам. При использовании формул 1 и 2 в ряде случаев были показаны половые различия. По формуле три обнаружены высокие значения ФА у самок по сравнению с самцами по признаку веточки аристы и у самцов по мерным признакам. Не удалось проследить однонаправленного изменения показателя флуктуирующей асимметрии по всем признакам в ряду поколений (F_2 и F_3).

Было замечено, что уровень значений ФА полученных по формуле 1 всегда выше по всем признакам, как у самок, так и у самцов по сравнению с формулами 2 и 3. Поскольку от влияния направленной асимметрии мы избавились, можно предположить, что в силу особенностей данной формулы она очень чувствительна к размеру признака, сходная ситуация уже отмечалась Палмером и Стробеком (Palmer, Strobeck, 1986). Формула 3 показывает немного более высокие значения ФА по сравнению с формулой 2, что, на наш взгляд, может говорить о большей её разрешающей способности.

В силу вышесказанного, на данном этапе исследования, нам кажется, что наиболее адекватно описывают природную популяцию *D. melanogaster* по критерию флуктуирующей асимметрии две формулы 2 и 3. Для окончательного выбора формулы анализа уровней ФА в рассматриваемой популяции, мы решили протестировать возможности всех трех формул по выделению компонент изменчивости данного по-

казателя морфологических признаков с помощью дисперсионного анализа.

Результаты дисперсионного анализа, для которого использовались данные по флуктуирующей асимметрии, полученные как по формуле 1, так и по формуле 2, не показали генетической компоненты в изменчивости ФА ни по одному признаку ($P > 0,05$). Дисперсионный анализ популяции дрозофилы, проведенный по формуле 3, выявил влияние генетической компоненты на общую дисперсию ФА в весенний период, как у самок, так и у самцов по всем признакам ($P < 0,05$ и $P < 0,01$). Данные по факторам «поколение» и «взаимодействие линия-поколение» не столь однозначны (см. соответствующие главы).

Таким образом, третьим этапом настоящей работы стала оценка математических оснований анализа природной популяции дрозофилы по ФА четырех признаков. Описанные ранее в главе I недостатки формулы один еще раз подтверждаются при сравнении результатов нашего исследования полученных с ее помощью. Обращает на себя внимание разброс в значениях ФА по мерным и счетным признакам. Было сделано предположение, что подобная ситуация связана с влиянием величины признака на значения флуктуирующей асимметрии, полученные данной формулой.

В этой связи представляет интерес характер эндогенной связи между размером особи и ФА. Другими словами, различаются ли маленькие и крупные особи по особенностям онтогенетического развития, определяющим у них уровень флуктуирующей асимметрии и каков характер этой связи? По всей видимости, в условиях, когда появляются мелкие особи, в частности, при высокой температуре развития (в этом случае оно идет с большей скоростью и опережает прирост массы тела (Чернышев, 1996)), морфогенез может осуществляться с высоким онтогенетическим шумом (уровнем ФА), который в оптимальных условиях и крупном весе организма уменьшается. Сходная связь между размером особей и их асимметрией может, вероятно, возникать при высокой плотности населения, нехватке корма и тому подобным факторам. Различия в темпах онтогенетического развития больших и маленьких особей и их связь с уровнями флуктуирующей асимметрии были неоднократно продемонстрированы в многочисленных работах (Møller et al, 1995; Valkama, Kozlov, 2001).

Таким образом, по всей видимости, формула 1 позволяет обнаружить ФА в популяции, но для сравнения данного показателя между

признаками (особенно счетными и мерными) она не очень пригодна, поскольку не способна нивелировать влияние их величины.

Что касается формул 2 и 3, то нетрудно заметить, что в целом они показали достаточно сходные результаты при оценке средних популяционных значений флуктуирующей асимметрии. Однако третьей формулой выявлены значимые сезонные различия по ФА трех признаков, тогда как, вторая формула позволила вычленить такие различия только по мерным признакам. Кроме того, в ходе дисперсионного анализа данных, где для оценки уровня флуктуирующей асимметрии использована формула 2, не удалось обнаружить влияния генетической компоненты ни в одном случае.

Результаты нашего исследования показали большие преимущества формулы 3 для оценки ФА четырех морфологических признаков дрозофилы. Данная формула, действительно, продемонстрировала отсутствие чувствительности к влиянию величины признака. Кроме того, показанные высокие уровни межлинейной дисперсии флуктуирующей асимметрии по всем признакам, позволяют говорить о большей разрешающей способности данной формулы и о принципиальной возможности использования ее для дальнейших исследований рассмотренной популяции в направлении анализа фенотипической и генотипической структуры.

Исходя из всего сказанного, важно еще раз отметить, что выбор формулы оценки ФА в природных популяциях необходимо обосновывать конкретными целями, стоящими перед исследователем и особенностями анализируемой популяции. В нашем случае, наиболее полную характеристику популяции *D. melanogaster* по флуктуирующей асимметрии можно получить при помощи формулы три.

Отдельного внимания заслуживает обсуждение результатов оценки уровней флуктуирующей асимметрии, полученных при помощи формулы 3, и изменчивости ФА в исследуемой популяции дрозофилы. Еще Астауровым указывалось, что асимметрия – это самостоятельный тип морфофизиологической вариации, не связанной ни с модификационной, ни с наследственной изменчивостью. Однако, в последнее время, флуктуирующая асимметрия рассматривается как один из факторов, отражающих приспособленность организмов к окружающей среде, наряду с модификационной и наследственной изменчивостью. В пользу этого говорят многочисленные данные о связи ФА с приспособленностью (Захаров, 1979; Leary, 1985; Chippindale, Palmer, 1993).

Кроме того, причину ФА связывают с процессами рекомбинации (Parker, Leamy, 1991).

В нашем исследовании была показана сезонная динамика уровней флуктуирующей асимметрии по признакам число веточек аристы, длины крыла и длина бедра, которая, кроме того, обнаружена и в поколениях. Во всех случаях наибольшие значения асимметрии обнаружены в летней популяции, а наименьшие – в весенней. Объяснение наблюдаемых эффектов состоит в следующем. Популяция дрозофилы испытывает серьезное стрессирующее воздействие в весенне-летний период (большие амплитуды температур, недостаток корма и пр.) (Захаров, 1979). В этих условиях увеличивается рекомбинация и онтогенетический шум, что приводит к увеличению в популяции асимметричных форм (Neel, 1941; Beardmore, 1960; Захаров, 1978,79,80,81; Beliaev, Borodin, 1982; Ефимов, 1987 а, б; Parker, 1991; Leamy, 1993; Chippindale 1997). Непосредственно в летний период в качестве дополнительного сильного стресс-фактора выступает плотность населения (Бигон, Харпер, 1989).

В ходе проведения исследований на природной популяции *D. melanogaster* по признаку холодоустойчивость было показано, что именно в летний период популяция достигает пика плотности, что приводит к повышению изменчивости (Гречаный с соавт., 1998). Меллер с соавторами на домашней птице продемонстрировал, что на фоне увеличения численности ее популяции наблюдается рост уровня ФА ряда признаков (Møller et al., 1995). В подтверждение указанной мысли отметим представление Тимофеева-Ресовского (1969), что на пиках плотности повышается изменчивость и продукция аберрантных форм. Нередко это связывают с ослаблением отбора по морфологическим признакам (Галактионова, 1998). Поэтому выявленное увеличение флуктуирующей асимметрии можно считать адаптивным свойством популяции, и асимметрия на популяционном уровне может являться хорошим показателем этого.

Неслучайно мы обращаем внимание на фактор плотности, поскольку в настоящий момент выполнено уже достаточно много исследований, показывающих коррелятивное изменение фенотипического состава по морфологическим признакам и численности природных популяций животных различных видов. Так у водяной полевки *Arvicola terrestris* в годы подъема численности доля зверьков черной окраски невелика и, в основном, преобладают бурые формы. Наобо-

рот, в периоды спада численности относительное количество черных особей увеличивалось (Наследова с соавт., 1980). В работах на белке было показано, что при высокой плотности преобладают чернохвостые особи, а при низкой – бурохвостые. Также проводилась оценка распределения цветных пятен по шерсти в связи с плотностью (Шварц, 1980), но, к сожалению, не оценивалась асимметричность распределение этих пятен. Зависимые изменения фенотипического состава были выявлены у листовенничной листовертки *Zeiraphera diniana* (Baltensweiser, 1968, 1970). У непарного шелкопряда происходит закономерное преобразование фенотипического состава при колебаниях плотности популяции (Киреева, 1981, 1985).

В пользу предположения о роли средовых факторов (температуры, плотности и т.д.) в общей дисперсии ФА говорят, показанные в нашем исследовании, в ряде случаев, достоверные значения по факторам «поколение» и «взаимодействие линия-поколение». Это позволяет нам рекомендовать показатель флуктуирующей асимметрии для экологического мониторинга.

Наконец, рассмотрим влияние пола на асимметрию. В настоящем исследовании различия в проявлении асимметрии между полами выявлены в ряде случаев (наиболее ярко по мерным признакам). Другие исследователи, например, Захаров (1979) обнаружил отсутствие половых различий по этому показателю. Паркер и Леми показали незначительное изменение ФА между полами (Parker, Leamy, 1991). Но с другой стороны имеются и данные о достоверном увеличении флуктуирующей асимметрии у самцов (Mather, 1953; Bruckner, 1976). Мы полагаем, что идея большей ФА у самцов имеет под собой реальную почву. Во-первых, самцы характеризуются большим уровнем обменных процессов (Шварц, 1980), во-вторых, в многочисленных работах показан более высокий уровень их мутабельности, что вполне возможно коррелирует с более высоким уровнем асимметрии у этой группы особей. Последнее соображение согласуется с теорией Геодакьяна (1983).

Показанные в нашем исследовании данные о том, что, как средовые, так и генотипические изменения могут влиять на флуктуирующую асимметрию, подтверждают возможность использования данного показателя как меры гомеостаза развития (Sciulli et al., 1979; Parsons, 1990). Подтверждение этой мысли мы находим в многочис-

ленных работах, начиная от Астаурова (Астауров, 1927) и заканчивая нашими современниками (Palmer, 1996; Palmer, Strobeck, 1997).

Кроме этого, показанное в настоящей работе наличие достоверной дисперсии по фактору «линия» дает нам возможность исследовать фенотипическую и генотипическую структуры природной популяции *D. melanogaster* по ФА указанных признаков.

Глава IV. Структура популяции дрозофилы по флуктуирующей асимметрии особей и ее сезонное изменение

4. 1. Фенотипическая структура популяции по флуктуирующей асимметрии

Проведенный ранее анализ уровней флуктуирующей асимметрии четырех меристических признаков дает только общее представление о динамике изменения состава исследуемой популяции дрозофилы. Наиболее полную информацию по этому вопросу несет описание ее фенотипической и генотипической структуры. Первая из них позволяет судить непосредственно о структуре общей изменчивости, которая испытывает на себе влияние факторов различной природы. Фенотипическая структура представляет собой внешнее проявление особенностей исследуемой популяции по тем или иным признакам, поэтому анализ уместнее начать именно с нее.

Фенотипический состав по ФА четырех изученных признаков определялся на основании данных, полученных при помощи формулы три, с помощью методики группировки количественных признаков, изложенной в работе Рокицкого (1967). В качестве варианты брался средний показатель ФА линий, рассчитанный по потомкам в F_2 и F_3 . Различные сезонные выборки группировались с использованием одной и той же классовой шкалы. Для каждого признака, ФА которого изучалась, было выделено по три класса особей. Аналогичная группировка осуществлялась ранее в других работах (Рокитский, 1967; Гречаный и др., 1996, 1998, 2004).

Для характеристики уровня флуктуирующей асимметрии по признаку стерноплевральных щетинок был взят межклассовый интервал равный 0,0082, а для веточек аристы - 0,0065. Полученные результаты представлены в таблице 18.

Рассмотрим соотношение типов линий в сезонных выборках из популяции дрозофилы по ФА четырех морфологических признаков (табл. 15). По признаку стерн. щетинки, в выборке самок, независимо от сезона года, наибольшее число линий характеризуется низким значением ФА (крайний левый класс). Увеличение среднего уровня флуктуирующей

асимметрии по признаку стерн. щетинки у особей при движении популяции от весны к лету и уменьшение от лета к осени обусловлено колебанием количества линий с промежуточным значением признака (19 линий весной, 27 - летом, 21 - осенью). При этом обратная тенденция обнаружена в классе с минимальным значением признака. У самцов, аналогично самкам, преобладающим по количеству линий остается класс с минимальными средними значениями ФА.

Обращает на себя внимание перераспределение количества линий в классах с промежуточными и максимальными значениями уровня флуктуирующей асимметрии. В целом, обнаруженные изменения фенотипического состава популяции по ФА признака стерноплевральные щетинки совпадают с показанными ранее сезонными изменениями данного показателя, выявленными по средним значениям разниц ($P > 0,05$).

