

VILNIAUS UNIVERSITETAS
GAMTOS MOKSLŲ FAKULTETAS
EKOLOGIJOS IR APLINKOTYROS CENTRAS

Rita Brasiūnaitė

FLIUKTUOJANTI KAUKOLĖS ASIMETRIJA BEBRŲ (*CASTOR FIBER L.*)
POPULIACIJOJE LIETUVOJE

Magistro darbas

(Ekologija)

Mokslinis vadovas

Dr. A. Ulevičius

VILNIUS 2007

Turinys

1. ĮVADAS.....	3
2. DARBO TIKSLAS IR UŽDAVINIAI.....	5
3. LITERATŪROS APŽVALGA.....	6
4. MEDŽIAGA IR METODIKA.....	20
4.1. Bebro kaukolės požymių aprašymas.....	23
4.1.1. Metriniai požymiai.....	23
4.1.2. Nemetriniai požymiai.....	24
5. REZULTATAI IR JŲ APTARIMAS.....	28
5.1. Fliuktuojančios asimetrijos priklausomybė nuo lyties.....	28
5.2. Fliuktuojančios asimetrijos priklausomybė nuo amžiaus.....	30
5.3. Fliuktuojančios asimetrijos priklausomybė nuo genotipo.....	32
5.4. Fliuktuojančios asimetrijos priklausomybė nuo individų fizinės būklės.....	33
5.5. Fliuktuojanti asimetrija bebrų populiacijoje Lietuvoje.....	34
6. IŠVADOS.....	39
LITERATŪROS SĄRAŠAS.....	41
SANTRAUKA.....	46
PRIEDAI.....	48

1. ĮVADAS

Fliuktuojanti asimetrija (FA) - tai tam tikra biologinė asimetrijos forma, susijusi su atsitiktiniais nukrypimais nuo tikslios kūno simetrijos. Yra nustatyta, jog gyvūnuose šie skirtumai yra susiję su tam tikrais aplinkos stresais, kuriuos patiria individas savo ontogenetiniame vystymesi (Zakharov, 1989). Tokiu būdu, FA yra tam tikras aplinkos kokybės indikatorius: kuo mažiau asimetriškų individų, tuo optimalesnė aplinka.

Kadangi daugelio žinduolių populiacijos Lietuvoje egzistuoja galimai padidinto streso sąlygomis dėl vis intensyvėjančios antropogeninės įtakos ekosistemoms, FA kaip vienas iš metodų gali leisti įvertinti tokios įtakos mastą, o iš kitos pusės - organizmų atsaką į tokius stresus atskirų populiacijų lygyje. Dažniausiai šiuo aspektu dirbama su smulkiais vandens gyvūnais (Zakharov, 1989), tuo tarpu su žinduoliais tokių darbų maža.

FA reiškinyb būdingas beveik visiems dvišalės simetrijos organizmams. Manoma, kad FA gali būti nulemta organizmo genetinių savybių ir aplinkos įtakos. Tuo buvo susidomėta, nes naudojant FA galima nustatyti tokius populiacijų būklės pakitimus, kurie dar neturi ryšio su juntamais individų vystymosi pažeidimais (Закхаров, 1987). Vienas iš gana paprastų būdų įvertinti vystymosi stabilumą yra morfometriniis tyrimas, paremtas FA matavimu.

Pagal asimetrijos pasiskirstymą populiacijų lygyje galima išskirti tris biologinės asimetrijos tipus: FA, kryptinga asimetrija ir antisimetrija (Thornhill & Gangestad, 1999). Kryptingą simetriją ir antisimetriją kontroliuoja aplinka, todėl čia tikėtina prisitaikymo galimybė. O FA nėra adaptyvi, todėl ji traktuojama kaip normali individo būseną. (Thornhill & Gangestad, 1999).

Darbai FA srityje Lietuvoje yra aktualūs, tame tarpe ir norint nustatyti FA lygį atskirose populiacijose. Iš įvairių šaltinių yra žinoma, kad asimetrijos lygį įtakoja įvairūs aplinkos ir vidiniai veiksniai (Thornhill & Gangestad, 1999).

Taikant FA metodą buvo panaudota bebro kraniologinė medžiaga, sukaupia Vilniaus Universiteto Ekologijos institute (562 kaukolės). Kolekcija surinkta 1986–1988 m., kuomet bebrai jau buvo gausūs ir paplitę visoje Lietuvoje.

