

На правах рукописи

**Новицкая
Анна Сергеевна**

**ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ
СЧЕТНЫХ ПРИЗНАКОВ В ПОПУЛЯЦИЯХ ЧЛЕНИСТОНОГИХ**

03.02.08 – экология

Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Иркутск – 2016

Работа выполнена в ФГБОУ ВО «Иркутский государственный университет» Министерства образования и науки РФ

Научный руководитель кандидат биологических наук, доцент
Гавриков Дмитрий Евгеньевич,

Научный консультант доктор биологических наук, доцент
Никитин Алексей Яковлевич,

Официальные оппоненты: доктор медицинских наук,
Козлова Ирина Валерьевна
Научный центр проблем здоровья семьи и репродукции человека (Иркутск);

кандидат биологических наук,
Миронова Анастасия Сергеевна
Сибирский институт физиологии и биохимии
растений СО РАН (г. Иркутск)

Ведущая организация: Федеральное государственное бюджетное
образовательное учреждение высшего образования
«Омский государственный педагогический
университет» Минобрнауки России

Защита состоится «9» июня 2016 г. в 16.00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.074.07 при ФГБОУ ВО «Иркутский государственный университет» по адресу: 664003, г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5, ауд. 219.

Отзывы просим направлять ученому секретарю диссертационного совета по адресу: 664003, г. Иркутск, ул. Карла Маркса, 1, биолого-почвенный факультет ИГУ.
Тел. / факс: (3952) 241855; e-mail: dissovet07@gmail.com

С диссертацией можно ознакомиться в научной библиотеке ФГБОУ ВО «Иркутский государственный университет» по адресу: 664003, г. Иркутск, ул. Сухэ-Батора, 5, ауд. 219 и на сайте: http://isu.ru/filearchive/dissert/disser_Novitskaya.pdf

Автореферат разослан «__» апреля 2016 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
Кандидат биологических наук, доцент



А.А. Приставка

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Приобретение билатеральной симметрии – важное эволюционное достижение, позволившее расширить спектр фенотипической изменчивости организмов (Захаров, 1987). Распространенность явления асимметрии по билатеральным признакам в 20-30-х годах XX века активно изучали Б.Л. Астауров, Н.В. Тимофеев-Ресовский, Ю.А. Филипченко. В результате Б.Л. Астауровым (1974; 1978) открыт принципиально новый тип проявления фенотипической изменчивости, когда на двух сторонах тела признаки реализуются независимо друг от друга – флуктуируют. В 60-70 гг. дана классификация типов билатеральной асимметрии и разработаны индексы ее оценки (Захаров, 1987; Тимофеев-Ресовский, 2009; VanValen, 1962; Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1996). Значительное внимание, уделяемое изучению этого явления, связано с зависимостью уровня флуктуирующей асимметрии (ФА) от действия экологических факторов, посредством влияния стрессов различной природы на стабильность онтогенеза. Как следствие, мониторинг состояния популяций часто базируется на анализе уровня ФА (Захаров, 1987; Гелашвили, 2004; Гавриков, 2005; 2012; Васильев и др., 2007; Трубянов, 2010; Palmer, Strobeck, 1986; Klingenberg et al., 2004; LeClerc et al., 2005). Следует отметить, что эти работы включают минимум два самостоятельных направления исследований. С одной стороны, на основе данных об уровне шумов развития проявления билатеральных признаков, судят о характере действия внешних факторов на особей и популяции, что широко используется, например, при изучении антропогенного влияния. С другой стороны, стабильность онтогенеза особей определяет уровень их сопротивляемости воздействиям, в том числе инвазиям (Исюмов, Касьянов, 1981), что в случае кровососущих членистоногих может приводить к изменению векторной активности переносчиков возбудителей болезней (Корзун, Никитин, 1997). Вместе с тем, в большинстве работ подобного рода применяются индексы оценки стабильности онтогенеза, которые не предполагают сравнения ожидаемой и фактически наблюдаемой доли симметричных и асимметричных особей в популяциях, то есть подхода, предложенного Б.Л. Астауровым (1974). В результате до сих пор нет ясности насколько широко распространено в природе явление флуктуирующей изменчивости по билатеральным признакам, как часто и по каким причинам могут возникать отклонения от этого типа асимметрии, какова роль симметричных и асимметричных особей у переносчиков возбудителей природно-очаговых болезней в эпизоотическом процессе.

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

Основные задачи исследования.

1. Исследовать диапазон фенотипической изменчивости в популяциях членистоногих и подходы к дифференциации разных типов проявлений асимметрии по билатеральным счетным признакам с помощью компьютерной симуляции;
2. Исследовать изменения встречаемости симметричных форм и стабильности онтогенеза под воздействием сезонных факторов по счетным признакам у дроздофилов;
3. Оценить влияние экологических факторов на встречаемость симметричных форм и стабильность развития мух с учетом однородности исследуемых выборок и адаптивной важности признаков;

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

Научная новизна. На основе анализа данных, полученных с помощью компьютерной симуляции изменчивости билатеральных счетных признаков, предложены новые способы дифференциации направленной и ненаправленной асимметрии, флуктуирующей и антисимметрии. Предложен индекс (Сф-Ст), описывающий соотношение фактически наблюдаемой доли симметричных форм (Сф) и теоретически ожидаемой (Ст) по правилу Астаурова, который характеризует неоднородность выборок. Разработан подход к прогнозу значений Сф-Ст в искусственно созданных выборках. Показано, что в природе в популяциях членистоногих значения Сф обычно выше Ст, но это не означает нарушение правила Астаурова, а может быть обусловлено неоднородностью выборок. Рассчитаны границы ($\text{Сф} > 1/\text{число морф}$ и $\text{Сф-Ст} < 0,32$) в пределах которых может проявляться естественная вариация ФА в популяциях. Выход за эти границы свидетельствует, либо об изменении типа билатеральной асимметрии, либо о действии естественного отбора. Исследование популяций насекомых и клещей показало, что большинство счетных билатеральных признаков у них изменяется по типу ФА. Совместное применение двух индексов (Сф-Ст и показателя дисперсии разности в проявлении признака с двух сторон тела), позволило повысить надежность оценки стабильности онтогенеза членистоногих при изучении влияния экологических факторов. Для дрозофилы установлено, что в менее благоприятных условиях развития, когда фенотипическая изменчивость по адаптивно важному признаку снижается, гетерогенность по признаку с меньшей селективной ценностью сохраняется. Не выявлено различий в стабильности онтогенеза у особей таежного клеща с нормальным и аномальным строением экзоскелета, то есть в группах, имеющих разное эпидемиологическое значение.

