

УДК 598.12+51.9

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ РАЗНОЦВЕТНОЙ ЯЩУРКИ *EREMIAS ARGUTA* КАК ПОПУЛЯЦИОННАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

© 2007 Д.Б. Гелашвили¹, А.А. Нижегородцев¹, Г.В. Епланова², В.Г. Табачишин³¹Нижегородский государственный университет им. Н.И. Лобачевского, г. Н. Новгород²Институт экологии Волжского бассейна РАН, г. Тольятти³Саратовский филиал Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова,
г. Саратов

Проведен полный статистический анализ флуктуирующей асимметрии (ФА) билатеральных признаков (количества бедренных пор - *Pf.* и количества верхнегубных щитков - *Lab.*) популяций разноцветной ящурки *E. arguta* из Астраханской, Саратовской и Самарской областей. При интегральной оценке величины ФА с использованием алгоритма свертки статистически значимые различия по критерию Крускала-Уоллиса, между исследуемыми популяциями разноцветной ящурки *E. arguta*, выявлены в выборке самцов и объединенной выборке самцов и самок. По частоте встречаемости асимметричного проявления исследуемых признаков тольяттинская, саратовская и астраханская популяции разноцветной ящурки *E. arguta* статистически значимо по критерию χ^2 не различаются.

Введение

В настоящее время фенетику определяют как «область популяционных морфологических исследований, которая основана на дискретных групповых проявлениях внутрииндивидуальной эпигенетической изменчивости, приводящих к реализации в морфогенезе устойчивых состояний неметрических признаков – фенотипов и их композиций» [4, с. 569]. Большой вклад в теорию и практику фенетических исследований внесли работы В.М. Захарова с соавторами [10-12], показавшие возможности и перспективы популяционно-фенетического анализа феномена флуктуирующей асимметрии (ФА) билатеральных структур. Асимметричное проявление на разных сторонах тела фенотипов билатеральных признаков дало, в свое время, основание Б.Л. Астаурову [1] рассматривать билатеральные асимметричные композиции как особую форму изменчивости, не зависящую от генотипа и внешней среды, а обусловленную спецификой онтогенеза. Впоследствии такая форма изменчивости была названа реализационной [14]. Таким образом, ФА организмов по билатеральным признакам можно рассматривать как случайное макроскопическое собы-

тие, заключающееся в независимом проявлении либо на левой, либо на правой, либо на обеих сторонах биообъекта, но в разной степени выраженных признаков, являющихся итогом стохастических микроскопических процессов [6].

В свою очередь на макроскопическом уровне ФА предлагают использовать в качестве меры в оценке стабильности развития организма [11, 12]. В качестве показателей стабильности развития обычно рассматривают нарушения развития (фенодевиации) и онтогенетический шум [12]. Следовательно, ФА может служить и мерой онтогенетического шума, и, как подчеркивает В.М. Захаров с соавторами [12, с. 405], «преимущество подхода состоит в том, что при этом известна генетическая заданная норма – симметрия, отклонения от которой в ходе развития и представляют собой онтогенетический шум». А.Г. Васильев [4, с. 571] подчеркивает, что изучение эпигенетической и реализационной компонент фенетической изменчивости дает возможность «...по проявлению частот фенотипов-антимеров неметрических признаков и на основе многомерной ординации их индивидуальных композиций на популяцион-

ном (групповом) уровне, ... косвенно визуализировать эпигенетический ландшафт популяции (группы)». В рассматриваемом плане разноцветная ящурка *Eremias arguta* представляет собой удобную модель популяционно-фенетического анализа ФА билатеральных структур всего по двум признакам: количеству бедренных пор – *P.f.* и количеству верхнегубных щитков – *Lab.* Ранее нами [5] была дана статистическая характеристика ФА тольяттинской популяции *E. arguta* (Самарская область, окрестности г. Тольятти). В настоящей работе проведен анализ ФА билатеральных признаков *E. arguta* из разных частей ареала: Астраханской, Саратовской и Самарской областей.

