

УДК 575:595.7; 595.42

А.Я. Никитин ¹, А.С. Новицкая ², И.М. Морозов ¹, Д.Е. Гавриков ²

ПРОЯВЛЕНИЕ ИЗМЕНЧИВОСТИ БИЛАТЕРАЛЬНЫХ ПРИЗНАКОВ ТАЕЖНОГО КЛЕЩА В КОНТРАСТНЫХ УСЛОВИЯХ ОБИТАНИЯ

¹ ФКУЗ Иркутский научно-исследовательский противочумный институт Роспотребнадзора, Иркутск, Россия² ФГБОУ ВПО «Восточно-Сибирская государственная академия образования», Иркутск, Россия

Цель исследования – изучить характер изменения соотношения симметричных и асимметричных форм по 4 счетным билатеральным признакам четвертой коксы в выборках *Ixodes persulcatus* из пригородов Иркутска и Братска. Для обеих территорий установлено превышение доли симметричных форм над теоретически ожидаемым значением этого показателя не связанное с нарушением независимости проявления признаков с двух сторон тела. Показано, что особи из неблагоприятных условий жизни (окрестности г. Братска) имеют более высокий уровень нестабильности онтогенеза, что может влиять на их векторную активность.

Ключевые слова: таежный клещ, билатеральные признаки, условия существования, стабильность онтогенеза

DISPLAY OF VARIABILITY OF BILATERAL FEATURES IN TAIGA TICKS IN CONTRAST CONDITIONS OF HABITATION

A.Ya. Nikitin ¹, A.S. Novitskaya ², I.M. Morozov ¹, D.E. Gavrikov ²¹ Irkutsk Antiplague Research Institute of Siberia and Far East of Rospotrebnadzor, Irkutsk, Russian² East-Siberian State Academy of Education, Irkutsk, Russian

The current research is aimed at studying the changes in a ratio of symmetrical to asymmetrical forms based on the counting bilateral characters in *Ixodes persulcatus* samples in various living conditions. Phenotypic variation was described with the following indices: (σ_a^2) for a dispersion of the number of bristles at the left and right side; (Sa) for actual and (St) for theoretical number of symmetrical specimens with the supposition of an independent manifestation of such characters at the both sides of a body; and the difference between Sa and St. 4 bilateral characters were studied on the coxae of the fourth leg of the ticks collected by dragging off the plants outside Irkutsk (299 specimens) and Bratsk (156 specimens).

The both territories are characterized by an excess of Sa and St. The σ_a^2 value was proved to be higher among the ticks outside Bratsk where they live in a difficult environment. Given that no differences were revealed in the average values of «Sa-St» index, being characteristic of a subdivision of samples, the observed difference in σ_a^2 values may be considered as a prove of an increased instability during ontogeny under adverse circumstances.

Key words: taiga tick, bilateral feature, living conditions, ontogenesis stability

Таежный клещ (*Ixodes persulcatus*) – основной резервуар и переносчик вируса клещевого энцефалита и патогенных для человека боррелий на территории Иркутской области [6, 9]. Известно, что различия в векторной способности имаго таежного клеща могут быть связаны с их фенотипическими особенностями [1, 8, 9].

Нами исследована фенотипическая изменчивость в проявлении билатеральных признаков клещей, которая может быть реализована в виде направленной симметрии, антисимметрии и флуктуирующей асимметрии (ФА). Последняя форма изменчивости широко используется в работах при изучении влияния стресс-факторов на стабильность развития особей [3, 5, 11–13]. Для характеристики ФА применяется большое число индексов, достоинства и недостатки которых, а также алгоритмы их корректного использования рассмотрены в перечисленных работах. Вместе с тем, авторы не применяют для оценки уровня ФА показа-

тели, основанные на расчете ожидаемой и фактически наблюдаемой доли симметричных и асимметричных особей, предложенные Б.Л. Астауровым [2] – одним из основоположников изучения этой формы изменчивости.

