

ФЛУКТУИРУЮЩАЯ АСИММЕТРИЯ – ПОКАЗАТЕЛЬ ДЕСТАБИЛИЗАЦИИ ИЛИ ПОИСК ПУТЕЙ АДАПТИВНОГО МОРФОГЕНЕЗА?© Р. С. Рахмангулов¹, А. Р. Ишбирдин^{1*}, А. С. Салпагарова²¹Башкирский государственный университет
Россия, Республика Башкортостан, 450076 г. Уфа, ул. Заки Валиди, 32.²Карачаево-Черкесский государственный университет им. У. Д. Алиева
Россия, Карачаево-Черкесская Республика, 369202 г. Карачаевск, ул. Ленина, 29.

*Email: ishbirdin@mail.ru

Флуктуирующую асимметрию принято рассматривать как показатель устойчивости (неустойчивости) развития и как один из показателей качества среды. В биоиндикации среды по показателям ФА априорно принято положение о прямой зависимости ФА и качества среды, т.е. чем выше ФА, тем она благоприятнее. В исследованиях на высотных градиентах Южного Урала и Кавказа показано, что на верхнем пределе распространения видов рода *Betula* ФА листьев снижается. Это позволяет рассматривать ФА как одно из проявлений адаптивного морфогенеза.

Ключевые слова: *Betula pubescens*, *B. litwinowii*, флуктуирующая асимметрия, морфологическая интеграция, морфогенетическая адаптация.

Введение

С 1990-х годов не угасает интерес к изучению флуктуирующей асимметрии (ФА), как показателю устойчивости развития [1]. Весь поток работ по этой проблеме можно разделить на теоретические, методические работы и работы по индикации уровня природного и генетического стресса. Значительная часть исследований посвящена оценке качества среды. Как правило, при этом опираются на положение «чем выше флуктуирующая асимметрия, тем хуже условия среды» [2–4]. Рассматриваются также вопросы выбора признаков для оценки ФА, выбора алгоритмов вычисления показателя ФА и др. [5–10].

В последнее время оценку устойчивости развития (морфологической целостности, морфологической интеграции (МИ)) производят и по показателю средней детерминации признаков морфологической структуры (r^2_m) [11, 12]. При этом было показано, что в отличие от априорно принятого положения о прямой зависимости ФА от качества среды, оцениваемый по целостности морфологической структуры растений показатель неоднозначно зависит от условий роста и развития растений [12].

На основе обобщения результатов анализа изменения МИ более 40 видов растений выявлено, что при увеличении уровня стресса происходят неоднозначные изменения этого показателя. Выявлены следующие возможные варианты:

- с усилением стресса происходит усиление координации развития растения (повышение МИ растения);
- с усилением стресса происходит ослабление координации развития растения (снижается МИ растения);
- при усилении стресса происходит сначала усиление, а затем ослабление МИ;
- при усилении стресса происходит первоначально ослабление, а потом усиление МИ.

Эти тренды изменения МИ рассматриваются, соответственно, как защитная, стрессовая, защит-

но-стрессовая, стрессово-защитная онтогенетические стратегии [12]. При этом условием выявления характера изменения МИ на градиенте усиления стресса является анализ достаточно большого числа выборок (не менее 5–7) по возможности охватывающих экологический ареал вида.

Предполагая связь между показателями устойчивости развития (увеличение степени случайных отклонений от идеальной симметрии приводят к снижению уровня целостности морфологической структуры) выдвигаем гипотезу, согласно которой ФА, как и МИ может иметь разный характер и направления изменения на экологическом градиенте.

В качестве объекта исследований выбран наиболее часто используемый при оценке качества среды объект – лист березы: березы повислой (*Betula pubescens* Ehrh.) и березы Литвинова (*B. litwinowii* Doluch.).

Как правило, по показателям ФА листьев березы оценивается качество среды на небольшом градиенте изменения условий среды. Например, при оценке влияния загрязнения среды и почвенных факторов на показатели ФА листа березы в городе Красноярске (как и в подавляющем большинстве исследований качества среды по показателям ФА) учитываются связанные с уровнем загрязнения среды различия на одном климатическом фоне [13]. В отмеченной работе, как и во многих прочих [4, 14–16 и др.] показано, что ФА возрастает с ухудшением условий среды. В некоторых работах было показано увеличение ФА на высотном градиенте. Например, в национальном парке "Сочинский" (южный склон г. Псеашка) статистически значимое увеличение показателя ФА листьев *B. pendula* происходит на переходе высот от 1800 и 1900 м над ур. м. [3]. Такая же высотная закономерность отмечена для *B. pubescens* [17].

