



УДК 575:595.7; 595.42

Симметричность проявления билатеральных счётных признаков в искусственных моделях и у особей из популяций членистоногих

А. Я. Никитин¹, А. С. Новицкая², Д. Е. Гавриков², И. М. Морозов¹

¹*Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора, Иркутск*

²*Иркутский государственный университет, Иркутск*
E-mail: nikitin@irk.ru

Аннотация. При моделировании проявления счётных билатеральных признаков с двух сторон тела на основе принципа случайности наблюдается соответствие соотношения фактического и ожидаемого согласно принципу Б. Л. Астаурова о флуктуирующей фенотипической изменчивости числа симметричных и асимметричных типов особей. При исследовании реальных популяций трёх видов членистоногих во всех случаях выявлено превышение фактического числа симметричных особей над теоретически ожидаемым.

Ключевые слова: билатеральные признаки, искусственные модели, популяции членистоногих.

Введение

Открытая Б. Л. Астауровым в 30-е гг. XX в. новая форма фенотипического проявления билатеральной изменчивости подразумевает независимую вариацию в реализации признака с двух сторон тела или органа [1]. В популяционно-экологических работах для её оценки обычно применяют показатель дисперсии разности значений признака слева и справа (σ_d^2). Очевидно, сравнение показателя σ_d^2 отдельных выборок не позволяет ответить на вопрос: связаны ли выявляемые различия с дифференциальной выживаемостью симметричных и асимметричных особей, либо же с изменением направления развития изучаемого признака, иными словами, с нарушением принципа Астаурова.

Изначально для характеристики организмов по уровню флуктуирующей асимметрии Б. Л. Астауровым предложено использовать коэффициент корреляции, как меры связи проявления признака с двух сторон тела, или вероятностную модель проверки соответствия реализации билатеральных структур принципу случайности [1].

В настоящем сообщении дан анализ результатов применения вероятностной модели для оценки флуктуирующей асимметрии счётных билатеральных признаков в отношении: а) искусственных «карточных» экспериментов; б) выборок из популяций членистоногих.

Материалы и методы

Алгоритм создания искусственных моделей проявления билатеральных признаков (мы назвали их «карточными») приведён в тексте работы.

При изучении естественных популяций исследованы выборки взрослых особей трёх видов членистоногих, принадлежащих к отдалённым систематическим группам: плодовой мухи (*Drosophila melanogaster*, Diptera, Insecta); блох грызунов (*Citellophilus tesquorum*, Siphonaptera, Insecta); таёжного клеща (*Ixodes persulcatus*, Ixodidae, Acarina).

Имаго мух отловлены с помощью эксгаустера в окрестностях пос. Иноземцово Ставропольского края (Северный Кавказ) 21–25 мая (весенняя выборка), 8–11 августа (летняя выборка) и 19–22 сентября (осенняя выборка). В качестве билатерального счётного признака у мух анализировали число веточек аристы (ВА). Все измерения проводили под бинокулярным микроскопом МБС-9.

Сбор кровососущих членистоногих проведён в соответствии с принятыми методами [3]. Визуальный анализ признаков имаго проводили в проходящем свете при помощи светового микроскопа.

Природные популяции блох представлены особями, собранными в окрестностях пос. Мугур-Аксы (Республика Тыва), в Тункинской долине (Республика Бурятия), г. Борзя (Забайкальский край). Оценивали количество щетинок на эпимере имаго.

Особи таёжного клеща собраны в пригородах Братска и Иркутска (Иркутская область). Оценивали число щетинок на коксе первой и четвертой лапки.

Статистическая обработка материалов проведена с применением критерия χ^2 [4].

Результаты и обсуждение

Модельные эксперименты. Способ расчёта теоретически ожидаемых частот симметричных (С) и асимметричных (АС) особей (по принципу Астаурова [1]), приведён в табл. 1. Предсказанное (теоретически ожидаемое) значение доли С равно сумме квадратов долей всех морф признака; долю АС можно определить, либо суммировав данные ячеек табл. 1, соответствующие АС-особям, либо как 1-С.