Цель исследования – изучить характер изменения соотношения симметричных и асимметричных форм по счетным билатеральным признакам в выборках клещей из разных условий существования на основе показателей, предложенных Б.Л. Астауровым [2], оценить возможность применения определенных индексов, характеризующих стабильность онтогенетического развития особей, при изучении природных популяций.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Объект исследования – взрослые самки *Ixodes persulcatus*. Сбор клещей с растений на флаг проведен в пригородах Иркутска и Братска в 2007–2009 гг. [10]. Изучена изменчивость проявления четырех признаков

хетотаксии на коксе четвертой лапки. Выбранные для исследования счетные признаки не имеют дистального расположения, что исключает их дополнительную изменчивость, не связанную с величиной ФА [13].

В качестве показателей, характеризующих фенотипическую изменчивость в проявлении билатеральных признаков самок, рассчитана дисперсия разности (σ_d^2) числа щетинок с левой и правой стороны тела и фактическая доля в выборке симметричных особей (Сф). Доля асимметричных особей отдельно не описана, так как по определению она равна: 1- Сф.

Б.Л. Астауров показал [2], что при независимом проявлении билатерального признака на двух сторонах тела, теоретически ожидаемую долю симметричных форм (Ст) можно найти по уравнению: $Ст = a^2 + b^2$, где а, b – обозначение долей отдельных морф. Соответственно, ожидаемое абсолютное число симметричных по исследуемому признаку клещей равно произведению Ст на число исследованных особей.

Кроме перечисленных использован индекс: Сф-Ст. Всего проанализировано 455 самок таежного клеща: 299 – из пригородов Иркутска и 156 – Братска.

Для выявления достоверности различий между средними значениями отдельных выборок применен метод Стьюдента (t), знаков и дисперсионный анализ, а для дисперсий – Фишера (F) [4].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные показатели фенотипической изменчивости в характере проявления четырех билатеральных признаков у самок таежного клеща приведены в таблице 1. Известно, что клещи, собранные в окрестностях г. Братска, обитают в более суровых климатических условиях и значительного антропогенного пресса. Как следствие действия разных факторов, численность и встречаемость клещей в пригородах Братска достоверно ниже, а сроки сезонной активности короче, чем в пригородах Иркутска [8, 9].

На первом этапе исследования фенотипической изменчивости, в соответствии с имеющимися рекомендациями [12], с применением двухфакторного дисперсионного анализа (смешанная модель с одним наблюдением в ячейке; факторы – «особь» и «сторона тела») показано, что признаки не проявляют направ-

Таблица 1
Показатели фенотипической изменчивости четырех билатеральных признаков самок таежного клеща из двух районов обитания (кокса 4 лапки)

Район сбора	Признак	Год сбора	n	σ_d^2	Сф	Ст	Сф-Ст
Иркутск	11а	2007	102	0,614	0,51	0,45	0,06
		2008	99	0,582	0,60	0,43	0,17
		2009	98	0,474	0,61	0,45	0,16
	11б	2007	102	1,048	0,51	0,35	0,16
		2008	99	0,842	0,45	0,34	0,11
		2009	98	0,917	0,46	0,39	0,07
	11в	2007	102	1,066	0,39	0,31	0,08
		2008	99	0,905	0,46	0,42	0,04
		2009	98	0,989	0,48	0,34	0,14
	11г	2007	102	0,723	0,61	0,46	0,15
		2008	99	0,622	0,53	0,39	0,14
		2009	98	0,691	0,46	0,40	0,06
	Средние показатели			0,79 ± 0,057	0,51 ± 0,020	0,39 ± 0,014	0,11 ± 0,014
Братск	11а	2007	23	0,428	0,58	0,44	0,14
		2008	49	0,535	0,53	0,47	0,06
		2009	84	0,539	0,61	0,41	0,20
	11б	2007	23	1,210	0,46	0,37	0,09
		2008	49	0,928	0,45	0,36	0,09
		2009	84	1,264	0,36	0,32	0,04
	11в	2007	23	2,058	0,42	0,29	0,13
		2008	49	1,229	0,33	0,29	0,04
		2009	84	1,034	0,40	0,32	0,08
	11г	2007	23	2,802	0,13	0,24	-0,11
		2008	49	0,998	0,45	0,36	0,09
		2009	84	0,675	0,54	0,39	0,15
	Средние показатели			1,14 ± 0,198	0,44 ± 0,037	0,36 ± 0,019	0,08 ± 0,022