Материал и методы

У разноцветной ящурки *E. arguta* статистическому анализу были подвергнуты два билатеральных признака: количество бедренных пор – *P.f.* и количество верхнегубных щитков – *Lab.* Животные были отловлены в 1998 г. в окрестностях пос. Приозерный Красноярского района Астраханской области (18 самцов, 19 самок), в 1996 и 2002-2003 гг. - в окрестностях с. Дьяковка Краснокутского района Саратовской области (20 самцов, 23 самки), в 2001-2002 гг. в окрестностях г. Тольятти Ставропольского района Самарской области (63 самца, 42 самки). Для исключения возможных возрастных отличий использовались выборки взрослых особей разноцветной ящурки.

Пример представления первичных данных для последующего статистического анализа, по аналогии с нашей предыдущей работой [5], приведен в табл. 1. Здесь и далее в тексте приняты следующие обозначения и сокращения: *L* и *R* - соответственно, левая и правая стороны тела; $(L-R)$ и $|L-R|$ - соответственно, величина асимметрии, т.е. разность между величиной признака на левой и правой стороне тела с учетом знака и по абсолютной величине (по модулю); $(L+R)$ и $(L+R)/2$ - соответственно, суммарная и средняя величина признака на обеих сторонах тела. Все столбцы в табл. 1 пронумерованы, и на них даются ссылки при статистическом анализе пер-

вичных данных тем или иным методом. Интегральную оценку флуктуирующей асимметрии по комплексу признаков (среднее значение величины асимметрии в выборке из *m* объектов по *n* признакам) осуществляли с помощью алгоритмов нормированной разности [12].

$$\bar{A}_1 = \frac{1}{m \cdot n} \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^n \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{(L_{ij} + R_{ij})},$$

и свертки [6]

$$\bar{A}_2 = 1 - \frac{1}{m} \sum_{i=1}^m \frac{2 \sum_{j=1}^n L_{ij} \cdot R_{ij}}{\sum_{j=1}^n (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)}.$$

Расчеты проведены с применением пакетов «Statistica», «BIOSTAT» и рекомендаций, изложенных в работах С. Гланца [8], В.П. Боровикова [2, 3], О.Ю. Ребровой [13].

В статистическом анализе ФА билатеральных признаков выделяют несколько аспектов анализа индивидуальных признаков [6]:

- изучение направленности (ненаправленности) асимметрии признака;
- изучение зависимости величины асимметрии признака $(L-R)$ от величины (размера) признака на обеих сторонах тела $(L+R)$ или $(L+R)/2$;
- изучение степени коррелированности величины асимметрии разных признаков, используемых в интегральной оценке ФА организма;
- изучение наличия (отсутствия) половых (гендерных) различий асимметрии признаков.

Результаты и их обсуждение

1. Проверка нормальности распределения данных

На предварительном этапе был проведен анализ вида распределения асимметрии изучаемых признаков. Статистический анализ нормальности распределения значений асимметрии билатеральных признаков *E. arguta* у самцов и самок (табл. 1, столбцы 7 и 8) показал (табл. 2), что по наиболее жесткому кри-

Таблица 1. Первичные данные по асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* (Астраханская область)

№ п/п	Пол	Величина признака на левой (L) и правой (R) сторонах тела				Величина асимметрии признаков		Величина признака на обеих сторонах тела				Наличие(1)/отсутствие(0) асимметричного признака	
		P.f.		Lab.		P.f.	Lab.	P.f.		Lab.		P.f.	Lab.
		L	R	L	R	(L-R)	(L-R)	(L+R)	(L+R)/2	(L+R)	(L+R)/2		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
1	♂	10	10	11	10	0	-1	20	10	21	10,5	0	1
2	♂	11	10	10	10	0	-1	21	10,5	20	10	1	0
3	♂	10	10	10	10	0	0	20	10	20	10	0	0
4	♂	12	11	10	9	1	0	23	11,5	19	9,5	1	1
5	♂	11	10	11	10	0	0	21	10,5	21	10,5	1	1
6	♂	10	11	10	9	0	1	21	10,5	19	9,5	1	1
7	♂	11	10	10	10	0	-1	21	10,5	20	10	1	0
8	♂	9	10	10	10	-2	-2	19	9,5	20	10	1	0
...
18	♂	9	9	10	10	0	0	18	9	20	10	0	0

