

УДК 597.8

А.Ж. Хамитов*, А.К. Таныбаева

Казахский национальный университет им. аль-Фараби,
Республика Казахстан, г. Алматы

*E-mail: elaphe_ar@mail.ru

**Использование признаков флуктуирующей асимметрии
как показателя состояния среды обитания**

Симметрия, точная или приближительная, является важнейшим свойством подавляющего числа живых организмов. При этом следует учитывать, что изменения структур и функций сравнительно независимы, т.е. морфофункциональная организация не жесткая система, а наоборот, условия функционирования, задаваемые естественным отбором, допускают определенного масштаба селективно-нейтральные изменения структур.

В данной статье проводится анализ меристических признаков, определяется, есть ли статистически достоверные различия по величине признака слева и справа; наличие или отсутствие межполовых (гендерных) различий по величине меристических признаков. А также анализируется частота встречаемости асимметрии признаков у самцов и самок; вычисляется величина показателя асимметрии; проверяется, есть ли межполовые различия по величине показателя асимметрии, выясняется их причина.

Ключевые слова: флуктуирующая ассиметрия, симметрия, среда обитания, направленная ассиметрия, антиассиметрия.

A.Zh. Khamitov, A.K. Tanybaeva

**Using signs of fluctuating asymmetry as an indicator
of the state of the environment**

One of the fundamental problems of modern biology is the biological symmetry (asymmetry) organisms. Symmetry can identify organisms, not only visually, but also to verify that the system or parts of objects by means of a transformation which combines equal parts or objects of the same object. In nature, most often found only approximately symmetrical objects, which are on the invariance with respect to the symmetry operations and can only talk about.

Symmetry, exact or approximate, is an essential feature of the overwhelming majority of living organisms. It should be borne in mind that changes in the structures and functions are relatively independent, ie, morpho-functional organization is not a rigid system, but on the contrary, the conditions of natural selection asked, allow a certain scale of selectively neutral changes in structures.

Ключевые слова: Флуктуирующая ассиметрия, симметрия, среда обитания.

А.Ж. Хамитов, А.К. Таныбаева

**Флуктуириалық асимметрия көрсеткіші бойынша
тіршілік ортасының зерттеуін бағалау**

Биологиялық объектілердің қазіргі заманғы биологиясының фундаменталдық мәселелерінің бірі ағзалардың симметриялы (асимметрия) болып келуі. Ағзалардың симметриялығын визуалды анықтап қана қоймай, бір объектінің бөлігін немесе тең объектілерді біріктіріп тұратын жүйенің бір бөлігін немесе тең объектілерді өзгерістері арқылы тексеруге болады. Табиғатта көп жағдайда тек шамалы симметриялы объектілер кездеседі және олардың симметрия операциясына байланысты инварианттығында жобалап қана айтуға болады.

Нақты немесе шамалы симметрия көптеген тірі ағзалардың маңызды қасиеті болып табылады. Сонымен қатар, мұнда құрылымы және функциясының өзгерісі салыстырмалы тәуелсіз, яғни мор-

фoфункционалдық құрылымы қатаң жүйе емес, керісінше табиғи іріктеумен жүретін функциялық жағдайы құрылымның белгілі бір көлемде сұрыптаулық-нейтралдық өзгерісіне жол береді.

Түйін сөздер: флуктуириалық асимметрия, симметрия, қоршаған орта.

Введение

Симметрия одинаково присутствует как в неживой природе (кристаллическая решётка минералов, конфигурация молекул, элементарные частицы), так и среди биологических объектов. В природе наряду с симметричными объектами встречаются и отклонения от строгой симметрии. Они могут быть генетически детерминированы (направленная асимметрия), или же наоборот, генетически строго не детерминированы (в случае флуктуирующей асимметрии). Под асимметрией принято понимать различные отклонения от строгой билатеральной симметрии.