Характер сезонного изменения фенотипического состава популяции по флуктуирующей асимметрии числа веточек аристы у самцов и самок качественно не различается и сводится к следующему. При движении популяции от весны к лету происходит уменьшение, а от лета к осени вновь увеличение числа линий в первом классе, что отрицательно связано с изменением количества линий во втором и третьем классах. Таким образом, фенотипическая структура популяции дрозофилы по ФА счетных признаков характеризуется сезонной перестройкой на достоверном уровне или как тенденция. Для указанных признаков, как правило, отмечено перераспределение количества линий во втором и третьем классе в направлении увеличения флуктуирующей асимметрии у особей от весны к лету (на достоверном уровне для признака веточки аристы) и уменьшения в осенний период. Перераспределение линий в классе с промежуточными значениями ФА признаков, в целом, происходит сильнее у самцов, чем у самок.

При анализе фенотипической структуры флуктуирующей асимметрии мерных признаков, также как и для счетных, было взято по три класса с классовыми интервалами: 0,0013 для признака длина крыла и 0,0007 – признака длина бедра. Полученные результаты представлены в таблице 16.

Первый фенотипический класс, характеризующийся низкими значениями ФА признака длина крыла, представлен наибольшим количеством линий, как у самок, так и у самцов во всех выборках. Обнаружено сезонное перераспределение количества линий в данном классе в направлении их уменьшения от весны к лету и росту к осени. Такая

динамика отрицательно связана с изменениями количества линий, входящих во второй фенотипический класс. Так, у самок распределение линий в этом классе в соответствии с сезонными выборками имеет следующий вид: 12 - весной, 25 - летом, и 14 - осенью; у самцов: 19,22 и 15 соответственно.

Третий фенотипический класс, как у самок, так и у самцов характеризуется минимальным количеством линий по сравнению с остальными. В целом, обращает на себя внимание тот факт, что увеличение флуктуирующей асимметрии по признаку длина крыла у особей при движении популяции от весны к лету и уменьшение от лета к осени обусловлено колебанием количества линий во всех трех классах (для самок на высокодостоверном уровне $P < 0,01$ и $< 0,001$).

Фенотипический состав природной популяции *D. melanogaster* по ФА признака длина бедра характеризуется наличием трех четко дифференцированных классов и имеет следующий вид. Первый фенотипический класс, обладающий минимальными значениями ФА, как в случае с признаком длина крыла, представлен наибольшим количеством линий в весенней, летней и осенней выборках (соответственно, 58, 45 и 54 линий для самок и 57, 42 и 50 - для самцов,). Как нетрудно заметить, количество линий, принадлежащих ко второму классу, постепенно увеличивается от весны - к лету и от лета - к осени у обоих полов (табл. 16). Сходная тенденция показана для класса с максимальными значениями ФА данного признака. Таким образом, увеличение средних популяционных показателей ФА мерных признаков, как у самок, так и у самцов от весны к лету достигается сокращением количества линий в первом классе и их наращиванием во втором и третьем ($P < 0,01$).

Таблица 15.

Фенотипическая структура популяции дрозофилы по флуктуирующей асимметрии счетных признаков

Признак		Стерноплевральные щетинки						Веточки аристы					
Пол		♀			♂			♀			♂		
Класс		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Границы классов		0,0042	0,0125–	0,0208	0,0042	0,0125–	0,0208	0,0000	0,0066	0,0132	0,0000	0,0066	0,0132
		–	0,0207	–	–	0,0207	–	–	–	–	–	–	–
		0,0124		0,0290	0,0124		0,0290	0,0065	0,0131	0,0197	0,0065	0,0131	0,0197
Число линий в классе	В	38	19	7	37	22	6	44	16	4	50	12	2
	Л	33	27	4	38	17	5	30	25	9	33	21	6
	О	39	21	4	38	15	4	39	19	6	44	11	3
Р между фенотипическими структурами	В - Л	-			-			+			++		
	Л - О	-			-			-			+		
	В - О	-			-			-			-		

Таблица 16.

Фенотипическая структура популяции дрозофилы по флуктуирующей асимметрии мерных признаков

Признак		Длина крыла						Длина бедра					
Пол		♀			♂			♀			♂		
Класс		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Границы классов		0,00000	0,00131	0,00262	0,00000	0,00131	0,00262	0,00090	0,00161	0,00232	0,00090	0,00161	0,00232
		– 0,00130	– 0,00261	– 0,00392	– 0,00130	– 0,00261	– 0,00392	– 0,00160	– 0,00231	– 0,00302	– 0,00160	– 0,00231	– 0,00302
Число линий в классе	В	53	12	0	41	19	4	58	6	1	57	6	1
	Л	35	25	5	29	22	9	45	17	3	42	13	5
	О	43	14	7	40	15	4	54	8	2	50	8	1
Р между феноти- пиче- скими структу- рами	В-Л	+++			-			++			++		
	Л-О	++			-			-			-		
	В-О	++			-			-			-		

В целом, анализируя фенотипическую структуру природной популяции дрозофилы по ФА четырех морфологических признаков, отметим, что от весны к осени происходит перегруппировка количества линий внутри каждого класса. По всем признакам, кроме стерн. щетинок, от весны к лету происходит падение количества линий в левом крайнем классе, то есть с наименьшими значениями ФА. Одновременно наблюдается увеличение количества линий в центральном и правом крайнем классе с максимальными значениями ФА линий.

Таким образом, доказано, что фенотипическая структура популяции дрозофилы по ФА трех признаков (веточки аристы, длина крыла, длина бедра) характеризуется сезонной перестройкой. Причем характер этих изменений совпадает у самок и самцов, что указывает на их неслучайность.

4. 2. Генотипическая структура популяции по флуктуирующей асимметрии

В определении фенотипического состава популяции в различные сезоны года существенную роль может играть модификационная изменчивость особей. Поэтому при изучении селекционно-генетических механизмов адаптации важна оценка генотипического состава популяции и его пространственно-временного изменения.

Основанием для выявления генотипической структуры исследуемой популяции дрозофилы по флуктуирующей асимметрии четырех билатеральных признаков стал проведенный ранее анализ ее гетерогенности с использованием дисперсионного анализа (смешанная модель). Напомним, что он позволяет оценить влияние на дисперсию признаков факторов «линия» (генотипическая компонента в изменчивости по флуктуирующей асимметрии); «поколение» (влияние средовых факторов). Кроме того, по фактору «взаимодействие линия-поколение» мы можем определить влияние на общую дисперсию ФА генетических факторов на фоне каких-либо средовых изменений. Продемонстрированные значимые различия по линейной дисперсии сезонных выборок дрозофилы по ФА признаков веточки аристы, длина крыла и длина бедра позволяют ставить вопрос о возможности изучения генотипической структуры исследуемой популяции.

Для анализа генотипической структуры популяции был использован метод редукции выборки, суть которого сводится к следующему.

Исходно на основе суммации данных по F_2 и F_3 были получены средние арифметические показатели линий по флуктуирующей асимметрии исследуемых признаков. Из ранжированной по этому показателю выборки линий удалялись такие, которые имели высокие и низкие значения ФА. Подобная операция осуществлялась до тех пор, пока величина фактора «линия» в редуцированной группе становилась незначимой. В этом случае, предполагается, что данная совокупность обладает сходным генотипическим составом по данному признаку, конечно в пределах разрешающей способности нашего метода. Далее дисперсионному анализу подвергались две оставшиеся группы линий с низким (первая) и высоким (третья) значением исследуемого показателя. Отсутствие в них влияния фактора «линия» дает основание сделать вывод о том, что в исходной выборке имеются три генотипически различные группы особей.

В силу тестирования каждой линии в двух последовательных поколениях такая статистическая обработка данных по выборкам позволяет разложить генетическую гетерогенность по общей дисперсии на ее составляющие, т.е. выделить генотипически различающиеся группы линий (особей). С некоторыми деталями метода можно познакомиться в других работах (Гречаный и др., 1996; 1998; 2004).

Проведенная ранее, при помощи дисперсионного анализа, оценка гетерогенности природной популяции по флуктуирующей асимметрии четырех морфологических признаков показала отсутствие значимых сезонных различий линейной дисперсии по ФА признака СЩ. Подобный факт, позволяет предполагать отсутствие вклада в общую дисперсию по ФА данного признака генетической компоненты. Таким образом, построение генотипической структуры по этому признаку не имеет смысла, поскольку при таком анализе у самок и самцов во всех выборках не удастся выделить отдельных генотипических классов.

При анализе структуры популяции по ФА признака число веточек аристы мы обнаруживаем три дифференцированных класса (табл. 17). Количество линий с генотипически обусловленным низким и высоким значением флуктуирующей асимметрии числа веточек аристы (первый и третий классы) незначительно. При этом, по всей видимости, сезонное изменение генотипического состава происходит за счет изменения численности центрального класса ($P < 0,05$ и $< 0,01$).

Генотипический состав по флуктуирующей асимметрии анализируемых мерных признаков в целом отличается от фенотипического состава по данному показателю. Как по признаку длина крыла, так и по длине бедра, распределение линий по значениям флуктуирующей асимметрии данных признаков у обоих полов представлено, как правило, тремя генотипическими классами (табл. 18). Наиболее мощным является центральный класс. Показаны достоверные сезонные различия именно для данного класса по флуктуирующей асимметрии признака длина крыла между весенней и осенней выборками ($P < 0,05$), а также для рассматриваемого показателя признака длина бедра между весенней и летней, а также летней и осенней выборками ($P < 0,01$ и $0,05$, соответственно). На достоверном уровне, либо в виде тенденции, показано перераспределение количества линий в направлении их роста в центральном классе от весны к лету, с последующим спадом к осени.

Таким образом, генотипическая структура исследуемой популяции *D. melanogaster* по флуктуирующей асимметрии признаков число веточек аристы, длина крыла и длина бедра, у самок и самцов в целом, представлена тремя гомогенными генетическими классами.

Таблица 17.

Генотипическая структура популяции дрозофилы по флуктуирующей асимметрии признака число веточек аристы

Признак		Веточки аристы					
Пол		♀			♂		
Класс		1	2	3	1	2	3
Число линий в классе	В	4	56	5	4	57	4
	Л	3	60	3	1	60	1
	О	0	65	0	2	55	2
$\bar{X}$ класса	В	0,0010± 0,00004	0,0063± 0,00013	0,0115± 0,00003	0,0018± 0,00003	0,0055± 0,00005	0,0101± 0,00007
	Л	0,0014± 0,00004	0,0078± 0,00002	0,0154± 0,00006	0,0045± 0,00002	0,0068± 0,00003	0,0076± 0,00006
	О	0	0,0070± 0,00007	0	0,0009± 0,00004	0,0060± 0,00003	0,0118± 0,00002
<i>P</i> между генотипическими структурами	В - Л	-			++		
	Л - О	++			+		
	В - О	++			-		

Таблица 18.

Генотипическая структура популяции дрозофилы по флуктуирующей асимметрии мерных признаков

Признак		Длина крыла						Длина бедра					
Пол		♀			♂			♀			♂		
Класс		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
Число линий в классе	В	1	64	1	4	58	3	1	62	2	4	60	1
	Л	0	66	0	1	57	3	0	66	0	1	54	6
	О	0	65	0	2	56	1	1	64	1	2	56	1
$\bar{X}$ класса	В	0,0004± 0,00003	0,0009± 0,00003	0,0016± 0,00009	0,0011± 0,00006	0,0016± 0,00003	0,0029± 0,00004	0,0010± 0,00005	0,0014± 0,00006	0,0023± 0,00008	0,0010± 0,00005	0,0015± 0,00004	0,0024± 0,00003
	Л	0	0,0020± 0,00007	0	0,0011± 0,00005	0,0019± 0,00001	0,0032± 0,00004	0	0,0020± 0,00008	0	0,0011± 0,00004	0,0020± 0,00005	0,0031± 0,00004
	О	0	0,0016± 0,00006	0	0,0009± 0,00005	0,0016± 0,00002	0,0024± 0,00003	0,0006± 0,00009	0,0015± 0,00009	0,0020± 0,00005	0,0011± 0,00002	0,0016± 0,00005	0,0023± 0,00005
<i>P</i> между генотип- ми структу- рами	В-Л		-			-			-			++	
	Л-О		-			-			-			+	
	В-О		-			+			-			-	

4. 3. Сравнительный анализ фенотипического и генотипического составов исследуемой популяции по флуктуирующей асимметрии

При сравнении фенотипического и генотипического составов природной популяции дрозофилы обращает на себя внимание тот факт, что качественный результат фенотипической и генотипической перестройки популяции по флуктуирующей асимметрии счетных и мерных признаков сходен. И в том, и в другом случае, как правило, имеет место наибольшее значение данного показателя у особей летом, и наименьшее – весной.