Pasaulinėje literatūroje mokslinių darbų FA tema yra nemažai. Jie atliekami pradedant nuo augalų (Wilsey et al., 1998), vabalų (Thornhill, 1992), žuvų (Oxnevad et al., 2002), pelių (Oleksyk et al., 2004) ir baigiant tyrimais, atliekamais su jūriniais žinduoliais (Hoelzel et al., 2002), žmonėmis (Thornhill & Gangestad, 1999), elniais (Ditchkof et al., 2001) ir stirnomis (Pokorny et al., 2004). Pastarojo tyrimo rezultatai parodė žemesnį FA lygį po to, kai buvo

išvalyta aplinka tirtoje teritorijoje. Tuo tarpu Lietuvoje kol kas trūksta darbų, analizuojančių FA lygio skirtumus atskirose rūšyse.

Iš savo tyrimo tikiuosi gauti rezultatus, kurie atspindėtų FA lygį lokaliuose bebrų populiacijose Lietuvoje.

Esu dėkinga šio darbo vadovui daktarui A. Ulevičiui už idėjas, pamokas ir konsultacijas.

2. DARBO TIKSLAS IR UŽDAVINIAI

Darbo tikslas:

Ištirti fliuktuojančios asimetrijos (FA) lygį bebrų populiacijoje Lietuvoje, jo ryšį su lokalių grupuočių kilme, genetinė struktūra bei šias gruputes sudarančių individų fizine būkle, remiantis kraniloginiais požymiais.

Darbo uždaviniai:

1. Išskirti ir aprašyti kraniloginius požymius, pagal kuriuos bus tiriamas FA lygis bebrų populiacijoje;
2. Ištirti ir įvertinti FA lygio priklausomybę nuo bebrų amžiaus ir lyties;
3. Ištirti ir įvertinti FA lygio skirtumus skirtingų fenotipų individų grupėse (rudi ir juodi bebrai);
4. Ištirti ir įvertinti FA lygio skirtumus turinčių ir neturinčių dantų vystymosi anomalijų individų grupėse (individai su dantų anomalijomis ir be jų);
5. Ištirti ir įvertinti FA lygį skirtingų upių baseinų bebrų grupuotėse (lokaliose populiacijose).

3. LITERATŪROS APŽVALGA

Dar Aristotelis pastebėjo, kad gyvūnai nėra visiškai simetriški (Palmer, 1996). Pvz. krabų dešinioji žnyplė yra gerokai didesnė ir stipresnė už kairiąją. Darvinas, tyrinėdamas paveldėjimo mechanizmus, taip pat pastebėjo, kad individai yra asimetriški. Jis manė, kad tai nėra paveldima, tačiau vėlesni tyrimai vertė manyti kitaip. Taip ir prasidėjo gyvūnų morfologinės asimetrijos tyrimai, kurie vyko labai nereguliariai - pradedant nuo stebėjimų ir baigiant rimtais tyrimais.

Fliuktuojanti asimetrija (FA) - tai nežymūs morfologinių bruožų nukrypimai nuo idealios dvišalės simetrijos. Šie smulkūs fenotipo nukrypimai atspindi aplinkos sukeltus ontogenetinius organizmo vystymosi sutrikimus. Asimetrija rodo vystymosi nestabilumą ar genomo nesugebėjimą apsaugoti stabilų vystymąsi nuo aplinkos stresų (Swaddle, 1999). Manoma, kad FA yra patikimas genetinės kokybės rodiklis (Moller & Pomiankowski, 1993).

Taigi, buvo susidomėta vystymosi stabilumu (Zakharov, 1989). Pagrindinė šio susidomėjimo priežastis buvo ta, kad daugelis biologų manė vystymosi stabilumą esant lengvai matuojamu dydžiu, tačiau tai yra dinamiškas ir sudėtingas procesas (Graham et al., 2003).

Net jei organizmas ir turi idealiai subalansuotą genomą tai aplinkai, kurioje jis vystosi, vis tik pasitaiko nedidelių nukrypimų vystymosi eigoje (Moller & Swaddle, 1997). Manoma, kad potencialiai individo vystymąsi veikia šie stresiniai aplinkos faktoriai: parazitai, ligos, klimatas, užterštumas ir mityba. Tikslus mechanizmas, kaip organizmo procesiniai svyravimai (t.y. molekulių judėjimas (Brauno judesiai), fiziologinių procesų greitis, ląstelių augimo ir dalijimosi greitis, baltymų koncentracija ir katalizės greitis ląstelės viduje ir tarp ląstelių) veikia vystymąsi yra mažai tirtas. Tačiau žinoma, kad FA atsiranda dėl 1) nestabilaus vystymosi molekuliniame ir ląstelės lygyje ir 2) įgimto jautrumo aplinkos veiksniams, kurie sukelia morfogenetinius svyravimus (Emlen et al., 1993).

