

А.З. Глухов, Ю.А. Штирц, А.Е. Демкович, С.П. Жуков

**ОЦЕНКА ПРОЯВЛЕНИЯ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ
БИЛАТЕРАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ
ACER PSEUDOPLATANUS L. В УСЛОВИЯХ ПРИДОРОЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ
ПРОМЫШЛЕННОГО ГОРОДА (НА ПРИМЕРЕ Г. ДОНЕЦКА)**

флуктулирующая асимметрия, листовая пластинка, придорожные экосистемы

Введение

Возможность получить интегральную характеристику качества среды, находящейся под воздействием всего многообразия физических, химических и других факторов, дают только биологические методы, так как именно живые организмы несут максимальную информацию об окружающей их среде обитания. Из всего многообразия известных методов биоиндикационных исследований, пожалуй, одним из наиболее полноценных можно считать использование проявлений флуктулирующей асимметрии организмов [2]. Под флуктулирующей асимметрией понимают незначительные и случайные (ненаправленные) отклонения от строгой билатеральной симметрии биообъектов [6]. Флуктулирующую асимметрию организмов по билатеральным признакам можно рассматривать как случайное макроскопическое событие, заключающееся в независимом проявлении у них либо на левой, либо на правой, либо на обеих сторонах, но в разной степени выраженных признаков, являющихся итогом стохастических микроскопических процессов [3]. На макроскопическом уровне данный тип асимметрии предлагают использовать в качестве меры в оценке стабильности развития организма [3, 7, 8]. Её уровень оказывается минимальным лишь при оптимальных условиях среды и неспецифически возрастает при любых стрессовых воздействиях [3]. П.А. Парсонс [18] определяет флуктулирующую асимметрию как эпигенетическую меру стресса. Ряд авторов [1, 10, 14, 16, 17] предлагает считать определение флуктулирующей асимметрии одним из морфологических методов оценки состояния и динамики биосистем, а сам показатель флуктулирующей асимметрии – индексом стабильности развития организма.

Цель и задачи

Целью исследований являлась оценка проявлений флуктулирующей асимметрии билатеральных признаков листовой пластинки *Acer pseudoplatanus* L. в экосистемах с различной степенью антропогенной трансформации. Основной задачей данного этапа исследований являлся анализ изменения флуктулирующей асимметрии листовой пластинки *A. pseudoplatanus* в придорожных экосистемах промышленного города.

Материал и методика исследования

Материал собран в летний период 2010 г. на придорожных территориях автомагистралей города Донецка с различной интенсивностью движения автотранспорта, расположенных в кварталах многоэтажной жилой застройки города и имеющих асфальтобетонное покрытие. Сбор листьев осуществляли с нижней части кроны древесных растений зрелой стадии генеративного периода. Определение возрастного состояния деревьев проводили по системе О.В. Смирновой и др. [13]. Согласно С.В. Капранову [9], мерой интенсивности движения автотранспорта служило среднее количество транспортных средств, проходящих через поперечное сечение автодороги в обоих направлениях за 1 час в светлое время суток. По интенсивности движения автотранспорта (авт.) исследуемые дороги распределяли по трём градациям: I – 1200 – 1300 авт./час; II – 700 – 800 авт./час; III – 600 – 700 авт./час. Листья *A. pseudoplatanus* были отсканированы при помощи сканера Epson Perfection 1270. Дальнейшие измерения проводили в программе ImageJ 1.43u. Одним из ключевых направлений в исследовании флуктулирующей асимметрии биообъектов является выбор, идентификация билатеральных признаков и верификация их флуктулирующего характера у организмов разных видов [3]. Нами для анализа были выбраны параметры левой и правой стороны листовой пластинки (рис.).