терию Шапиро-Уилка нулевая гипотеза об отсутствии отличий от нормальности должна быть отклонена, следовательно, оба признака и у самцов и у самок не подчиняются нормальному распределению. Кроме того, во внимание были приняты данные Н.В. Гло-

това и А.Б. Трубянова [9], свидетельствующие, что распределения показателей A_1 и A_2 одного признака резко асимметричны и их оценку следует проводить с помощью медианы.

Таблица 2. Анализ нормальности распределения значений асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta*

Место отлова	Признак	Пол	Статистические критерии				
			Колмогорова-Смирнова		Шапиро-Уилка		Лиллиефорса
			d	p	W	p	p
Астрах. обл.	P.f.	самцы	0,26	< 0,15	0,807	< 0,01	< 0,01
		самки	0,26	< 0,15	0,862	< 0,01	< 0,01
	Lab.	самцы	0,32	< 0,05	0,743	< 0,001	< 0,01
		самки	0,21	> 0,20	0,815	< 0,01	< 0,05
Сарат. обл.	P.f.	самцы	0,33	< 0,05	0,756	< 0,001	< 0,01
		самки	0,29	< 0,05	0,826	< 0,01	< 0,01
	Lab.	самцы	0,27	< 0,10	0,853	< 0,01	< 0,01
		самки	0,23	< 0,15	0,831	< 0,01	< 0,01
Самарск. обл.	P.f.	самцы	0,26	< 0,01	0,879	< 0,001	< 0,009
		самки	0,30	< 0,01	0,842	< 0,0004	< 0,009
	Lab.	самцы	0,21	< 0,01	0,891	< 0,001	< 0,009
		самки	0,20	> 0,1	0,894	< 0,001	< 0,009

Таким образом, для дальнейшего анализа были использованы непараметрические методы статистического анализа.

2. Проверка направленности асимметрии

Для изучения направленности асимметрии признаков проведено сравнение данных представленных в столбцах 3-6 табл. 1 с помощью критерия Уилкоксона (табл. 3). Результаты анализа показывают, что только в од-

ном случае (самцы астраханской популяции по признаку *Lab*) установлены статистически значимые ($p < 0,05$) различия в величине признака на левой и правой стороне тела. Во всех остальных наблюдениях статистически значимых различий в величине признака на

разных сторонах тела не выявлено. Другими словами, имеет место флуктуация величины признака вокруг нулевого среднего, направленная асимметрия отсутствует, что и является диагностическим признаком ФА.

Таблица 2. Анализ нормальности распределения значений асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta*

Место отлова	Признак	Пол	Статистические критерии				
			Колмогорова-Смирнова		Шапиро-Уилка		Лиллиефорса
			d	p	W	p	p
Астрах. обл.	<i>P.f.</i>	самцы	0,26	< 0,15	0,807	< 0,01	< 0,01
		самки	0,26	< 0,15	0,862	< 0,01	< 0,01
	<i>Lab.</i>	самцы	0,32	< 0,05	0,743	< 0,001	< 0,01
		самки	0,21	> 0,20	0,815	< 0,01	< 0,05
Сарат. обл.	<i>P.f.</i>	самцы	0,33	< 0,05	0,756	< 0,001	< 0,01
		самки	0,29	< 0,05	0,826	< 0,01	< 0,01
	<i>Lab.</i>	самцы	0,27	< 0,10	0,853	< 0,01	< 0,01
		самки	0,23	< 0,15	0,831	< 0,01	< 0,01
Самарск. обл.	<i>P.f.</i>	самцы	0,26	< 0,01	0,879	< 0,001	< 0,009
		самки	0,30	< 0,01	0,842	< 0,0004	< 0,009
	<i>Lab.</i>	самцы	0,21	< 0,01	0,891	< 0,001	< 0,009
		самки	0,20	> 0,1	0,894	< 0,001	< 0,009

Таким образом, для дальнейшего анализа были использованы непараметрические методы статистического анализа.