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

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

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

Положения, выносимые на защиту:

1. Использование индекса Сф-Ст при изучении влияния экологических факторов на встречаемость билатерально симметричных особей в популяциях членисто-

ногих позволяет охарактеризовать неоднородность выборок, увеличивает надежность оценки стабильности развития.

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

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

4. Большинство изученных билатеральных счетных признаков таежного клеща проявляют изменчивость типа ФА. Неоднородность выборок и стабильность развития особей снижаются при их обитании в более суровых условиях климата. Вместе с тем, различий у клещей с нормальным и аномальным строением экзоскелета, то есть различающихся по эпидемиологической значимости, не выявлено.

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

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

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

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

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. БИЛАТЕРАЛЬНАЯ СИММЕТРИЯ КАК ЧАСТНЫЙ СЛУЧАЙ ПРОЯВЛЕНИЕ ФЕНОТИПИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ ОСОБЕЙ

В главе рассмотрены типы билатеральной асимметрии и их распространенность в популяциях животных. Описана история открытия Б.Л. Астауровым флуктуирующей изменчивости. Дана характеристика и методы расчета индексов, применяемых для оценки стабильности онтогенеза в работах отечественных и зарубежных авторов. Отмечается, что, несмотря на значительное количество работ, посвященных изучению асимметрии организмов в популяциях, практически отсут-

ствуют исследования, содержащие сравнение теоретически ожидаемых и фактически наблюдаемых долей симметричных и асимметричных форм. Подчеркнута важность изучения стабильности онтогенеза и факторов, ее определяющих у организмов, имеющих эпидемиологическое значение.

Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Изменчивость проявления билатеральных счетных признаков характеризовали по фактической и теоретически ожидаемой доле симметричных форм (соответственно, Сф и Ст). Ст находили исходя из предположения о независимой реализации отдельных морф исследуемых признаков, на двух сторонах тела (Астауров, 1974): $Ст = (a^2 + b^2 + \dots c^2)$, где а, б, ... с – обозначение долей отдельных морф. Теоретически ожидаемая доля асимметричных форм (АСт) равна: 1-Ст.

Для оценки различий между ожидаемой и наблюдаемой долей симметричных форм введен индекс Сф-Ст, который характеризует стабильность онтогенеза особей, а также неоднородность исследуемых выборок. Кроме того, стабильность онтогенеза оценивали по индексу дисперсии разности (σ_d^2) в проявлении признака с двух сторон тела (Захаров, 1987; Palmer, 1996).

2.1. Краткое описание объектов исследования

Плодовая муха (*Drosophila melanogaster*) и таежный клещ (*Ixodes persulcatus*), относятся к одному типу (Arthropoda), но являются представителями двух классов: Insecta и Arachnida, различающихся биологией и ролью в жизни человека (Шарова, 1999).

2.1.1. Дрозофила

Проанализирован материал, собранный Г.В. Гречаным (1998) в окрестностях пос. Иноземцово Ставропольского края (Северный Кавказ). Особенности строения тела исследованы у имаго *D. melanogaster* трех выборок, представленных генетическими линиями второго поколения: весенняя (отлов проведен 21-25 мая) – 65 линий; летняя (8-11 августа) – 61; осенняя (19-22 сентября) – 59. Изучено два билатеральных счетных признака (число веточек аристы и число стерноплевральных щетинок) у 1850 мух обоих полов (рис. 1).



Рис. 1. Признаки, анализируемые у *Drosophila melanogaster*: А – ариста на голове и вынесенное отдельно увеличенное ее изображение (<http://rostamy.persianguig.com/image/fruit%20fly/>; <http://www.entomology2011.blogfa.com/post/31>); Б – стерноплевральные щетинки (<http://tiaurus.info/9848>)

2.1.2. Таежный клещ

Проанализирован материал, собранный специалистами Иркутского научно-исследовательского противочумного института на территории Иркутской области в 2007-2010 гг.: пригородная зона г. Братска (суровые климатические условия неблагоприятные для жизни таежного клеща) и г. Иркутска (условия жизни для клещей

оптимальны). У самок *I. persulcatus* изучено по четыре счетных билатеральных признака на коксе первой и четвертой пары лапок (рис. 2). Всего проанализировано 455 имаго таежного клеща.

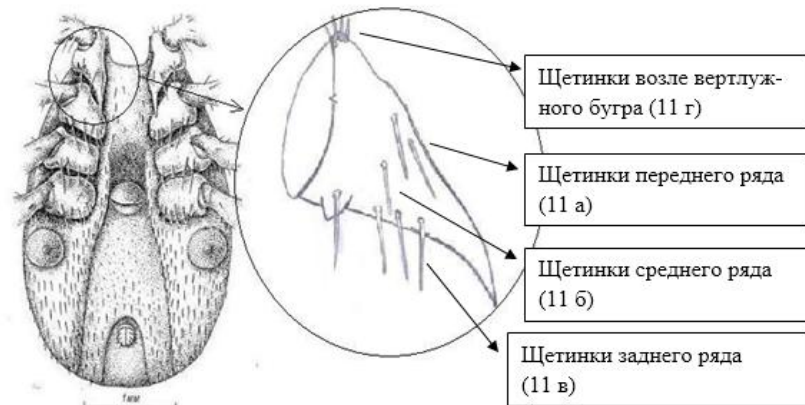


Рис. 2. Признаки хетотаксии на коксах первой пары ног самок *Ixodes persulcatus* (рисунок И.М. Морозова)

2.2. Использование компьютерной симуляции

Создано и исследовано два основных типа массива данных компьютерной симуляции: математические (статистические) и «карточные» модели.