Согласно одной из классификаций выделяют три типа асимметрии. Направленная асимметрия проявляется, когда в норме какая-то структура на одной стороне тела развита больше чем на другой, то есть значение признака на одной из сторон в среднем больше, чем на другой. Флуктуирующая асимметрия (ФА) проявляется при незначительных и случайных, ненаправленных отклонениях от строгой билатеральной симметрии биообъектов. ФА является результатом неспособности организмов развиваться по точно определенным путям и диагностируется по нормальному распределению различия между величиной симметрических признаков. И третий тип – антиасимметрия – характеризуется большим развитием структуры на одной из сторон тела. При этом признак асимметричен и направленность различий между сторонами не имеет значения. В этой работе пойдет речь о флуктуирующей асимметрии, так как её показатель сегодня широко используется для проведения мониторинга состояния окружающей среды.

Цель данной работы – провести анализ меристических признаков, определить есть ли статистически достоверные различия по величине признака слева и справа; наличие или отсутствие межполовых (гендерных) различий по величине меристических признаков. Проанализировать частоту встречаемости асимметрии признаков у самцов и самок; вычислить величину показателя асимметрии; проверить есть ли межполовые различия по величине показателя асимметрии, выяснить их причину.

Материалы и методы

Асимметрия – это свойство распределения выборки, которое характеризует несимметричность распределения случайной величины. На практике симметричные распределения встречаются редко, и чтобы выявить и оценить степень асимметрии, вводят следующую меру:

$$A_{ss} = \frac{\sum (x_i - \bar{x})^3 / n}{\sigma^3}$$

Асимметрия бывает положительной и отрицательной ($|A| > 0.5$ – асимметрия считается значительной $|A| < 0.2$ – асимметрия считается незначительной). Положительная сдвигается влево, а отрицательная – вправо [1].

Симметричным называется распределение, в котором частоты любых двух вариантов, равностоящих в обе стороны от центра распределения, равны между собой. Для симметричных распределений средняя арифметическая, мода и медиана равны между собой. Простейший показатель асимметрии основан на соотношении показателей центра распределения: чем больше разность между средней арифметической и модой (медианой), тем больше асимметрия ряда.

$$A_s = x - Mo$$

Для сравнения асимметрии в нескольких рядах используют относительный показатель асимметрии

$$A_s = \frac{x - Mo}{\sigma}$$

Величина A_s может быть положительной и отрицательной. Если $(x - Mo) > 0$, то на графике такой ряд будет иметь вытянутость вправо (правосторонняя асимметрия), если $(x - Mo) < 0$, то вытянутость влево (левосторонняя асимметрия) [1, 2].

Результаты и обсуждения

Обобщая сложившуюся в настоящее время ситуацию, можно выделить три ключевых направления в исследовании ФА:

1. Выбор, идентификация билатеральных признаков и верификация их флуктуирующего характера у организмов разных видов. Это направление требует исключительной педантичности и компетенции, поскольку предопределяет успех дальнейших исследований.

2. Разработка корректных методов количественной оценки величины ФА по комплексу признаков. По существу, это частный случай общей задачи об определении и способах расчетов количественных характеристик, отражающих степень симметрии конкретных систем.

3. Применение ФА как меры стабильности развития и онтогенетического шума в биоиндикационных исследованиях оценки среды обитания.

Из трех типов асимметрии адекватным индикатором нестабильности развития может служить только ФА (хотя дискуссии на эту тему продолжаются до сих пор). Поэтому прежде чем приступить к количественной оценке нестабильности развития через ФА, необходимо убедиться во флуктуирующем характере асимметрии каждого признака из выбранного набора. Эта процедура достаточно сложна, требует применения различных методов статистического анализа. В статистическом анализе ФА билатеральных признаков можно выделить два аспекта. Первый из них связан с анализом индивидуальных признаков и включает:

- 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 скоррелированности величины асимметрии разных признаков, используемых в интегральной оценке ФА организма;
- изучение наличия (отсутствия) половых (гендерных) различий асимметрии признаков;
- изучение вклада ошибки измерения признака в конечную оценку ФА (важно для пластических признаков и неактуально для меристических) [1, 2, 3, 4].

Второй аспект связан с выбором и корректным применением интегральных показателей, оценивающих ФА выборки организмов по комплексу индивидуальных признаков в задачах биомониторинга.