Таблица 1

Соотношение симметричных (С) и асимметричных (АС) особей, ожидаемое по принципу Астаурова, в выборке, включающей три морфы (варианта признака): «а», «в», «с»

Морфы правой стороны тела	Морфы левой стороны тела (тип особи)		
	«а»	«в»	«с»
«а»	аа (С)	ав (АС)	ас (АС)
«в»	ва (АС)	вв (С)	вс (АС)
«с»	са (АС)	св (АС)	сс (С)
Доля особей типа: $C = aa^2 + bb^2 + cc^2$ и $AC = 2ab + 2ac + 2bc = 1 - C$			

Для того чтобы убедиться, что принцип Астаурова реализуется в искусственных моделях, проведён «карточный» эксперимент, включающий анализ 325 «особей». Данные для эксперимента взяты из наблюдений за изменчивостью проявления билатерального признака «число веточек аристы» в выборке имаго из популяции дрозофилы [2]. В модели у каждой «особи» левая сторона тела является фактически зарегистрированной, а правая построена на основе случайного выпадения определенного значения («карты») из числа возможных морф. Эксперимент проведён в трёх повторностях (табл. 2). Его результаты с очевидностью указывают на полное соответствие ожидаемого по принципу Астаурова и фактически полученного числа С и АС-«особей», что статически подтверждено расчётом критерия χ^2 , значение которого гораздо меньше значения (3,8), позволяющего отклонить нулевую гипотезу.

Таблица 2

Соотношение форм дрозофилы, симметричных (С) и асимметричных (АС) по числу веточек аристы в искусственных моделях при случайной реализации строения билатерального признака

Варианты морф (число веточек аристы)	Число реализаций с левой стороны тела (фактически)	Число случайно реализованных типов строения правой стороны тела	Ожидаемое число С/АС особей	Фактически полученное число С/АС особей в трёх повторностях модельного 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				
Результат сравнения теоретически ожидаемых и фактических данных по критерию χ^2 ($p > 0,05$)				0,03	0,01	0,33

Описание выборок из популяций членистоногих. Соотношение С и АС-типов особей по признаку ВА в выборке мух из популяции дрозофилы, которая послужила основой для создания выше описанных «карточных» моделей, приведено в табл. 3. Здесь же представлены материалы по изучению характера проявления признака на эпимере имаго блох грызунов и на коксе первой и четвёртой лапки самок таёжного клеща. У всех исследованных объектов, относящихся к филогенетически удалённым группам организмов, выявилась устойчивая и в семи из десяти случаев статистически значимая тенденция к избыточности фактически наблюдаемого количества С-особей по сравнению с теоретически ожидаемым (соответственно, недостаток АС-форм).

Таким образом, в отличие от «карточных» моделей, изначально основанных на принципе случайности, в естественных популяциях членистоногих разных видов наблюдается избыточность симметричных форм по счётным билатеральным признакам в сравнении с ожидаемым их числом по принципу Астаурова. В отношении причин этого явления можно высказать два не взаимоисключающих предположения: а) о большей приспособленности

(и, соответственно, выживаемости) особей С-типа; б) о нарушении принципа Астаурова в процессе реализации билатерального признака у членистоногих в пользу симметричного проявления. Возможными подходами к решению вопроса о причинах наблюдаемого явления представляется исследование особенностей выживаемости С и АС-типов особей в различных, особенно экстремальных, экологических условиях, а также сравнение проявления симметрии по признакам, отличающимся по адаптивной ценности.

Таблица 3

Проявление симметрии у особей по билатеральным счётным признакам в выборках из популяций дрозофилы (*Drosophila melanogaster*), блох (*Citellophilus tesquorum*), таёжного клеща (*Ixodes persulcatus*)

Объект (признак)	Описание исследуемой популяции	Объём выборки	Ожидаемая доля С-особей (%)	Фактическая доля С-особей (%)	χ^2
Дрозофила (число веточек аристы)	Самки, весна	325	54,0	70,0	36,0***
	Самки, лето	330	42,0	46,0	1,8
	Самки, осень	325	49,0	57,0	7,6***
Блохи (щетинки на эпимере)	Республика Тыва	90	29,8	50,0	17,6***
	Республика Бурятия	56	50,0	71,4	10,3***
	Забайкальский край	76	46,4	57,9	4,0**
Таёжный клещ (щетинки на коксе I лапки)	Иркутская область (окрестности г. Иркутска)	98	38,0	48,0	3,7
	Иркутская область (окрестности г. Братска)	84	35,0	39,0	0,8
Таёжный клещ (щетинки на коксе IV лапки)	Иркутская область (окрестности г. Иркутска)	98	45,0	61,0	10,0***
	Иркутская область (окрестности г. Братска)	84	41,0	61,0	13,7***

Примечание: *** – $p < 0,01$; ** – $p < 0,05$.