FA galima naudoti kaip indikatorių apibūdinant aplinkos poveikį besivystantiems individams. Taip pat FA naudojama kaip silpnos genų kompleksų koadaptacijos indikatorius individualiam vystymuisi (Emlen et al., 1993).

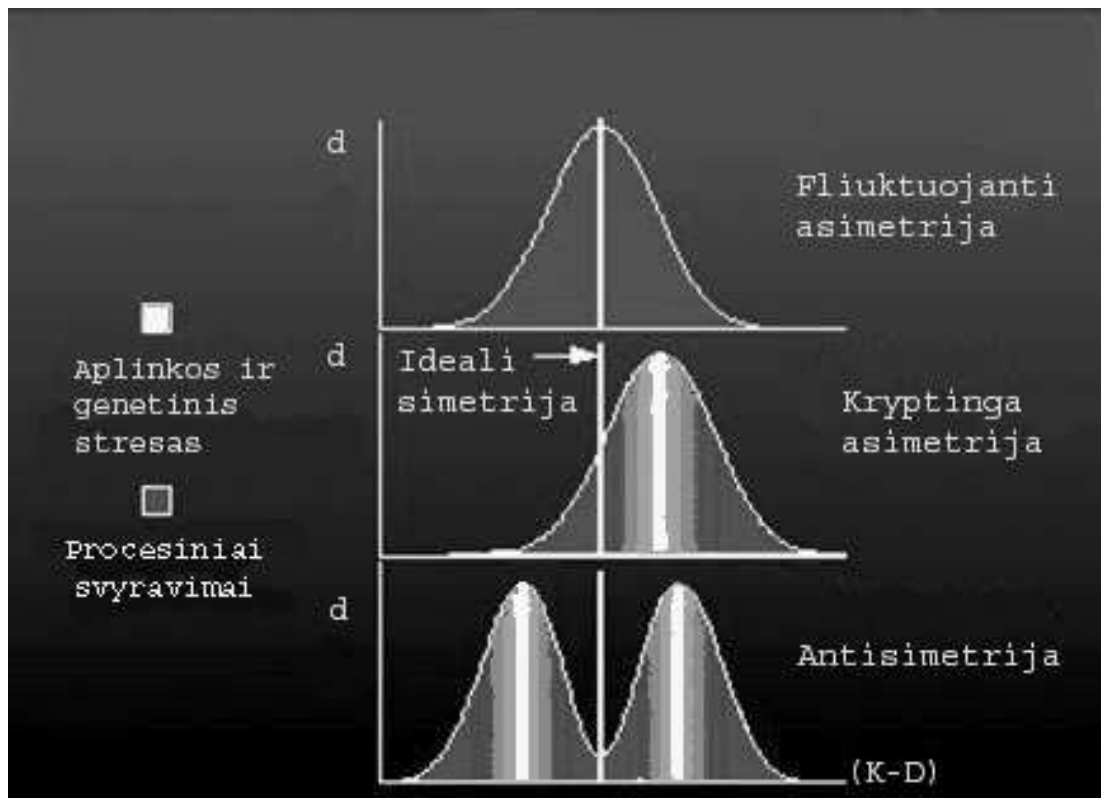
FA gali būti matuojama ir kaip individo skeleto matuojamasis (meristinis) dydis, nes dauguma nežymių nukrypimų jau įvyksta embrioninio vystymosi metu ir išlieka visą individo gyvenimą (Lajus et al., 2003). Savo ruožtu individų fenotipo pakitimai dalijami į tris grupes: 1) tie, kurie atsiranda dėl genetinių pakitimų; 2) tie, kurie atsiranda dėl aplinkos poveikio ir 3) tie, kurie atsiranda dėl genų ir aplinkos tarpusavio sąveikos (Lajus et al., 2003). Aplinka čia

suprantama kaip makro ir mikro aplinkos pakitimai, taip pat svarbus motinos poveikis palikuoniui.

Kitas FA įtakojantis veiksnys yra genotipas. Yra nustatyta, kad vystymosi pakitimai labai mažai priklauso nuo aplinkos sąlygų, juos labiau įtakoja vidiniai veiksniai. Tokiu atveju stabilus vystymasis priklauso nuo bendro genomo balanso ir nuo jo gebėjimo prisitaikyti prie esančių aplinkos sąlygų. Fenogenetiniais tyrimais buvo nustatyta, kad stabilų individų vystymąsi įtakoja hibridų kryžminimas su grynomis linijomis (Захаров, 1987). Šių kryžminimų metu gauti palikuonys bus simetriški arba minimaliai asimetriški. Bet gimsta ir homozigotiniai individai. Šių individų FA lygis būna didesnis, nei heterozigotinių individų. Pastebėta, kad homozigotiniai individai turi daugiau letalių genų, dėl to sumažėja jų išgyvenamumas. Rečiau FA pasitaiko heterozigotinėse linijose ir klonuose. Heterozigotiniai individai vystymosi atžvilgiu yra stabilesni (Захаров, 1987). Tačiau ryškėja tendencija, kad heterozigotinių patinų vystymasis yra vis labiau ir labiau pažeidžiamas. Sukryžminus individus iš skirtingų populiacijų, gaunami hibridai, kurie dažnai būna asimetriški. Kaip tai vyksta, tikslus mechanizmas nėra žinomas. Esant didelei asimetrijai, individai dažniausiai neišgyvena. Bet būna ir išimtinų atvejų (Захаров, 1987).