Конкретные особенности фенотипического и генотипического состава популяции проявляются в наблюдаемом специфическом распределении линий по классам. Случаи отсутствия достоверных различий указанных популяционных параметров можно объяснить особенностями фенотипической группировки линий. Значительная часть модификационной изменчивости признаков может нивелироваться за счет использования небольшого числа классов и группировки по средним показателям линий. Однако, в нашем случае, количество выделенных фенотипических классов никогда не превышало таковое числа генотипических. Этим можно объяснить случаи сходства в характере изменения фенотипической и генотипической структур, но достаточно трудно объяснить их различия. Наличие последних можно объяснить воздействием факторов, определяющих изменчивость ФА признаков у самцов и самок.

Говоря об особенностях сезонных изменений фенотипического состава исследуемой популяции в сравнении с генотипическим можно констатировать отсутствие сезонной перестройки этих популяционных структур по флуктуирующей асимметрии признака стерн. щетинки как у самок, так и у самцов во всех выборках.

По признаку ФА числа веточек аристы сезонные изменения чаще всего статистически значимы и связаны с перестройкой как генотипической, так и фенотипической структур популяции дрозофилы по рассматриваемому критерию (наиболее ярко у самцов), что выражается в сезонном перераспределении линий в выделенных классах. В таком преобразовании можно усмотреть серьезный вклад модификационной изменчивости.

Отличия фенотипического и генотипического состава по ФА данного признака можно связать с наличием существенного вклада случайной изменчивости. Это предположение кажется наиболее вероятным, поскольку многие авторы связывают популяционную изменчивость признаков по флуктуирующей асимметрии с влиянием различных факторов случайного происхождения (Захаров, 1987; Graham et al., 1993; Møller, Swaddle, 1997; Бурлак, 1998).

При анализе фенотипической и генотипической структуры популяции по ФА мерных признаков была обнаружена более четкая картина ее перестройки. И в том, и в другом случае наибольшая флуктуирующая асимметрия по признакам длина крыла и длина бедра наблюдается в летний период, а наименьшая – в весенний.

Количественное сравнение фенотипического и генотипического состава популяции в различные сезоны с помощью критерия хи-квадрат показало, что эти типы популяционной структуры по флуктуирующей асимметрии признака длина крыла обладают следующими особенностями. Сезонная перестройка фенотипической структуры популяции по ФА данного признака у самок статистически значима во всех случаях, тогда как самцы обнаруживают подобные изменения только как тенденция ($P > 0,05$). В тоже время, при анализе генотипической структуры этого показателя, достоверных сезонных изменений ее у самок обнаружить не удалось.

Наблюдаемые различия двух популяционных структур можно связать со значительным вкладом в изменчивость данного признака по флуктуирующей асимметрии модификационной составляющей, несводимой ни к генотипическим, ни к средовым факторам. Возможно, речь идет об, уже не раз описанных ранее, «шумах» в развитии.

При анализе исследуемой популяции по ФА особей при помощи дисперсионного анализа, фактор «поколение» описывает модификационную изменчивость, на которую, в свою очередь, могут влиять факторы случайного и направленного характера, ответственные за эпигенетическое преобразование фенотипа. Т.е. убывание показателей изменчивости по этому фактору можно трактовать и как соответствующее возрастание роли генетического компонента, и как увеличение устойчивости (или невосприимчивости) к влиянию внешних факторов. Понижение случайного компонента у самок также может свидетельствовать о возрастании стабильности популяционной систе-

мы по критерию ФА признака длина крыла от весны к лету и далее к осени.

Уровни флуктуирующей асимметрии признака длина бедра, изменяются аналогично признаку длина крыла.

4. 4. Обсуждение

Анализ сезонной динамики популяционной структуры по количественным морфологическим признакам, включая те, что использовались в данной работе, предпринимался многократно. В одних исследованиях сезонная динамика структуры популяции не обнаруживалась (Тараканов, 1982), в других – фиксировалось сезонное изменение среднеарифметических значений (Tantawy, 1964) и изменчивости (Stalker, Carson, 1949; Гречаный и др., 1998, 2004). К сожалению, проблема сезонной динамики природных популяций по критерию ФА осталась за пределами внимания исследователей. Отдельные указания об изменении ФА в различные сезоны года мы находим, например, в работе Захарова (1979). Сегодня можно говорить лишь о частичной характеристике сезонной динамики популяционной структуры по критерию ФА. Интересно заметить, что в работе Сталкера и Карсона (Stalker, Carson, 1949) было обнаружено, что у *Drosophila robusta* популяционная изменчивость признака длина крыла возрастает от весны к лету и убывает от лета к осени. Результаты нашего исследования по флуктуирующей асимметрии ряда количественных морфологических показателей *D. melanogaster* полностью соответствуют результатам работы только что процитированных авторов. То есть, популяционные средние значения ФА увеличиваются от весны к лету и убывают от лета к осени, сезонная динамика популяционной изменчивости обнаруживает сходную тенденцию. При проведении популяционно-экологических исследований очень важно оценить генотипический состав популяции. Изучение последнего по количественным признакам наталкивается на ряд сложностей различного, в частности, методического характера. Так, в силу наличия большой, часто непрерывной средовой и генотипической изменчивости по указанным показателям серьезной проблемой является выделение реально существующих в природной популяции классов особей. Это можно сделать, например, используя среднеарифметические значения измеряемых признаков в популяции, изменяющейся во времени (Дубинин, 1966;

Шварц, 1980). Таким образом, в какой-то степени, удастся оценить изменения состава популяции. Однако можно использовать другой подход, когда в популяции выделяются особи, обладающие качественными различиями по степени выраженности признака (например, особи с большим и малым весом и т. п. (Wellington, 1960)) и оценивается генотипический состав популяции по ним. Эти методы достаточно широко используются и оказываются продуктивными, но в обоих случаях не дается полного описания структуры популяции по исследуемому признаку. Плохо разработанная методическая и фактологическая база этой проблемы выражается в том, что в общих руководствах по популяционной экологии вопрос о генотипическом составе популяций в целом, и по флуктуирующей асимметрии, в частности, в такой постановке не рассматривается.

Мы попытались оценить сезонную динамику популяции по критерию флуктуирующей асимметрии четырех морфологических признаков дрозофилы. Для решения этой задачи была проведена оценка наследственной гетерогенности, а также фенотипической и генотипической структуры популяции по ФА особей.

При оценке генотипической гетерогенности по количественным признакам можно использовать дисперсионный анализ данных об изменении показателей семей (линий), представляющих популяцию. Этот метод позволяет разложить фенотипическую изменчивость признака на составляющие ее компоненты, в частности, на генотипическую и модификационную.

В наиболее простом случае определенные результаты может дать оценка изменчивости ФА признаков у потомков первого поколения, полученных от оплодотворенных самок, взятых из природной популяции в разные сезоны. Однако, в этом случае, характер наблюдаемых различий таков, что можно лишь предполагать адаптацию популяции, в основе которой лежит селекционный процесс. Это связано с тем, что указанные различия могут быть связаны с модификационной изменчивостью организмов.

Более показательным и убедительным кажется другой метод, который заключается в тестировании потомков нескольких поколений, что позволяет оценить степень наследуемости признака, а отсюда достовернее определить уровень генотипического разнообразия популяции в данных условиях. Указанный метод позволяет: во-первых, устранить наличие средовой модификационной изменчивости особей и

повысить возможность зарегистрировать генотипическую гетерогенность выборки за счет содержания всех линий в одинаковых лабораторных условиях в течение ряда поколений. Во-вторых, проследить изменение средних значений флуктуирующей асимметрии выборок в нескольких поколениях, что позволяет сделать вывод о генотипической обусловленности сезонных различий по данному показателю.

Для изучения генотипической гетерогенности популяции по уровню флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков нами был использован второй метод. Мы протестировали потомков второго и третьего поколений оплодотворенных самок, отловленных в природной популяции в различные сезоны.

В целом, показано наличие генотипической гетерогенности популяции по способности особей продуцировать потомство с различным уровнем ФА. Что касается сезонного изменения уровня такой гетерогенности, то она четко не проявляется. Анализ сезонных различий по флуктуирующей асимметрии счетных и мерных признаков у особей второго и третьего поколений свидетельствует о том, что в летний период, как правило, отбираются индивиды с высоким значением асимметрии, что приводит, в среднем, к увеличению данного показателя на популяционном уровне, а осенью отбираются особи с более низким значением асимметрии и это приводит к понижению рассматриваемого показателя.

Обнаруженные закономерности не позволяют четко определить конкретный класс (или классы) особей, изменение численности которых приводит к структурной перестройке популяции, т.е. не дают полной информации о селекционном процессе, если таковой имеется, который определяет изменение средних значений асимметрии и уровня гетерогенности популяции. В этой связи более продуктивна оценка фенотипического и, особенно, генотипического состава популяции по количественным признакам. В нашем случае изменение фенотипической и генотипической структуры популяции дрозофилы по флуктуирующей асимметрии счетных признаков в данных экологических условиях имеет, на достоверном уровне или как тенденция, направленный характер, что летом выражается в повышении количества особей с высокими, а осенью – с низкими значениями данного показателя. В целом, это явление, по всей видимости, можно связать с действием отбора. Основания, для такого рода утверждения, дают работы по влиянию направленного и стабилизирующего отбора на ФА (Лазебный,

1991). Так, во всех селектируемых линиях был получен ответ на направленный отбор, который сопровождался ростом флуктуирующей асимметрии до шестого поколения. Также, в некоторых случаях, путем отбора удалось изменить тип симметрии (Тимофеев-Ресовский, Иванов, 1966). В работе Беляева мы находим более широкий взгляд на асимметрию и отбор: «... нельзя исключить, что в некоторых случаях асимметрия возникнув на некоторых этапах эволюции под влиянием дестабилизирующего отбора, становится затем объектом деятельности стабилизирующего отбора и приобретает характер нормы» (Беляев, 1986).

В силу всего вышесказанного, влияние селекционного процесса на ФА, по крайней мере в отношении признаков «число веточек аристы», «длина крыла», а также, «длина бедра», кажется очень вероятным. Мы приходим к подобному выводу благодаря обнаруженному факту направленного изменения флуктуирующей асимметрии в сезонных выборках, который объясняется соответствующей перегруппировкой генотипических классов для ФА указанных признаков. Отмеченные эффекты предполагают влияние селекционных процессов на обнаруженную сезонную динамику популяционной структуры. Однонаправленность, зарегистрированных изменений структур популяционных выборок у самок и самцов, позволяет рассматривать этот феномен как закономерный.

На фоне достаточно большой фенотипической гетерогенности популяции дрозофилы по уровню ФА, обращает на себя внимание, что ее генотипическая структура, в целом, гомогенна. То есть, как правило, не удастся разделить исследуемые сезонные выборки на четко дифференцируемые генотипические группы. Об этом говорит незначительное количество линий в крайних классах. В данном случае позволим сделать предположение о возможных механизмах наблюдаемых явлений.

Давно известен факт, что адаптацию особей и популяций к меняющимся условиям жизни обеспечивает отбор. Выделяют три основных его формы: направленный, стабилизирующий и дизруптивный. Первый приводит к изменению фено- и генооблика популяций; второй – к их стабилизации; а третий, условно, – к появлению более чем одной популяционной моды по какому-либо признаку (или совокупности признаков). Кроме указанных форм существуют и другие. Одна из них уравнивающий отбор. Его основной особенностью являет-

ся изменение мощности давления селекционных факторов и направления их действия от сезона к сезону. На сегодняшний день накоплено достаточно большое количество наблюдений по данному типу отбора, при этом он все еще изучен недостаточно (Тимофеев-Ресовский с соавт., 1969; Меттлер, Грегг, 1972; Северцов, 1990). Особенности затруднения вызывает решение проблемы влияния уравнивающего отбора на популяционную структуру по количественным признакам. В силу того, что отдельные популяции длительное время существуют в меняющихся условиях, сохраняя свою целостность, довольно часто внутрипопуляционная изменчивость оказывается выше межпопуляционной (Алтухов, 1989). Уравнивающий отбор способствует сильному изменению популяции в течение ограниченного промежутка времени (например, сезона года), обеспечивая тем самым адаптацию к меняющимся условиям жизни. Несмотря на резкие переходы от одного сезона к другому, уравнивающий отбор обеспечивает гомеостатические свойства популяции. Нетрудно заметить, что подобную устойчивость генотипической структуры популяции дрозофилы мы и наблюдаем по флуктуирующей асимметрии четырех билатеральных морфологических признаков. Более того, в пользу данного предположения говорит тот факт, что в фенотипической структуре популяции по ФА двух счетных и двух мерных признаков во всех случаях преобладающим является крайний левый класс (с минимальными значениями данного показателя). Следовательно, можно считать рассматриваемую популяцию *D. melanogaster* достаточно хорошо адаптированной к меняющимся сезонным условиям существования.