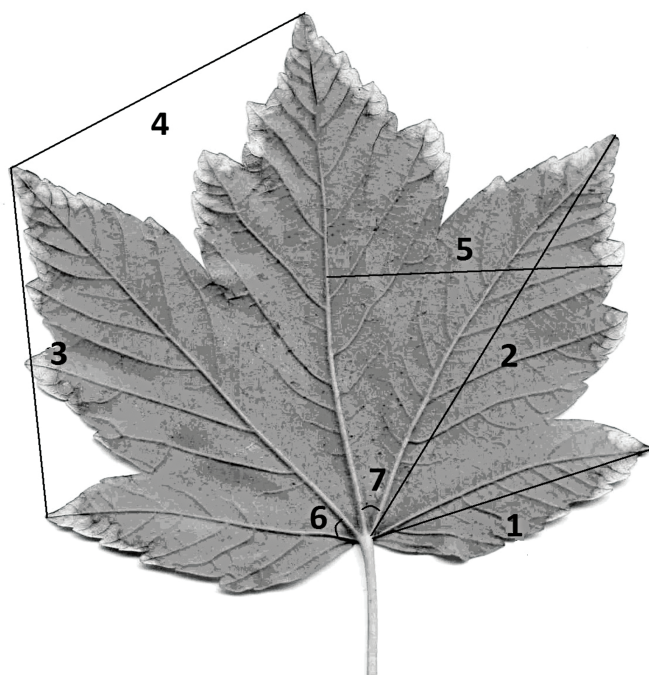


Рис. Исследуемые билатеральные признаки листовой пластинки *Acer pseudoplatanus*:

- 1 – расстояние между точками начала и окончания первой жилки (нумерацию и измерения жилок проводили, начиная с базальной части листовой пластинки);
- 2 – расстояние между точками начала и окончания второй жилки;
- 3 – расстояние между точками окончания первой и второй жилок;
- 4 – расстояние между точками окончания второй и средней жилок;
- 5 – расстояние от середины средней жилки до края листовой пластинки (измерения проводили по линии, перпендикулярной средней жилке);
- 6 – угол между первой и второй жилками;
- 7 – угол между второй и средней жилками.

При исследовании угловых признаков листовой пластинки измеряли сектора, непосредственно примыкающие к вершине угла со стороной, не превышающей 10 – 15 % от длины жилок. Такой подход в измерении углов заимствован из работы С.Г. Баранова, Д.Е. Гаврикова [1] и вызван довольно большой кривизной жилок по всей длине. Использование в исследованиях флуктуирующей асимметрии биообъектов 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 [3, 17].

Асимметрия бывает трех типов: направленная, флуктуирующая и антисимметрия [16]. Из них только по проявлению флуктуирующей асимметрии можно получить некоторую информацию об уровне стресса, испытываемого организмом [15]. Поэтому прежде чем приступить к количественной оценке нестабильности развития организма по показателям билатеральных признаков, необходимо убедиться во флуктуирующем характере асимметрии каждого признака из выбранного набора [3]. Направленная асимметрия отличается от флуктуирующей тем, что значение признака на одной из сторон в среднем больше, чем на другой. Антисимметрия имеет место, когда проявление асимметрии признака является нормой, при этом не имеет значения, в какую сторону направлено различие между сторонами. Статистически это выражается в том, что частоты отклоняются от нормального распределения в сторону отрицательного эксцесса или бимодальности [6, 16, 17]. Критические значения коэффициента эксцесса взяты из работы Г.Ф. Лакина [11].

Для определения характера обнаруженной асимметрии листовой пластинки по анализируемым параметрам был проведен тест на значимость коэффициента эксцесса и сравнение полученных измерений на правой и левой стороне с помощью критерия Уилкоксона, вычисление критических значений которого проводили по формуле, приведенной в работе Г.Ф. Лакина [11]. Дальнейшим этапом анализа должна быть проверка зависимости величины асимметрии признака от величины признака на обеих сторонах листовой пластинки. При наличии этой зависимости с увеличением размера листовой пластинки может увеличиваться и величина асимметрии [3]. Если положительная связь присутствует, в дальнейшем анализе нужно использовать прямое нормирование асимметрии на среднее значение размера признака $(L+R)/2$ или на суммарное значение признака на обеих сторонах $(L+R)$ [3]. Однако, для сопоставления результатов с данными, полученными другими исследователями, целесообразно вводить нормировку и в случаях, когда такая связь не выявлена. Принимая это во внимание, проверку зависимости величины асимметрии признака от величины признака на обеих сторонах листовой пластинки не проводили. Полученное значение модуля разности между значениями признака на левой и правой стороне делили на суммарное значение признака на обеих сторонах листовой пластинки.