2. Проверка направленности асимметрии

Для изучения направленности асимметрии признаков проведено сравнение данных представленных в столбцах 3-6 табл. 1 с помощью критерия Уилкоксона (табл. 3). Результаты анализа показывают, что только в одном случае (самцы астраханской популяции по признаку *Lab*) установлены статистически значимые ($p < 0,05$) различия в величине признака на левой и правой стороне тела. Во всех остальных наблюдениях статистически значимых различий в величине признака на разных сторонах тела не выявлено. Другими словами, имеет место флуктуация величины признака вокруг нулевого среднего, направленная асимметрия отсутствует, что и является диагностическим признаком ФА.

3. Проверка размер-зависимости

На следующем этапе анализа проверена зависимость величины асимметрии призна-

ка от его размера. Для выявления размер-зависимости был использован непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена. В этом случае проверялась связь между абсолютными значениями асимметрии $|L-R|$ и средним размером признака $(L+R)/$

Таблица 3. Статистический анализ направленности асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* (критерий Уилкоксона)

Место отлова	Признак	Пол	Объём выборки	Статистические		
				T	z	p
Астрах. обл.	<i>P.f.</i>	самцы	18	15,0	0,889	0,374
		самки	19	25,0	0,255	0,799
	<i>Lab.</i>	самцы	18	5,5	2,242	0,025
		самки	19	30,0	0,267	0,790
Сарат. обл.	<i>P.f.</i>	самцы	20	6,5	1,268	0,205
		самки	23	14,0	1,376	0,169
	<i>Lab.</i>	самцы	20	28,0	1,538	0,124
		самки	23	42,0	0,659	0,510
Самарск. обл.	<i>P.f.</i>	самцы	63	193,0	1,077	0,281
		самки	42	72,5	0,189	0,850
	<i>Lab.</i>	самцы	63	240,0	1,893	0,058
		самки	42	133,0	1,079	0,280

Таблица 4. Корреляционный анализ связи (ранговый коэффициент корреляции Спирмена, r_s) между абсолютными значениями асимметрии и средним размером признака у разноцветной ящурки *Eremias arguta*

Место отлова	Признак	Пол	Статистические показатели	
			r_s	p
Астрах. обл.	<i>P.f.</i>	самцы	-0,22	0,372
		самки	0,17	0,493
	<i>Lab.</i>	самцы	0,37	0,127
		самки	0,50	0,029
Сарат. обл.	<i>P.f.</i>	самцы	-0,07	0,782
		самки	0,61	0,002
	<i>Lab.</i>	самцы	0,24	0,318
		самки	0,17	0,430
Самарск. обл.	<i>P.f.</i>	самцы	0,17	0,193
		самки	0,13	0,425
	<i>Lab.</i>	самцы	0,10	0,429
		самки	0,13	0,426

2, для чего использовались данные, приведенные в столбцах 7, 8 (по модулю) и 10, 12 табл. 1. Обязательное использование непараметрического метода в данном случае обусловлено тем, что абсолютные значения асимметрии, заведомо отклоняются от нормальности, т.к. имеют, так называемое, усеченное нормальное или полунормальное распределение [16].

Результаты корреляционного анализа, приведенные в табл. 4, свидетельствуют, что только у самок, отловленных в Астраханской

области, по признаку *Lab.*, и в Саратовской области, по признаку *P.f.* наблюдается статистически значимая ($p < 0,05$) размер-зависимость анализируемых признаков. Тем не менее, для получения сопоставимых результатов с ранее полученными данными, а также материалами других исследователей в дальнейшем (кроме специально оговариваемых случаев) была использована нормировка вида $|L-R|/(L+R)$, позволяющая получить значение асимметрии в интервале 0÷1, удобном для сравнительного анализа.

