

УДК 598.112

АСИММЕТРИЯ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ ФОЛИДОЗА ПРЫТКОЙ ЯЩЕРИЦЫ (*LACERTA AGILIS*, REPTILIA, SQUAMATA) В РЕСПУБЛИКЕ ТАТАРСТАН

© 2016 г. Л. А. Идрисова, И. З. Хайрутдинов

Казанский (Приволжский) федеральный университет, Казань 420008, Россия

e-mail: liya.idrisova@yandex.ru

Поступила в редакцию 19.01.2016 г.

Рассмотрена асимметрия билатеральных признаков прыткой ящерицы в шести районах Республики Татарстан. Проведена статистическая оценка асимметричных признаков, даны интегральные характеристики величины флуктуирующей асимметрии. Чаще всего наблюдается асимметрия в числе бедренных пор, переднескуловых и верхнересничных щитков. По большинству признаков фолидоза наблюдается флуктуирующая асимметрия. Она отмечена у 41% всех особей. Статистически значимых половых и возрастных различий в значениях интегральных показателей не выявлено. Выборки из Бексера, Кордона и Спасска отличаются от остальных высокими значениями показателей флуктуирующей асимметрии, что может объясняться изоляцией, генетической структурой популяций, микроклиматическими различиями и другими факторами.

Ключевые слова: прыткая ящерица, флуктуирующая асимметрия, фолидоз, *Lacerta agilis*

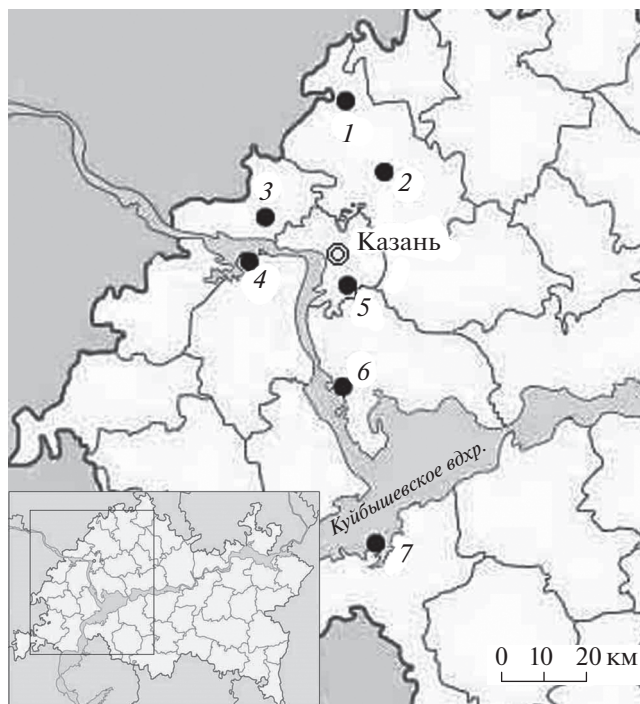
DOI: 10.7868/S0044513416100032

В результате воздействия на организм внешних или внутренних факторов в процессе эмбриогенеза могут возникать незначительные отклонения от нормы – асимметрия билатеральных структур, девиации и др. Асимметрией называют различные отклонения от строгой билатеральной симметрии. Различают несколько типов асимметрии. Направленная асимметрия – функциональная, при этом в норме структура развития на одной стороне больше, чем на другой. Антисимметрия – асимметрия, при которой симметричность структуры встречается реже, чем преобладание одной из сторон. Флуктуирующая асимметрия представляет собой незначительные случайные отклонения от билатеральной симметрии, одним из примеров ее проявления является асимметрия признаков фолидоза рептилий (Захаров, 1987).

Флуктуирующую асимметрию рассматривают как меру стабильности развития организмов (Жданова, 2003; Гелашвили и др., 2004) и предлагают использовать для мониторинга состояния популяций совместно с другими методами (Clarke, 1995; Захаров и др. 2001; Зорина, 2012; Lazić et al., 2013). Считается, что уровень флуктуирующей асимметрии минимален при оптимальных условиях и повышается при стрессовых воздействиях; это подтверждается многочисленными исследованиями (Захаров, 1981; 1987; Булахова, 2004). Однако нередко при оценке флуктуирующей

асимметрии получают противоречивые результаты. К примеру, в популяциях, подверженных антропогенному воздействию, где, казалось бы, должна отмечаться низкая стабильность развития, уровень флуктуирующей асимметрии оказывается ниже, чем в “чистых” популяциях (Гилева и др., 2007; Зорина, 2012). Неоднократно ставился вопрос о правомочности использования флуктуирующей асимметрии как показателя здоровья среды. Необходимо отметить, что большое значение имеет выбор статистических методов. На данный момент существует несколько разных подходов к оценке флуктуирующей асимметрии (Зорина, 2012).