Palmer (Palmer, 2003) išskyrė dvi asimetrijos rūšis: 1) nežymūs nukrypimai nuo idealios simetrijos, vadinami fliktuojančia asimetrija; 2) aiškūs nukrypimai nuo idealios simetrijos, matomi plika akimi. Jis teigė, kad FA atspindi individo vystymosi tikslumą - kuo tiksliau abi individo kūno pusės vystosi, tuo individas simetriškesnis. Buvo nustatyta, kad FA lygis yra susijęs su įvairiais veiksniais, tokiais kaip aplinkos kokybė (FA lygis užterštuose arealuose yra didesnis), stresas (vystymosi metu stresas didina FA lygį), hibridizacija (FA lygis didesnis skirtingų rūšių hibriduose), heterozigotiškumas (heterozigotinių individų FA lygis yra mažas), gera fizinė būklė (patelės linkusios rinktis simetriškus patinus poravimosi sezono metu).

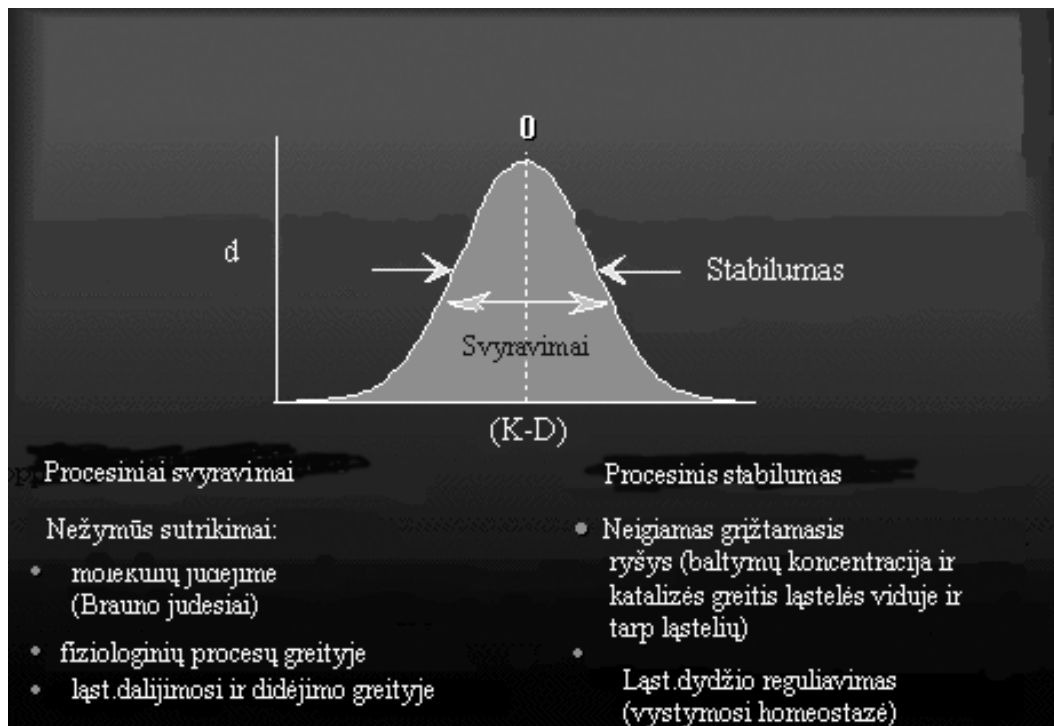
Kita asimetrijos rūšis - gerai matoma asimetrija dar skirstoma į antisimetriją (kai kairės ir dešinės kūno pusių nukrypimai yra vienodi ir būdingi visai rūšiai. Pvz. omarų žnyplės, krabai, narvalo iltys, pelėdų ausys ir t.t.) ir kryptingą asimetriją (kai visai rūšiai būdinga tik kairės arba tik dešinės kūno pusės asimetrija. Pvz. sraigės, plekšnės ir t.t.) (žr. 1 pav.). Šios dvi asimetrijos, manoma, atsirado evoliucijos metu. Manoma, kad antisimetrija išsivysto dėl išorinių aplinkos sąlygų, o kryptinga asimetrija - dėl istoriškai užsimezgosios asimetrijos individų molekulėse ar ląstelių citoplazmoje (Palmer, 2003).