Материалы и методы

Сбор материалов для анализа проведен на высотном градиенте г. Большой Иремель (1582 м над

ур. м., Южный Урал) на высотах от 608 м над ур. м. (ущелье Ларкино) до 1382 м над ур. м. Поскольку целью исследования было изучение взаимосвязи показателей устойчивости развития (ФА, МИ), в анализ было вовлечено по 50 листьев с 35 деревьев генеративного состояния.

Морфологическую целостность определяли, как усредненный показатель попарных коэффициентов детерминации признаков морфологической структуры листа – r^2_m [11].

Под онтогенетическими стратегиями понимали закономерные (направленные) изменения показателей целостности морфологической структуры [12].

Высотную поясность горы Большой Ирмель рассматривали по Горчаковскому П. Л. [18] и Цветаеву А. А. [19]:

1. Пояс сосново-березовых лесов, от 500 до 650–700 м. над ур. м.;
 2. Пояс елово-пихтовых лесов, от 650–700 м. до 1150 м. над ур. м.;
 3. Парковый высокоствольный лес, 1100–1150 м. над ур. м.;
 4. Подгольцовый пояс, 1150–1382 м. над ур. м.
- Расчетные показатели ФА по отдельным деревьям усреднили по высотным группам. Определены 4 группы, приуроченные к высотам:
1. 608–631 м над ур. м.;
 2. 904–921 м над ур. м.;
 3. 1007–1125 м над ур. м.;
 4. 1227–1382 м над ур. м.

Сбор листьев также проводился на высотном градиенте горы Малая Хатипара в Тебердинском государственном биосферном заповеднике (Карачаево-Черкесская Республика) на различных высотах над уровнем моря:

1. Горно-лесной пояс, 1500 м над ур. м.;
2. Горно-лесной пояс, 1650 м над ур. м.;
3. Нижняя граница пояса березового криволеся, 1880 м над ур. м.;
4. Средняя часть пояса березового криволеся, 2200 м над ур. м.;
5. Верхняя часть пояса березового криволеся, 2320 м над ур. м.;
6. Верхняя граница березового криволеся с *Rhododendron caucasicum* Pall., 2680 м над ур. м.

На каждом из 6 высотных участков с 10 деревьев *B. litwinowii* было отобрано по 5 листьев.

Морфологическая целостность листьев на Южном Урале оценивалась по 32 парным и 7 непарным (длина черешка, длина листовой пластинки, ширина листовой пластинки и индексы формы) признакам. На Кавказе МИ оценивалась по 5 признакам, рекомендованным для оценки ФА листьев березы [20].

Расчет показателей ФА проводили по общепринятой методике [20].

Результаты и обсуждение

Расчет бальных оценок качества среды по показателям ФА показал, что большая часть деревьев на высотном градиенте г. Большой Ирмель (32 из 35) формировались в условиях критического (V класс) состояния среды (показатели ФА от 0.054 до

0.062), также, как и березы на высотном градиенте г. Малая Хатипара (ФА от 0.050 и до 0.077).

Увеличение показателей ФА на высотном градиенте г. Большой Ирмель (от 0.059 до 0.066) происходит с возрастанием высотного градиента от 622 до 1084 м над ур. м. (рис. 1). Далее при переходе к высотам 1100–1300 м над ур. м. происходит снижение показателей ФА до 0.063.



Рис. 1. Тренд показателей флуктуирующей асимметрии и морфологическая интеграция на высотном градиенте г. Большой Ирмель. Примечание: по оси абсцисс – средняя высота над ур. м., м; по левой оси ординат – показатели флуктуирующая асимметрия, сплошная линия; по правой оси ординат – морфологическая интеграция (коэффициент детерминации признаков, r^2_m), пунктирная линия.

Изменение показателей ФА на высотном градиенте г. Малая Хатипара (рис. 2) проявляет схожую тенденцию: при увеличении высоты наблюдается повышение показателей ФА с 0.050 до 0.077. При последующем увеличении высоты над уровнем моря на верхнем пределе распространения вида происходит снижение показателя ФА до 0.060.

Сравнение показателей ФА листьев в средней части пояса березового криволеся и верхней границы березового криволеся с *Rhododendron caucasicum* на г. Малая Хатипара показало их статистически значимые (t-критерий Стьюдента) различия. Для г. Большой Ирмель сравнение значений ФА для поясов паркового леса и подгольцового не выявило значимых различий.