Асимметрия билатеральных структур прыткой ящерицы в Республике Татарстан ранее не рассматривалась, что и определило цель работы – исследовать проявление асимметрии признаков фолидоза у этого вида в данном регионе. Для достижения цели были поставлены следующие задачи: выявить проявляющие асимметрию признаки фолидоза; определить характер наблюдаемой асимметрии (направленная или флуктуирующая); выяснить, имеются ли половые, возрастные и межпопуляционные различия в показателях асимметрии.



Точки сбора материала: 1 – окрестности с. Алан-Бексер, 2 – окрестности с. Тимофеевка, 3 – Раифский участок Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника, 4 – учебно-научная база “Свияжская”, 5 – лесопарк “Дубравный”, 6 – дачный комплекс “Кордон”, 7 – Государственный природный комплексный заказник “Спасский”.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для исследования послужили особи прыткой ящерицы, отловленные в период с 2009 по 2015 годы в западной части Республики Татарстан: окрестности села Алан-Бексер (далее Бексер) (Высокогорский р-н), окрестности села Тимофеевка (далее Тимофеевка) (Высокогорский р-н), Раифский участок Волжско-Камского государственного природного биосферного заповедника (далее Раифа) (Зеленодольский р-н), учебно-научная база “Свияжская” (далее Свияжская) (Верхнеуслонский р-н), лесопарк “Дубравный” (далее Дубравный) (г. Казань), территории близ дачного комплекса “Кордон” (далее Кордон) (Лаишевский р-н), Государственный природный комплексный заказник “Спасский” (далее Спасск) (Спасский р-н) (рисунок).

Всего было исследовано 443 особи прыткой ящерицы (129 самцов, 187 самок и 127 молодых особей). Деление ящериц на возрастные группы “половозрелых” и “молодых” проводилось с учетом размеров согласно литературным данным. У прыткой ящерицы половозрелыми считаются особи с длиной тела 60 мм и более (Яблоков и др., 1976; Малюк, 2010).

Для исследования асимметрии использовали 8 билатеральных признаков фолидоза: Lab. (labrum) – число верхнегубных щитков с одной стороны головы, Sublab. (sublabrum) – число нижнегубных щитков с одной стороны головы, Submax. (submaxillaries) – число нижнечелюстных щитков с одной стороны головы, Supraoc. (supraocular) – число надглазничных чешуй с одной стороны головы, Supracil. (supracilia) – число верхнересничных щитков с одной стороны головы, Na. (nasalia) – число задненосовых щитков с одной стороны головы, Log. (loreales) – число переднескуловых щитков с одной стороны головы, P.fm. (pofi femorales) – число бедренных пор на одной ноге.

Исследуемые признаки рептилий можно поделить на несколько категорий (Животовский, 1991): качественные или альтернативные (наличие/отсутствие асимметрии признака), дискретные или меристические (например, число щитков, пятен и др.) и пластические или метрические (например, длина головы, длина и ширина щитков и др.). Для признаков разных категорий рекомендуется использовать соответствующие показатели и индексы флуктуирующей асимметрии (Зорина, 2012). В данной работе рассматриваются дискретные признаки. Для них можно использовать следующие показатели: частота асимметричного проявления на признак, ЧАПП (отношение числа асимметричных признаков к общему числу исследуемых признаков) (Захаров и др., 2001) и частота асимметричного проявления на особь, ЧАПО (отношение числа особей с асимметрией к общему числу особей в выборке) (Желев, 2011). Частоту асимметричного проявления на признак сначала рассчитывали для каждой особи, затем вычисляли среднее значение для всех особей, таким образом получая интегральный показатель для выборки.

Чтобы убедиться во флуктуирующем характере исследуемых признаков и возможности включения этих признаков в систему интегральной оценки флуктуирующей асимметрии, были проведены: изучение направленности асимметрии признака, проверка наличия у признаков явления антисимметрии, изучение степени скоррелированности величины асимметрии разных признаков (Гелашвили и др., 2004; Четанов, Епланова, 2011; Поклонцева и др., 2011; Зорина, 2012). В тексте используются следующие обозначения: L – значение признака слева, R – значение признака справа, $(L - R)$ – различия между сторонами (величина асимметрии), $|L - R|$ – абсолютная величина асимметрии, $(L + R)$ – величина признака на обеих сторонах. Поскольку рассматриваются дискретные признаки, использовали непараметрические статистические критерии: критерий Уилкоксона, коэффициент корреляции Спирмена. Для проверки наличия различий между выборками из разных районов использовали ранговый

критерий Краскела-Уоллиса. Статистическая обработка материала проводилась с использованием программ Microsoft Excel и STATISTICA 7.1.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Отмечены следующие типы асимметрии признаков фоллидоза: асимметрия в числе верхнегубных, нижнегубных, нижнечелюстных, надглазничных, верхнересничных, задненосовых и переднескуловых щитков, асимметрия в числе бедренных пор. Асимметрия у прыткой ящерицы чаще наблюдается в числе бедренных пор (табл. 1). Довольно часто встречаются особи с асимметрией переднескуловых и верхнересничных щитков.