1 pav. Asimetrijos rūšys (pagal [http://www2.biology.ualberta.ca/palmer/...](http://www2.biology.ualberta.ca/palmer/))

d - dispersija, K - kairė kūno pusė, D - dešinė kūno pusė. FA apibūdina nedideli atsitiktiniai nukrypimai nuo idealios dvišalės simetrijos ir jos reikšmė svyruoja apie 0. Kryptinga asimetrija yra apibūdinama kaip asimetriškas požymių pasiskirstymas, jos reikšmė nelygi 0, bet yra tendencingai nukrypusi į kairę ar dešinę kūno pusę, priklausomai nuo to, kur bus daugiau požymių. Antisimetrijos reikšmė taip pat svyruoja apie 0, tačiau čia priimama sąlyga, kad simetriškų požymių kiekis yra mažesnis už asimetriškų požymių kiekį.

Nežymius nukrypimus nuo idealios simetrijos pagrinde įtakoja dviejų organizmo biologinių reiškinių sąveika - procesinio stabilumo ir procesinio svyravimo (2 pav.). Procesiniai svyravimai - tai procesas, kurio metu individas nukrypsta nuo idealios vystymosi programos (pvz. nedideli, atsitiktiniai skirtumai ląstelės dalijimosi metu, ląstelės dydžio ir formos skirtumai, ląstelių fiziologiniai skirtumai). Procesinis stabilumas - tai homeostatiniai mechanizmai, kurie sušvelnina ar visiškai ištaiso nukrypimus, atsirandančius individo vystymosi metu. Organizmas priešinas atsitiktiniams nukrypimams nuo tikslios vystymosi programos (pvz. neigiamos organizmo sistemų atsakomosios reakcijos, kurios reguliuoja baltymų aktyvumą ląstelės viduje ir tarp ląstelių, centrinė nervų ir hormoninė reguliavimo sistemos) (Palmer, 1994). Taip pat organizmo atsaką gali iššaukti ir aplinkos stresas, sukeltas natūralių ir antropogeninių veiksnių. Aplinkos stresas yra pagrindinė individualaus vystymosi sutrikimo priežastis (Zakharov & Yablokov, 1997).



2 pav. Procesinių svyravimų ir stabilumo reikšmė organizmo vystymuisi

(pagal [http://www2.biology.ualberta.ca/palmer/...](http://www2.biology.ualberta.ca/palmer/)). d - dispersija, K - kairė kūno pusė, D - dešinė kūno pusė. Iš vienos pusės organizmo vystymąsi veikia procesiniai svyravimai (tai nepageidaujami pakitimai ląst. dalijimosi ir augimo metu, pakitimai fiziologinių procesų greityje ir kt.), o iš kitos pusės organizmas bando apsiginti nuo nepageidaujamų pokyčių ir nenukrypti nuo tikslios vystymosi programos (tai neigiamos organizmo sistemų atsakomosios reakcijos, kurios reguliuoja baltymų aktyvumą ląstelės viduje ir tarp ląstelių, centrinė nervų ir hormoninė reguliavimo sistemos).

Priklausomai nuo populiacijos vidinės struktūros, skiriasi asimetrijos lygis. Pvz. minimali asimetrija sutinkama populiacijose, kurios gyvena pakankamai optimaliose sąlygose; vidutinė asimetrija sutinkama populiacijose, kurios tarpsta suboptimaliose sąlygose; maksimali asimetrija stebima arealo periferijoje (Захаров, 1987).

Priklausomai nuo asimetrijos lygio, asimetriški individai užima tik tam tikrą vietą populiacijoje ir taip formuoja atitinkamą populiacijos struktūrą. Asimetriški individai yra nustumiami į populiacijos užimamos teritorijos (arealo) pakraščius, tuo tarpu simetriški individai lieka centre. Šio išsidėstymo pasekmė gali būti neužtikrintas asimetriškų individų išlikimas dėl plėšrūnų arba konkuruojančių rūšių (Захаров, 1987).

Asimetriškų gyvūnų išgyvenimo tikimybė sumažėja ir tais atvejais, kai reikia rinktis partnerį. Pvz. buvo atliekami tyrimai su radiacijos apšvitintais vabalais. Rezultatas: radiacijos apšvitintos vabalų patelės rinkosi ne bet kokius, o sveikus patinėlius (Thornhill, 1992). Buvo

įžvelgti skirtumai tarp patinų išskiriamų feromonų koncentracijų. Geriau mintančių patinų feromonai yra geresnės kokybės, todėl yra didesnė tikimybė, kad jie prisiviliuos daugiau patelių.