Расчёт интегрального значения флуктуирующей асимметрии проводили по формулам:

$$Y = |L - R| / (L + R);$$

$$Z = (Y_1 + Y_2 + \dots + Y_n) / N;$$

$$X = Z / n = (Z_1 + Z_2 + \dots + Z_n) / n,$$

где Y – показатель, рассчитанный для каждого признака как различие между правой и левой сторонами листовой пластинки, Z – относительное среднее различие между признаками для каждого листа, N – количество признаков, X – интегральный показатель асимметрии, n – количество листьев [12]. Сравнение результирующих значений флуктуирующей асимметрии проведено по критерию Манна – Уитни, критические значения которого взяты из работы Е.В. Гублера, А.А. Генкина [4].

Статистическая обработка данных проведена с применением пакета STATISTICA 6.0.

Результаты исследований и их обсуждение

Результаты теста на значимость коэффициента эксцесса билатеральных признаков листовой пластинки *A. pseudoplatanus* представлены в табл. 1.

Таблица 1. Результаты теста на значимость коэффициента эксцесса значений билатеральных признаков листовой пластинки *Acer pseudoplatanus* L. в условиях придорожных экосистем

Интенсивность движения автотранспорта (авт./час)	Признак*	Эмпирическое значение коэффициента эксцесса	Критическое значение коэффициента эксцесса при $P = 0,01$	Наличие антисимметрии
I градация (1200 – 1300)	1	-0,892	0,846	+
	2	-0,125	0,846	-
	3	0,343	0,846	-
	4	-0,009	0,846	-
	5	0,163	0,846	-
	6	1,823	0,846	-
	7	-0,552	0,846	-
II градация (700 – 800)	1	-0,701	0,855	-
	2	0,008	0,855	-
	3	0,331	0,855	-
	4	0,295	0,855	-
	5	0,606	0,855	-
	6	2,217	0,855	-
	7	1,141	0,855	-
III градация (600 – 700)	1	-1,109	0,855	+
	2	-0,724	0,855	-
	3	-0,692	0,855	-
	4	-0,542	0,855	-
	5	-1,061	0,855	+
	6	0,133	0,855	-
	7	2,237	0,855	-

Примечание. * Здесь и в табл. 2 и 3 приняты такие обозначения: 1 – расстояние между точками начала и окончания первой жилки; 2 – расстояние между точками начала и окончания второй жилки; 3 – расстояние между точками окончания первой и второй жилок; 4 – расстояние между точками окончания второй и средней жилок; 5 – расстояние от середины средней жилки до края листовой пластинки; 6 – угол между первой и второй жилками; 7 – угол между второй и средней жилками. Антисимметрия выявлена – знак «+»; не выявлена – знак «-».

Превышение эмпирического значения коэффициента эксцесса над критическим значением выявлено для первого (в двух выборках), пятого (в одной выборке), шестого (в двух выборках), седьмого (в двух выборках) признаков. Принимая во внимание, что индикатором антисимметрии служит только отрицательный эксцесс, в то время как положительный эксцесс указывает на генотипическую гетерогенность организмов выборки по стабильности развития [3, 19–21] и является нормой, антисимметрия может иметь место в случае первого и пятого из анализируемых признаков (см. табл. 1). Явление антисимметрии, также как и направленность, детерминируется генотипически. Антисимметрия не запрещает проявления флуктуирующей асимметрии, однако, получающуюся в результате сложную «смесь» двух типов асимметрии чрезвычайно сложно разделить. Поэтому от использования признака, проявляющего антисимметрию, лучше отказаться [3]. Таким образом, первый (расстояние между точками начала и окончания первой жилки) и пятый (расстояние от середины средней жилки до края листовой пластинки) признаки дальнейшему анализу не подвергали.

Результаты оценки наличия направленной асимметрии билатеральных признаков листовой пластинки *A. pseudoplatanus* представлены в табл. 2.

Таблица 2. Результаты оценки наличия направленной асимметрии билатеральных признаков листовой пластинки *Acer pseudoplatanus* L. в условиях придорожных экосистем

Интенсивность движения автотранспорта (авт./час)	Признак*	Эмпирическое значение критерия Уилкоксона	Критическое значение критерия Уилкоксона при P = 0,01
I градация (1200 – 1300)	2	956	565
	3	887	565
	4	943	565
	6	949	565
	7	726	565
II градация (700 – 800)	2	376	147
	3	386	147
	4	193	147
	6	339	147
	7	376	147
III градация (600 – 700)	2	726	147
	3	376	147
	4	193	147
	6	277	147
	7	366	147

Примечание. * обозначения как в табл. 1.