ленной асимметрии. То есть, ни в одной из 24 исследованных выборок не выявлено достоверного влияния на число хет фактора «сторона тела» ($p > 0,05$). Следовательно, для исследуемых признаков характерен ненаправленный тип фенотипической изменчивости. Последний включает антисимметрию и ФА [3, 5, 11, 12, 13]. Если учесть, что в случае антисимметрии симметричные по билатеральным признакам особи должны отсутствовать, а в наших выборках доля Сф колеблется от 0,13 до 0,61 (табл. 1), то очевидно, что мы имеем дело с проявлением ФА изменчивости.

Средняя по всем выборкам для четырех признаков величина σ_d^2 выше у самок из Братского района, по сравнению с рекреационной зоной г. Иркутска (табл. 1). Более детальный анализ выборок клещей по этому индексу показывает, что значения σ_d^2 выше у особей, собранных в пригородах Братска, в 9 случаях из 12 ($p < 0,01$ по критерию знаков), причем в пяти наблюдениях эти различия значимы по критерию Фишера. Обратная картина соотношения значений σ_d^2 проявляется только в трех наблюдениях во всех случаях на недостоверном уровне ($p > 0,05$).

Таким образом, мы приходим к выводу, что у выборок клещей из неблагоприятных условий жизни возрастает значение индекса σ_d^2 . Подобный вывод часто является основанием для заключения о снижении стабильности онтогенеза особей в неблагоприятных условиях развития, что, как показано в ряде работ [12, 13], не всегда верно. Ниже будет рассмотрено, что это заключение требует дополнительного подтверждения, в связи с возможным влиянием на σ_d^2 индекса Сф-Ст.

В 23 случаях из 24 Сф клещей выше Ст (табл. 1). Причем для самок, собранных в пригородах Иркутска, это наблюдается во всех 12 сравниваемых парах наблюдений, а у особей с территории окрестностей г. Братска – в 11 из 12 (в обоих случаях $p < 0,01$ по критерию знаков).

Означает ли наблюдающееся превышение Сф над Ст, что правило Б.Л. Астаурова [2] о независимом проявлении признаков с двух сторон тела при исследовании самок клещей нарушено в сторону избыточности симметричных форм? Чтобы ответить на вопрос, проанализируем характер проявления билатеральных счетных признаков с использованием имитационной модели (табл. 2).

В каждой из созданных нами двух независимых выборок, включающих по 25 «особей», соотношение симметричных и асимметричных форм соответствует ожидаемому по правилу Б.Л. Астаурова [2], то есть выполняется равенство: Сф = Ст. Однако при сравнении Сф и Ст для объединенной группы выявляется избыточность симметричных форм равная 4 особям (30 вместо 26 или в относительных показателях 0,30 вместо 0,26) (табл. 2). Очевидно, что объединение двух выборок в одну не влияет на стабильность онтогенеза особей (уровень ФА «популяции»). Однако оценка ФА через σ_d^2 свидетельствует об ином (табл. 2). Это подтверждает мнение авторов [12, 13] о необходимости осторожности при интерпретации результатов, полученных с применением только этого индекса.

В популяционной генетике с 40–50-х годов XX века рассматривается эффект Валунда, который в

силу статистических причин приводит к эксцессу в генетически гетерогенных выборках фактической доли гомозигот по сравнению с теоретически ожидаемой по закону Харди-Вайнберга [7]. Так как процесс объединения гамет при формировании зигот строится на принципах случайности, как и характер реализации билатерального признака с флуктуирующим проявлением, то ряд формул, применяемых в рамках этой дисциплины, может быть использован для анализа ненаправленной фенотипической изменчивости.

Известно [7], что доля гомозигот в равновесной однородной популяции по признаку, имеющему два аллеля (обозначим их, как и морфы «а» и «b») равна $a^2 + b^2$, соответственно, гетерозигот – $2ab$.