Известно, что первым этапом анализа количественных данных является анализ вида их распределения. Реально в экспериментальных выборках, как правило, не бывает строго нормального распределения признака. Однако необходимо установить отображена ли эта вы-

борка из генеральной совокупности, в которой изучаемый признак имеет нормальное распределение. Решение этого вопроса определяет дальнейшую тактику статистического анализа: применение параметрических или непараметрических методов.

Тем не менее в настоящее время существуют численные методы оценки соответствия изучаемого распределения признака нормальному, в том числе реализованные в пакете "Statistica", позволяющие с достаточной строгостью обосновать выбор параметрических или непараметрических методов анализа.

Таким образом, применение непараметрических методов статистического анализа представляется вполне обоснованным. Среди таких методов (критериев), представленных в пакете "Statistica", для целей настоящей статьи применимы критерии Уилкоксона, Манна-Уитни, Крускала-Уоллиса. Критерий Уилкоксона применим для анализа данных связанных групп, т.е. полученных от одного объекта исследования (до и после лечения, справа и слева и т.п.) или от разных объектов, но подобранных в пары по определенным характеристикам. При сравнении двух групп по одному или нескольким количественным признакам целесообразно применять критерий Манна-Уитни, а при числе групп три и более – Крускала-Уоллеса [5].

При проведении статистического анализа будем придерживаться вышеприведенной последовательности изучения параметров асимметрии индивидуальных признаков.

Результаты анализа показывают, что ни в одном из случаев не установлено статистически значимых ($p < 0.05$) различий в величине признака на левой и правой стороне тела. Другими словами, имеют место флуктуации асимметрии признака вокруг нулевого среднего, что является диагностическим признаком ФА.

Следующий шаг анализа связан с изучением зависимости величины асимметрии признака от его размера. При наличии этой зависимости с увеличением размера объекта может увеличиваться и величина асимметрии. Это можно объяснить тем, что в онтогенезе структуры имеющие большие линейные размеры могут проявить и более выраженную асимметрию. Сильная размер-зависимость оказывает влияние как на форму распределения значений асимметрии, так и на интегральные характеристики выборки.

Для выявления размер-зависимости можно использовать непараметрический коэффициент ранговой корреляции Спирмена. В этом случае

проверяется связь между абсолютными значениями асимметрии $|L-R|$ и средним размером признака $(L+R)/2$. Обязательное использование непараметрических методов в данном случае обусловлено тем, что один из рядов, связь между которыми проверяется, а именно ряд абсолютных значений асимметрии, заведомо отклоняется от нормальности: он имеет так называемое усеченное нормальное или полунормальное распределение. Если положительная связь присутствует, в дальнейшем анализе нужно использовать прямое нормирование асимметрии на размер признака либо использовать подразумевающие такое нормирование алгоритмы.

Результаты корреляционного анализа показывают отсутствие размер-зависимости у анализируемых признаков. Таким образом, в последующем анализе можно воспользоваться абсолютным значением асимметрии признака $|L-R|$. Однако для сопоставления результатов с данными, полученными другими исследователями, целесообразно ввести ту или иную нормировку. При этом следует учесть, что только нормировка вида $|L-R|/(L+R)$ в отличие от $|L-R|/[(L+R)/2]$, позволяет получить значение асимметрии в интервале $0 \div 1$, удобном для сравнительного анализа [6].

Следующий шаг анализа позволяет обосновать включение изучаемого признака в систему признаков, интегрально оценивающих ФА организма. Очевидно, что чем менее скоррелированы величины асимметрии признаков, тем более независимую и объективную оценку можно получить с помощью данного набора признаков.

Важное значение имеет вопрос о наличии половых (гендерных) различий в средней величине асимметричных признаков, поскольку в случае их отсутствия можно использовать в анализе объединенную выборку самцов и самок. Применение критерия Манна-Уитни показало, что для обоих признаков гендерные различия отсутствуют. Таким образом, применение объединенных выборок для интегральной оценки ФА выборки обосновано.

На последнем этапе проводятся так называемые тесты на идеальную ФА, позволяющие отличить ее от антисимметрии. Явление антисимметрии, так же как, и направленность, детерминруется генотипически. Антисимметрия не запрещает проявления ФА, однако получающуюся в результате сложную смесь двух типов асимметрии чрезвычайно сложно разделить. Поэтому от использования признака, проявляющего достоверную антисимметрию, лучше отказаться.