Чаще всего для изучения отбора используется редуccionный метод. В основе его лежит монофакторная схема: селектируемый признак – селекционный фактор. Данный метод позволяет более детально рассмотреть взаимодействие отдельных характеристик особей с различными экологическими факторами. В нашем случае в роли селектируемого признака выступает флуктуирующая асимметрия количественных морфологических признаков. Выделить селекционный фактор, изменяющий природную популяцию достаточно сложно, однако можно предполагать, что основное значение для существования исследуемой природной популяции дрозофилы играет температура воздуха и плотность популяции (тем более, что подобные предположения были обоснованы в ряде работ (Морето и др., 1998; Гречаный и др., 1996, 1998)). К примеру, в экспериментальных условиях было по-

казано, что с повышением температуры длина крыла уменьшается (Petavy et al., 1992). Исследования в природных популяциях показали, что различия в размерах и форме крыла между географически удаленными популяциями *D. melanogaster* поддерживается отбором, решающим фактором которого является температура (Животовский с соавт., 1996). В работе Морето, Имашевой с соавторами было показано, что наибольшее влияние на фенотипическую изменчивость мерных признаков дрозофилы в природных популяциях оказывают два фактора окружающей среды, играющих ключевую роль в экологии насекомых: условия питания личинок и температура.

В исследовании Гречаного с соавторами (1998) обнаружено, что сезонная динамика мерных признаков может быть связана с изменением плотности населения популяции. Было показано, что весной количество собранных мух всегда наименьшее, летом – наибольшее и промежуточное осенью. Следовательно, можно предположить, что летом плотность была максимальной, а весной минимальной. Нетрудно заметить, что сходные сезонные тенденции в изменении флуктуирующей асимметрии четырех морфологических признаков были обнаружены в данном исследовании. При увеличении количества особей в популяции усиливается конкуренция между ними за пищу, в этой связи одним из важнейших критериев плотности популяции является число особей на единицу пищи (Лучникова, 1978). При увеличении плотности, как количество, так и качество пищи существенно падает (Sang, 1949). Ранее уже отмечалось влияние пищевого стресса на показатель флуктуирующей асимметрии.

В работе, проведенной Таракановым и соавторами, при оценке изменения величины морфологических показателей в условиях высокой и низкой плотности (Тараканов и др., 1988) было показано, что увеличение плотности населения личинок дрозофилы способствует весьма существенному уменьшению размеров крыла. В другом исследовании проведена оценка влияния личиночной плотности на длину крыла в природной и лабораторной популяций *D. melanogaster* (Лазебный с соавт., 1996). Оказалось, что в обеих популяциях, имаго дрозофилы, личинки которых обитали в условиях повышенной плотности, обнаружили уменьшение длины крыла. В главе I уже говорилось о том, что длина крыла коррелирует с размерами тела. Нами было замечено, на качественном уровне, что в летней выборке популяции дрозофилы особи более мелкие. По всей видимости, в условиях, когда появляются

такие особи, в частности, при высокой температуре развития (в этом случае рост организма идет с большей скоростью и опережает прирост массы тела (Jenkins, Hoffman, 1994; Чернышев, 1996)) или в при высокой плотности (Босенко и др., 1998), морфогенез может осуществляться с высоким онтогенетическим шумом (уровнем ФА), который в оптимальных условиях и большом весе организма уменьшается.

Необходимо отметить, что признаки с различной адаптивной ценностью не в равной степени реагируют на стрессовые воздействия. Например, в исследовании Босенко с соавторами было показано, что в условиях повышенной плотности увеличивается флуктуирующая асимметрия признака число стерноплевральных щетинок (Босенко и др., 1998). В том же исследовании находим: «...в эксперименте по изучению эффекта стресса на количественные признаки *D. melanogaster*, в котором использовался абиотический стрессовый фактор – температура, было показано повышение изменчивости по длине торакса и длине крыла в условиях экстремальных температур». Нами уже отмечалось ранее, на основании анализа литературных данных, что признаки длина крыла и число стерноплевральных щетинок различаются в адаптивной ценности. Проведенное исследование показало, что уровни флуктуирующей асимметрии таких признаков также отличаются. Кроме того, в ряде случаев, были обнаружены различия в уровнях асимметрии между полами.

Таким образом, полученные нами данные позволяют предполагать, что летом, исследуемая природная популяция дрозофилы существует в более стрессовых условиях (в качестве стресс-факторов выступают температура и плотность популяции), чем весной или осенью. К подобным выводам приходит и Тантави в отношении природных популяций *D. melanogaster* и *D. simulans* (Tantawy, 1964). Рассмотренная взаимосвязь изменений количественных морфологических признаков позволяет предполагать наличие таковой и в отношении флуктуирующей асимметрии.

Говоря о возможных селекционных механизмах, ответственных за наблюдаемые сезонные изменения ФА морфологических признаков в популяции дрозофилы, нельзя не отметить работ лаборатории экологической генетики при НИИ биологии Иркутского государственного университета по изучению колебаний численности и влиянию различных факторов на популяционные характеристики дрозофилы. Так, при анализе влияния неконтролируемых условий лабораторного со-

держания было выделено два типа реакции на эти условия: нестабильный тип (средние значения признаков существенно изменяются от одного поколения к другому) и стабильный тип (средние стабильны на протяжении обоих поколений). Также было обнаружено, что количество особей стабильного типа увеличивается от весны - к лету (Гречаный, и др., 1997). В настоящей работе нами была обнаружена фактически сходная сезонная динамика уровней ФА, что позволяет предполагать связь явления асимметрии с указанными типами реакции особей на изменения условий.

Было показано большое количество нестабильных линий летом и меньшее осенью (Ермаков, 1999). Так как уровень ФА отражает степень приспособленности особей в популяции к окружающим условиям, в данном случае можно предположить, что особи нестабильного типа, как правило, будут проявлять большие уровни асимметрии, чем особи стабильного. Это предположение, при его подтверждении, может позволить использовать критерий флуктуирующей асимметрии не только для оценки влияния на популяцию стресс факторов различного происхождения, но и для выявления в ней особей указанных типов. Необходимо отметить, что в такой постановке вопрос еще не рассматривался.

Таким образом, на основании результатов настоящего исследования и анализа имеющейся литературы, мы предполагаем, что в данной природной популяции фактически обнаруженная генетически обусловленная сезонная динамика структуры по флуктуирующей асимметрии ряда количественных морфологических признаков может быть обусловлена отбором, основными факторами которого являются температура воздуха и плотность населения. В этой связи картина селекционных изменений по ФА комплекса признаков в природной популяции *D. melanogaster* представляется следующим образом. От весны к лету увеличиваются популяционные значения флуктуирующей асимметрии. От лета к осени стабильность в проявлении морфологических признаков увеличивается, на что указывает уменьшение показателя ФА.

Заключение

В настоящем исследовании мы постарались рассмотреть различные по адаптивной ценности признаки *D. melanogaster*, чтобы определить, в какой степени они подвержены асимметричным проявлениям в сезонных выборках из природной популяции у самцов и самок. При анализе уровней флуктуирующей асимметрии при помощи нескольких формул показана их неравнозначность для корректного описания различных по типу признаков. Таким образом, при выборе формулы для проведения исследований по структурно-функциональной организации популяций или мониторингового характера необходимо учитывать особенности изучаемых признаков, а также цели и задачи исследования.

Для организации популяционных исследований уровня ФА билатеральных признаков, по крайней мере на дрозофиле, мы предлагаем придерживаться следующего алгоритма работы:

1. На предварительном этапе анализа провести качественную оценку наличия/отсутствия асимметрии.
2. В случае обнаружения асимметрии, необходимо провести оценку ее форм, в частности, антисимметрии, направленной и флуктуирующей асимметрии.
3. Если в задачу исследования входит оценка уровня флуктуирующей асимметрии, необходимо провести процедуры, позволяющие нивелировать влияние на нее других форм асимметрии.
4. С учетом проведенных ранее процедур, необходимо тщательно подойти к выбору математических индексов для оценки ФА.
5. Далее, при популяционно-генетическом анализе, необходимо провести оценку уровней асимметрии по средним ее значениям.
6. Следует оценить гетерогенность исследуемой популяции по данному критерию с использованием дисперсионного анализа.
7. На завершающем этапе работы возможно построение фенотипической и генотипической структуры популяции.

Соблюдение указанной процедуры анализа позволяет получить оценки ФА адекватно отражающие реальные популяционные закономерности. Для целей биомониторинга бывает достаточно остановиться на простой констатации эффекта асимметрии у организмов и групп осо-

бей. Но для исследователя, пытающегося изучить механизмы функционирования природных популяций, следует продолжить работу в направлении поиска факторов, приводящих к изменениям уровней асимметрии. Для этих целей будет полезным построение и анализ изменения фенотипической и генотипической структуры популяции по асимметрии исследуемого признака.

При использовании предложенного алгоритма анализа, в популяции дрозофилы были обнаружены высокие уровни асимметрии морфологических признаков. В общей дисперсии их изменчивости удалось выделить модификационную, а также генетическую составляющие, проследить характер их сезонных изменений. Объективное наличие такой картины было подтверждено при анализе фенотипической и генотипической структур по ФА четырех морфологических признаков в исследуемой популяции дрозофилы у самцов и самок.

Оценка фенотипической структуры популяции позволяет получить важный материал об особенностях сезонной динамики количественных признаков. Сопоставляя данные по общей структуре популяции с ее генетической составляющей, мы отделяем селекционные факторы от модификационных, тем самым, получая обобщенную картину факторов, определяющих популяционный гомеостаз.

Нами обнаружено сезонное изменение фенотипической структуры популяции дрозофилы по ФА морфологических признаков, либо на достоверном уровне или в виде тенденции. Оно имеет направленный характер, который выражается в летнем повышении количества особей с высокими, а осенью – с низкими значениями данного показателя. Генетическая структура популяции в каждый из сезонов остается достаточно гомогенной. Возможным механизмом, обеспечивающим адаптацию популяции к меняющимся в течение года условиям жизни, является отбор.

Полученные результаты позволяют продолжить исследования в направлении оценки асимметрии других морфологических признаков дрозофилы, в том числе по признакам связанным с приспособленностью, раскрывают возможности использования этого и других объектов для мониторинга состояния внешней среды.

Список сокращений

L_i - размер признака слева;

N - число особей в опыте;

P - достоверность показателей:

«-» - $P > 0,05$;

«+» - $P < 0,05$;

«++» - $P < 0,01$;

«+++» - $P < 0,001$;

R_i - размер признака справа;

B - весенняя выборка;

BA - веточки аристы;

$ДБ$ - длина бедра;

$ДК$ - длина крыла;

L - летняя выборка;

HA - направленная асимметрия;

O - осенняя выборка;

$СЩ$ - стерноплевральные щетинки;

$ΦA$ - флуктуирующая асимметрия.

Библиографический список

- 1.** Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях / Ю. П. Алтухов. - М. : Наука, 1989. - 328 с.
- 2.** Астауров Б. Л. Исследования наследственных изменений галтеров у *Drosophila melanogaster* / Б. Л. Астауров // Журн. эксп. биол. - 1927. - Сер. АЗ. - № 1-2. - С. 46-54.
- 3.** Астауров Б. Л. Фенотипическая изменчивость гомодинамичных частей в пределах организма / Б. Л. Астауров // Тр. съезда по генетике и селекции. - 1930. - Т. 2. - С. 155-162.
- 4.** Астауров Б. Л. Исследования наследственных нарушений развития билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма / Б. Л. Астауров // Наследственность и развитие / Б. Л. Астауров. - М. : Наука, 1974. - С. 54-109.
- 5.** Астауров Б. Л. К итогам моей научной деятельности / Б. Л. Астауров // Историко-биологические исследования / Б. Л. Астауров. - М. : Наука, 1978. - С. 114-161
- 6.** Бабков В. В. Московская школа эволюционной генетики / В. В. Бабков. - М. : Наука, 1985. - 214 с.
- 7.** Баглай Е. Б. Формирование представлений о причинах индивидуального развития / Е. Б. Баглай. - М. : Наука, 1979. - 153 с.
- 8.** Беляев Д. К. Фундаментальные работы Астаурова Б. Л. по общей биологии и генетике / Биология развития и управление наследственностью. - М. : Наука, 1986. - С. 192-203.
- 9.** Берг Р. Л. Стандартизированный отбор в эволюции цветка / Р. Л. Берг // Бот. журн. - 1956. - Т. 43. - № 3. - С. 318-334.
- 10.** Берг Р. Л. Дальнейшие исследования по стабилизирующему отбору в эволюции цветка / Р. Л. Берг // Бот. журн. - 1958. - Т. 43. - № 1. - С. 12-18.
- 11.** Бигон М. Экология. Особи, популяции, сообщества / М. Бигон, Ж. Харпер, М. Таунсенд. - М. : Мир, 1989. Т. 2. - 354 с.
- 12.** Босенко Д. В. Влияние личиночной плотности на фенотипическую и генетическую изменчивость морфологических признаков *Drosophila melanogaster* / Д. В. Босенко, А. Г. Имашева // Генетика. - 1998. - Т. 34. - №6. - С. 757-761
- 13.** Буров В. Н. Плотность популяции, как фактор динамики численности / В. Н. Буров // Зоол. журн. - 1968. - № 3. - С. 79-83.