Первый тип основан на математическом описании явления (выборок), которому соответствуют единицы наблюдения («особи»). Создавались выборки с фенотипической изменчивостью билатеральных счетных признаков трех типов: ФА, направленной асимметрией (НА) и антисимметрией (АНС). В качестве признака рассматривали число щетинок, которые представлены отдельными вариантами проявления (морфами). Для каждого типа билатеральной изменчивости составляли и анализировали выборки объемом в 60 «особей», то есть, 120 «сторон тела».

Кроме «идеальных» групп исследовали отклоняющиеся, созданные путем преобразования в каждой выборке 10 % «особей» в симметричные, а также гетерогенные, полученные путем объединения нескольких «идеальных» выборок. Подробное описание подходов к формированию моделей разного типа и их свойств дано по тексту работы. Всего создано и проанализировано 18 моделей первого типа.

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

2.3. Статистическая обработка материала

Для описания выборок применены стандартные показатели вариационной статистики: средняя арифметическая, ошибка средней арифметической, дисперсия, а также построены графики частоты встречаемости определенных значений разновидности проявления признаков с двух сторон тела. Сравнение выборок проведено методами параметрической и непараметрической статистики (Рокицкий, 1973; Закс, 1976; Гавриков, 2008). В частности, использованы критерии Стьюдента (t) и Фишера (F), знаков, χ^2 , различные модели двухфакторного и однофакторного дисперсионных анализов, коэффициент корреляции Пирсона. Различия считали значимыми

при $P < 0,05$ и меньше. Статистическая обработка данных, расчеты и моделирование проведено с применением различных функций программы Microsoft Excel.

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

В случае «идеальных» моделей (соответствующих правилу Астаурова) ФА асимметрия легко выявляется по наличию симметричных «особей», которых не существует при НА и АнС типах. Минимальная величина σ_d^2 в этом случае наблюдается в моделях с НА, а максимальная – при АнС типе асимметрии. Однако непосредственно по величине σ_d^2 определить тип асимметрии невозможно.

Так как в природных популяциях вряд ли возможна реализация признаков в соответствии с «идеальными» моделями, более подробно изучены «неидеальные» их варианты (табл. 1).

Таблица 1

Параметры имитационных моделей выборок с разным типом билатеральной асимметрии, включающие дополнительно 10 % симметричных особей

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

Воспроизведена ситуация с числом морф от двух до четырех. Во всех случаях минимальное значение σ_d^2 наблюдается при НА, а максимальное – при АнС типах асимметрии. В отличие от «идеальных» моделей не только значения σ_d^2 , но и наличие симметричных форм не позволяет дифференцировать разные типы асимметрии, так как они присутствуют во всех выборках (табл. 1).

Следовательно, для выделения разных типов асимметрии билатеральных признаков нужны иные подходы (индексы). Для лучшего понимания вопроса ниже дан более детальный анализ особенностей проявления фенотипической изменчивости билатеральных счетных признаков при их реализации по ФА, НА и АнС типам.

3.1. Исследование результатов компьютерной симуляции направленной асимметрии

Для количественных билатеральных признаков разработан алгоритм выявления НА типа изменчивости (Palmer, Strobeck, 1986; Palmer, 1996), основанный на применении повторных их измерений, с последующим исследованием полученной выборки в двухфакторном дисперсионном анализе (смешанная модель: фиксированный фактор – «сторона тела»; случайный – «особь»). Для счетных признаков такой подход не применим, так как приведет к занижению дисперсии внутри ячеек

при их повторной оценке. Мы предлагаем два других способа: проведение двухфакторного дисперсионного анализа с одним наблюдением в ячейке (факторы: «сторона тела» и «особь»); сравнение величин средней разности в проявлении признака с двух сторон тела (R-L) с 0 на основе критерия Стьюдента в модификации Ван-дер-Вардена (Рокицкий, 1967). Причем, в последнем случае ряд значений показателя разности должен иметь нормальное распределение, что требует специальной проверки. Если это условие выполняется, то параметрический метод (Стьюдента), являющийся по определению более мощным, чем непараметрические критерии (Закс, 1976; Поллард, 1982), позволяет исследовать меньшие по объему выборки особей естественных популяций.

3.2. Исследование результатов компьютерной симуляции ненаправленной симметрии

На основе проведенной симуляции проведен анализ характера распределения значений разности в проявлении счетного билатерального признака с двух сторон тела при ФА и АнС типах асимметрии (рис. 3).

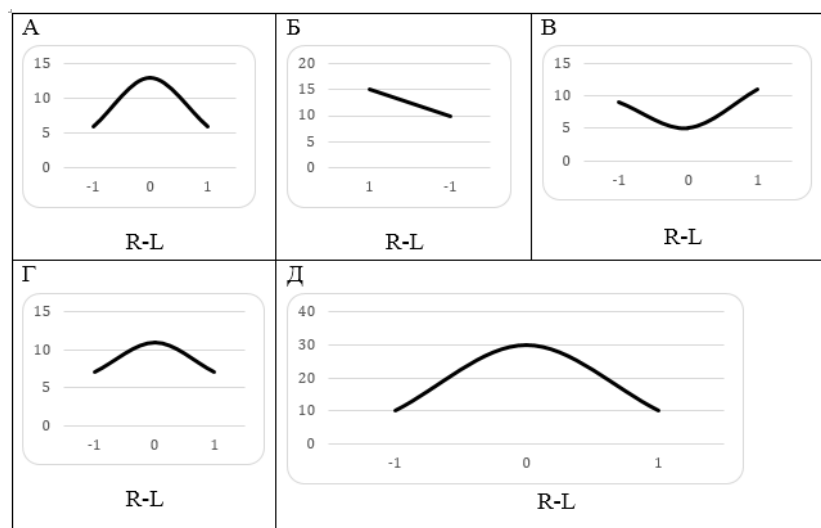


Рис. 3. Графики распределения разницы проявления билатерального счетного признака с двух сторон тела в моделях с разным типом асимметрии: А) «идеальная» ФА; Б) «идеальная» АнС; В) «не идеальная» АнС (наличие симметричных особей); Г) «не идеальная» ФА (избыток асимметричных особей); Д) «не идеальная» ФА (избыток симметричных особей). По оси абсцисс отложены значения R-L, по оси ординат – число «особей».