Taip pat atliekami FA tyrimai su jūros žinduolių populiacijomis. Vienas iš jų - tyrimas su šiaurinių jūros dramblių populiacijomis, kuris parodė, kad pas šiuos gyvūnus buvo žymus morfometrinių požymių nukrypimas nuo idealios dvišalės simetrijos (Hoelzel et al., 2002).

Aiškinantis FA reikšmę renkantis partnerį poravimosi metu, buvo atliekami eksperimentai su įvairiais gyvūnais - nuo auslindų iki paukščių, elnių ir žmonių (Moller & Thornhill, 1998).

Vieno iš tokių eksperimentų metu buvo išsiaiškinta, kad moterims labiau patrauklūs simetriški vyrai, įskaitant ir jų kvapą. Tai aiškinama „gerų genų“ turėjimu, kurie atitinkamai pasireiškia fenotipe. Tuo tarpu vyrams moterų simetrija ar jų kvapas didelės reikšmės nesudaro (Thornhill & Gangestad, 1999).

Yra žinoma, kad dauguma žmonių neturi idealios veido simetrijos. Buvo atlikti tyrimai su 24 paskutinio kurso studentais. Jų įvertinimui buvo pateikti dirbtinai kompiuteriu sujungti veidai (t.y. vieno žmogaus kairė veido pusė buvo sujungiamas su kito dešine veido puse ir atvirkščiai). Ir studentės, ir studentai nusprendė, kad dešiniųjų veido pusių dirbtiniai junginiai atrodo sveikiau bei patraukliau, nei kairiųjų veido pusių junginiai (Buss, 1995). D. M. Buss teigia, kad žmonės, turintys veido asimetriją yra traktuojami kaip mažiau patrauklūs, nes 1) jie gali būti apsikrėtę kokiomis nors ligomis; 2) „nesveiką“ genotipą jie gali perduoti savo vaikams.

FA dažnai siejama su žmogaus sveikatos ir vystymosi sutrikimais. Aplinkos streso sukelti vystymosi sutrikimai gali turėti ilgalaikį poveikį suaugusiųjų sveikatai. Buvo atliekami tyrimai, ieškant ryšio tarp FA ir gimimo metų laiko. Rezultatai parodė, kad gimusių rudenį vyrų ausų FA lygis buvo mažesnis nei tų, kurie gimė žiemą. Tuo tarpu moterų, gimusių rudenį delno FA lygis buvo mažesnis nei tų, kurios gimė pavasarį. Nustatyta, kad vyrų pirštų FA buvo susijusi su testosterono kiekiu. Taip pat ištirta, kad testosterono koncentracija organizme susijusi su jaunesnių brolių skaičiumi. Manoma, kad didesnė nestabilaus vystymosi tikimybė tenka kūdikiams, kurie gimsta pavasarį ir žiemą (Benderlioglu & Nelson, 2004).

Antropologas Trivers ir jo moksliniai bendradarbiai tyrinėjo Jamaikos moksleivių (nuo 6 iki 11 metų amžiaus) kūno simetriškumą. Buvo pastebėta, kad Jamaikos mergaitės, jei jų ausys simetriškos, daiktus (pvz. lėlę) yra linkusios laikyti kairėje rankoje, nors tai visiškai nesusiję su jų pirštų ir alkūnių simetrija. Tuo jos panašios į britų suaugusias moteris. Taip yra neatsitiktinai, nes garsas, patekęs į kairiąją ausį, virsta impulsu ir keliauja į dešini smegenų pusrutulį, kuris apdoroja emocinę informaciją. Trivers teigia, kad tokiu būdu ausų asimetrija galėtų dalinai atspindėti smegenų sutrikimus. Tuo tarpu tendencija, kad berniukai laikys daiktus kairėje rankoje, nepasitvirtino, nes tai visiškai nesusiję su jų ausų simetrija. Taip pat buvo nustatyta, kad

Jamaikos vaikai (pagal pėdų, kelių, kulkšnies simetriją) buvo simetriškesni nei britų vaikai. Pastebėta, kad berniukai šiek tiek simetriškesni (tai privalumas šokant) už mergaites (Trivers et al., 1999).