Статистическая оценка отдельных признаков

У прыткой ящерицы исследованных выборок редко встречается асимметрия в числе надглазничных щитков (у 0.7% особей), вследствие чего статистическая оценка этого признака затруднена. Поэтому для характеристики асимметрии использовали семь признаков: число верхнегубных, нижнегубных, нижнечелюстных, верхнересничных, задненосовых, переднескуловых щитков и число бедренных пор. Выборки молодых особей прыткой ящерицы из Тимофеевки и Свияжской оказались слишком малы ($n < 10$), поэтому при статистической оценке не используются.

Первым этапом является проверка флуктуирующего характера асимметрии признаков фоллидоза: изучение направленности асимметрии и проверка наличия у признаков явления антисимметрии.

Исследование направленности асимметрии признаков фоллидоза прыткой ящерицы показало, что статистически значимые различия между величинами признака на левой и правой сторонах тела отмечаются по числу бедренных пор в выборках самцов из Бексера и Дубравного (табл. 2). По остальным признакам значимых различий не наблюдается.

Проверка наличия у признаков явления антисимметрии – проверка отсутствия отрицательного эксцесса распределения различий между сторонами ($L - R$). Для оценки значимости эксцесса использовали критические значения эксцесса, приведенные в работе Палмера и Стробека (Palmer, Strobeck, 2003). Отрицательные значения эксцесса отмечены в большинстве выборок по числу бедренных пор, а также в выборке самок с Кордона по числу скуловых щитков (табл. 3). В большинстве случаев значения эксцесса не превышают критические (за исключением значения, отмеченного для молодых особей с Кордона), что позволяет считать наблюдаемую асимметрию флуктуирующей.

Таблица 1. Частота встречаемости особей прыткой ящерицы с асимметричным проявлением признаков фоллидоза ($N = 443$)

| Признак | <i>Me</i> | min–max | Особь с асимметрией | |
|-----------|-----------|---------|---------------------|------|
| | | | <i>n</i> | % |
| Lab. | 7 | 6–8 | 45 | 10.2 |
| Sublab. | 6 | 5–8 | 44 | 10.0 |
| Submax. | 5 | 4–6 | 12 | 2.7 |
| Supraoc. | 4 | 3–6 | 3 | 0.7 |
| Supracil. | 5 | 3–7 | 53 | 12.0 |
| Na. | 2 | 0–3 | 35 | 8.0 |
| Lor. | 2 | 0–4 | 69 | 15.6 |
| P.fm. | 14 | 11–19 | 235 | 53.0 |

Вторым этапом обычно является проверка зависимости абсолютного значения асимметрии признака $|L - R|$ от среднего размера признака $(L + R)/2$. В случаях, когда наблюдается размерная зависимость, при расчете интегральных показателей рекомендуется применять нормирование асимметрии на размер признака $|L - R|/(L + R)$. Однако, поскольку в данной работе в качестве интегральных показателей используются частота асимметричного проявления на признак и частота асимметричного проявления на особь, учитывающие только сам факт проявления асимметрии признака и не зависящие от ее величины, проверка зависимости от размера не проводится.

Следующий этап – проверка возможности включения разных признаков в одну систему интегральной оценки флуктуирующей асимметрии. Некоторые исследователи считают, что характеристику флуктуирующей асимметрии предпочтительнее проводить по ряду признаков; чем больше признаков используется, тем более объективной получается оценка (Гелашвили и др., 2004; Четанов, Епланова, 2011).

Значимая корреляция по исследуемым признакам в большинстве выборок отсутствует, что дает возможность использовать эти признаки совместно в одной системе интегральной оценки флуктуирующей асимметрии. Корреляция наблюдается лишь по некоторым признакам в отдельных выборках: в выборке самцов величина асимметрии переднескуловых щитков коррелирует с верхнересничными щитками, а в выборке самок величина асимметрии верхнегубных щитков коррелирует с нижнегубными и нижнечелюстными щитками (табл. 4–6). Однако никаких общих закономерностей не наблюдается – корреляция, которая прослеживается у самцов, отсутствует у самок и молодых особей и наоборот. В таком случае возможно использование данных при-

Таблица 2. Оценка направленности асимметрии признаков фоллидоза прыткой ящерицы (по критерию Уилкоксона, W)