Во всех случаях ФА тип (варианты А, Г, Д) отличается от АнС (варианты Б, В). Таким образом, для дифференциации АнС и ФА асимметрии можно применить визуальный анализ графиков показателя разности в проявлении признака с двух сторон тела. При ФА изменчивости отчетливо выражена унимодальность с вершиной, направленной вверх (рис. 3).

3.3. Исследование результатов компьютерной симуляции проявления флуктуирующей асимметрии

В табл. 2 приведены данные, полученные при изучении «карточных» моделей. Из нее следует, что в искусственно созданных выборках правило Астаурова о независимом проявлении признака с двух сторон тела надежно реализуется. Фактически полученное число С и АС «особей» соответствует ожидаемым величинам в трех независимо проведенных экспериментах.

Таблица 2

Ожидаемое и фактически наблюдаемое количество симметричных и асимметричных дрозophil по признаку число веточек аристы в «карточных» моделях

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

Гомогенные выборки. Для выявления пороговых значений доли С форм в популяции с изменчивостью признака по типу ФА проведено исследование зависимости частоты их проявления в выборках с разной встречаемостью одной из альтернативных морф (рис. 4). Частота морфы «а» менялась от 0,1 до 0,9 (соответственно, «b» = 1-«а» – от 0,9 до 0,1). Показано, что доля С особей не может быть ниже 0,5 (соответственно, АС>0,5). Наблюдается минимум С форм при «а» = «b» = 0,5 (рис. 4).

Если предположим, что морфы не две, а три, то минимум значения С форм будет при условии «а» = «b» = «с» равен 1/3. В общем виде минимальное ожидаемое значение С равно: $1/m$, где m – число наблюдаемых дискретных морф. Максимум АС особей составит: $(m-1)/m$, что показано А.Я. Никитиным (2005). Полученное нами выражение для минимума С форм (путем преобразования равенства: $C=1-AC=1-(m-1)/m=1/m$) является более простым.

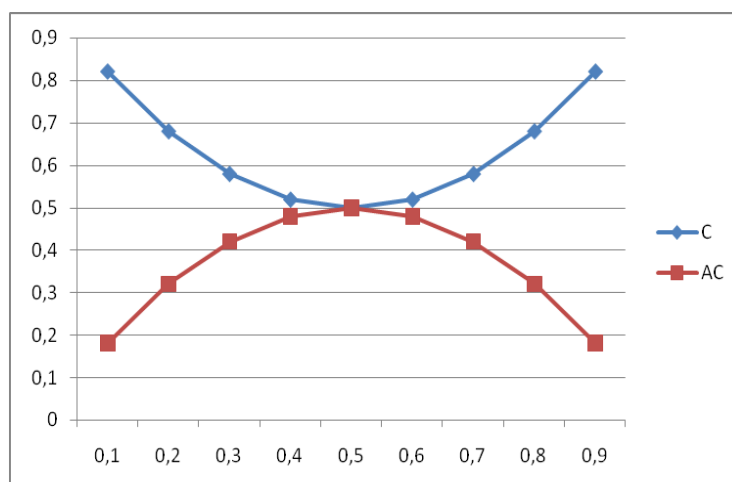


Рис. 4. Характер изменения частот симметричных и асимметричных по билатеральному признаку особей при ФА типе асимметрии в зависимости от значений доли одной из двух морф. По оси ординат – доля С особей; по оси абсцисс – доля морфы «а».

Следовательно, в природных выборках достоверное снижение фактической доли С особей (Сф) по отношению к величине $1/m$, будет служить сигналом для проведения проверки: а) не происходит ли реализация изучаемого признака по типу отличному от ФА; б) не действует ли в популяции отбор против С особей.

Гетерогенные выборки. В табл. 3 представлено соотношение Ст и Сф особей в двух гомогенных выборках с ФА типом асимметрии и при условии их объединения в одну группу. Несмотря на то, что в каждой гомогенной выборке правило Астаурова выполняется, в объединенной группе выявляется избыточность (эксцесс) симметричных форм ($Сф > Ст$).

Таблица 3

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

Выборка	Доля морф	Ст (%) / абс.	Сф (%) / абс.	Сф-Ст	σ_d^2
1	a = 0,6; b = 0,4	$a_1^2 + b_1^2 = 52,0 / 13$	52,0 / 13	0	0,500
2	a = 0,2; b = 0,8	$a_2^2 + b_2^2 = 68,0 / 17$	68,0 / 17	0	0,333
3 (1+2)	a = 0,4; b = 0,6	$a^2 + b^2 = 52,0 / 26$	60,0 / 30	4	0,408

Адаптировав формулы популяционной генетики, мы можем найти значения величины избытка С форм:

$$\text{в долях } 2 \times \left(\sum b_i^2 / K - b_{\Sigma}^2 \right), \quad \text{в абсолютных значениях } 2 \times \left(\sum b_i^2 / K - b_{\Sigma}^2 \right) \times N,$$

где K – число объединяемых групп; b_i – частота морфы b в каждой группе; b_{Σ} – частота морфы b в объединенной (гетерогенной) выборке; N – число особей.