Поскольку антисимметрия проявляется в виде отрицательного эксцесса распределения различий между сторонами $(L-R)$ либо $(L-R)/(L+R)/2$, то тестом на идеальную ФА является тест на значимость эксцесса. К сожалению, этот тест обладает серьезными недостатками: чувствительностью к малому размеру выборки и низкой мощностью. Поэтому можно воспользоваться табулированными критическими значениями эксцесса. Следует также отметить, что индикатором антисимметрии служит только отрицательный эксцесс, в то же время как положительный эксцесс указывает на генотипическую гетерогенность организмов выборки по стабильности развития и является нормой [7, 8, 9].

Поскольку ни для одного из признаков как у самцов, так и у самок не выявлено превышения эмпирического значения эксцесса (k) над критическим (k_{crit}), можно считать, что антисимметрия у анализируемых признаков отсутствует.

После завершения анализа индивидуальных признаков можно переходить к интегральной оценке по комплексу признаков. Поскольку в нашем распоряжении была выборка только из одного биотопа, сравнение проведем между выборками самцов и самок.

Использование в исследованиях флуктуирующей асимметрии только одного признака не позволяет делать надежные выводы, поэтому предпочтительно использование множества признаков. При этом каждый дополнительный признак добавляет одну степень свободы к оценке уровня нестабильности развития. Следует отметить, что при использовании множества признаков условия описанных выше этапов должны выполняться для всех из них.

В настоящее время известно большое число интегральных индексов ФА, из которых рассмотрим несколько, различающихся алгоритмами нормировки.

Введем следующие обозначения: L_j, R_j – значения j -го признака ($j = 1, n$) соответственно, слева и справа у i -й особи ($j = 1, m$), FA_{ij} – значение асимметрии j -го признака у i -й особи, b_{ij} – дискретизованное значение асимметрии (0 – отсутствие асимметрии j -го признака у i -й особи, 1 – наличие). Большая часть предложенных схем анализа флуктуирующей асимметрии множества признаков представляет собой комбинацию нескольких элементов, среди которых можно выделить нормирование данных, свертку информации и применение того или иного статистического критерия.

Нормирование данных необходимо, когда выявлена значимая размер-зависимость асим-

метрии либо когда разные признаки имеют разную размерность, а также когда имеет место значительная гетерогенность асимметрии признаков. Чаще всего нормировка производится следующим образом:

$$FA_{ij} = \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{(L_{ij} + R_{ij})}$$

Принципиально иной метод нормировки:

$$FA_{ij} = \frac{|L_{ij} - R_{ij}|}{\text{avg}|L_{ij} - R_{ij}|}$$

где $\text{avg}|L_{ij} - R_{ij}|$ означает усреднение по всем выборкам, рассматриваемым в исследовании. Эта нормировка направлена на то, чтобы снять гетерогенность асимметрии различных признаков. В результате применения такой нормировки значения асимметрии оказываются распределенными вокруг единицы.

Наиболее простым и распространенным способом свертки является простое суммирование значений асимметрии всех признаков:

$$FA_i = \sum_{j=1}^n FA_{ij},$$

где n – число признаков.

В качестве альтернативы этому способу можно рассматривать недавно предложенный

метод, заимствованный из методов современной кристаллографии:

$$FA_i = 1 - \frac{2 \sum_{j=1}^n L_{ij} \times R_{ij}}{\sum_{j=1}^n (L_{ij}^2 + R_{ij}^2)}$$

Особенностью этого метода является то, что он носит нелинейный характер, при этом нормировка производится одновременно со сверткой. Следует отметить, что этот метод нельзя применять в комбинации с нормировкой второго типа.

Заключение

Полученные значения индексов позволяют провести сравнение выборок. Результирующие значения, характеризующие особь, заведомо отклоняются от нормального распределения, поэтому для сравнения был использован непараметрический критерий Манна-Уитни. Различий по уровню ФА между самцами и самками не обнаружено, что подтверждает ранее полученные результаты об отсутствии гендерных различий по отдельным признакам. Данный вывод позволяет рекомендовать объединение самцов и самок в единую выборку при проведении дальнейших исследований.