4. Проверка коррелированности признаков и их асимметрии

На следующем этапе анализа проведено обоснование включения изучаемых признаков в систему признаков, интегрально оценивающих ФА организма. Очевидно, что чем менее коррелированы величины асимметрии признаков, тем более независимую и объективную оценку можно получить с помощью данного набора признаков. Для решения этой задачи использован корреляционный, с применением рангового коэффициента Спирмена, анализ данных, приведенных в столбцах 3-8 табл. 1. Как и следовало ожидать, исходные значения признаков на левой и правой сторонах тела, в большинстве случаев, тесно коррелированы. В то же время, исходные значения разных признаков, равно как и величины их асимметрии являются некоррелированными между собой (табл. 5).

Таблица 5. Корреляционный анализ связи между величинами билатеральных признаков и асимметриями этих признаков у разноцветной ящурки *Eremias arguta* (ранговый коэффициент корреляции Спирмена, r_s)

Выборка	Сравниваемые показатели	Астрах. обл.		Сарат. обл.		Самар. обл.	
		r_s	p	r_s	p	r_s	p
Самцы	<i>P.f.</i> (L) и <i>P.f.</i> (R)	0,674	0,002	0,646	0,002	0,541	< 0,001
	<i>P.f.</i> (L) и <i>Lab.</i> (L)	-0,203	0,420	0,374	0,104	-0,035	0,784
	<i>P.f.</i> (L) и <i>Lab.</i> (R)	0,061	0,809	0,120	0,616	-0,151	0,238
	<i>P.f.</i> (R) и <i>Lab.</i> (L)	-0,117	0,643	-0,015	0,951	-0,159	0,212
	<i>P.f.</i> (R) и <i>Lab.</i> (R)	-0,038	0,880	0,193	0,415	-0,054	0,673
	<i>Lab.</i> (L) и <i>Lab.</i> (R)	0,188	0,455	0,323	0,165	0,696	< 0,001
	<i>P.f.</i> (L-R) и <i>Lab.</i> (L-R)	-0,210	0,404	0,424	0,063	0,119	0,354
Самки	<i>P.f.</i> (L) и <i>P.f.</i> (R)	0,574	0,010	0,629	0,001	0,681	< 0,001
	<i>P.f.</i> (L) и <i>Lab.</i> (L)	0,408	0,083	0,042	0,849	-0,018	0,910
	<i>P.f.</i> (L) и <i>Lab.</i> (R)	0,097	0,693	0,057	0,796	-0,050	0,755
	<i>P.f.</i> (R) и <i>Lab.</i> (L)	0,121	0,622	0,161	0,463	0,030	0,849
	<i>P.f.</i> (R) и <i>Lab.</i> (R)	-0,003	0,990	-0,061	0,781	0,123	0,437
	<i>Lab.</i> (L) и <i>Lab.</i> (R)	0,593	0,007	0,298	0,168	0,734	< 0,001
	<i>P.f.</i> (L-R) и <i>Lab.</i> (L-R)	0,294	0,221	-0,187	0,392	0,241	0,124

Таким образом, полученные результаты позволяют включить оба признака в систему интегральной оценки ФА выборки *E. arguta*.

5. Проверка половых различий

Важное значение имеет вопрос о наличии половых (гендерных) различий флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков. Этот вопрос был рассмотрен в двух аспектах: во-первых, было проверено наличие половых различий в средней величине асимметрии признаков (столбцы 10 и 12 табл. 1), во-вторых, изучено наличие половых различий в частоте проявления асимметричности каждого из признаков. Применение критерия Данна показало (табл. 6), что статистически значимые ($p < 0,05$) гендерные различия для средней величины асимметрии признаков существуют только для признака *P.f.* в выборках Самарской и Саратовской областей. Отметим, что в нашей предыдущей работе [5] гендерные различия в самарской популяции обнаружены не были, так как для анализа выборок разного объема не корректно был применен критерий Манна-Уитни. Для изучения половых различий в частоте проявления асимметричности анализируемых признаков были использованы данные табл. 7. Применение критерия χ^2 для анализа частоты

Таблица 6. Статистический анализ гендерных различий в средней величине асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* (ранговый критерий попарных сравнения Данна)