Подчеркнем, что индекс стабильности онтогенеза σ_d^2 объединенной (гетерогенной) выборки отличается от σ_d^2 обеих гомогенных групп, хотя очевидно, что механическое слияние выборок никак не влияет на стабильность развития «особей». Таким образом, необходимо с осторожностью относиться к результатам, основанным на оценке только σ_d^2 , и подкреплять его анализ рассмотрением других показателей (например, Сф-Ст, указывающем на наличие неоднородности в исходном материале).

Чтобы оценить максимально возможную величину эксцесса С форм при ФА изменчивости признаков, проведен анализ абсолютных значений величины избытка Сф в гетерогенной группе в зависимости от изменения долей одной из двух морф в гомогенных выборках (табл. 4). Каждая гетерогенная группа включает две гомогенные ($K=2$), в которых доля морфы «b» изменяется с шагом в 0,1. Показано, что величина эксцесса С форм изменяется в зависимости от величины разности между значениями исследуемой морфы в двух объединяемых гомогенных группах. Максимум эксцесса наблюдается при наибольших различиях в частотах морф между гомогенными выборками (0,8) и по абсолютной величине равен 32 для группы в 100 «особей» (или 0,32 в долях). При этом среднее значение морфы «b» исследуемого признака в объединенной выборке максимально и равно 0,5 (табл. 4).

При $K>2$ величина максимального эксцесса С форм будет меньше, так как показатель K находится в знаменателе формулы расчета величины их эксцесса.

Следовательно, если в природной популяции величина избытка С особей по изучаемому признаку достоверно выше 0,32, то это указывает на то, что, либо в процессе развития преимущественно реализуются С формы (жесткий генетический

контроль фенотипического проявления, соответственно, не ФА асимметрия), либо симметричные особи лучше выживают в окружающей среде.

Таблица 4

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

Доля морфы b в группе 1	Доля морфы b в группе 2	Разность долей морфы b в двух группах	Доля морфы b в объединенной группе (b_{Σ})	Абсолютное значение эксцесса С форм
0,1	0,2	-0,1	0,15	0,5
0,1	0,3	-0,2	0,20	2,0
0,1	0,4	-0,3	0,25	4,5
0,1	0,5	-0,4	0,30	8,0
0,1	0,6	-0,5	0,35	12,5
0,1	0,7	-0,6	0,40	18,0
0,1	0,8	-0,7	0,45	24,5
0,1	0,9	-0,8	0,50	32,0
0,2	0,9	-0,7	0,55	24,5
0,3	0,9	-0,6	0,60	18,0
0,4	0,9	-0,5	0,65	12,5
0,5	0,9	-0,4	0,70	8,0
0,6	0,9	-0,3	0,75	4,5
0,7	0,9	-0,2	0,80	2,0
0,8	0,9	-0,1	0,85	0,5

Таким образом, в случае ФА асимметрии при выявлении эксцесса С форм возможно, что исследуемая выборка гетерогенна или симметричные особи имеют селективное преимущество. Полученная с помощью компьютерного моделирования информация о характере сочетанного изменения рассмотренных индексов, и ее интерпретация в отношении стабильности онтогенеза особей в обобщенном виде приведена в табл. 5.

Таблица 5

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

Вариант	Индекс	Характер изменения показателя при переходе из А в Б	Оценка уровня стабильности онтогенеза в точке Б
1	Сф-Ст	Не изменяется или растет	Увеличение нестабильности
	σ_d^2	Растет	
2	Сф-Ст	Не изменяется или уменьшается	Снижение нестабильности
	σ_d^2	Уменьшается	
3	Сф-Ст	Значимо уменьшается	Ситуация не определена
	σ_d^2	Растет	
4	Сф-Ст	Значимо растет	Ситуация не определена
	σ_d^2	Уменьшается	
5	Сф-Ст	Равно 0	Стабильность онтогенеза изменяется в соответствии с направлением изменения σ_d^2
	σ_d^2	Любое изменение	

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

4.1. Характер проявления признака «число веточек аристы» (ВА) у самок

На основе предложенного в главе 3 алгоритма выявления типа билатеральной изменчивости (рассмотрение графиков распределения значений разности в проявлении признака с двух сторон тела; оценка влияния фактора «сторона тела» на проявление признака в двухфакторном дисперсионном анализе с одним наблюдением в ячейке) показано, что во всех сезонных выборках у самок дрозофилы по признаку ВА наблюдается ФА асимметрия.

Анализ величины пороговых значений возможной вариации проявления ВА показывает (табл. 6): 1. Для всех сезонов года $Cф > 1/m$, где m – число морф (соответственно, для весны $Cф > 0,20$; лета – $0,20$; осени – $0,17$). 2. Для всех сезонов года $Cф-Ст$ достоверно меньше $0,32$. Таким образом, изменчивость значений в проявлении признака ВА с двух сторон тела не выходит за границы, определяющие ФА асимметрию или допускающую наличие отбора в популяции в пользу C форм.

Таблица 6

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

Сезон	Пол	Число мух	Число морф	Ст	Сф	Сф - Ст	σ_d^2
Весна	♀♀	325	5	0,54±0,027	0,70±0,025	0,16±0,020	0,343
Лето	♀♀	330	5	0,42±0,027	0,46±0,027	0,04±0,011	0,680
Осень	♀♀	325	6	0,49±0,028	0,57±0,028	0,08±0,015	0,870
Весна	♂♂	325	4	0,60±0,030	0,74±0,026	0,14±0,018	0,329
Лето	♂♂	305	6	-	0,54±0,032	-	0,524
Осень	♂♂	295	5	-	0,69±0,035	-	0,345

Во всех исследованных выборках наблюдается преобладание значения $Cф$ над $Ст$ (табл. 6). Причем в летний сезон, по сравнению с весной, величина индекса $Cф-Ст$ падает в четыре раза (с учетом ошибки до 0), что, вероятно, отражает уменьшение гетерогенности летней выборки, по причине возросшей в этот период селективной нагрузки на особей в популяции дрозофилы, которую ранее отмечали и другие авторы (Ермаков, 2000; Гречаный и др., 2004; Гавриков, 2005).