Ни в одном из анализируемых случаев не установлено статистически значимых ($P < 0,05$) различий в величине признака на левой и правой сторонах листовой пластинки, то есть статистически значимая направленная асимметрия не выявлена.

Значения флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков листовой пластинки *A. pseudoplatanus* представлены в табл. 3.

Результаты оценки достоверности различий результирующего значения флуктуирующей асимметрии листовой пластинки для сравниваемых выборок представлены в табл. 4. Исходя из данных табл. 4, результирующее значение флуктуирующей асимметрии листовых пластинок *A. pseudoplatanus* в придорожных экосистемах достоверно различается в случаях сравнения выборки листьев, собранных с деревьев придорожных полос автомагистралей с максимальной нагрузкой автотранспорта с любой из анализируемых выборок с меньшей нагрузкой автотранспорта.

Таблица 3. Значения флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков листовой пластинки *Acer pseudoplatanus* L. в условиях придорожных экосистем

Интенсивность движения автотранспорта (авт./час)	Билатеральные признаки листовой пластинки*					Интегральный показатель флуктуирующей асимметрии
	2	3	4	6	7	
I градация (1200 – 1300)	0,041	0,052	0,058	0,113	0,066	0,066
II градация (700 – 800)	0,025	0,039	0,053	0,053	0,033	0,041
III градация (600 – 700)	0,028	0,038	0,060	0,069	0,054	0,049

Примечание. * обозначения как в табл. 1.

Таблица 4. Оценка достоверности различий результирующего значения флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков листовой пластинки *Acer pseudoplatanus* L. по критерию Манна – Уитни в условиях придорожных экосистем

Интенсивность движения автотранспорта (авт./час)	I градация (1200 – 1300)	II градация (700 – 800)	III градация (600 – 700)
I градация (1200 – 1300)	–	515*	632*
II градация (700 – 800)	723**	–	417*
III градация (600 – 700)	723**	387**	–

Примечание. * – эмпирические значения критерия Манна – Уитни; ** – критические значения критерия Манна – Уитни при P = 0,01.

Таким образом, максимальное значение интегрального показателя флуктуирующей асимметрии листовой пластинки *A. pseudoplatanus* характерно для выборки листьев, собранных вдоль автодорог с максимальной нагрузкой автотранспорта. Отсутствие достоверных различий между результирующими значениями флуктуирующей асимметрии для выборки листьев, собранных в придорожных полосах автомагистралей с интенсивностью движения автотранспорта 700 – 800 авт./час и выборки листьев, собранных в придорожных полосах дорог с автотранспортной нагрузкой 600 – 700 авт./час может быть обусловлено различными причинами. С одной стороны, различия между интенсивностью движения автотранспорта указанных градаций дорог не столь значительны. С другой стороны, реакция растительного организма при возрастании силы воздействующего фактора может быть немонотонной, то есть зависимость «доза – эффект» может иметь две и более фазы, что следует учитывать при проведении фитоиндикации [5].

Доля вклада каждого из анализируемых признаков в численное значение показателя флуктуирующей асимметрии отражена в табл. 5. Исходя из данных табл. 5, долевого вклад билатеральных признаков в интегральный показатель флуктуирующей асимметрии листовой пластинки *A. pseudoplatanus* возрастает в ряду: расстояние между точками начала и окончания второй жилки (11,2 – 12,3 %) → расстояние между точками начала и окончания первой и второй жилок (15,3 – 19,3 %) → угол между второй и средней жилками (16,2 – 21,6 %) → расстояние между точками окончания второй и средней жилок (17,6 – 26,2 %) → угол между первой и второй жилками (27,7 – 34,3 %).

Таблица 5. Долевой вклад анализируемых билатеральных признаков в значение интегрального показателя флуктуирующей асимметрии листовой пластинки *Acer pseudoplatanus* L. (%) в условиях придорожных экосистем

Интенсивность движения автотранспорта (авт./час)	Билатеральные признаки листовой пластинки*					Интегральный показатель флуктуирующей асимметрии
	2	3	4	6	7	
I градация (1200 – 1300)	12,32	15,81	17,59	34,34	19,94	100,00
II градация (700 – 800)	12,11	19,26	26,16	26,31	16,16	100,00
III градация (600 – 700)	11,24	15,26	24,18	27,74	21,58	100,00

Примечание. * обозначения как в табл. 1.