Место отлова	Признаки	Пол	Объем выборки	Сумма рангов	Q	p
Астрах. обл.	<i>P.f.</i>	самцы	18	386,0	1,337	>0,05
		самки	19	317,0		
	<i>Lab.</i>	самцы	18	299,0	1,307	>0,05
		самки	19	404,0		
Сарат. обл.	<i>P.f.</i>	самцы	20	549,0	2,666	<0,05
		самки	23	396,5		
	<i>Lab.</i>	самцы	20	435,0	0,122	>0,05
		самки	23	511,0		
Самарск. обл.	<i>P.f.</i>	самцы	63	3791,5	2,959	<0,05
		самки	42	1773,5		
	<i>Lab.</i>	самцы	63	3324,0	0,098	>0,05
		самки	42	2241,0		

проявления асимметричности каждого признака, показало (табл. 8) отсутствие гендерных различий. Таким образом, применение объединенных выборок для интегральной оценки ФА выборок *E. arguta*, с учетом указанных ограничений, можно считать допустимым.

Таблица 7. Частота встречаемости асимметричных признаков в популяциях разноцветной ящурки *Eremias arguta* в разных биотопах

Место отлова	Пол	Число особей	Признаки			
			<i>P.f.</i>		<i>Lab.</i>	
			Число асимметричных признаков	Число симметричных признаков	Число асимметричных признаков	Число симметричных признаков
Астрах. обл.	самцы	18	9	9	10	8
	самки	19	10	9	11	8
	самцы +самки	37	19	18	21	16
Сарат. обл.	самцы	20	7	13	14	6
	самки	23	10	13	14	9
	самцы +самки	43	17	26	28	15
Самарск. обл.	самцы	63	31	32	38	25
	самки	42	17	25	26	16
	самцы +самки	105	48	57	64	41

6. Проверка географических различий

Аналізу были подвергнуты выборки разноцветной ящурки из трех географических

пунктов (окрестности пос. Приозерный Красноярского района Астраханской области, окрестности с. Дьяковка Краснокутского райо-

Таблица 8. Статистический анализ гендерных различий частоты встречаемости асимметричных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* (критерий χ^2)

Место отлова	признак	χ^2	p
Астрах. обл.	<i>P.f.</i>	0,029	0,866
	<i>Lab.</i>	0,035	0,851
Сарат. обл.	<i>P.f.</i>	0,145	0,704
	<i>Lab.</i>	0,094	0,760
Самарск. обл.	<i>P.f.</i>	0,462	0,497
	<i>Lab.</i>	0,002	0,967

на Саратовской области, окрестности г. Тольятти Ставропольского района Самарской области). Поскольку по признаку *P.f.* обнаружилось гендерные различия, то сравнение проведено не только между объединенными выборками самцов и самок, но и отдельно между выборками самцов и самок.

В табл. 9 и 10 представлены результаты статистического анализа различий в интегральной величине ФА по комплексу признаков (*P.f.* и *Lab.*) у самцов, самок и их объединенной выборки разноцветной ящурки *Eremias arguta* с помощью рангового критерия Крускала-Уоллиса. Интегральную величину ФА оценивали с помощью двух алгоритмов: нормированной разности (табл. 9) и свёртки (табл. 10).

Таблица 9. Статистический анализ различий в величине ФА билатеральных признаков у разноцветной ящурки *Eremias arguta*, рассчитанной по алгоритму нормированной разности (ранговый критерий Крускала-Уоллиса)

Пол	Объём выборки			Статистические показатели	
	Астрах. обл.	Сарат. обл.	Самарск. обл.	H	p
Самцы	18	20	63	5,873	>0,05
Самки	19	23	42	1,745	>0,05
Самцы +самки	37	43	105	7,254	<0,05

Из табл. 9 видно, что статистически значимые различия (<0,05) популяций в величине ФА, при использовании алгоритма нормированной разности, обнаружено только для объединенной выборки самцов и самок. При использовании же алгоритма свёртки (табл.

10), статистически значимые различия (<0,05) в величине ФА между популяциями проявилось как для объединенной выборки, так и выборки самцов.