Оценить характер изменения стабильности онтогенеза у самок в весенней выборке по сравнению с летней и осенней непосредственно по данным табл. 6 не представляется возможным, так как индексы σ_d^2 и $Cф-Ст$ изменяются в противоположном направлении, что в соответствии с табл. 5 (вариант 3) не позволяет принять определенного решения. На основе сочетанного анализа двух индексов можно отметить незначительное возрастание нестабильности развития по признаку ВА у самок осенней выборки по сравнению с летней (характер изменения индексов соответствует варианту 1 табл. 5).

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

На основе разработанного алгоритма по оценке типа асимметрии у самцов весенней выборки установлена ФА асимметрия. В летней и осенней выборках у них выявлен НА тип изменчивости. Следовательно, для этих выборок нельзя рассчитывать индексы $Ст$ и $Cф-Ст$ в виду отсутствия подхода к анализу НА асимметрии аналогичного ФА (табл. 6).

Анализ пороговых значений показывает, что индексы $Cф$ и $Cф-Ст$ у мух весенней популяции не выходят за границы возможной естественной вариации этих показателей ($Cф > 0,25$ и $Cф-Ст < 0,32$).

Так как увеличение показателя σ_d^2 от весны к лету не достоверно и может быть обусловлено уменьшением значения Сф (табл. 6), а индексы Ст и Сф-Ст для этой выборки отсутствуют, то оценить характер изменения стабильности онтогенеза в зависимости от сезона непосредственно по этим данным не представляется возможным.

При рассмотрении характера межполовых различий по исследуемым индексам, показано, что в осенней выборке величина σ_d^2 достоверно выше у самок. В разделе 3.1 показано, что минимальные значения σ_d^2 характерны для НА асимметрии, которая и наблюдается у самцов осенней выборки. Следовательно, выявленные межполовые различия могут быть связаны не с разным уровнем стабильности онтогенеза, а обусловлены типами асимметрии.

4.3. Характер проявления признака «число стерноплевральных щетинок» (СЩ) у самок

Алгоритм оценки типа асимметрии по признаку СЩ у самок показал, что во всех выборках у них наблюдается ФА изменчивость. Анализ пороговых значений ее проявлений ни в одном случае не выявил выхода изучаемых индексов за пределы пороговых значений (табл. 7). То есть, Сф, соответственно, больше 0,11 для весенней выборки; 0,10 – летней; 0,13 – осенней. И Сф-Ст во все сезоны меньше 0,32.

Во всех рассматриваемых выборках наблюдается превышение Сф над Ст (табл. 7). Наибольший эксцесс С форм, а также максимум индекса σ_d^2 , характерны для летней выборки. В соответствии с табл. 3.5 (вариант 1) подобное изменение этих индексов указывает на увеличение нестабильности развития у мух по признаку СЩ в летний сезон, вероятно, связанное с влиянием неблагоприятных экологических факторов, проявляющих свое действие на мух в этот период (Ермаков, 2000; Гречаный и др., 2004; Гавриков; 2005). Косвенно, это подтверждает, что и характер сезонных различий у выборок мух по признаку ВА (табл. 7), выразившийся в увеличении показателя σ_d^2 у самок и самцов летом, связан с изменением стабильности онтогенеза особей.

Таблица 7

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

Сезон	Пол	Число мух	Число морф	Ст	Сф	Сф - Ст	σ_d^2
Весна	♀♀	325	9	0,25±0,013	0,31±0,011	0,06±0,010	1,928
Лето	♀♀	330	10	0,11±0,010	0,26±0,015	0,15±0,041	2,102
Осень	♀♀	325	8	0,24±0,014	0,31±0,015	0,07±0,013	1,851
Весна	♂♂	325	10	0,22±0,011	0,25±0,010	0,03±0,005	1,777
Лето	♂♂	305	11	0,22±0,013	0,31±0,019	0,09±0,012	2,305
Осень	♂♂	295	8	0,24±0,014	0,36±0,022	0,12±0,016	1,832

Между весной и осенью ни по одному из индексов существенных различий у самок по признаку СЩ не выявлено (табл. 6).

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

Проведенный анализ типа асимметрии по признаку СЩ у самцов, в соответствии с применяемым алгоритмом, выявил ФА изменчивость. Величина индекса Сф во всех выборках не выходит за пороговые значения возможной его вариации

при ФА асимметрии: для весенней выборки больше 0,10; летней – 0,09; осенней – 0,13. Значение индекса Сф-Ст во всех выборках меньше 0,32 (табл. 7).

По признаку СЩ у самцов наблюдается достоверно больший эксцесс С форм летом ($t=4,6$; $P<0,05$) и осенью ($t=5,4$; $P<0,05$) по сравнению с весной. Различия в величине индекса Сф-Ст между летом и осенью не существенны. По индексу σ_d^2 достоверные различия между выборками отсутствуют (табл. 7). Таким образом, сочетанный учет этого индекса и показателя Сф-Ст соответствует варианту 1 табл. 5, что позволяет говорить об увеличении нестабильности развития особей в летне-осенний период по сравнению с весной.

Межполовые различия в проявлении СЩ признака по всем исследованным выборкам для всех индексов не выявлены (табл. 7).