| Выборки | | n | Lab. | | Sublab. | | Submax. | | Supracil. | | Na. | | Lor. | | P.fm. | |
|------------|---------|-----|------|-------|---------|-------|---------|-------|-----------|-------|------|-------|-------|-------|-------|--------------|
| | | | W | p | W | p | W | p | W | p | W | p | W | p | W | p |
| Бексер | Самцы | 30 | 0.0 | 1.000 | 2.5 | 0.361 | 0.0 | 1.000 | 4.5 | 0.059 | 0.0 | 1.000 | 9.0 | 0.208 | 19.5 | 0.038 |
| | Самки | 49 | 13.5 | 0.529 | 7.0 | 0.463 | 0.0 | 1.000 | 30.0 | 0.791 | 7.0 | 0.463 | 13.5 | 0.529 | 80.0 | 0.351 |
| | Молодые | 37 | 12.0 | 0.401 | 6.0 | 0.686 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 0.109 | 6.0 | 0.686 | 0.0 | 0.109 | 50.0 | 0.875 |
| Дубравный | Самцы | 18 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 0.068 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 0.028 |
| | Самки | 24 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 0.068 | 0.0 | 1.000 | 2.0 | 0.593 | 0.0 | 1.000 |
| | Молодые | 16 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 0.068 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 2.0 | 0.593 | 9.0 | 0.753 |
| Кордон | Самцы | 16 | 0.0 | 0.067 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 0.068 | 0.0 | 1.000 |
| | Самки | 18 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 2.5 | 0.361 | 12.0 | 0.735 | 8.0 | 0.600 |
| | Молодые | 17 | 2.0 | 0.593 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 0.068 | 0.0 | 1.000 | 9.0 | 0.398 |
| Раифа | Самцы | 19 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 0.068 | 0.0 | 0.109 | 5.0 | 0.501 |
| | Самки | 31 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 2.0 | 0.593 | 1.5 | 0.443 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 |
| | Молодые | 30 | 0.0 | 1.000 | 2.0 | 0.593 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 12.0 | 0.401 |
| Свяжская | Самцы | 26 | 0.0 | 0.068 | 2.5 | 0.361 | 0.0 | 1.000 | 2.5 | 0.361 | 0.0 | 1.000 | 4.0 | 0.091 | 56.5 | 0.842 |
| | Самки | 28 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 0.109 | 2.0 | 0.593 | 0.0 | 1.000 | 3.5 | 0.142 | 36.0 | 0.814 |
| Спасск | Самцы | 10 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 2.5 | 0.361 | 6.0 | 0.685 | 5.0 | 0.500 |
| | Самки | 18 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 6.0 | 0.686 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 15.0 | 0.203 |
| | Молодые | 14 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 7.5 | 1.000 | 3.0 | 0.225 |
| Тимофеевка | Самцы | 10 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 0.109 | 0.0 | 1.000 | 2.0 | 0.593 | 0.0 | 1.000 |
| | Самки | 19 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 0.0 | 1.000 | 3.5 | 0.281 |
| Все | Самцы | 129 | 42.0 | 0.807 | 42.5 | 0.834 | 0.0 | 1.000 | 32.0 | 0.112 | 42.0 | 0.807 | 180.0 | 0.280 | 475.5 | 0.819 |
| | Самки | 187 | 76.0 | 0.679 | 56.0 | 0.820 | 11.0 | 0.093 | 168.5 | 0.289 | 42.0 | 0.807 | 112.0 | 0.064 | 663.0 | 0.253 |
| | Молодые | 127 | 49.0 | 0.826 | 48.0 | 0.496 | 2.0 | 0.593 | 22.0 | 0.575 | 20.0 | 0.767 | 45.5 | 0.660 | 469.0 | 0.435 |

Жирным шрифтом выделены статистически значимые различия ($p < 0.05$).

знаков совместно в одной системе интегральной оценки флуктуирующей асимметрии.

Таким образом, для характеристики флуктуирующей асимметрии можно использовать большинство исследуемых признаков фоллидоза прыткой ящерицы. Принимая во внимание наличие в некоторых выборках статистически значимых различий между числом бедренных пор слева и справа (это может указывать на направленность асимметрии), а также наличие значимого отрицательного эксцесса распределения значений, признак “число бедренных пор” при расчете интегральных показателей в данной работе не использовали.

Статистическая оценка интегральных показателей флуктуирующей асимметрии

Чтобы выяснить, зависят ли интегральные показатели исследуемых нами выборок прыткой ящерицы от пола и возраста или же они одинаково проявляются во всех группах, сравнили от-

дельно самок и самцов, половозрелых и молодых особей в выборках из разных районов.

Для самцов и самок в целом характерны примерно одинаковая частота асимметричного проявления на признак. Статистически значимых половых различий в величине данного показателя не наблюдается ($p > 0.05$), что дает возможность в дальнейшем использовать смешанные выборки самцов и самок. Молодые особи в большинстве исследованных нами выборок имеют несколько меньшую частоту асимметричного проявления на признак, чем половозрелые. Однако значимых возрастных различий не выявлено ($p > 0.05$). Частота асимметричного проявления на особь в большинстве выборок прыткой ящерицы примерно одинакова у обоих полов. У половозрелых особей в большинстве выборок значения этого показателя выше, чем у молодых. Значимых половых и возрастных различий не выявлено ($p > 0.05$).