Таблица 10. Статистический анализ различий в величине ФА билатеральных признаков у разноцветной ящурки *Eremias arguta*, рассчитанной по алгоритму свёртки (ранговый критерий Крускала-Уоллиса)

Пол	Объём выборки			Статистич. показатели	
	Астрах. обл.	Сарат. обл.	Самарск. обл.	H	p
Самцы	18	20	63	8,327	<0,05
Самки	19	23	42	2,845	>0,05
Самцы +самки	37	43	105	11,01	<0,05

Принимая во внимание, что сравниваемые выборки отличаются по численности, при множественном парном сравнении был использован критерий Данна (табл. 11, 12). Статистически значимые различия ($p < 0,05$) были выявлены только при использовании алгоритма свёртки (табл. 12) при сравнении выборок из Астраханской и Самарской областей. Таким образом, использование алгоритма свёртки в качестве меры ФА является более чувствительным в процедуре оценки стабильности развития, чем алгоритм нормированной разности. Ранее аналогичные результаты были получены при оценке ФА листовой пластинки березы повислой [7].

Таблица 11. Статистический анализ различий в величине асимметрии признаков у разноцветной ящурки *Eremias arguta*, рассчитанной по алгоритму нормированной разности (ранговый критерий попарных сравнения Данна)

Варианты	Пол	Q	p
Астрах. обл. - Самарск. обл.	самцы	2,057	>0,05
	самки	1,186	>0,05
	самцы+самки	2,353	>0,05
Сарат. обл. - Самарск. обл.	самцы	0,945	>0,05
	самки	0,763	>0,05
	самцы+самки	1,279	>0,05
Астрах. обл. - Сарат. обл.	самцы	0,944	>0,05
	самки	0,42	>0,05
	самцы+самки	0,974	>0,05

Анализ частоты встречаемости асиммет-

Таблица 12. Статистический анализ различий в величине асимметрии признаков у разноцветной ящурки *Eremias arguta*, рассчитанной по алгоритму интегральной свёртки (ранговый критерий попарных сравнения Данна)

Варианты	Пол	Q	p
Астрах. обл. - Самарск. обл.	самцы	2,449	<0,05
	самки	1,541	>0,05
	самцы+самки	2,915	<0,05
Сарат. обл. - Самарск. обл.	самцы	1,126	>0,05
	самки	0,904	>0,05
	самцы+самки	1,535	>0,05
Астрах. обл. - Сарат. обл.	самцы	1,123	>0,05
	самки	0,617	>0,05
	самцы+самки	1,245	>0,05

ричных признаков в исследуемых биотопах в выборках самцов, самок, а также их объединенных выборках по критерию χ^2 не выявил статистически значимых отличий ($p > 0,05$). Другими словами, можно сказать, что выборки разноцветной ящурки *Eremias arguta* из трёх биотопов по частоте встречаемости асимметричного проявления исследуемых признаков (*P.f.* и *Lab.*) являются однородными. Отметим, что анализ наследственно обусловленных (эпигенетических) различий разных популяций на основе сравнения частот фенотипов [15] оказывается, и в настоящее время, вполне современным и правильным [4]. Отнесение изученных вариаций билатеральных неметрических признаков (*P.f.* и *Lab.*) к категории «фен», является вполне оправданным, поскольку структурно они характеризуются дискретностью и проявляются в типичных симметрично-асимметричных сочетаниях композиций признака.

Таким образом, полученные материалы показывают, что, редуцируя полноту описания фенотипа до использования отдельных признаков и их вариаций (в данном случае ФА), с помощью фенетического описания популяций на уровне группового и межгруппового анализа индивидуальной изменчивости можно получить информацию об их фенетическом разнообразии.

Выводы

1. В подавляющем большинстве случаев доказан ненаправленный (флуктуирующий) характер асимметрии исследуемых билатеральных признаков (*P.f.* и *Lab.*) разноцветной ящурки.

2. Размер-зависимость по признаку *Lab* (астраханская популяция) и по признаку *P.f.* (саратовская популяция) выявлена только у самок.

3. Отсутствие коррелированности величины асимметрии признаков *P.f.* и *Lab.* дает основание для их включения в систему интегральной оценки ФА у разноцветной ящурки.