14. Воронцов Н. Н. Адаптивность и нейтрализм в эволюции / Н. Н. Воронцов // Экологическая генетика и эволюция / Н. Н. Воронцов. - Кишинев : Штиица, 1987. - С. 74-99.
15. Гавриков Д. Е, Баранов С. Г. Методика оценки стабильности развития на примере березы (*Betula pendula*) // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН, 2006. - №2. - С. 13-17.
16. Галактионов Ю. К. Изменчивость морфологических индикаторов и показатель билатеральной асимметрии в связи с фазой динамики численности водяной полевки // Ю. К. Галактионов, В. М. Ефимов, Н. М. Буеракова / Интегрированная защита растений от болезней и вредителей в Сибири. - Новосибирск : Сиб. отдел. ВАСХНИЛ, 1985. - С. 94-107.
17. Гелашвили Д. Б., Лобанова И. В., Ерофеева Е. А., Наумова М. М. Влияние лесопатологического состояния березы повислой на величину флуктуирующей асимметрии листовой пластинки // Поволжский экологический журнал, 2007. - №2. - С. 106-115.
18. Геодакян В. А. Эволюционная логика дифференцировки полов и долголение / В. А. Геодакян // Природа. - 1983. - № 1. - С. 27-33.
19. Гераськина Н. П. Биоиндикационная оценка устойчивости лесных экосистем к промышленному загрязнению среды// Вестник ВГУ, 2006. - №2. - С. 128-132.
20. Гилева Э. А. Уменьшение флуктуирующей асимметрии у домово́й мыши на территориях загрязненных радиоактивными отходами / Э. А. Гилева, Н. Л. Косарева // Экология. - 1984. - № 3. - С. 94-97.
21. Гиляров М. С. О функциональном значении симметрии у животных / М. С. Гиляров // Зоол. журн. - 1944. - Т. 23. - Вып. 5. - С. 213-215.
22. Гинзбург Э. Х. Описание наследования количественных признаков / Э. Х. Гинзбург. - Новосибирск : Наука, 1987. - 247 с.
23. Глотов Н. В. Норма реакции генотипа и взаимодействие генотип-среда в природной популяции / Н. В. Глотов, В. В. Тараканов // Журн. общ. биологии. - 1985. - Т. 46. - № 6. - С. 760-770.
24. Гречаный Г. В. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по реакции особей на увеличение плотности и ее сезонное изменение / Г. В. Гречаный, И.

- А. Сосунова, И. В. Гордеева // Генетика. - 1996. - Т. 32. - № 10. - С. 1341-1348.
- 25.** Гречаный Г. В. Сезонное изменение устойчивости популяции дрозофилы к низкой температуре и ее связь с плодовитостью / Г. В. Гречаный, И. А. Сосунова, И. В. Гордеева // Генетика. - 1997. - Т. 33. - № 2. - С. 209-215.
- 26.** Гречаный Г. В. Фенотипическая и генотипическая структура природной популяции дрозофилы по счетным морфологическим признакам и ее сезонное изменение / Г. В. Гречаный, Е. Л. Ермаков, И. А. Сосунова // Генетика. - 1998. - Т. 34. - № 12. - С. 1619-1629.
- 27.** Гречаный Г. В. Популяционная структура дрозофилы по количественным мерным признакам и ее сезонное изменение / Г. В. Гречаный, Е. Л. Ермаков, И. А. Сосунова // Журн. общ. биологии. - 2004. - Т. 65. - № 1. - С. 39-51.
- 28.** Докинз Р. Эгоистичный ген / Р. Докинз. - М. : Мир, 1993. - 316 с.
- 29.** Дубинин Н. П. Эволюция и радиация / Н. П. Дубинин. - М. : Атомиздат, 1966. - 742 с.
- 30.** Ермаков Е. Л. Сезонная динамика структуры природной популяции *Drosophila melanogaster* Mg. по количественных морфологических признакам: дисс. канд. биол. наук / Ермаков Евгений Леонидович. - Иркутск : ИГУ, 1999. - 184 с.
- 31.** Ермоленко А. С., Ряховский М. А., Хайруллин Р. М. . Билатеральная изменчивость рентгеноостеометрических показателей пястных костей кисти человека // Саратовский научно-медицинский журнал, 2009. -Т. 5. - № 3. - С. 313-315.
- 32.** Ерофеева Е. А., Наумова М. М. Взаимосвязь физиолого-морфологических показателей листовой пластинки березы повислой с содержанием в ней тяжелых металлов // Вестник Нижегородского университета, 2010. - №1. -С. 140-143.
- 33.** Ефимов В. М. а. Формальная иерархическая классификация классификация типов билатеральной асимметрии биологических объектов / В. М. Ефимов, Ю. К. Галактионов, И. А. Акимов // Докл. АН УССР. - Сер. Б. - 1987. - № 3. - С. 64-66.
- 34.** Ефимов В. М. б. Флуктуирующая асимметрия и ее изменчивость (онтогенетический аспект) / В. М. Ефимов, Ю. К. Галак-

- тионов, И. А. Акимов // Докл. АН УССР. - Сер. Б. - 1987. - № 8. - С. 65-67.
- 35.** Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам / Л. А. Животовский // Фенетика популяций / Л. А. Животовский. - М. : Наука, 1982. - С. 38-46.
- 36.** Животовский Л. А. Проблемы анализа комплекса признаков / Животовский Л. А. // Сб. науч. трудов «Экологическая генетика и эволюция». - Кишинев : Штиинца, 1987. - 166 с.
- 37.** Животовский Л. А. Фенотипическая пластичность размеров и формы крыла у *Drosophila melanogaster* и *Drosophila simulans* / Животовский Л. А. // Генетика. - 1996. - Т. 32. - № 4. - С. 66-71.
- 38.** Закс Л. Статистическое оценивание / Л. Закс. - М. : Статистика, 1976. - 598 с.
- 39.** Захаров В. М. Основные методы популяционных исследований билатеральных структур животных / В. М. Захаров // Физиология и популяционная экология животных / В. М. Захаров. - Саратов, 1978. Вып. 5 (7). - С. 54-60.
- 40.** Захаров В. М. Флуктуирующая асимметрия билатеральных структур животных в природных популяциях: автореф. дисс. канд. биол. наук / В. М. Захаров. - М. : Ин-т биологии развития АН СССР, 1979. - 19 с.
- 41.** Захаров В. М. К оценке асимметрии билатеральных признаков, как популяционной характеристики / В. М. Захаров, В. В. Зюганов // Экология. - 1980. - № 1. - С. 10-16.
- 42.** Захаров В. М. Асимметрия морфологических структур животных, как показатель незначительных изменений состояния среды / В. М. Захаров // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. - Л. : Гидрометиздат, 1981. - С. 115-125.
- 43.** Захаров В. М. Феногенетический аспект исследований природных популяций / В. М. Захаров. - М. : Наука, 1982. - С. 86-94.
- 44.** Захаров В. М. Анализ морфологической изменчивости как метод оценки состояния природных популяций / В. М. Захаров, А. В. Яблоков // Новые методы изучения почвенных животных в радиоэкологических исследованиях / В. М. Захаров, А. В. Яблоков. - М. : Наука, 1985. - С. 176-185.

45. Зорина А. А., Коросов А. В. Характеристика флуктуирующей асимметрии листа двух видов берез в Карелии // Экология. Экспериментальная генетика и физиология. Труды Карельского научного центра РАН, 2007. - С. 28-36.
46. Иогансен В. Элементы точного учения об изменчивости с основами биологической вариационной статистики / В. Иогансен. - Сельхозгиз, 1933. - 87 с.
47. Касинов В. Б. О симметрии в биологии / В. Б. Касинов. - Л. : Наука, 1971. - 46 с.
48. Кейлоу П. Принципы эволюции / П. Кейлоу. - М. : Мир, 1986. - 127 с.
49. Киреева И. М. Внутрипопуляционные аспекты динамики численности непарного шелкопряда / И. М. Киреева // Мат. 8 съезда Всесоюзного энтомологического общества. - Вильнюс. - 1981. - С. 83-84.
50. Киреева И. М. Фенотические исследования популяции непарного шелкопряда в Нижнем Приднепровье / И. М. Киреева // Мат. 3 Всесоюз. совещ. «Фенетика популяций». - Саратов. - 1985. - С. 133-134.
51. Кожара А. М. Структура показателя флуктуирующей асимметрии и его пригодность для популяционных исследований / А. М. Кожара // Биол. науки. - 1985. - № 6. - С. 1123-1134.
52. Корзун В. М., Никитин А. Я. Асимметрия щетинок у блох *Citellophilus tesquorum* как возможный маркер способности к блокообразованию // Мед. паразитология и паразитарные болезни, 1997. - № 1. - С. 34-36.
53. Корзун В. М., Никитин А. Я., Попков А. Ф., Токмакова Е. Г., Чипанин Е. В. Изучение уровня флуктуирующей асимметрии билатеральных морфологических признаков у носителей и переносчиков возбудителя чумы // Chinese Journal of Control of endemic disease, 1999. - № 14. - Р. 202-203.
54. Корзун В. М., Никитин А. Я., Базанова Л. П., Токмакова Е. Г., Вержуцкий Д. Б., Воронова Г. А. Качественная неоднородность блохи *Citellophilus tesquorum* по способности к блокообразованию // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. - 2004. - Т. 2, № 1. - С. 89-94.
55. Корочкин Л. И. Взаимодействие генов в развитии / Л. И. Корочкин. - М. : Наука, 1977. - 327 с.

56. Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции / В. А. Красилов. - Владивосток : ДВНЦ АН СССР, 1986. - 135 с.
57. Кузнецов М. Н., Голышкин Л. В. Сравнительная характеристика особенностей флуктуирующей асимметрии листьев яблони в разных экологических условиях // Сельскохозяйственная биология. Серия: Биология растений, 2008. - №3. - С. 72-77.
58. Кузнецова Т. Ю., Демчук Е. В., Пак И. В. Влияние пестицидов на онтогенетическую изменчивость *Drosophila melanogaster*// Вестник Тюменского государственного университета, 2009. -№3. - С. 248-254.
59. Лазебный О. Е. Приспособленность экспериментальных популяций / О. Е. Лазебный, А. Г. Имашева // Генетика. - 1991. - Т. 27. - № 10. - С. 1726-1732.
60. Лазебный О. Е. Личиночная плотность и изменчивость размера в лабораторных культурах *Drosophila melanogaster* / О. Е. Лазебный, Е. Б. Захарчук, А. Г. Имашева // Генетика. - 1996. - Т. 32. - №7. - С. 1010-1012.
61. Левонтин Р. Человеческая индивидуальность: наследственность и среда / Р. Левонтин. - М. : Прогресс, 1993. - 208 с.
62. Лучникова Е. М. Регуляция численности и структуры популяции у дрозофилы / Е. М. Лучникова // Дрозофила в экспериментальной генетике / Е. М. Лучникова. - Новосибирск : Наука. - 1978. - С. 171-196.
63. Любищев А. А. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов / А. А. Любищев. - М. : Наука, 1982. - 180 с.
64. Мглинец В. А. Гомеозисные мутации у дрозофилы и проблемы генетики развития / В. А. Мглинец // *Drosophila melanogaster* в экспериментальной генетике / В. А. Мглинец. - Новосибирск : Наука. - 1978. - С. 41-71.
65. Медведев Ж. А. Молекулярно-генетические механизмы развития / Ж. А. Медведев. - М. : Медицина, 1968. - 267 с.
66. Меттлер Л. Генетика популяций и эволюция / Л. Меттлер, Т. Грегг. - М. : Мир, 1972. -327 с.

67. Морето Б. Форма крыла и температура развития у двух видов дрозофилы: различные участки крыла имеют разные нормы реакции / Б. Морето, А. Г. Имашева, Ж. -Ф. Морен, Ж. Р. Давид // Генетика. - 1998. - № 2. - С. 248-258.
68. Наследова Н. И. Наследование окраски меха у водяной полевки *Arvicola terrestris*/ Н. И. Наследова, Н. Н. Печуркина, А. О. Рувинский // Генетика. - 1980. - Т. 16. - № 2. - С. 347-349.
69. Никитин А. Я., Базанова Л. П., Нечаева Л. К., Корзун В. М., Хабаров А. В., Козец Л. И. Экспериментальное изучение способности гибридов от скрещивания блохи *Citellophilus tesquorum* двух подвидов передавать возбудителя чумы // Мед. паразитология и паразитарные болезни, 1995. - № 4. - С. 14-17.
70. Орлов Л. М. Жилкование крыла златоглазки *Chrisopa aspersa* Wesm. (*Chrisopidae*, *Neuroptera*) как модель микроэволюционных исследований / Л. М. Орлов // Ж. общ. биол. - 1975. -Т. 36. - Вып. 6. - С. 902-913.
71. Панова Т. С. Экологические и морфологические особенности популяций таежного клеща в контрастных условиях обитания (на примере территорий юга и севера Иркутской области): Автореф. дисс. ... канд. биол. наук / Г. А. Данчинова. - Иркутск, 2012. - 24 с.
72. Поллард Дж. Справочник по вычислительным методам статистики / Дж. Поллард. - М. : Финансы и статистика, 1982. - 344 с.
73. Прудовский И. А. Роль цитоплазматических факторов в регуляции дифференцировки и пролиферации соматических клеток / И. А. Прудовский // Биология развития и управление наследственностью / И. А. Прудовский. - М. : Наука, 1986. - С. 192-203.
74. Раппопорт И. А. Феногенетический анализ независимой и зависимой дифференцировки / И. А. Раппопорт // Тр. Ин-та цитол, гистол и эмбр. - М. : Изд-во АН СССР. - 1948. - С. 3-128.
75. Розанова М. А. Изменчивость вегетативных и генеративных признаков у *Antoxatum odoratum* / М. А. Розанова // Изв. Бот. Сада. - 1926. - № 25. - С. 25-30.
76. Рокитский П. Ф. Генетический анализ стерноплевральных щетинок у *Drosophila melanogaster* / П. Ф. Рокитский // Журн. эксп. биол. . - 1927. - Сер. А. - № 3-4. - С. 62-71.
77. Рокитский П. Ф. Биологическая статистика / П. Ф. Рокитский. - Минск : Высш. школа, 1967. - 327 с.