Самая высокая частота асимметричного проявления на признак наблюдается в выборках

Таблица 3. Эмпирические (k) и критические (k_{crit}) значения эксцесса распределения различий между сторонами ($L - R$) признаков фолидоза прыткой ящерицы

| Выборки | | n | k | | | | | | | k_{crit} ($\alpha = 0.05$) |
|------------|---------|-----|------|---------|---------|-----------|------|------|-------------|-----------------------------------|
| | | | Lab. | Sublab. | Submax. | Supracil. | Na. | Lor. | P.fm. | |
| Бексер | Самцы | 30 | 5.8 | 5.4 | — | 0.6 | 9.4 | 2.8 | −0.05 | −0.992 |
| | Самки | 49 | 3.5 | 5.7 | 49.0 | 1.7 | 5.7 | 3.5 | 0.7 | −0.817 |
| | Молодые | 37 | 4.3 | 5.2 | 37.0 | 8.7 | 5.2 | 16.1 | 2.8 | −0.936 |
| Дубравный | Самцы | 18 | 18.0 | 18.0 | — | 18.0 | 5.9 | 8.5 | −0.4 | −1.161 |
| | Самки | 24 | 11.5 | 24.0 | 24.0 | 1.8 | — | 6.3 | — | −1.052 |
| | Молодые | 16 | 16.0 | 4.9 | — | 7.5 | 16.0 | 3.6 | −0.5 | −1.284 |
| Кордон | Самцы | 16 | 1.3 | 7.5 | — | 16.0 | 7.5 | 5.3 | 0.3 | −1.284 |
| | Самки | 18 | 8.5 | 18.0 | 18.0 | 18.0 | 2.2 | −0.1 | −0.3 | −1.161 |
| | Молодые | 17 | 3.9 | 8.0 | — | 17.0 | 5.4 | 8.0 | −1.9 | −1.284 |
| Раифа | Самцы | 19 | — | 9.0 | — | — | 6.5 | 2.4 | −0.9 | −1.161 |
| | Самки | 31 | 31.0 | 15.0 | 8.7 | 13.8 | — | 31.0 | 0.5 | −0.992 |
| | Молодые | 30 | 12.2 | 8.3 | — | — | — | 30.0 | 0.3 | −0.992 |
| Свяжская | Самцы | 26 | 2.3 | 4.2 | 26.0 | 4.2 | 26.0 | 0.6 | −0.7 | −1.052 |
| | Самки | 28 | 11.1 | 5.1 | 5.6 | 7.7 | 13.5 | 1.7 | −0.2 | −0.992 |
| Спасск | Самцы | 10 | — | — | — | 10.0 | 0.2 | 0.1 | 0.4 | −1.575 |
| | Самки | 18 | 5.9 | 18.0 | — | 1.2 | 18.0 | 5.9 | −0.6 | −1.161 |
| | Молодые | 14 | — | 6.5 | 14.0 | 14.0 | 14.0 | 2.6 | −0.2 | −1.284 |
| Тимофеевка | Самцы | 10 | 9.0 | — | — | — | — | 1.1 | — | −1.575 |
| | Самки | 19 | 19.0 | — | 19.0 | 11.2 | — | — | 1.8 | −1.161 |
| Все | Самцы | 129 | 7.2 | 12.9 | 129.0 | 5.6 | 10.6 | 2.7 | −0.3 | −0.583 |
| | Самки | 187 | 7.6 | 9.8 | 15.5 | 6.2 | 11.7 | 3.9 | 0.01 | −0.501 |
| | Молодые | 127 | 10.1 | 5.7 | 40.8 | 10.1 | 11.6 | 11.2 | 1.5 | −0.583 |

Жирным шрифтом выделены отрицательные значения эксцесса, превышающие критические.

Таблица 4. Корреляция величины асимметрии признаков фолидоза $|L - R|$ самцов прыткой ящерицы (по коэффициенту корреляции Спирмена, R_s)

| Признак | Lab. | Sublab. | Submax. | Supracil. | Na. | Lor. | P.fm. |
|-----------|------|---------|---------|-----------|-------|-------------|-------|
| Lab. | — | 0.14 | −0.02 | −0.12 | 0.04 | 0.04 | 0.09 |
| Sublab. | | — | −0.02 | 0.03 | −0.04 | 0.03 | 0.04 |
| Submax. | | | — | −0.03 | −0.03 | −0.03 | 0.03 |
| Supracil. | | | | — | 0.09 | 0.17 | −0.04 |
| Na. | | | | | — | 0.14 | −0.23 |
| Lor. | | | | | | — | −0.08 |
| P.fm. | | | | | | | — |

Жирным шрифтом выделены статистически значимые значения R_s (при $p < 0.05$).

ящериц из Бексера, Кордона и Спасска (табл. 7). Также довольно высокое значение показателя отмечено в свяжской выборке. Наименьшее значение отмечается в выборках из Раифы и Тимофеевки. По результатам дисперсионного анализа Краскела-Уоллиса различия между выборками статистически значимы ($H = 32.61$, $df = 6$, $p < 0.0001$).

В ходе попарного сравнения выборок значимые различия выявлены между выборками ящериц из Бексера и Раифы ($p = 0.003$), Кордона и Раифы ($p = 0.020$), из Бексера и Тимофеевки ($p = 0.045$).