Детальное исследование проявлений флуктуирующей асимметрии указанных признаков листовой пластинки *A. pseudoplatanus* в условиях экосистем с различной степенью антропогенной нагрузки перспективно с позиций дальнейшего применения в целях биоиндикации и мониторинга состояния окружающей среды.

Выводы

1. Флуктуирующий характер асимметрии отмечен для следующих билатеральных признаков листовой пластинки *A. pseudoplatanus*: расстояние между точками начала и окончания второй жилки; расстояние между точками окончания первой и второй жилок; расстояние между точками окончания второй и средней жилок; угол между первой и второй жилками; угол между второй и средней жилками. Отмечена нетождественная динамика флуктуирующей асимметрии анализируемых признаков по градиенту выбранного фактора.

2. Максимальное значение показателя флуктуирующей асимметрии листовых пластинок *A. pseudoplatanus* характерно для придорожных территорий с максимальной интенсивностью движения автотранспорта.

3. В значение интегрального показателя флуктуирующей асимметрии листовых пластинок различные признаки вносят различный доленой вклад: максимальное доленой участие в результирующее значение вносят флуктуации значений угла, образованного первой и второй жилками листовой пластинки.

1. Баранов С.Г. Сравнение методов оценки флуктуирующей асимметрии листовых пластин *Betula pendula* Roth. / С.Г. Баранов, Д. Е. Гавриков // Матер. междунар. науч. конф. «Наука XXI века». – Белгород, 2008. – Режим доступа: http://www.rusnauka.com/14_APSN_2008/Ecologia/32522.doc.htm
2. Будилов В.В. Флуктуирующая асимметрия членистоногих биоценозов правобережья реки Сура / В.В. Будилов, А. Ю. Исайкин // Актуальные проблемы биологии, экологии, методики преподавания и педагогики. – Саранск, 2009. – С. 10–13.
3. Гелашвили Д.Б. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* / Д.Б. Гелашвили, В.Н. Якимов, В.В. Логинов, Г.В. Епланова // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии: Сб. науч. трудов. – Тольятти, 2004. – Вып. 7. – С. 45–59.
4. Гублер Е.В. Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях / Е.В. Гублер, А. А. Генкин. – Л.: Медицина, 1973. – 142 с.
5. Ерофеева Е.А. Оценка состояния ценопопуляций берёзы с помощью эколого-морфологических и физиолого-биохимических показателей при действии автотранспортного загрязнения / Е.А. Ерофеева // Видовые популяции и сообщества в антропогенно трансформированных ландшафтах: состояние и методы его диагностики: Матер. XI междунар. науч.-практ. экол. конф. (г. Белгород, 20–25 сентября 2010 г.). – Белгород: ИПЦ ПОЛИТЕРРА, 2010. – С. 203–204.
6. Захаров В.М. Асимметрия животных / В.М. Захаров. – М.: Наука, 1987. – 216 с.
7. Захаров В.М. Онтогенез и популяция (стабильность развития и популяционная изменчивость) / В.М. Захаров // Экология. – 2001. – № 3. – С. 177–191.