FA tyrimų buvo daryta ir su augalais. Pavyzdžiui, buvo tirtas daugiamečių smaliukių (*Lychnis viscaria*) FA lygis natūraliose ir parkų populiacijose. Gėlių asimetrijos lygis buvo didesnis mažose, izoliuotose parkų populiacijose ir kraštinėse natūraliose populiacijose. Centrinėse populiacijose gėlės buvo simetriškos. Nustatyta, kad asimetrija tiesiogiai koreliuoja su populiacijos dydžiu ir jos heterogeniškumu. Gėlių persodinimo eksperimento rezultatai parodė, kad dėl aplinkos streso persodintų augalų asimetrijos lygis buvo žymiai padidėjęs, lyginant juos su kontroliniais augalais. Parko gėlių FA lygis centrinėse ir kraštinėse populiacijose nesiskyrė. Todėl gali būti, kad ir genetiniai, ir aplinkos faktoriai įtakoja didesnę gėlių asimetriją kraštinėse populiacijose, lyginant jas su centrinėmis populiacijomis. (Siikamäki & Lammi, 1998).

Wilsey ir kiti mokslininkai teigia, kad veiksniai, kurie nulemia augalų FA lygį yra mažai tirti. Todėl jie tyrė plaukuotojo beržo, beržo keružio ir karpotojo beržo (*Betula pubescens*, *Betula nana*, ir *Betula pendula*) lapų FA lygį, bei jų tarprūšinius hibridus, augančius Suomijos parkuose. Darbo tikslas buvo nustatyti, ar hibridizacija ir aplinkos stresas yra susiję su nestabiliu augalų vystymusi. Prognozės buvo tokios: 1) *B. pubescens*, *B. nana* ir *B. pendula* tarprūšiniai hibridai turėtų turėti didesnę lapų FA lygį lyginant juos su grynomis linijomis, nes jų genomai turėtų nesutapti; 2) *Betula pubescens ssp. tortuosa* ir *B. pubescens ssp. pubescens* tarpinės rūšys neturėtų turėti didelės lapų FA lyginant su tėvinėmis rūšimis; 3) FA lygis turėtų būti didelis dirbtinai pasodintų medžių lapuose (t.y. parkuose augančių medžių lapuose).

Kaip ir buvo numatyta, didesnė lapų FA buvo parke augančių medžių, lyginant juos su natūraliomis populiacijomis. Taip pat didesnė lapų asimetrija aptikta beržų hibriduose, lyginant juos su tėviniais taksonais. Todėl buvo padaryta išvada, kad tarprūšinė hibridizacija yra viena iš nestabilaus vystymosi priežasčių. Be to, buvo nustatyta, kad tarp *B. pubescens* aukščio ir lapų asimetrijos nėra jokio ryšio. Taigi, tarprūšinė hibridizacija įrodo, kad FA gali būti aplinkos streso indikatorius (Wilsey et al., 1998).

Yra žinoma, kad medžių lapų FA naudojama norint nustatyti aplinkos ir genetinio streso lygį. Be to, buvo pastebėta, kad žolėdžiai mieliau renkasi asimetriškus lapus, nei simetriškus. Ossipova ir kiti jos moksliniai bendradarbiai savo tyrimų metu nustatė, kad beržų lapų FA lygis koreliuoja su lapų augimo greičiu ir su jų biomase, kurią suvartoja *Epirrita autumnata* drugių lervos. Norint išsiaiškinti, kodėl žolėdžiai (fitofagai) labiau mėgsta asimetriškus lapus, buvo tirta lapų cheminė sudėtis. Pasirodo, *E. autumnata* lervas pritraukė mažesnis taninų kiekis, esantis

asimetriškuose lapuose. Be to, šie lapai turėjo didesnę cukraus kiekį, kuris veikia kaip valgymo stimulatorius (Ossipova et al., 2000).

Dauguma entomologinių straipsnių aprašo partnerio pasirinkimą vabzdžių poravimosi metu (Eggert & Sakaluk, 1994). Pvz. Thornhill išsiaiškino, kad japoninių skorpionmusių (*Panorpa japonica*) patinai kaunasi dėl patelių poravimosi metu. Pirmiausia patinas turi sumedžioti patelei kokį nors vertingą grobį (t.y. maisto). Toliau jis išskiria feromonus, kad prisiviliotų patelę. Tačiau dėl patinų tarpusavio konkurencijos patelei skirtas grobis yra dažnai prarandamas, nes silpnesnį patiną nukonkuruoja stipresnis ir atima minėtą grobį. Pastarasis grobį pristato patelei ir su ja susiporuoja. Patelė neabejotinai renkasi agresyvesnį partnerį, kurio priekiniai sparnai yra simetriški ir astumia tuos, kurie turi didelę priekinių sparnų FA. Patinų priekinių sparnų simetriškumas padeda ne tik susirasti patelei, bet ir pagerina skrydžio kokybę bei manevringumą (Thornhill, 1993). Be to, FA gali įtakoti patino elgesį šiam netikėtai susitikus patelei (Allen & Simmons, 1996). Taip pat sėkmingam poravimuisi turi įtakos patino kūno dydis ir jo ornamentacija. Tai, kad patelė renkasi simetriškus patinus, genetiškai yra labai naudinga. Tokiu būdu užtikrinamas rūšies išlikimas (Watson & Thornhill, 1994).