Наибольшая частота встречаемости асимметричных особей характерна для выборки прыткой ящерицы из Кордона (табл. 7). Выборки из Бексе-

Таблица 5. Корреляция величины асимметрии признаков фоллидоза $|L - R|$ самок прыткой ящерицы (по коэффициенту корреляции Спирмена, R_s)

| Признак | Lab. | Sublab. | Submax. | Supracil. | Na. | Lor. | P.fm. |
|-----------|------|-------------|-------------|-----------|-------|-------|-------|
| Lab. | — | 0.17 | 0.16 | 0.05 | 0.05 | 0.02 | 0.17 |
| Sublab. | | — | 0.10 | 0.08 | −0.03 | 0.04 | 0.18 |
| Submax. | | | — | 0.02 | 0.02 | 0.03 | 0.08 |
| Supracil. | | | | — | 0.11 | −0.05 | −0.01 |
| Na. | | | | | — | 0.07 | 0.06 |
| Lor. | | | | | | — | −0.04 |
| P.fm. | | | | | | | — |

Жирным шрифтом выделены статистически значимые значения R_s (при $p < 0.05$).

Таблица 6. Корреляция величины асимметрии признаков фоллидоза $|L - R|$ молодых особей прыткой ящерицы (по коэффициенту корреляции Спирмена, R_s)

| Признак | Lab. | Sublab. | Submax. | Supracil. | Na. | Lor. | P.fm. |
|-----------|------|---------|---------|-----------|-------|-------|-------|
| Lab. | — | 0.10 | 0.11 | −0.01 | 0.01 | 0.11 | 0.06 |
| Sublab. | | — | −0.05 | 0.07 | −0.01 | −0.05 | 0.13 |
| Submax. | | | — | −0.04 | −0.04 | −0.05 | −0.02 |
| Supracil. | | | | — | −0.08 | −0.01 | −0.08 |
| Na. | | | | | — | 0.11 | −0.18 |
| Lor. | | | | | | — | 0.04 |
| P.fm. | | | | | | | — |

Жирным шрифтом выделены статистически значимые значения R_s (при $p < 0.05$).

Таблица 7. Значения показателей флуктуирующей асимметрии в выборках прыткой ящерицы из разных районов

| Выборка | n | ЧАПП | ЧАПО |
|------------|-----|------|------|
| Бексер | 117 | 0.13 | 0.51 |
| Дубравный | 58 | 0.09 | 0.38 |
| Кордон | 51 | 0.13 | 0.57 |
| Раифа | 80 | 0.05 | 0.23 |
| Свияжская | 63 | 0.11 | 0.37 |
| Спасск | 42 | 0.13 | 0.55 |
| Тимофеевка | 32 | 0.05 | 0.19 |
| Все | 443 | 0.12 | 0.41 |

ЧАПП – частота асимметричного проявления на признак, ЧАПО – частота асимметричного проявления на особь.

ра и Спасска также отличаются высокими значениями этого показателя. Реже всего асимметричные особи встречаются в выборках из Раифы и Тимофеевки. Дисперсионный анализ Краскела-Уоллиса показывает наличие между исследуемыми выборками статистически значимых различий ($H = 32.17$, $df = 6$, $p < 0.0001$). Дальнейшее попарное сравнение показало наличие значимых раз-

личий между выборками ящериц из Бексера и Раифы ($p = 0.013$), из Кордона и Раифы ($p = 0.019$).

ОБСУЖДЕНИЕ

Наблюдаемые нами у прыткой ящерицы значения частоты асимметричного проявления на признак (0.12) ниже, чем отмеченные другими исследователями у этого вида в Новосибирской обл. (0.19 и 0.27) (Симонов, 2009), республике Марий-Эл (0.338) (Свинин, Гаранин, 2013), Курской (0.26 и 0.30), Пензенской (0.30, 0.38 и 0.39), Воронежской (0.29 и 0.32) и Липецкой (0.24 и 0.27) областях (Захаров, Чубинишвили, 2001), лесостепной (0.21) и степной (0.23) зонах юго-востока Западной Сибири (Булахова, 2004). Отмеченные нами в Татарстане значения показателя наиболее близки к указанным Симоновым (2009) для лесостепной популяции ящериц (0.19). Нужно иметь в виду, что разные исследователи для характеристики частоты асимметричного проявления на признак использовали неодинаковое число признаков – от 2 до 13, а в некоторых работах помимо количественных (число щитков) используются качественные признаки (элементы окраски).

Определенный интерес представляет сравнение данных по флуктуирующей асимметрии признаков фоллидоза прыткой ящерицы с данными,

полученными нами по другим видам нашей герпетофауны: степной гадюке (*Vipera (Peliias) renardi bashkirovi* (Garanin et al. 2004)) (Идрисова и др., 2014) и обыкновенному ужю (*Natrix natrix* (L. 1758)) (в печати). Самая высокая частота встречаемости особей с асимметрией отмечена у степной гадюки (79% особей), которая в Республике Татарстан представлена единственной популяцией, обитающей на северной границе ареала. Для обыкновенного ужа и прыткой ящерицы – широко распространенных в пределах республики видов – характерны намного меньшие значения этого показателя (соответственно 32 и 41%).