Морфологическая интеграция листа как на высотном градиенте г. Большой Ирмель, так и на Малой Хатипаре показала тенденцию возрастания на границе экологического ареала вида. На Кавказе на верхнем пределе распространения березы наблюдали снижение МИ, что можно рассматривать как результат ослабления адаптивного потенциала растений на краю экологического ареала.

Исследование связей (корреляционный анализ) между показателями ФА и МИ показало наличие статистически значимой отрицательной связи между этими показателями по высотному градиенту г. Большой Ирмель. Для г. Малая Хатипара также установлены отрицательные, однако статистически не значимые связи. Анализ связи этих показателей по отдельным парным признакам на

Кавказе показал наличие отрицательных и статистически значимых связей для признаков «длина жилки второго порядка, второй от основания листа» и «расстояние между основаниями первой и второй жилок второго порядка».



Рис. 2. Тренд показателей флуктуирующая асимметрия и морфологическая интеграция на высотном градиенте г. Малая Хатипара. Примечание: по оси абсцисс – средняя высота над ур. м., м; по левой оси ординат – показатели флуктуирующая асимметрия, сплошная линия; по правой оси ординат – морфологическая интеграция (коэффициент детерминации признаков, r^2_m), пунктирная линия.

Тип онтогенетической стратегии в формировании морфологической структуры листьев *B. pubescens* и *B. litwinowii* на высотном градиенте г. Большой Ирмель и г. Малая Хатипара определен как стрессово-защитный. Стрессовая составляющая проявляется в снижении показателей r^2_m в ответ на ухудшения условий формирования морфологических структур. Последующее увеличение показателей r^2_m при дальнейшем ухудшении условий роста интерпретируется как защитная составляющая онтогенетической стратегии. Ранее отмечалось, что такой характер изменения МИ на экологическом градиенте свойственен для стресс-толерантов [12].

Таким образом, показано, что для природных популяций *Betula pubescens* и *B. litwinowii* на краю экологического ареала (высотный предел распространения) происходит снижение показателя ФА листьев, что можно рассматривать как проявление адаптивного морфогенеза листьев в экстремальных условиях. Вероятно, что выявленная ранее прямая зависимость ФА листьев березы от качества среды характерна для той области экологического ареала вида, на котором проявляется стрессовая составляющая онтогенетической стратегии организма.

ЛИТЕРАТУРА

1. Лайус Д. М., Грэм Д. Л., Католикова М. В., Юрцева А. О. Флуктуирующая изменчивость и случайная фенотипическая изменчивость в популяционных исследованиях: история, достижения, перспективы // Вестник Санкт-петербургского университета. Сер. 3. 2009. Вып. 3. С. 98–110.
2. Захаров В. М. Асимметрия животных (популяционно-фенотипический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
3. Захаров В. М., Шкиль Ф. Н., Кряжева Г. Н. Оценка стабильности развития березы в разных частях ареала // Вестник Нижегородского университета им. Н. Н. Лобачевского. Серия Биология. Вып 1(9). Материалы 8-го Всероссийского популяционного семинара «Популяции в пространстве и времени». 2005. С. 77–84.
4. Хузина Г. Р. Характеристика флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков листа липы мелколистной (*Tilia cordata* L.) // Вестник удмуртского университета. Биология. Науки о Земле. 2011. Вып. 3. С. 47–52.
5. Гелашвили 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: Сборник научных трудов. Тольятти. 2004. Вып. 7. С. 45–59.
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. Гелашвили Д. Е., Солдатов Е. Н. Меры сходства и разнообразия в оценке флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков // Поволжский экологический журнал. 2004. № 2, С. 132–143.
8. Гавриков Д. Е., Баранов С. Г. Методика оценки стабильности развития на примере березы (*Betula pendula*) // Бюллетень ВСНЦ СО РАМН. 2006. № 2 (48). С 13–17.
9. Трубянов А. Б. Анализ показателей флуктуирующей асимметрии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Нижний Новгород, 2010. 23 с.
10. Зорина А. А. Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии // Принципы экологии. 2012. № 3. С. 23–45.
11. Ростова Н. С. Корреляции: структура и изменчивость. СПб.: Изд. С-Пб. ун-в., 2002. 307 с.
12. Ишбирдин А. Р., Ишмуратова М. М. Адаптивный морфогенез и эколого-ценотические стратегии выживания травянистых растений // Методы популяционной биологии. Сборник материалов VII Всерос. Популяционного семинара (Сыктывкар, 16–21 февраля 2004 г.). Сыктывкар. 2004. Ч. 2. С. 113–120.
13. Шабалина О. М., Демьяненко Т. Н. Оценка влияния загрязнения среды и почвенных факторов на показатели флуктуирующей асимметрии листа березы повислой (*Betula pendula* Roth.) в г. Красноярске // Вестник КрасГАУ. Экология. 2011. №12. С. 134–139.
14. Гуртяк А. А., Углев В. В. Оценка состояния среды городской территории с использованием березы повислой в качестве биоиндикатора // Известия томского политехнического университета. 2010. Т. 317. №1. С. 200–204.
15. Калаев В. Н., Игнатова И. В., Третьякова В. В., Артохов В. Г., Савко А. Д. Биоиндикация загрязнения районов г. Воронежа по величине флуктуирующей асимметрии листовой пластинки березы повислой // Вестник ВГУ, Серия: Химия. Биология. Фармация. 2011. №2. С. 168–175.
16. Кузнецова Е. А., Челпанова О. М., Белова Е. Е., Хотулева О. В., Колонцов А. А. Оценка влияния ионов кадмия на флуктуирующую асимметрию листьев огурца посевного (*Cucumis sativus* L.) // Вестник МГОУ. 2013. №2. С. 1–9.
17. Hagen S. B., Ims R. A., Yoccoz N. G., Sorlibraten O. Fluctuating asymmetry as an indicator of elevation stress and distribution limits in mountain birch (*Betula pubescens*) // Plant ecology. Vol. 195. 2008. No. 2. С. 157–163.
18. Горчаковский П. Л. Растительный мир высокогорного Урала. М.: Наука, 1975. 283 с.
19. Цветаев А. А. Горы Ирмель (Южный Урал). Физико-географический очерк. Уфа: Географическое общество СССР. Башкирский филиал. 1960. 82 с.
20. Методические рекомендации по выполнению оценки качества среды по состоянию живых существ (оценка стабильности развития живых организмов по уровню асимметрии морфологических структур). Распоряжение Росэкологии от 16.10.2003. № 460-р. М. 2003. 28 с.