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

Известно, что признак ВА для дрозофилы обладает большей адаптивной ценностью, чем СЩ (Ермаков, 2000; Гречаный и др., 2004; 2008). Показано, что у самцов и самок величина σ_d^2 достоверно больше по признаку СЩ, по сравнению с ВА (табл. 6 и 7). Изменение индекса Сф-Ст по двум признакам не столь однозначно, кроме того для летней и осенней выборок самцов по признаку ВА он не определен. Это затрудняет объективную оценку различий между двумя признаками по стабильности их проявления в онтогенезе. Однозначно можно лишь сказать, что широта нормы реакции СЩ больше, чем ВА, так как среднее число выявляемых морф составило по первому признаку $9,3 \pm 0,24$, а по второму – $5,2 \pm 0,09$ ($t=7,2$; $df=10$; $P<0,001$).

Выявлено, что величина эксцесса С форм по адаптивно важному признаку (ВА) в летний период резко падает по сравнению с весной (табл. 6). Подобной закономерности не наблюдается по признаку СЩ (табл. 7), имеющему меньшую селективную ценность. Следовательно, гетерогенность выборок по двум признакам изменяется не синхронно, и по менее адаптивно важному показателю фенотипическая изменчивость может сохраняться и в неблагоприятных для мух условиях летнего сезона.

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

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

Иксодовые клещи являются переносчиками многих возбудителей природно-очаговых болезней человека (Алексеев и др., 2008; Балашов, Медведев, 2009; Коренберг, 2013). Причем таежный клещ является одним из наиболее опасных видов.

В выборках таежного клеща из контрастных условий обитания на территории Иркутской области (2007-2010 гг.) проанализирован характер проявления фенотипической изменчивости четырех билатеральных признаков хетотаксии на коксе первой пары ног самок. На основе визуального исследования графиков распределения разностей в проявлении исследуемых признаков на двух сторонах тела и применения дисперсионного анализа с оценкой влияния на число щетинок фактора «сторона тела», выявлена изменчивость только ФА типа.

Число морф по исследуемым признакам колеблется от 3 до 8. Анализ пороговых значений, за пределами которых наблюдаемое изменение фенотипической структуры популяции по билатеральному признаку более вероятно связано с элиминацией, показывает, что только в одном случае из 24 доля симметричных особей

достоверно ($C\phi = 0,13 \pm 0,014 < 0,20$; $t=4,67$; $P < 0,05$) меньше $1/m$ (выборка из пригородов Братска, 2007 г.). Вероятно, этот случай можно не принимать во внимание как ошибку второго рода (Закс, 1976). Величина индекса $C\phi$ -Ст во всех выборках для всех признаков меньше 0,32 (табл. 8).

Таблица 8

Средние показатели индексов фенотипической изменчивости четырех билатеральных признаков кокс первой и четвертой пары ног самок *I. persulcatus* из двух районов с контрастными экологическими условиями обитания

Район сбора	Число наблюдений	Ст	Сф	Сф-Ст	σ_d^2
	Признаки коксы I				
Окрестности г. Иркутска	12	$0,43 \pm 0,030$	$0,57 \pm 0,026$	$0,14 \pm 0,027$	$0,69 \pm 0,107$
Окрестности г. Братска	12	$0,37 \pm 0,033$	$0,44 \pm 0,039$	$0,07 \pm 0,016$	$1,29 \pm 0,317$
Сравнение показателей между двумя районами ($df = 22$)		$t=1,4$; $P > 0,05$	$t=2,8$; $P < 0,05$	$t=2,2$; $P < 0,05$	$t=1,8$; $P > 0,05$
Район сбора	Признаки коксы IV				
Окрестности г. Иркутска	12	$0,39 \pm 0,014$	$0,51 \pm 0,020$	$0,11 \pm 0,014$	$0,79 \pm 0,057$
Окрестности г. Братска	12	$0,36 \pm 0,019$	$0,44 \pm 0,037$	$0,08 \pm 0,022$	$1,14 \pm 0,198$
Сравнение показателей между двумя районами ($df = 22$)		$t=1,3$; $P > 0,05$	$t=1,7$; $P > 0,05$	$t=1,2$; $P > 0,05$	$t=1,7$; $P > 0,05$

Различия в средних значениях σ_d^2 у клещей, собранных на двух территориях, по признакам коксы первой пары ног не достоверны (табл. 8). Однако детальный анализ показал, что σ_d^2 больше у особей с территории Братского района в 10 случаях из 12 ($P < 0,01$ по критерию знаков), причем в шести наблюдениях эти различия статистически значимы по критерию Фишера.

Анализ индекса $C\phi$ -Ст показывает, что неоднородность выборок клещей из более суровых климатических условий Братского района достоверно ниже ($t=2,2$; $df=22$; $P < 0,05$), чем из пригородов Иркутска (табл. 8). Оценить характер изменения стабильности онтогенеза у клещей с двух территорий непосредственно по данным табл. 5.1 не представляется возможным, так как индексы σ_d^2 и $C\phi$ -Ст изменяются в противоположенном направлении, что в соответствии с табл. 5 (вариант 3) не позволяет принять определенного решения.

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

Проведенный анализ типа асимметрии по четырем признакам коксе IV самок таежного клеща, в соответствии с применяемым алгоритмом, выявил изменчивость по типу ФА.

Во всех случаях значения индекса $C\phi$ достоверно больше $1/m$ (табл. 8), где m – количество морф, варьирующее по отдельным выборкам от 3 до 7. Величина индекса $C\phi$ -Ст ни в одном случае не превышает порогового значения 0,32.

Средние значения индекса σ_d^2 для всех признаков (табл. 8) выше у особей из Братского района ($t=1,7$; $P > 0,05$) по сравнению с Иркутским. Подробный анализ показал, что σ_d^2 выше у особей, собранных в пригородах Братска, в 9 случаях из 12

($P < 0,05$ по критерию знаков), причем в трех различия статистически достоверны по критерию Фишера. Значения индекса Сф больше Ст в 23 случаях из 24. Достоверных различий по уровню неоднородности выборок клещей с двух территорий, о которой мы судим по величине индекса Сф-Ст, не установлено (табл. 8). Учитывая, что у иксодовых клещей первой паре ног придается большее селективное значение, по сравнению с IV (Романенко, 2007), прослеживается аналогия с данными, полученными на дрозофиле (глава 4). А именно, гетерогенность выборок по признакам с разной адаптивной ценностью изменяется не синхронно, и по менее адаптивно важному показателю фенотипическая изменчивость лучше сохраняется в неблагоприятных условиях.