8. Захаров В.М. Здоровье среды: методика оценки. Оценка состояния природных популяций по стабильности развития: методологическое руководство для заповедников / В.М. Захаров, А.С. Баранов, В.И. Борисов и др. – М.: Центр экологической политики России, 2000. – 66 с.
9. Капранов С.В. Автотранспорт, воздух и здоровье / С.В. Капранов. – Луганск: ИПЦ «Лад», 1998. – 200 с.
10. Кряжева Н.Г. Анализ стабильности развития березы повислой в условиях химического загрязнения / Н.Г. Кряжева, Е.К. Чистякова, В.М. Захаров // Экология. – 1996. – № 6. – С. 441–444.
11. Лакин Г. Ф. Биометрия: учеб. пособие для биол. спец. вузов / Г.Ф. Лакин. – М.: Высш. шк., 1990. – 352 с.
12. Легета У.В. Оцінка екологічного стану території Чернівецької області за інтегральним показником флюктуючої асиметрії (на прикладі *Tussilago farfara* L.) / У.В. Легета, І.О. Ситнікова // Зб. наук. праць «Природничий альманах». Сер. Біол. науки. – Херсон, 2009. – Вип. 13. – С. 98–105.
13. Смирнова О.В. Критерии выделения возрастных состояний и особенности хода онтогенеза у растений различных биоморф / О.В. Смирнова, Л.Б. Заугольнова, Н.А. Таронова, Л.Д. Фаликов // Ценопопуляции растений (основные понятия и структура). – М.: Наука, 1976. – Ч. I. – С. 14–43.
14. Cowart N.M. Within- and among-individual variation in fluctuating asymmetry of leaves in the fig (*Ficus carica* L.) / N.M. Cowart, J. H. Graham // Int. J. Plant Sci. – 1999. – № 160. – P. 116–121.
15. Moller A.P. Asymmetry, developmental stability and evolution / A. P. Moller, J. P. Swaddle. – Oxford: Oxford Univ. Press, 1997. – 291 p.
16. Palmer A.R. Fluctuating asymmetry: measurement, analysis, patterns / A.R. Palmer, C. Strobeck // Ann. Rev. of Ecol. and Systematics. – 1986. – Vol. 17. – P. 391–421.
17. Palmer A.R. Fluctuating asymmetry analysis revisited / A. R. Palmer, C. Strobeck // Developmental instability (DI): causes and consequences. – Oxford: Oxford University Press, 2003. – 484 p.
18. Parsons P.A. Fluctuating asymmetry: an epigenetic measure of stress / P.A. Parsons // Biol. Rev. – 1990. – Vol. 65. – P. 131–145.
19. Van Dongen S. How repeatable is the estimation of developmental stability by fluctuating asymmetry? / S. Van Dongen // Proc. R. Soc. Lond. B. – 1998. – Vol. 265. – P. 1423–1427.
20. Whitlock M. The heritability of fluctuating asymmetry and genetic control of developmental stability / M. Whitlock // Proc. R. Soc. Lond. B. – 1996. – Vol. 263. – P. 849–854.
21. Whitlock M. The repeatability of fluctuating asymmetry: a revision and extension / M. Whitlock // Proc. R. Soc. Lond. B. – 1998. – Vol. 265. – P. 1429–1431.

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Получено 18.05.2011

УДК 574.2 : 58.02 : 581.45

ОЦЕНКА ПРОЯВЛЕНИЯ ФЛУКТУИРУЮЩЕЙ АСИММЕТРИИ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ *ACER PSEUDOPLATANUS* L. В УСЛОВИЯХ ПРИДОРОЖНЫХ ЭКОСИСТЕМ ПРОМЫШЛЕННОГО ГОРОДА (НА ПРИМЕРЕ Г. ДОНЕЦКА)

А.З. Глухов, Ю.А. Штирц, А.Е. Демкович, С.П. Жуков

Донецкий ботанический сад НАН Украины

Флюктуирующий характер асимметрии в условиях придорожных экосистем промышленного города отмечен для следующих билатеральных признаков листовой пластинки *Acer pseudoplatanus*: расстояние между точками начала и окончания второй жилки; расстояние между точками окончания первой и второй жилок; расстояние между точками окончания второй и средней жилок; угол между первой и второй жилками; угол между второй и средней жилками. Наибольшее доленое участие в результирующее значение показателя асимметрии вносят флуктуации значений угла, образованного первой и второй жилками листовой пластинки.

UDC 574.2 : 58.02 : 581.45

THE ASSESSMENT OF THE DISPLAY OF FLUCTUATING ASYMMETRY OF BILATERAL FEATURES OF *ACER PSEUDOPLATANUS* L. LEAVES IN CONDITIONS OF ROADSIDE ECOSYSTEMS IN THE INDUSTRIAL CITY (ON THE EXAMPLE OF DONETSK)

A.Z. Glukhov, Yu.A. Shtirts, A.E. Demkovich, Zhukov S.P.

Donetsk Botanical Garden, National Academy of Sciences of Ukraine

The fluctuating character of asymmetry in conditions of roadside ecosystems in the industrial city has been identified for the following bilateral features of *Acer pseudoplatanus* L. leaves: the distance between the starting and the end points of the second rib; the distance between the end points of the first and the second ribs; the distance between the end points of the second and the middle ribs; the angle between the first and the second ribs; the angle between the second and the middle ribs. The main part to the resulting value of the asymmetry index is contributed by the fluctuation values of the angle between the first and the second ribs of the leaf blade.