Поступила в редакцию 22.05.2014 г.

После доработки – 03.06.2014 г.

IS FLUCTUATING ASYMMETRY AN INDEX OF DESTABILIZATION OR FINDING WAYS TO ADAPTIVE MORPHOGENESIS?

© R. S. Rakhmangulov¹, A. R. Ishbirdin^{1*}, A. S. Salpagarova²

¹Bashkir State University
32 Zaki Validi St., 450076 Ufa, Republic of Bashkortostan, Russia.

²Karachay-Cherkessia State University by U. D. Aliyev
29 Lenin St., 369202 Karachayeysk, Karachay-Cherkess Republic, Russia.

*Email: ishbirdin@mail.ru

Fluctuating asymmetry is usually regarded as an indicator of stability (instability) of development and as one of the indicators of the environmental quality. In Bioindication of the environment according indexes of FA they decided a priori position of a direct relationship of FA and the environmental quality. I.e. the higher FA is, the more unfavorable it is. Assuming the relationship between indicators of sustainable development (increase in the degree of random deviations from perfect symmetry leads to a reduction in the integrity of the morphological structure), put forward the hypothesis that fluctuating asymmetry, as well as morphological integration can have a different character and the direction of change on the environmental gradient. Collection of materials for the analysis carried out on the altitudinal gradient, the Bolshoi Iremel (1582 m above sea level, South Urals) and at altitudes of 608 m above sea level (Larkin gorge) to 1382 m above sea level. Since the purpose of the study was to examine the relationship of sustainable development indicators (FA, MI), in the analysis were involved in 50 leaves from 35 trees of generative state. Leaf collection was also held on the altitudinal gradient mountain Malaya Hatipara Teberdinsky State Biosphere Reserve (Karachay-Cherkessia). On each of the 6 high-altitude areas with 10 trees, 5 leaves were selected. Morphological integration of the sheet as a high-altitude gradient Bolshoi Iremel and in Malaya Hatipara showed a tendency to increase at the border ecological range of the species. Study on the relation (correlation analysis) between measures of FA and MI showed a statistically significant negative correlation between these parameters in an altitudinal gradient, the Bolshoi Iremel. For Malaya Hatipara also set negative, but not statistically significant associations. In studies on the altitudinal gradients of the Southern Urals and the Caucasus, it is shown that at the upper limit of distribution of the genus *Betula* FA of leaves decreases. It allows us to consider FA as one of demonstrations of adaptive morphogenesis.

Keywords: *Betula pubescens*, *B. litwinowii*, *fluctuating asymmetry*, *morphological integration*, *morphogenetic adaptation*.