Сочетанный учет изменения индексов σ_d^2 и Сф-Ст по признакам коксы четвертой пары ног выявляет их соответствие варианту 1 табл. 5, что позволяет говорить об увеличении нестабильности развития клещей в более суровых условиях обитания (пригороды Братска).

5.3. Характер проявления билатеральных признаков кокс у особей с внутрипопуляционными различиями в строении экзоскелета

В последние десять лет особое внимание уделяют изучению строения экзоскелета у таежного клеща, так как в ряде работ показано, что особи с аномалиями имеют большее эпидемиологическое значение (Семенов, 2003; Алексеев и др., 2007; 2008; Панова, 2011; Морозов и др., 2015). Вместе с тем, сборы таежного клеща с отдельных участков редко содержат одновременно репрезентативные объемы нормальных и аномальных особей. В нашем распоряжении была одна такая выборка (43 км Байкальского тракта; 2007 г.), включающая 59 самок с нормальным и 43 с аномальным строением экзоскелета.

Анализ типа асимметрии по четырем билатеральным признакам на коксах I и IV у самок таежного клеща, в соответствии с применяемым алгоритмом, выявил ФА тип изменчивости у особей с нормальным экзоскелетом и у имеющих нарушения.

По отдельным признакам число морф у нормальных по строению экзоскелета клещей варьировало от 3 до 5. Аналогично у аномальных особей от 3 до 6. Анализ значений индексов Сф и Сф-Ст показал, что они не выходят за пороговые границы возможной вариации ФА признаков, как для нормальных, так и аномалиями клещей ($\text{Сф} > 1/m$ и $\text{Сф-Ст} < 0,32$). То есть, нет оснований считать, что у самок с аномалиями в строении экзоскелета изменился тип проявления асимметрии билатеральных признаков, или в выборках подобных особей происходит селективное изменение их структуры.

У самок с нормальным и аномальным строением экзоскелета в 15 случаях из 16 наблюдается эксцесс симметричных форм. Исключение представляет один признак на коксе IV у особей с аномальным строением, что можно рассматривать как случайное отклонение.

Между нормальными и аномальными по строению экзоскелета клещами не выявлено достоверных различий в средних значениях индексов σ_d^2 и Сф-Ст по изученным признакам на обеих парах ног. Это указывает на отсутствие различий в уровне стабильности развития изученных признаков у нормальных и аномальных особей.

ВЫВОДЫ

1. В случае изменчивости билатеральных признаков по типу флуктуирующей асимметрии при неоднородности выборок в них будет наблюдаться избыток сим-

метричных форм, величину которого (Сф-Ст) в искусственных моделях можно прогнозировать.

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

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

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

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

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

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в рецензируемых изданиях, рекомендованных ВАК:

1. Никитин А.С., Морозов И.М., Новицкая А.С., Гавриков Д.Е. Выживаемость и стабильность онтогенеза у особей таежного клеща с нормальным и аномальным строением экзоскелета // Известия Иркутского государственного университета. Сер. Биология. Экология. – 2013. – Т.6, № 3. – С. 77-80.
2. Никитин А.Я., Новицкая А.С., Гавриков Д.Е., Морозов И.М. Симметричность проявления билатеральных счетных признаков в искусственных моделях и у особей из популяций членистоногих // Известия Иркутского государственного университета. Сер. Биология. Экология. – 2014. – Т.9. – С. 79-83.
3. Никитин А.Я., Новицкая А.С., Морозов И.М., Гавриков Д.Е. Проявление изменчивости билатеральных признаков таежного клеща в контрастных условиях обитания // Бюллетень ВСИЦ СО РАМН. – 2015. – № 1 (101). – С. 67-71.

Статьи в других изданиях:

1. Гавриков Д.Е., Новицкая А.С. Влияние средового стресса на флуктуирующую асимметрию морфологических признаков *Drosophila melanogaster* // Современные наукоемкие технологии. – 2010. – № 9. Приоритетные направления развития науки, технологий и техники: материалы междунар. конф. Египет. – С.83-84.

2. Новицкая А.С., Гавриков Д.Е. Экспериментальная оценка воздействия токсикантов на живой организм: определение границ токсичности // Иртышский бассейн: современное состояние и проблемы устойчивого развития: материалы международного науч.-практич. конф. Павлодар. – 2011. – С. 124-128.
3. Novickaya A.S, Gavrikov D.E. Estimation of bioindicative possibilities of fluctuating asymmetry criterion // Proceedings from International conference, 17.5-19.5.2012, Kostelec nad Černými lesy, Czech Republic. – 2012. – P. 103-106.
4. Никитин А.Я., Новицкая А.С. Фенотипический полиморфизм в проявлении билатеральных признаков у таежного клеща в контрастных условиях обитания // Байкальский зоологический журнал. – 2014. – № 1 (14). – С. 26-30.
5. Новицкая А.С., Гавриков Д.Е., Никитин А.Я. Билатеральная изменчивость счетных признаков *Drosophila melanogaster* // Вклад молодых ученых в биологические исследования: сборник трудов III международной заочной конференции молодых ученых. – Иркутск. – 2015. – С. 112-117

Список принятых в данной работе сокращений

- m** – число наблюдаемых дискретных морф;
АнС – антисимметрия;
АС – асимметричная форма проявления признака;
ВА – веточки аристы.
НА – направленная асимметрия;
С – симметричная форма проявления признака;
Ст – теоретически ожидаемая доля симметричных форм;
Сф – фактически наблюдаемая доля симметричных форм;
СЩ – стерноплевральные щетинки;
ФА – флуктуирующая асимметрия;