Если популяция неоднородна (подразделена), то доля гомозигот определяется по формуле: $a^2 + \sigma_b^2 + b^2 + \sigma_b^2 = a^2 + b^2 + 2\sigma_b^2$, где $\sigma_b^2 = 2\sigma_i^2/K - b^2$; К – число объединяемых групп [7].

Таким образом, эксцесс количества гомозигот в неоднородной популяции, возникающий за счет эффекта Валунда, равен: $2\sigma_b^2 \times n$, где n – число исследованных особей.

Подставив в эти уравнения соответствующие значения из таблицы 2, рассчитаем ожидаемую величину эксцесса симметричных форм в нашей модели: $2\sigma_b^2 = 2 \times (\Sigma b_i^2/K) - b^2 = 2 \times [(0,16 + 0,64)/2 - 0,36] = 0,08$.

Или в абсолютных значениях: $2\sigma_b^2 \times n = 0,08 \times 50 = 4$. То есть, мы получили именно ту величину, на которую Ст меньше Сф в таблице 2.

Следовательно, избыток симметричных особей, возникающий в силу эффекта Валунда, в имитационной модели для счетных признаков поддается количественной оценке (табл. 2). Естественно, все расчеты могут быть выполнены для разного числа особей, количества морф и выборок, формирующих единую «популяцию».

В связи с тождеством причины (подразделенность популяции) и возникающего при объединении независимых выборок следствия (на генетическом уровне это избыток гомозигот, на фенотипическом – симметричных форм), за рассматриваемым явлением можно сохранить принятое в популяционной генетике название – эффект Валунда.

Как и в популяционной генетике, для нивелирования эффекта Валунда при изучении фенотипической изменчивости билатеральных признаков необходимо исследовать максимально однородные выборки. В наш анализ таежного клеща включены только самки, причем ежегодно собираемые преимущественно на одних и тех же участках. Тем не менее, мы наблюдаем эксцесс симметричных форм, а значит, нет оснований считать, что эффект Валунда нивелирован. Иными словами, превышение значений Сф над Ст не является доказательством, что в популяциях клещей правило Б.Л. Астаурова о фенотипической изменчивости билатеральных признаков нарушено.

При сравнении выборок клещей с двух территорий выше доказано, что самки из пригородов Братска (неблагоприятных условий жизни) характеризуются более высокими значениями индекса σ_d^2 . Вместе с тем, различия по индексу Сф – Ст – показателю характеризующему неоднородность выборок и

Таблица 2

Анализ выборок «организмов» с билатерально флуктуирующим признаком, имеющим две морфы (например, 3 щетинки обозначено «а», 4 щетинки – «b»)

Выборка 1				Выборка 2			
№ особи	Сторона тела		Разность	№ особи	Сторона тела		Разность
	левая	правая			левая	правая	
1	3	3	0	1	3	3	0
2	3	3	0	2	4	4	0
3	3	3	0	3	4	4	0
4	3	3	0	4	4	4	0
5	3	3	0	5	4	4	0
6	3	3	0	6	4	4	0
7	3	3	0	7	4	4	0
8	3	3	0	8	4	4	0
9	3	3	0	9	4	4	0
10	4	4	0	10	4	4	0
11	4	4	0	11	4	4	0
12	4	4	0	12	4	4	0
13	4	4	0	13	4	4	0
14	3	4	−1	14	4	4	0
15	4	3	1	15	4	4	0
16	3	4	−1	16	4	4	0
17	4	3	1	17	4	4	0
18	3	4	−1	18	3	4	−1
19	4	3	1	19	4	3	1
20	3	4	−1	20	3	4	−1
21	4	3	1	21	4	3	1
22	3	4	−1	22	3	4	−1
23	4	3	1	23	4	3	1
24	3	4	−1	24	3	4	−1
25	4	3	1	25	4	3	1
Доля морф	a = 0,6; b = 0,4		−	Доля морф	a = 0,2; b = 0,8		−
Ст (%) / абс.	a ₁ ² + b ₁ ² = 52,0 / 13			Ст (%) / абс.	a ₂ ² + b ₂ ² = 68,0 / 17		
Сф (%) / абс.	52,0 / 13			Сф (%) / абс.	68,0 / 17		
Сф−Ст	0			Сф−Ст	0		
σ _d ²	0,500			σ _d ²	0,333		
Объединенная выборка: n = 25 + 25 = 50							
Доля морф	a = 0,4; b = 0,6						
Ст (%) / абс.	a ² + b ² = 52,0 / 26						
Сф (%) / абс.	60,0 / 30						
Сф−Ст	30−26 = 4						
σ _d ²	0,408						