Список литературы

1. Астауров Б. Л. Исследования наследственных нарушений развития билатеральной симметрии в связи с изменчивостью одинаковых структур в пределах организма / Б. Л. Астауров // Наследственность и развитие. – М. : Наука, 1974. – С. 54–109.
2. Гавриков Д. Е. Сезонная изменчивость популяции дрозофилы по уровню флуктуирующей асимметрии мерных признаков / Д. Е. Гавриков, Г. В. Гречаный // Бюл. ВСНЦ СО РАМН. – 2005. – № 6. – С. 133–138.
3. Сбор, учёт и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих – переносчиков возбудителей природно-очаговых инфекций (Методические указания 3.1.1027-01). – М. : ФЦ Госсанэпиднадзора Минздрава России, 2002. – 55 с.
4. Эпидемиологический анализ: Методы статистической обработки материала / Е. Д. Савилов [и др.]. – Новосибирск : Наука-Центр, 2011. – 156 с.

Symmetry of Bilateral Counting Traits Manifestation in Artificial Models and in Natural Arthropod Populations

A. Ya. Nikitin¹, A. S. Novitskaya², D. Ye. Gavrikov², I. M. Morozov¹

¹*Irkutsk Antiplague Research Institute of Siberia and Far East of Rosпотребнадзор, Irkutsk*

²*Irkutsk State University, Irkutsk*

Abstract. There was shown a correspondence of the actual and expected number of symmetric and asymmetric types of individuals (in accordance with Astaurov's principle of fluctuating phenotypic variation) in a model of bilateral counting traits on the basis of randomness principle. The prevalence of actual number of symmetric individuals over the theoretically expected one has been discovered in the natural populations of three arthropods species.

Keywords: bilateral traits, artificial models, arthropod populations.

*Никитин Алексей Яковлевич
доктор биологических наук
ведущий научный сотрудник
Иркутский научно-исследовательский
противочумный институт
Роспотребнадзора
664047, г. Иркутск, Трилиссера, 78
тел. (3952)22-01-37
e-mail: nikitin_irk@mail.ru*

*Nikitin Aleksey Yakovlevich
Doctor of Sciences (Biology)
Leading Research Scientist
Irkutsk Anti-plague Research Institute of
Siberia and Far East of Rosпотребнадзор
78, Trilisser st., Irkutsk, 664047
tel.: (3952)22-01-37
e-mail: nikitin_irk@mail.ru*

*Новицкая Анна Сергеевна
аспирант
Иркутский государственный университет
664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
тел. (3952) 24-03-99
e-mail: any-novickay@yandex.ru*

*Novitskaya Anna Sergeevna
Postgraduate
Irkutsk State University
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003
tel.: (3952) 24-03-99
e-mail: any-novickay@yandex.ru*

*Гавриков Дмитрий Евгеньевич
кандидат биологических наук, доцент
Иркутский государственный университет
664003, г. Иркутск, ул. К. Маркса, 1
тел. (3952) 66-21-54
e-mail: d_gavrikov@mail.ru*

*Gavrikov Dmitry Evgenyevich
Candidate of Sciences (Biology)
Associate Professor
Irkutsk State University
1, K. Marx st., Irkutsk, 664003
tel.: (3952) 66-21-54
e-mail: d_gavrikov@mail.ru*

*Морозов Иван Михайлович
младший научный сотрудник
Иркутский научно-исследовательский
противочумный институт
Роспотребнадзора
664047, г. Иркутск, Трилиссера, 78
тел.: (3952)22-01-37
e-mail: deusaeternum@yandex.ru*

*Morozov Ivan Mikhailovich
Junior Research Scientist
Irkutsk Anti-plague Research Institute of
Siberia and Far East of Rosпотребнадзор
78, Trilisser st., Irkutsk, 664047
tel.: (3952)22-01-37
e-mail: linika@mail.ru*