Известно, что более высокая степень проявления флуктуирующей асимметрии характерна для популяций, находящихся на периферии ареала (Жданова, 2003; Булахова, 2004). Все исследованные нами выборки находятся в центральной части ареала, однако уровень флуктуирующей асимметрии может возрасти не только на географической, но и на экологической периферии ареала, к примеру, в небольших изолированных популяциях (Herczeg et al., 2005), в популяциях, обитающих во фрагментированной среде (Sarre, 1994). Территория Спасского заказника представляет собой группу островов, поэтому высокую долю асимметрии у прыткой ящерицы с этого участка можно объяснить изоляцией и инбридингом. Исследуемые участки расположены за городской чертой, рядом с ними нет промышленных объектов, следовательно, можно исключить влияние загрязнения среды на уровень флуктуирующей асимметрии. Высокая частота встречаемости особей с асимметрией также может быть обусловлена различиями в микроклиматических условиях, генетическими особенностями популяций и другими факторами, но в рамках данной работы выяснить это невозможно, необходимы дальнейшие исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для выборок прыткой ящерицы в Республике Татарстан характерна средняя частота встречаемости особей прыткой ящерицы (41%) с флуктуирующей асимметрией признаков фоллидоза. Значение частоты асимметричного проявления на признак составляет 0.12. Чаще всего наблюдается асимметрия в числе бедренных пор (у 53% особей), переднескуловых (у 15.6% особей) и верхнересничных (у 12% особей) щитков – признаков, характеризующихся наибольшим разнообразием.

Показатели асимметрии признаков фоллидоза могут различаться у разных возрастных групп рептилий. Половые различия по флуктуирующей асимметрии обычно отсутствуют, лишь немногие исследователи указывают на наличие половых различий в асимметрии некоторых признаков (Гелашвили и др., 2007; Кудрявцева, Полынова,

2008; Куртяк, Синявская, 2009). В данном исследовании статистически значимых половых и возрастных различий в значениях показателей флуктуирующей асимметрии не отмечено.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Булахова Н.А., 2004. Ящерицы (Reptilia, Squamata, Lacertidae) юго-востока Западной Сибири (география, экология, морфология). Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Томск. 13 с.
- Гелашвили Д.Б., Нижегородцев А.А., Епланова Г.В., Табачишин В.Г., 2007. Флуктуирующая асимметрия билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* как популяционная характеристика // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 9. № 4. С. 941–949.
- Гелашвили Д.Б., Якимов В.Н., Логинов В.В., Епланова Г.В., 2004. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков разноцветной ящурки *Eremias arguta* // Актуальные проблемы герпетологии и токсикологии. Сборник научных трудов. Вып. 7. С. 45–59.
- Гилева Э.А., Ялковская Л.Э., Бородин А.В., Зыков С.В., Кишняев И.А., 2007. Флуктуирующая асимметрия краниометрических признаков у грызунов (Mammalia: Rodentia): межвидовые и межпопуляционные сравнения // Журнал общей биологии. Т. 68. № 3. С. 221–230.
- Жданова Н.П., 2003. Анализ фенотипической изменчивости при оптимальных и неоптимальных условиях развития в эксперименте и в природных популяциях на примере прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Москва. 16 с.
- Желев Ж.М., 2011. Биоиндикационная оценка состояния двух биотопов в Южной Болгарии на основании флуктуирующей асимметрии и фенетического состава популяций озерной лягушки *Rana ridibunda* и краснобрюхой жерлянки *Bombina orientalis* в условиях синтропического обитания // Перспективы науки. № 7 (22). С. 7–18.
- Животовский Л.А., 1991. Популяционная биометрия. М.: Наука. 271 с.
- Захаров В.М., 1987. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука. 216 с.
- Захаров В.М., 1981. Влияние температуры инкубации на фенотипическую изменчивость прыткой ящерицы (*Lacerta agilis*). Пятая всесоюз. герпетологическая конф.: вопросы герпетологии (авторефераты докладов). С. 56–57.
- Захаров В.М., Баранов А.С., Борисов И.С., Валецкий А.В., Крайнева Н.Г. и др., 2000. Здоровье среды: методика оценки. М.: Центр экологической политики России. 68 с.
- Захаров В.М., Жданова Н.П., Кирик Е.Ф., Шкиль Ф.Н., 2001. Онтогенез и популяция: оценка стабильности развития в природных популяциях. М.: Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН. 41 с.
- Захаров В.М., Чубинишвили А.Т., 2001. Мониторинг здоровья среды на охраняемых природных территориях. М.: Центр экологической политики России. 78 с.