величину эффекта Валунда – не установлены (табл. 1). Следовательно, в данном случае показатель σ_d^2 позволяет оценивать непосредственно стабильность онтогенеза особей. Таким образом, на основании проведенного анализа билатеральных признаков четвертой коксы, вывод о больших онтогенетических шумах развития, характеризующих самок таежного

клеща в неблагоприятных условиях жизни, является обоснованным.

ЛИТЕРАТУРА REFERENCES

1. Алексеев А.Н., Дубинина Е.В., Юшкова О.В. Функционирование паразитарной системы «клещ-

возбудители» в условиях усиливающегося антропогенного пресса. – СПб.: ЗАО «Инсанта», 2008. – 146 с.

Alekseev AN, Dubinina EV, Yushkova OV (2008). Functioning of a «Tick-Agents» Parasitic System in the Conditions of Growing Anthropogenic Impact [Funktsionirovanie parazitarnoy sistemy «klesch-vozbuditel» v usloviyakh antropogennogo pressa], 146.

2. Астауров Б.Л. Наследственность и развитие. – М.: Наука, 1974. – 359 с.

Astaurov BL (1974). Heredity and Development [Nasledctvennost i razvitie], 359.

3. Гавриков Д.Е. Асимметрия билатеральных признаков в природной популяции *Drosophila melanogaster* и ее сезонная динамика: дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 2005. – 140 с.

Gavrikov DE (2005). Asymmetry of bilateral characters in the natural population of *Drosophila melanogaster* and seasonal dynamics of such asymmetry: Dissertation of Candidate of Biological Sciences [Assimetriya bilateralnykh priznakov v prirodnoy populyatsii *Drosophila melanogaster* i ee sezonnaya dinamika: dis. ... kand. biol. nauk], 140.

4. Закс Л. Статистическое оценивание. – М.: Статистика, 1976. – 598 с.

Zaks L (1976). Statistical Estimation [Statisticheskoe otsenivanie], 598

5. Захаров В.М. Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). – М.: Наука, 1987. – 216 с.

Zakharov VM (1987). Animals' Asymmetry (Population Phenogenetics Approach) [Assimetriya zhivotnykh (populyatsionno-filogeneticheskii podkhod)], 216.

6. Злобин В.И., Борисов В.А., Верхозина М.М., Малов И.В., Холмогорова Г.Н. Клещевой энцефалит в Восточной Сибири. – Иркутск: РИО ВСНЦ СО РАМН, 2002. – 184 с.

Zlobin VI, Borisov VA, Verkhosina MM, Malov IV, Holmogorova GN (2002). Tick-borne encephalitis in Eastern Siberia [Kleschevoy yentsifalit v Vostochnoi Sibiri], 184.

7. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. – М.: «Мир», 1978. – 555 с.

Li Ch (1978) Introduction to population genetics [Vvedenie v populyatsionnyuyu genetiku], 555.

8. Никитин А.Я., Панова Т.С., Алексеев А.Н., Дубинина Е.В., Богомазова О.Л., Козлова Ю.А. Частота аномалий экзоскелета у самок таежного клеща в популяциях из

пригородов Иркутска и Братска // Известия Иркутского государственного ун-та. – 2011. – Т. 4, № 1. – С. 95–98.

Nikitin AY, Panova TS, Alekseev AN, Dubinina EV, Bogomazova OL, Kozlova YuA. (2011). Frequency of external skeleton anomalies among taiga tick females in the populations of outside Irkutsk and Bratsk [Chastota anomalii yekzoskeleta u samok taezhnogo klescha v populyatsiyakh iz prigorodov Irkutsk i Bratska]. *Izvestiya Irkutskogo gosudarstvennogo universiteta*, 1, 95-98.