Published in Russian. Do not hesitate to contact us at bulletin_bsu@mail.ru if you need translation of the article.

REFERENCES

- Laius D. M., Grem D. L., Katolikova M. V., Yurtseva A. O. Vestnik Sankt-peterburgskogo universiteta. Ser. 3. 2009. No. 3. Pp. 98–110.
- Zakharov V. M. Asimetriya zivotnykh (populyatsionno-fenogeneticheskii podkhod) [Asymmetry of Animals (Population-Phenogenetical Approach)]. Moscow: Nauka, 1987.
- Zakharov V. M., Shkil' F. N., Kryazheva G. N. Vestnik Nizhegorodskogo universiteta im. N. N. Lobachevskogo. Seriya Biologiya. No. 1(9). Materialy 8-go Vserossiiskogo populyatsionnogo seminaru «Populyatsii v prostranstve i vremeni». 2005. Pp. 77–84.
- Khuzina G. R. Vestnik udmurt-skogo universiteta. Biologiya. Nauki o Zemle. 2011. No. 3. Pp. 47–52.
- Gelashvili D. B., Yakimov V. N., Loginov V. V., Eplanova G. V. Aktual'nye problemy gerpetologii i toksikologii: Sbornik nauchnykh trudov. Tol'yati. 2004. No. 7. Pp. 45–59.
- Gelashvili D. B., Krasnov A. K., Loginov V. V. i dr. Metodologicheskie i metodicheskie aspekty monitoringa zdorov'ya srede gosudarstvennogo prirodno zapovednika «Kerzhenskii» Trudy GPZ «Kerzhenskii». N. Novgorod. 2001. Vol. 1. Pp. 287–325.
- Gelashvili D. E., Soldatov E. N. Povolzhskii ekologicheskii zhurnal. 2004. No. 2, Pp. 132–143.
- Gavrikov D. E., Baranov S. G. Byulleten' VSNTs SO RAMN. 2006. No. 2 (48). Pp. 13–17.
- Trubyanov A. B. Analiz pokazatelei fluktuiruyushchei asimetrii: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk. Nizhnii Novgorod, 2010.
- Zorina A. A. Printsipy ekologii. 2012. No. 3. Pp. 23–45.
- Rostova N. S. Korrelyatsii: struktura i izmenchivost' [Correlations: Structure and Variability]. Saint Petersburg: Izd. S-Pb. univ., 2002.
- Ishbirdin A. R., Ishmuratova M. M. Metody populyatsionnoi biologii. Sbornik materialov VII Vseross. Populyatsionnogo seminaru (Syktyvkar, 16–21 fevralya 2004 g.). Syktyvkar. 2004. Ch. 2. Pp. 113–120.
- Shabalina O. M., Dem'yanenko T. N. Vestnik KrasGAU. Ekologiya. 2011. No. 12. Pp. 134–139.
- Gurtyak A. A., Uglev V. V. Izvestiya tomского politekhnicheskogo universiteta. 2010. Vol. 317. No. 1. Pp. 200–204.
- Kalaev V. N., Ignatova I. V., Tret'yakova V. V., Artyukhov V. G., Savko A. D. Vestnik VGU, Seriya: Khimiya. Biologiya. Farmatsiya. 2011. No. 2. Pp. 168–175.
- Kuznetsova E. A., Chelpanova O. M., Belova E. E., Khotuleva O. V., Kolontsov A. A. Vestnik MGOU. 2013. No. 2. Pp. 1–9.
- Hagen S. B., Ims R.A., Yoccoz N.G., Sorlibraten O. Plant ecology. Vol. 195. 2008. No. 2. Pp. 157–163.
- Gorchakovskii P. L. Rastitel'nyi mir vysokogornogo Urala [Flora of the High-Urals]. Moscow: Nauka, 1975.
- Tsvetaev A. A. Gory Iremel' (Yuzhnyi Ural). Fiziko-geograficheskii ocherk [Iremel Mountains (South Urals). Physical-geographical Essay]. Ufa.: Geograficheskoe obshchestvo SSSR. Bashkirskii filial. 1960.
- Metodicheskie rekomendatsii po vypolneniyu otsenki kachestva srede po sostoyaniyu zhivykh sushchestv (otsenka stabil'nosti razvitiya zhivykh organizmov po urovnyu asimetrii morfologicheskikh struktur). Rasporyazhenie Rosekologii ot 16.10.2003. No. 460–r. M. 2003.

Received 22.05.2014.

Revised 03.06.2014.