- Зорина А.А., 2012. Методы статистического анализа флуктуирующей асимметрии // Научный электронный журнал “Принципы экологии” (<http://ecoprj.ru>) Т. 1. № 3 (3). С. 24–47.
- Идрисова Л.А., Фурман А.А., Хайрутдинов И.З., 2014. Анализ асимметрии фolidоза степной гадюки Башкирова (*Vipera (Pelias) renardi bashkirovi*, Gaganin et al. 2004) в ГПКЗ “Спаский” // Известия Самарского научного центра РАН. Т. 16. № 5 (1). С. 424–429.
- Кудрявцева К.А., Полюнова Г.В., 2008. Использование величины флуктуирующей асимметрии анальных пор для оценки антропогенного воздействия на популяцию пискливого геккончика (*Alsophylax pipiens*) в Богдинско-баскунчакском заповеднике // Вопросы герпетологии. Материалы Третьего съезда Герпетологического общества им. А.М. Никольского. С. 222–226.
- Куртяк Ф.Ф., Синяевская И.А., 2009. Асимметрия билатеральных меристических признаков ужа водяного (*Natrix tessellata*) Закарпатской области // Вестник Запорожского национального университета. № 1. С. 57–66.
- Малюк А.Ю., 2010. Изменчивость линейных размеров и пропорций тела в онтогенезе прыткой ящерицы, *Lacerta agilis* (Reptilia, Squamata), и периодизация ее постэмбрионального развития // Вестник зоологии. № 44 (4). С. 337–348.
- Поклонцева А.А., Бакиев А.Г., Четанов Н.А., 2011. К морфологии узорчатого полоза *Elaphe diene* в Самарской и Ульяновской областях // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 3. № 5. С. 162–171.
- Прыткая ящерица. Монографическое описание вида, 1976. Под ред. Яблокова А.В. М.: Наука. 400 с.
- Свинин А.О., Гаранин В.И., 2013. Морфологическая характеристика популяции прыткой ящерицы (*Lacerta agilis* (Linnaeus, 1758)) заповедника Большая Кокшага // Актуальные проблемы биологии, экологии и химии. Йошкар-Ола: Марийский государственный университет. С. 30–32.
- Симонов Е.П., 2009. Сравнительный морфологический анализ лесостепной и степной популяций прыткой ящерицы *Lacerta agilis* в Новосибирской области // Самарская лука: проблемы региональной и глобальной экологии. Т. 18. № 1. С. 127–133.
- Четанов Н.А., Епланова Г.В., 2011. Статистический анализ флуктуирующей асимметрии билатеральных признаков живородящей ящерицы *Zootoca vivipara* // Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Т. 13. № 1. С. 144–152.
- Clarke G.M., 1995. Relationships Between Developmental Stability and Fitness: Application for Conservation Biology // Conservation Biology. V. 9. № 1. P. 18–24.
- Herczeg G., Szabó K., Korsós Z., 2005. Asymmetry and Population Characteristics in Dice Snakes (*Natrix tessellata*): an Interpopulation Comparison // Amphibia-Reptilia. V. 26. P. 422–426.
- Lazić M.M., Kaliontzopoulou A., Carretero M.A., Crnobrnja-Isailović J., 2013. Lizards from Urban Areas Are More Asymmetric: Using Fluctuating Asymmetry to Evaluate Environmental Disturbance // PLoS ONE V. 8. № 12. doi 10.1371/journal.pone.0084190
- Palmer A.R., Strobeck C., 2003. Fluctuating Asymmetry Analysis Revisited // Developmental Instability (DI): Causes and Consequences. P. 279–319.
- Sarre S., 1994. Habitat fragmentation Promotes Fluctuating Asymmetry but not Morphological Divergence in Two Geckos // Researches of Population Ecology. V. 38 (1). P. 57–64.

ASYMMETRY OF PHOLIDOSIS BILATERAL TRAITS IN SAND LIZARD (*LACERTA AGILIS*, REPTILIA, SQUAMATA) FROM THE REPUBLIC OF TATARSTAN

L. A. Idrisova, I. Z. Khairutdinov

Kazan (Volga Region) Federal University, Kazan 420008, Russia

e-mail: liya.idrisova@yandex.ru

Such deviations as asymmetry and abnormalities can occur because of some external and internal factors that affect the organism during embryogenesis. The asymmetry of bilateral traits in sand lizards found in six areas of the Republic of Tatarstan is considered. Asymmetric features are estimated statistically; integral characteristics of fluctuating asymmetry are presented. The asymmetry in the number of femoral pores, cheek scutes, and supraciliary scutes is more common. Most of the characteristics demonstrate fluctuating asymmetry. It is observed in 41% of all the individuals. There are neither significant sex nor age differences in the values of fluctuating asymmetry. The populations from Bekser, Kordon and Spassk differ from the others by high levels of fluctuating asymmetry, and these differences can be explained by isolation, the genetic structure of populations, microclimatic conditions and other factors.

Keywords: sand lizard, fluctuating asymmetry, pholidosis, *Lacerta agilis*