9. Панова Т.С. Экологические и морфологические особенности популяций таежного клеща в контрастных условиях обитания (на примере территорий юга и севера Иркутской области): автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Иркутск, 2011. – 19 с.

Panova TS (2011). Ecological and morphological traits of taiga ticks populations in contrast living conditions (in the North and South of Irkutsk oblast): Abstract of Dissertation of Candidate of Biological Sciences [Yekologicheskie i morfologicheskie osobennosti populyatsii taezhnogo klescha v kontrastnykh usloviyakh obitaniya (na primere territorii uga i severa Irkutskoi oblasti: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk], 19.

10. Сбор, учет и подготовка к лабораторному исследованию кровососущих членистоногих в природных очагах опасных инфекционных болезней: Методические указания МУ 3.1.3012. – М.: Федеральный центр гигиены и эпидемиологии Роспотребнадзора, 2012. – 74 с.

Collection, accounting, and preparation for laboratory studies of bloodsucking arthropods in natural foci of dangerous contagious diseases (2012) [Sbor, uchet i podgotovka k laboratornomu issledovaniyu krovososuschiikh chlenistonogich v prirodnykh ochagach infektsionnykh boleznei: Metodicheskie ukazaniya MU 3.1.3012. M.], 74.

11. Трубянов А.Б. Анализ показателей флуктуирующей асимметрии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Нижний Новгород, 2010. – 23 с.

Trubyanov AB (2010). Analysis of fluctuating asymmetry indices: Abstract of Dissertation of Candidate of Biological Sciences [Analiz pokazatelei fluktuiruyushei asimmetrii: avtoref. dis. ... kand. biol. nauk], 23.

12. Palmer AR, Strobeck C (1986). Fluctuating asymmetry: Measurement, Analysis, Patterns *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 17, 391-421.

13. Palmer AR Waltzing with asymmetry (1996). Is fluctuating asymmetry a powerful new tool for biologists or just an alluring new dance step? *BioScience*, 46 (7), 518-532.

Сведения об авторах Information about the authors

Никитин Алексей Яковлевич – доктор биологических наук, доцент, ведущий научный сотрудник ФКУЗ Иркутского научно-исследовательского противочумного института Роспотребнадзора (664047, г. Иркутск, ул. Трилиссера, 78; тел.: 8 (3952) 220137; e-mail: nikitin_irk@mail.ru)

Nikitin Aleksey Yakovlevitch – Doctor of Biological Sciences, Docent, Chief Research Scientist of Irkutsk Antiplague Research Institute of Siberia and Far East of Rospotrebnadzor (664047, Irkutsk, ul. Trilissera, 78; tel.: +7 (3952) 22-01-37; e-mail: nikitin_irk@mail.ru)

Новицкая Анна Сергеевна – аспирант Восточно-Сибирской государственной академии образования (664011, г. Иркутск, ул. Нижняя Набережная, 6; e-mail: any-novickay@yandex.ru)

Novitskaya Anna Sergeevna – Doctoral student of East-Siberian State Academy of Education (664011, Irkutsk ul. Nizhnaya Naberezhnaya, 6; e-mail: any-novickay@yandex.ru)

Морозов Иван Михайлович – старший лаборант ФКУЗ Иркутского научно-исследовательского противочумного института Роспотребнадзора (e-mail: deusaeternum@yandex.ru)

Morozov Ivan Mikhaylovich – Chief laboratory assistant of Antiplague Research Institute of Siberia and Far East of Rospotrebnadzor (e-mail: deusaeternum@yandex.ru)

Гавриков Дмитрий Евгеньевич – кандидат биологических наук, доцент Восточно-Сибирской государственной академии образования (e-mail: d_gavrikov@mail.ru)

Gavrikov Dmitri Evgenovich – Candidate of Biological Sciences, Docent, East-Siberian State Academy of Education (e-mail: d_gavrikov@mail.ru)