78. Романов Н. С., Ковалев М. Ю. Морфологическая изменчивость мелкочешуйной красноперки *Tribolodon brandti* (Cyprinidae) из некоторых водоемов Дальнего Востока // Чтения памяти В. Я. Леванидова, вып. 3, 2005. - С. 483-491.
79. Северцов А. С. Направленность эволюции / А. С. Северцов. - М., 1990.
80. Солдатова В. Ю. Флуктуирующая асимметрия березы плосколистной (*Betula platyphyla* Sukacz.) как критерий качества городской среды и территорий, подверженных антропогенному воздействию (на примере Якутии) / Автореф. дисс. . Якутский гос. университет, 2006. - 18 с.
81. Тараканов В. В. Эколого-генетическая изменчивость количественных признаков *Drosophila melanogaster*: дисс. канд. биол. наук / Тараканов Владимир Владимирович. - Л. : ЛГУ, 1982. - 132 с.
82. Тараканов В. В. Эколого-генетическая структура популяции дрозофилы (*Drosophila melanogaster*): влияние плотности личинок // В. В. Тараканов // Журн. общ. биол. - 1988. - Т. 49. - № 4. - С. 493-500.
83. Тимофеев-Ресовский Н. В. О фенотипическом проявлении генотипа / Н. В. Тимофеев-Ресовский // Журн. эксп. биол. - 1925. - Сер. А. - № 3-4. - С. 93-142.
84. Тимофеев-Ресовский Н. В. Некоторые вопросы феногенетики / Н. В. Тимофеев-Ресовский, В. И. Иванов // Актуальные вопросы современной генетики. - М. : МГУ, 1966. - С. 114-130
85. Тимофеев-Ресовский Н. В. . Краткий очерк теории эволюции / Н. В. Тимофеев-Ресовский, Н. Н. Воронцов, А. В. Яблоков. - М. : Наука, 1969. - 407 с.
86. Уильямсон М. Анализ биологических популяций / М. Уильямсон. - М. : Мир, 1975. - 271 с.
87. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы / Р. Уиттекер. - М. : Прогресс, 1980. - 327 с.
88. Филиппченко Ю. А. Изменчивость количественных признаков у мягких пшениц / Ю. А. Филиппченко // Изв. бюро ген. евр. - 1926. - № 4. - С. 5-58.
89. Фолкнер Д. С. Введение в генетику количественных признаков / Д. С. Фолкнер. - М. : Агропромиздат, 1985. - 485 с.

90. Хесин Р. Б. Непостоянство генома / Р. Б. Хесин. - М. : Наука, 1984. - 472 с.
91. Хорольская Е. Н., Батлущая И. В. Изучение индивидуальной изменчивости *Pyrrhocoris apterus* в природных популяциях г. Сумы и г. Белгорода // Научные ведомости, 2008. - №3. - С. 12-17.
92. Чернышев В. Б. Экология насекомых / В. Б. Чернышев. - М. : Изд-во МГУ, 1996. - 297 с.
93. Чубинишвили А. Т. Гомеостаз развития в популяциях озерной лягушки (*Rana ridibunda* Pall.), обитающих в условиях химического загрязнения в районе средней волги / А. Т. Чубинишвили // Экология. - 1998. - № 1. - С. 71-74.
94. 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.
95. Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции / С. С. Шварц. - М. : Наука, 1980. - 280 с.
96. Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. Теория стабилизирующего отбора / И. И. Шмальгаузен. - М : Наука, 1968. - 451 с.
97. Шмальгаузен И. И. Избранные труды. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии / И. И. Шмальгаузен. - М. : Наука, 1982. - 278 с.
98. Эрман Л. Генетика поведения и эволюция / Л. Эрман, П. Парсонс // Латерализация у дрозофилы, мыши и человека. - М. : Мир, 1984. - 566 с.
99. Юрцева А. О., Лайус Д. Л., Артамонова В. С., Махров А. А., Студенов И. И., Титов С. Ф. Влияние условий рыбоводных заводов на стабильность развития атлантического лосося из природных популяций рек бассейна Белого моря // Проблемы изучения, рационального использования и охраны ресурсов Белого моря. Матер. IX межд. конф. 11-14 октября 2004 г., Петрозаводск, 2005. - С. 349-353.
100. Ялковская Л. Э. Геномная и онтогенетическая нестабильность в популяциях грызонов // Автореф. дисс/Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской Академии Наук, 2007. - 24 с.

- 101.** Alexander R. McN. Symmetry and precision of control of strength in limb bones of birds / R. McN. Alexander, A. Brandwood, J. D. Currey // J. Zool. - 1984. - V. 203. - P. 135-143.
- 102.** Alibert P. Fluctuating asymmetry in the *Mus musculus* hybrid zone: a heterotic effect in disrupted co-adapted genomes / P. Alibert, S. Renaud, B. Dod, F. Bonhomme, J. C. Auffray // Proc. R. Soc. London B. - 1994. - V. 258. - P. 53-59.
- 103.** Ames L. Amount of asymmetry in centrarchid fish inhabiting heated and nonheated reservoirs / L. Ames, J. Felley, M. H. Smith // Trans. Am. Fish. Soc. - 1979. - V. 108. - P. 489-495.
- 104.** Angus R. A. Quantifying fluctuating asymmetry - not all methods are equivalent / R. A. Angus // Growth. - 1982. - V. 46. - P. 337-342.
- 105.** Angus R. A. Meristic variation in homozygous and heterozygous fish / R. A. Angus, R. H. Schultz // Copeia. - 1983. - P. 287-299.
- 106.** Aparicio J. M. Patterns of growth and fluctuating asymmetry: the effects of asymmetrical investment in traits with determinate growth / J. M. Aparicio // Behav. Ecol. Sociobiol. - 2001. - V. 49. - P. 273-282
- 107.** Bailit H. L. Dental asymmetry as an indicator of genetic and environmental conditions in human populations / H. L. Bailit, P. L. Workmen, J. D. Niswander, C. J. MacLean // Hum. Biol. - 1970. - V. 42. - P. 626-638.
- 108.** Baltensweiler W. The cyclic population dynamics of the grey larch tortrix, *Zeiraphera griseana*, Hübner / W. Baltensweiler // Insect abundance / W. Baltensweiler. - Oxford, 1968. - P. 88-97.
- 109.** Baltensweiler W. The relevance of changes in the composition of larch bud moth populations for the dynamics of its numbers / W. Baltensweiler // Proc. Adv. Study Inst. Dynamics Numbers Popul. / W. Baltensweiler. - Oosterbeek, 1970. - P. 208-219.
- 110.** Beardmore J. A. Developmental stability in constant and fluctuating temperature / J. A. Beardmore // Heredity. - 1960. - V. 14. - 411 p.
- 111.** Beardmore J. A. A genetic basis for lateral bias / J. A. Beardmore // Symp. on the Mutational Process / J. A. Beardmore. - Praga, 1965. - P. 75-83.
- 112.** Benderlioglu Z. Fluctuating asymmetry predicts human reactive aggression / Z. Benderlioglu, P. W. Sciulli, R. J. Nelson // Am. J. Hum. Biol. - 2004. - V. 16. - №4. - P. 458-469.

- 113.** Belyaev D. K. The influence of stress on variation and its role in evolution / D. K. Belyaev, P. M. Borodin // *Biologisches Zentralblatt*. - 1982,- V. 100. - P. 705-714.
- 114.** Biemont C. Homeostasis, enzymatic heterozygosity and inbreeding depression in natural population of *Drosophila mel.* / C. Biemont // *Genetica*. - 1983. - V. 61. - P. 179-189.
- 115.** Blanckenhorn W. U. Fluctuating asymmetry, body size and sexual selection in the dung fly *Sepsis cynipsea* - testing the good genes assumptions and predictions / W. U. Blanckenhorn, T. Reusch, C. Mühlhäuser // *J. evol. biol.* - 1998. - V. 11. - P. 735-753.
- 116.** Bradley B. P. Developmental stability of *Drosophila melanogaster* under artificial and natural selection in constant and fluctuating environments / B. P. Bradley // *Genetics*. - 1980. - V. 95. - P. 1033-1042.
- 117.** Bruckner D. The influence of genetic variability on wing asymmetry in honeybees (*Apis mellifera*) / D. Bruckner // *Evolution*. - 1976. - V. 30. - P. 100-108.
- 118.** Chippindale A. Persistence of subtle departures from symmetry over multiple molts in individual brachyuran crabs: relevance to developmental stability / A. Chippindale, A. Palmer // *Genetica*. - 1993,- V. 89. - №1-3. - P. 185-199.
- 119.** Clarke G. M. The genetic basis of developmental stability in *Apis mellifera*: heterozygosity versus genic balance / G. M. Clarke, B. P. Oldroyd, P. Hunt // *Evolution*. - 1992. - V. 46. - P. 753-762.
- 120.** Dobzhansky Th. Genetics of homeostasis in *Drosophila* / Th. Dobzhansky, B. Wallace // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. - 1953. - V. 39. - P. 162-171
- 121.** Dobzhansky Th. Developmental homeostasis in natural populations of *Drosophila pseudoobscura* / Th. Dobzhansky, H. Levene // *Genetics*. - 1955. - V. 40. - P. 797-808.
- 122.** Dobzhansky Th. What is an adaptive trait? / Th. Dobzhansky // *Amer. Natur.* - 1956. - V. 90. - № 855. - P. 337-347.
- 123.** Fowler K. Fluctuating asymmetry does not increase with moderate inbreeding in *Drosophila melanogaster* /K. Fowler, M. C. Whitlock // *Heredity*. - 1994. - V. 73. - P. 373-376.
- 124.** Felley J. Analysis of morphology and asymmetry in bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) in the southeastern United States / J. Felley // *Copeia*. - 1980. - P. 18-29.

- 125.** Fisher R. A. The possible modification of the response of the wild type to recurrent mutation / R. A. Fisher // *Am. Nat.* - 1928. - V. 65. - P. 15-126.
- 126.** Fisher R. A. The Genetical Theory of Natural Selection / R. A. Fisher. - Clarendon Press, Oxford, 1930. - 215 p.
- 127.** Fox S. F. Natural selection on morphological phenotypes of the lizard *Uta Stansburiana* / S. F. Fox // *Evolution.* - 1975. - V. 29. - P. 95-107.
- 128.** Graham J. H. Directional asymmetry and the measurement of developmental instability / J. H. Graham, J. M. Emlen, D. C. Freeman, L. J. Leamy, J. A. Kieser // *Biological Journal of the Linnean Society.* - 1998, - V. 64. - P. 1-16.
- 129.** Graham J. H. Genomic coadaptation and developmental stability within introgressed populations of *Enneacanthus gloriatus* and *E. obesus* (Pisces, Centrarchidae) / J. H. Graham, J. D. Felley // *Evolution.* - 1985. - V. 39. - P. 104-114.
- 130.** Graham J. Antisymmetry, directional asymmetry and dynamic morphogenesis / J. Graham, D. C. Freeman, J. Emlen // *Genetica.* - 1993. - V. 89. - № 1-3. - P. 121-137.
- 131.** Greene D. L. Fluctuating dental asymmetry and measurement error / D. L. Greene // *Am. J. Phys. Anthropol.* - 1984. - V. 65. - P. 283-89.
- 132.** Gruneberg H. Genetical studies on the skeleton of the mouse / H. Gruneberg // *J. Genet.* - 1952. - V. 51. - P. 95-114.
- 133.** Hagen D. W. Inheritance of numbers of lateral plates and gillrakers in *Gasterosteus aculeatus* / D. W. Hagen // *Heredity.* - 1973. - V. 30. - P. 303-312.
- 134.** Hicks M. V. Bilateral asymmetry in yellow perch (*Perca flavescens*) as an indicator of environmental contamination / M. V. Hicks // MSc thesis. Ohio State Univ., Columbus. - 1981. - P. 122-125.
- 135.** Hochwender C. G. Fluctuating asymmetry in a *Salix* hybrid system: the importance of genetic versus environmental causes / C. G. Hochwender, R. S. Fritz // *Evolution.* - 1999. - V. 53. - P. 408-416.
- 136.** Hodar J. A. Leaf fluctuating asymmetry of Holmoak in response to drought under constraining climatic conditions / J. A. Hodar // *J. of Arid Environments.* - 2002. - V. 52. - P. 233-243.
- 137.** Hoffman A. A. Trait variability and stress: canalization, devel-