4. С помощью критерия Данна установлены гендерные различия в средней величине асимметрии только признака *P.f.* в популяциях из Самарской и Саратовской областей.

5. Показано отсутствие гендерных различий в популяциях по частоте встречаемости асимметричных признаков в исследуемых биотопах.

6. При интегральной оценке величины ФА с использованием алгоритма нормированной разности статистически значимые различия (критерий Крускала-Уоллиса, $p < 0,05$) между исследуемыми популяциями были обнаружены только в объединенной выборке самцов и самок.

7. При интегральной оценке величины ФА с использованием алгоритма свертки статистически значимые различия (критерий Крускала-Уоллиса, $p < 0,05$) между исследуемыми популяциями были обнаружены в выборке самцов и объединенной выборке самцов и самок.

8. Использование алгоритма свертки в качестве меры ФА является более чувствительным в процедуре оценки стабильности развития, чем алгоритм нормированной разности.

9. По частоте встречаемости асимметричного проявления исследуемых признаков у выборок из Самарской, Саратовской и Астраханской областей статистически значимых различий выявить не удалось.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Астауров Б.Л. Исследование наследственного изменения галтеров у *Drosophilla melanogaster* Schin. // Журн. эксперимент. биологии (А). 1927. Т. 3. Вып.1-2, 6.
2. Боровиков В.П. STATISTICA: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов. СПб.: Питер, 2001.
3. Боровиков В.П. Программа STATISTICA для студентов и инженеров. М.: Компьютер Пресс, 2001.
4. Васильев А.Г. Эпигенетические основы фенетики: на пути к популяционной мерономии. Екатеринбург: Академкнига, 2005.
5. Гелашивили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Вып. 7. Тольятти, 2004.
6. Гелашивили Д.Б., Чупрунов Е.В., Иудин Д.И. Структурно-информационные показатели флуктуирующей асимметрии билатерально симметричных организмов // Журн. общ. биол. 2004. Т. 65, № 4.
7. Гелашивили 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 (в печати).
8. Гланц С. Медико-биологическая статистика. М.: Практика, 1998.
9. Глотов Н.В., Трубянов А.Б. Анализ показателей флуктуирующей асимметрии // Материалы докл. IX Всеросс. популяционного семинара. Ч. 2. Уфа, 2006.
10. Захаров В.М. Асимметрия животных. М.: Наука, 1987.
11. Захаров В.М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. 2001. № 3.
12. Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях // Онтогенез. 2001. Т. 32, № 6.
13. Реброва О.Ю. Статистический анализ медицинских данных. Применение пакета прикладных программ STATISTICA. М.: МедиаСфера, 2002.
14. Струнников В.А., Вышинский И.М. Реализационная изменчивость и тутового шелкопряда // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука, 1991.
15. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973.
16. Whitlock M. The heritability of fluctuating asymmetry and genetic control of developmental stability // Proc. R. Soc. Lond. B. 1996. V. 263.

FLUCTUATING ASYMMETRY OF BILATERAL TRAITS OF EREMIAS ARGUTA AS POPULATION'S CHARACTERISTIC

© 2007 D.B. Gelashvili¹, A.A. Nizhegorodcev¹, G.V. Eplanova², V.G. Tabachishin³

¹Lobachevskiy Nizhny Novgorod State University, Nizhny Novgorod

²Institute of Ecology of the Volga River Basin of Russian Academy of Sciences, Togliatti

³Saratov branch of A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution RAS, Saratov

We carried out total statistical analyses of fluctuating asymmetry (FA) of bilateral traits (number of femoral ostioles – *Pf.* and number of supralabial shields – *Lab.*) for three populations of *Eremias arguta*: from Astrakhan region, from Saratov region and from Samara region. For integral estimation of FA value, using algorithm of convolution, stasticaly significant differences (using Kruscal-Wallis criteria) between studied populations were found in males' sample and in the united sample of males and females. And there is no stasticaly significant difference (using χ^2 criteria) in occurrence frequency between three studied populations.