Литература

- 1 Боровиков В.П. STATISTICA: искусство анализа данных на компьютере. Для профессионалов. – СПб.: Питер, 2001. – 656 с.
- 2 Боровиков В.П. Программа STATISTICA для студентов и инженеров. – М.: Компьютер-Пресс, 2001. – 301 с.
- 3 Хамитов А.Ж., Маматаева А.Т. Флуктуирующая асимметрия популяций озерной лягушки *Rana rididunda pallas 1771* (Anura, Amphibia, Ranidae) из биотопов Южного Прибалхашья как показателя состояния среды обитания // Вестник КазНУ, серия экологическая. – № 3 (42). – 2014. – С. 429-433.
- 4 Вейль Г. Симметрия. – М.: Наука, 1968. – 191 с.
- 5 Гелашвили Д.Б. Еще раз о стабильности развития (по поводу статьи М. Козлова, «Заповедники и Национальные парки», № 36) // Заповедники и Национальные парки. – 2002. – № 37-38. – С. 45.
- 6 Гелашвили Д.Б., Краснов А.К., Логинов В.В. и др. Методологические и методические аспекты мониторинга здоровья среды государственного природного заповедника «Керженский» // Труды ГПЗ «Керженский». – Н. Новгород, 2001. – Т. 1. – С. 287-325.
- 7 Жданова Н.П. Анализ фенотипической изменчивости при оптимальных и неоптимальных условиях развития в эксперименте и в природных условиях на примере прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* L.): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М.: ИБР РАН, 2003. – 23 с.
- 8 Захаров В.М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) // Экология. – 2001. – №3. – С. 177-191.
- 9 Лима-де-Фариа А. Эволюция без отбора: Автоэволюция – формы и функции. – М.: Мир, 1990. – 455 с.

References

- 1 Borovikov V.P. STATISTICA: iskusstvo analiza dannyh na komp'yutere. Dlja professionalov. – SPb.: Piter, 2001. – 656 s.
- 2 Borovikov V.P. Programma STATISTICA dlja studentov i inzhenerov. – M.: Komp'yuter-Press, 2001. – 301 s.
- 3 Hamitov A.Zh., Mamataeva A.T. Fluktuirujushhaja asimmetrija populacij ozernoj l'jagushki *Rana rididunda pallas 1771* (Anura, Amfibia, Ranidae) iz biotopov Juzhnogo Pribalhash'ja kak pokazatelja sostojanija sredey obitanija // Vestnik KazNU, serija jekologicheskaja. – № 3 (42). – 2014. – S. 429-433.
- 4 Vejl' G. Simmetrija. – M.: Nauka, 1968. – 191 s.
- 5 Gelashvili D.B. Eshhe raz o stabil'nosti razvitija (po povodu stat'i M. Kozlova, «Zapovedniki i Nacional'nye parki», № 36) // Zapovedniki i Nacional'nye parki. – 2002. – № 37-38. – S. 45.
- 6 Gelashvili D.B., Krasnov A.K., Loginov V.V. i dr. Metodologicheskie i metodicheskie aspekty monitoringa zdorov'ja sredey gosudarstvennogo prirodnoy zapovednika «Kerzhenskij» // Trudy GPZ «Kerzhenskij». – N. Novgorod, 2001. – T. 1. – S. 287-325.
- 7 Zhdanova N.P. Analiz fenotipicheskoy izmenchivosti pri optimal'nyh i neoptimal'nyh usloviyah razvitija v jeksperimente i v prirodnyh usloviyah na primere prytkoj jashhericy (*Lacerta agilis L.*): avtoref. dis. ...kand. biol. nauk. – M.: IBR RAN, 2003. – 23 s.
- 8 Zaharov V.M. Ontogenez i populacija (stabil'nost' razvitija i populacionnaja izmenchivost') // Jekologija. – 2001. – №3. – S. 177-191.
- 9 Lima-de-Faria A. Jevoljucija bez otbora: Avtojevoljucija – formy i funkcii. – M.: Mir, 1990. – 455 s.