- opmental stability and the need for a broad approach / A. A. Hoffman, R. Woods // Ecology Letters. - 2001. - V. 4. - P. 97-100.
- 138.** Hubbs C. L. Bilateral asymmetry and bilateral variation in fishes / C. L. Hubbs, L. C. Hubbs // Pap. Mich. Acad. Sci. Arts Lett. - 1989. - V. 30. - P. 229-311.
- 139.** Hurtago L. Developmental stability and environmental stress in natural populations of *Drosophila pachea* / L. Hurtago, S. Castrezana // Ecotoxicology. - 1997. - V. 6. - P. 233-238.
- 140.** Imasheva A. G. Effects of extreme temperatures on phenotypic variation and developmental stability in *D. melanogaster* and *D. buzzatii* / A. G. Imasheva, V. Loeschke, L. A. Zhivotovsky, O. E. Lazebny // Biol. J. Linn. Soc. - 1996. - V. 61. - P. 117-126.
- 141.** Jackson J. F. A search for the population asymmetry parameter / J. F. Jackson // Syst. Zool. - 1973. - V. 22. - P. 166-170.
- 142.** Jagoe C. H. Fluctuatin asymmetry in fishes inhabiting acidified and unacidified lakes / C. H. Jagoe, T. A. Haines // Can. J. Zool. - 1985. - V. 63. - P. 130-138.
- 143.** Jants R. L. Interpopulation variation in fluctuating asymmetry of the palmar A-B ridge count / R. L. Jants, R. S. Webb // Am. J. Phys. Anthropol. - 1982. - V. 57. - P. 253-259.
- 144.** Jenkins N. L. Genetic and maternal variation for heat resistance in *Drosophila* from the field / N. L. Jenkins, A. A. Hoffman // Genetics. - 1994. - V. 137. №3. - P. 783-789.
- 145.** Jolicoeur P. Bilateral asymmetry and asymmetry in limb bones of *Martes americana* and man / P. Jolicoeur // Rev. Can. Biol. - 1963. - V. 22. - P. 409-432.
- 146.** Kat P. W. The relationship between heterozygosity for enzyme loci and developmental homeostasis in peripheral populations of aquatic bivalves / P. W. Kat // Am. Nat. - 1982. - V. 119. - P. 824-832.
- 147.** Kimball R. T. Fluctuating asymmetry in red junglefowl / R. T. Kimball, J. D. Ligon, M. Merola-Zwartjes // J. evol. biol. - 1997. - V. 10. - P. 441-457.
- 148.** Kozlov M. V. Are fast growing birch leaves more asymmetrical / M. V. Kozlov // Oikos. - 2003. - V. 101. - № 3. - P. 654-658.
- 149.** Lane R. P. Morphometric symmetry in antennae of *Culicoides* (Diptera) / R. P. Lane // J. Nat. Hist. - 1984. - V. 18. - P. 651-656.

- 150.** Leamy L. Directional selection and developmental stability / L. Leamy, W. Atchley // *Growth*. - 1985. - V. 49. - P. 8-18.
- 151.** Leamy L. J. Dominance, epistasis, and fluctuating asymmetry / L. J. Leamy // *Developmental Instability: Causes and Consequences*. Edited by M. Polak. Oxford University Press / L. J. Leamy. - New York., 2003. - P. 142-156.
- 152.** Leamy L. Morphological integration of fluctuating asymmetry in the mouse mandible / L. Leamy // *Genetica*. - 1993. - V. 89. - № 1-3. - P. 139-153.
- 153.** Leamy L. Morphometric studies in inbred and hybrid house mice / L. Leamy // *Am. Nat.* - 1984. - V. 123. - P. 579-93.
- 154.** Leamy L. J. Quantitative trait loci for directional but not fluctuating asymmetry of mandible characters in mice / L. J. Leamy, D. Pomp, E. J. Eisen, J. M. Cheverud // *Genet. Res., Camb.* - 2000. - V. 76. - P. 27-40.
- 155.** Leamy L. J. An epistatic genetic basis for fluctuating asymmetry of mandible size in mice / L. J. Leamy, E. J. Routman, J. M. Cheverud // *Evolution*. - 2002. - V. 56. - № 3. - P. 642-653.
- 156.** Leary R. F. Developmental stability and enzyme heterozygosity in rainbow trout / R. F. Leary, F. W. Allendorf, K. L. Knudsen // *Nature*, 1983. - V. 301. - P. 71-72.
- 157.** Leary R. F. Superior developmental stability of heterozygotes of enzyme loci in salmonid fishes / R. F. Leary, F. W. Allendorf, K. L. Knudsen // *Am. Nat.* - 1984. - V. 124. - P. 540-51.
- 158.** Leary R. F. **a.** Inheritance of meristic variation and the evolution of developmental stability in rainbow trout / R. F. Leary, F. W. Allendorf, K. L. Knudsen // *Evolution*. - 1985. - V. 39. - P. 308-14.
- 159.** Leary R. F. **6.** Developmental instability and high meristic counts in interspecific hybrids of salmonid fishes / R. F. Leary, F. W. Allendorf, K. L. Knudsen // *Evolution*. - 1985. - V. 39. - P. 1318-1326.
- 160.** Leary R. F. Heterozygosity and developmental stability in gynogenetic diploid and triploid rainbow trout / R. F. Leary, F. W. Allendorf, S. R. Phelps, K. L. Knudsen // *Heredity*. - 1985. - V. 54. - P. 219-225.
- 161.** Lerner I. M. Genetic homeostasis / I. M. Lerner. - Edinburg: Oliver and Boyd, 1954. - 134 p.
- 162.** Ludwig W. Das Rechts-Links Problem im Tierreich und beim Menschen / W. Ludwig. - Berlin: Springer, 1932.

- 163.** Markow T. A. Developmental stability in hybrids between the sibling species pair, *Drosophila melanogaster* and *Drosophila simulans* / T. A. Markow, J. P. Ricker // *Genetica*. - 1991. - V. 84. - P. 115-121.
- 164.** Markow T. A. Fluctuating dermatoglyphic asymmetry and the genetics of liability to schizophrenia / T. A. Markow, K. Wandler // *Psychiatry Res.* - 1986. - V. 19. - № 4. - P. 323-328.
- 165.** Martel J. A reply to Kozlov / J. Martel, K. Lempa // *Oikos*. - 2003. - V. 101. - № 3. - P. 659-660.
- 166.** Mason L. G. The population biology of the butterfly, *Euphydryas editha* / L. G. Mason, P. R. Ehrlich, T. C. Emmel // *Evolution*. - 1976. - V. 21. - P. 85-91.
- 167.** Mather K. Genetical control of stability in development / K. Mather // *Heredity*. - 1953. - V. 7. - P. 297-336.
- 168.** McGill A. Competition in *Drosophila*: a case of stabilising selection / A. McGill, K. Mather // *Heredity*. - 1971. - V. 27. - № 3. - P. 473-478.
- 169.** Mitton J. B. Associations among protein heterozygosity, growth rate, and developmental homeostasis / J. B. Mitton, M. C. Grant // *Ann. Rev. of Ecol. and Syst.* - 1984. - V. 15. - P. 479-499.
- 170.** Møller A. P. Fluctuating Asymmetry in Male Sexual Ornaments May Reliably Reveal Male Quality / A. P. Møller // *Animal Behaviour*, 1990. - V. 40,6. - P. 1185-1187.
- 171.** Møller A. P. Punctuated Equilibria or Gradual Evolution: Fluctuating Asymmetry and Variation in the Rate of Evolution / A. P. Møller, A. Pomiankowski // *J. Theor. Biol.* - 1993. - V. 161. - P. 359-367.
- 172.** Møller A. P. **a.** Patterns of fluctuating asymmetry in Sexual Ornaments of Birds from Marginal and Central Populations / A. P. Møller // *The American Naturalist*. - 1995. - V. 145. - P. 316-327.
- 173.** Møller A. P. **b.** Developmental Stability in Population Density and Breed of Chickens (*Gallus gallus*) / A. P. Møller, G. S. Sanotra, K. S. Vestergaard // *Environmental and Stress*. - 1995. - P. 1761-1771.
- 174.** Møller A. P. **b.** Leaf-mining insects and fluctuating asymmetry in elm *Ulmus glabra* leaves / A. P. Møller // *Journal of Animal Ecology*. - 1995. - V. 64. - P. 697-707.

175. Møller A. P. **a** Development of fluctuating asymmetry in tail feathers of the barn swallow *Hirundo rustica* / A. P. Møller // J. Evol. Biol. - 1996. - V. 9. - P. 677-694.
176. Møller A. P. **б**. Developmental Stability of flowers, embryo abortion, and developmental selection in plants / A. P. Møller // Proc. R. Soc. Lond. B. - 1996. - V. 263. - P. 53-56.
177. Møller A. P. **в**. Parasitism and developmental instability of host: a review / A. P. Møller // OIKOS. - 1996. - V. 77. - P. 189-196.
178. Møller A. P. A meta-analysis of heritability of developmental stability / A. P. Møller, R. Thornhill // J. Evol. Biol. - 1997. - V. 10. - P. 1-16.
179. Møller A. P. Antennal asymmetry and sexual selection in a cerambycid beetle / A. P. Møller, C. Zamora-Munoz // Anim. Behav. - 1997. - V. 54. - P. 1509-1515.
180. Møller A. P. **a**. Developmental Stability and Fitness: a Review / A. P. Møller // The American Naturalist - 1997. - V. 149. - №5. - P. 916-932.
181. Møller A. P. **б**. Stress, developmental stability and sexual selection / A. P. Møller // Environmental Stress, Adaptation and Evolution / A. P. Møller, 1997. - P. 255-268.
182. Møller A. P. Asymmetry, Developmental Stability and Evolution / A. P. Møller, J. P. Swaddle. - Oxford University Press, 1997. - 162 p.
183. Moodie G. E. E. Meristic variation, asymmetry and aspects of the habitat of *Culea inconstans* / G. E. E. Moodie // Can. J. Zool. - 1977. - V. 55. - P. 398-404.
184. Neel J. V. A relation between larval nutrition and the frequency of crossing over in the third chromosome of *Drosophila melanogaster* / J. V. Neel // Genetics. - 1941. - V. 26. - P. 506-516.
185. Noss J. F. Fluctuating dental asymmetry in molar dimensions and discrete morphological traits in *Pima Indians* / J. F. Noss, G. R. Scott, R. H. Potter // Am. J. Phys. Anthropol. - 1983. - V. 61. - P. 437-49.
186. Owen Robert D. Analysis of asymmetry and morphometric variation in natural populations of chromosome-damaged mice / Robert D. Owen, K. McBee // Tex. J. Sc. - 1990. - V. 42. - № 4. - P. 319-332.
187. Øxnevad S. A. Is there a relationship between fluctuating asymmetry and reproductive investment in perch (*Perca fluviatilis*) ? / S.

- A. Øxnevad, E. Heibo, L. A. Vollestad // Can. J. Zool. - 2002. - V. 80. - P. 120-125.
- 188.** Palmer A. R. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns / A. R. Palmer, C. Strobeck // Ann. rev. ecol. syst. - 1986. - V. 17. - P. 391-421.
- 189.** Palmer A. R. Fluctuating asymmetry analyses: A primer / A. R. Palmer // T. A. Markow (ed.), Developmental Instability: Its Origins and Evolutionary Implications / A. R. Palmer. - Kluwer, Dordrecht, Netherlands, 1994. - P. 335-364.
- 190.** Palmer A. R. From symmetry to asymmetry: Phylogenetic patterns of asymmetry variation in animals and their evolutionary significance / A. R. Palmer // Proceedings of the National Academy of Sciences (USA). - 1996. - V. 93. - P. 14279-14286.
- 191.** Palmer A. R. Fluctuating asymmetry and developmental stability: Heritability of observable variation vs. heritability of inferred cause / A. R. Palmer, C. Strobeck // Journal of Evolutionary Biology. - 1997. - V. 10. - P. 39-49.
- 192.** Palmer A. R., Strobeck C. Fluctuating asymmetry analysis revisited / A. R. Palmer, C. Strobeck // Developmental instability (DI): causes and consequences. M. Polak, ed. / A. R. Palmer, C. Strobeck. - New York: Oxford University Press, 2003.
- 193.** Pankakoski E. Epigenetic asymmetry as an ecological indicator in muskrats / E. Pankakoski // J. Mammal. - 1985. - V. 66. - P. 52-57.
- 194.** Parker L. T. Fluctuating asymmetry of morphometric characters in house mice L. / T. Parker, L. Leamy // J. Heredity. - 1991. - V. 82. - P. 145-150.
- 195.** Parsons P. A. Morphogenetic homeostasis in mice / P. A. Parsons, W. L. Howe // Aust. J. Biol. Sci. - 1967. - V. 20. - P. 777-784.
- 196.** Parsons P. A. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress / P. A. Parsons // Biol. Rev. - 1990. - V. 65. - P. 131-145.
- 197.** Petavy G. Plasticite phenotypique et norme de reaction de la taille chez *Drosophila melanogaster*: influence de la temperature da developement / G. Petavy, J. Gauthier, J. R. David // Bull. Soc. Ecophysiol. - 1992. - V. 17. - N° 2. - P. 107-113.
- 198.** Polak M. Parasites in crease fluctuating asymmetry of male *Dros. nigr.* : implications for sexual selections / M. Polak // Genetica. - 1993. - V. 89. - N° 1-3. - P. 255-265.

- 199.** Polak M. The quantitative genetics of fluctuating asymmetry / M. Polak, W. T. Starmer // *Evolution*. - 2001. - V. 55. - № 3. - P. 498-511.
- 200.** Rasmuson M. Frequency of morphological deviants as a criterion of developmental stability / M. Rasmuson // *Hereditas* - 1960. - V. 46. - P. 511-35.
- 201.** Reed S. C. Morphological differences and problems of speciations in *Drosophila* / S. C. Reed, E. W. Reed // *Evolution* - 1947. - V. 2. - P. 40-48.
- 202.** Reeve E. C. R. Studies on quantitative inheritance / E. C. R. Reeve, F. W. Robertson // *Z. Vererbungslehre*. - 1954. - V. 86. - P. 269-288.
- 203.** Reeve E. C. R. Some genetic tests on asymmetry of sternopleural chaeta number in *Drosophila* / E. C. R. Reeve // *Genet. Res.* - 1960. - V. 1. - P. 151-172.
- 204.** Roff D. A. Quantitative genetics and fitness: Lessons from *Drosophila* / D. A. Roff, T. A. Mousseau // *Heredity*. - 1987. - V. 58. - P. 103-118.
- 205.** Royston J. P. An extension of Shapiro and Wilk's W test for normality to large samples / J. P. Royston // *Applied Statistics*. - 1982. - V. 31. - P. 115-124.
- 206.** Sakai K. I. Developmental instability in leaves and flowers of *Nicotiana tabacum* / K. I. Sakai, Y. Shimamoto // *Genetics*. - 1965. - V. 51. - P. 801-813.
- 207.** Sang J. H. The ecological determinants of population growth in a *Drosophila* cultures. III. Larval and pupal survival / J. H. Sang // *Physiol. Zool.* - 1949. - V. 22. - № 3. - P. 183-202.
- 208.** Santos M. Genetics of wing size asymmetry in *Drosophila buzzatii* / Santos M. // *J. Evol. Biol.* - 2002. - V. 15. - P. 720-734.
- 209.** Schmalhausen I. I. Factors of Evolutions / I. I. Schmalhausen. - Philadelphia: Blaciston Company, 1949. - 311 p.
- 210.** Schneider S. S. The influence of hybridization between African and European honeybees, *Apis mellifera*, on asymmetries in wing size and shape / S. S. Schneider, L. J. Leamy, L. A. Lewis, G. DeGrandi-Hoffman // *Evolution*. - 2003. - V. 57. - P. 2350-2364.
- 211.** Sciulli P. W. The interaction of stressors in the induction of increased levels of fluctuating asymmetry in the lab. rat / P. W. Sciulli,

- W. J. Doyle, C. Kelley, P. Siegel // Am. J. Phys. Anthropol. - 1979. - V. 50. - P. 279-284.
- 212.** Siegel M. I. Fluctuating dental asymmetry and audiogenetic stress / M. I. Siegel, H. H. Smookler // Growth. - 1973. - V. 37. - P. 35-39.
- 213.** Siegel M. I. Stress and fluctuating asymmetry in various species of rodents / M. I. Siegel, W. J. Doyle // Growth. - 1975. - V. 39. - P. 363-369.
- 214.** Siegel M. I. The effects of cold stress on fluctuating asymmetry in the dentition of the mouse / M. I. Siegel, W. J. Doyle // J. Exp. Zool. - 1975. - V. 191. - P. 211-14.
- 215.** Sokoloff A. Geographic variation of quantitative characters in populations of *Dr. pseudoobs.* / A. Sokoloff // Evolution. - 1965. - V. 19. - № 3. - P. 300-310.
- 216.** Soule M. E. Phenetics of natural populations / M. E. Soule // Am. Nat. - 1967. - V. 101. - P. 141-160.
- 217.** Soule M. E. Phenetics of natural populations / M. E. Soule, B. Baker // Heredity. - 1968. - V. 23. - P. 611-614.
- 218.** Soule M. E. Heterozygosity and developmental stability: another look / M. E. Soule // Evolution. - 1979, - V. 33. - № 4. - P. 396-401.
- 219.** Soule M. E. Developmental instability of extreme phenotypes / M. E. Soule, J. Couzin-Roudy // Am. Nat. - 1982. - V. 120. - P. 765-786.
- 220.** Soule M. E. The theory and some consequences / M. E. Soule // Am. Nat. - 1982. - V. 120. - P. 751-764.
- 221.** Stalker H. D. Seasonal andiation in the morphology of *Drosophila rebusta Sterttewant* / H. D. Stalker, H. L. Carson // Evolution. - 1949. - V. 3. - № 4. - P. 330-343.
- 222.** Sükamäki P. No relationship between fluctuating asymmetry and fitness in *Lichnis viscaria* / P. Sükamäki, A. Lammi // Evolutionary Ecology. - 2002. - V. 16. - P. 567-577.
- 223.** Sumner J. L. Bilateral asymmetry and its relation to certain problems in genetics / J. L. Sumner, R. R. Huestis // Genetics. - 1921. - V. 6. - P. 445-85.
- 224.** Suzuki D. T. An introduction to genetic analysis / D. T. Suzuki, J. F. Griffiths, R. C. Lewontin. - San Francisco: W. H. Freeman and company, 1981. - 907 p.

- 225.** Tanaka S. Variations in nine-spine sticklebacks, *Pungitius pungitius* and *P. sinensis*, in Honsu / S. Tanaka // Jpn. J. Ichthyol. . - 1982. - V. 29. - P. 203-212.
- 226.** Tantawy A. O. Studies on natural populations of *Drosophila* / A. O. Tantawy // Evolution. - 1964. - V. 18. - № 6. - P. 560-570.
- 227.** Tebb G. Stability in development and relational balance of X-chromosomes in *Drosophila melanogaster* / G. Tebb, J. M. Thoday // Nature. - 1958. - V. 174. - P. 1109-1110.
- 228.** Thoday J. M. Balance. Heterozygosity and developmental stability / J. M. Thoday // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. - 1955. - V. 20. - P. 318-326.
- 229.** Thoday J. M. Homeostasis in a selection experiment / J. M. Thoday // Heredity. - 1958. - V. 12. - P. 401-415.
- 230.** Townsend G. C. Dental asymmetry in Australian aboriginals / G. C. Townsend, T. Brown // Hum. Biol. - 1980. - V. 52. - P. 661-673.
- 231.** Truslove G. M. Genetical studies on the skeleton of the mouse / G. M. Truslove // Genet. Res. Cambridge. - 1961. - V. 2. - P. 431-38.
- 232.** Valentine D. W. Effects of p. p'-DDT on developmental stability of pectoral fin rays in the grunion, *Leuresthes tenuis* / D. W. Valentine, M. E. Soule // Fish. Bull. US. - 1973. - V. 71. - P. 921-926.
- 233.** Valentine D. W., Soule M. E. Asymmetry analysis in fishes / D. W. Valentine, M. E. Soule // Fish. Bull. US. - 1973. - V. 71. - P. 357-70.
- 234.** Valkama J. Impact of climatic factors on the developmental stability of mountain birch growing in a contaminated area / J. Valkama, M. Kozlov // J. App. Ecology. - 2001. - V. 38. - P. 665-673.
- 235.** Van Dongen S. How repeatable is the estimation of developmental stability by fluctuating asymmetry? / Van Dongen S. // Proc. R. Soc. Lond. B. - 1998. - V. 265. - P. 1423-1427.
- 236.** Van Dongen S. Heritability of tibia fluctuating asymmetry and developmental instability in the winter moth (*Operophtera brumata* L.) / S. Van Dongen, E. Sprongers // Heredity. - 1999. - V. 82. - № 5. - P. 535-542.
- 237.** Van Valen L. Study of fluctuating asymmetry / L. Van Valen // Evolution. - 1962. - V. 16. - № 2. - P. 125-146.
- 238.** Vrijenhoek R. C. Heterozygosity and developmental stability under sexual and asexual breeding systems / R. C. Vrijenhoek, S. Lermans // Evolution. - 1982. - V. 36. - P. 768-76.

- 239.** Waddington C. H. The strategy of the genes / C. H. Waddington. - L. : George Allen Unwin, 1957. -262 p.
- 240.** Waddington C. H. Experiments on canalizing selection / C. H. Waddington // Genet. Res. - 1960. - V. 1. - P. 140-150.
- 241.** Waldmann P. The effect of inbreeding on fluctuating asymmetry in *Scabiosa canescens* (Dipsacaceae) / P. Waldmann // Evolutionary Ecology. - 2001. - V. 15. - P. 117-127.
- 242.** Wayne R. K. Morphological variability and asymmetry in the cheetah (*Acinonyx jubatus*), a genetically uniform species / R. K. Wayne, W. S. Modi, S. J. O'Brien // Evolution. - 1986. - V. 40. - P. 78-85.
- 243.** Weber K. E. Increased selection response in larger populations. I. Selection of wing-tip height *Drosophila melanogaster* at three population sizes / K. E. Weber // Genetics. - 1990. - V. 125. - № 3. - P. 579-584.
- 244.** Wellington W. G. Qualitive change in natural population during changes in abundance / W. G. Wellington // Canad. J. Zool. - 1960. - V. 38. - № 2. - P. 289-314.
- 245.** Whitlock M. The heritability of fluctuating asymmetry and the genetic control of developmental stability / M. Whitlock // Proc. R. Soc. Lond. B. - 1996. - V. 263. - P. 849-854.
- 246.** Zakharov V. M. Fluctuating asymmetry as an index of developmental homeostasis / V. M. Zakharov // Genetica (Pol). - 1981. - V. 13. - P. 241-56.

Оглавление

Введение	3
Глава I. Асимметрия особей как биологическое явление.....	5
1. 1. Понятие асимметрии организмов	6
1. 2. Асимметрия особей как часть генетики количественных признаков	8
1. 3. Онтогенез и нарушение билатеральной симметрии организмов...	9
1. 4. Влияние среды на асимметрию	24
1. 5. Эволюционное значение асимметрии.....	29
Глава II. Материал и методы.....	31
Глава III. Структура и сезонная динамика асимметрии билатеральных признаков в природной популяции <i>Drosophila melanogaster</i>	36
3. 1. Качественная оценка асимметрии в популяции дрозофилы	36
3. 2. Характеристика популяции дрозофилы по антисимметрии и направленной асимметрии и их сезонная динамика.....	39
3. 2. 1. Подбор математического метода выявления направленной асимметрии признаков	39
3. 2. 2. Антисимметрия и направленная асимметрия в популяции дрозофилы.....	41
3. 3. Характеристика популяции дрозофилы по флуктуирующей асимметрии и ее сезонные изменения.....	47
3. 3. 1. Математические основания оценки флуктуирующей асимметрии	48
3. 3. 2. Общая оценка флуктуирующей асимметрии в популяции дрозофилы.....	52
3. 3. 3. Структура популяционной изменчивости флуктуирующей асимметрии	56
3. 4. Обсуждение	65
Глава IV. Структура популяции дрозофилы по флуктуирующей асимметрии особей и ее сезонное изменение	74
4. 1. Фенотипическая структура популяции по флуктуирующей асимметрии	74
4. 2. Генотипическая структура популяции по флуктуирующей асимметрии	79
4. 3. Сравнительный анализ фенотипического и генотипического составов исследуемой популяции по флуктуирующей асимметрии...	84
4. 4. Обсуждение	86
Заключение.....	94
Список сокращений.....	96
Библиографический список	97

Дмитрий Евгеньевич Гавриков
d_gavrikov@mail.ru

Анализ асимметрии в природной популяции
Drosophila melanogaster
Монография

ISBN 978-5-91344-462-2

Редактор Харчук А.А.

Подписано к печати 12.12.2012

Усл. -печ. л. 7,5.

Заказ 13012

Цена договорная.

Бумага офсетная. Формат 1\16.

Тираж 300 экз.

*Издательство Федерального бюджетного государственного
образовательного учреждения
высшего профессионального образования
«Восточно-сибирская государственная академия образования»
г. Иркутск, ул. Нижняя Набережная, 6*