FA naudojama vertinant įvairių rūšių vystymosi stabilumą, taip pat naudojama vertinant populiacijų būklę. Bergstrom ir Reimchen tyrė trispyglės dyglės (*Gasterosteus aculeatus*) smilkinio kaulo šarvo FA lygį. Šarvo svarba kūno vientisumui turi didelę reikšmę ginantis nuo plėšrūnų, todėl neatsitiktinai čia FA lygis buvo nedidelis. Rezultatai parodė, kad reikia atsargiai interpretuoti FA tarp atskirų individų ir populiacijų, nes nežymūs nukrypimai gali būti ne tik fizinės būklės rodiklis, bet jie gali būti orientuoti į kokią nors individų funkciją - šiuo atveju į gynybą (Bergstrom & Reimchen, 2000).

Oxnevad (Oxnevad et al., 2002) ir jo moksliniai bendradarbiai tyrė, kaip FA įtakoja Euroazijos ešerių patelių (*Perca fluviatilis*), gyvenančių rūgščiuose ir normalaus rūgštingumo ežeruose, fizinę būklę. Tam tikslui jie pasirinko tris meristinius požymius: 1) žiaunų lapelių skaičius ant pirmojo žiaunų lanko; 2) žiaunų lapelių skaičius ant antrojo žiaunų lanko; 3) krūtinės peleko spindulių skaičius. Fizinės būklės įvertinimui buvo pasirinkti šie požymiai: 1) sausa lytinių liaukų masė; 2) kiaušinėlių masė; 3) vaisingumas. Tiriant FA lygį penkiose ešerių populiacijose ženkli asimetrija buvo rasta pagal šiuos požymius: krūtinės peleko spindulių skaičius ir žiaunų lapelių skaičius ant antrojo žiaunų lanko. Taip pat nustatyta, kad didesnė asimetrija pagal pasirinktus požymius yra rūgščiuose ežeruose gyvenančių ešerių. Be to, ženklios koreliacijos tarp FA ir požymių, kurie buvo pasirinkti tiriant fizinę būklę, nebuvo. Todėl autoriai priėjo prie išvados, kad tirtų ešerių patelių FA lygis neatspindi realios ešerių patelių fizinės būklės (Oxnevad et al., 2002).

Kellner ir Alford atliko tyrimus su naminiiais paukščiais ir išanalizavo gautus duomenis. Jie nustatė, kad ką tik išsiritę jaunikliai buvo labai asimetriški, tačiau greitai ši asimetrija sumažėjo. Jie šį faktą susiejo su individo ontogenetiniu vystymusi. Taip pat jie tyrė, kokį poveikį FA lygiui turi aplinkos stresas (pvz. maisto stygiaus ir individų tankio stresas). Gauti rezultatai parodė, kad pagal pasirinktus požymius šie aplinkos pokyčiai neturėjo įtakos individų asimetrijai. Taip pat jie nustatė, kad individų FA lygis tiek nesvyravo, kaip buvo teigiama kai kuriuose literatūros šaltiniuose (Kellner & Alford, 2003).

Swaddle atliko eksperimentą su varnėnais (*Sturnus vulgaris*). Jis, norėdamas nustatyti ryšį tarp FA ir partnerio pasirinkimo poravimosi metu, pirmiausia norėjo išsiaiškinti, ar jo eksperimento objektai yra pajėgūs išskirti asimetriškus daiktus iš aplinkos. Tam tikslui jis suprojektavo simetriškas ir asimetriškas linijas pagal jų ilgį. Buvo pastebėta, kad neapmokyti ir eksperimento metu apmokyti varnėnai asimetriškas linijas pastebėdavo vienodai gerai. Tačiau prielaida, kad asimetriškus objektus pastebėti yra lengviau, nei simetriškus, šio bandymo metu nepasitvirtino (Swaddle, 1999).

Jau senai yra žinoma, kad gyvūnų išpėjamosios ryškios spalvos yra būdas apsisaugoti nuo plėšrūnų. Forsman ir Herrstrom tyrė savaiminį viščiukų (*Gallus gallus domesticus*) atsaką į dirbtinį grobį, kad patikrintų, ar kūno dydžio, formos ir spalvų FA turi įtakos individų išlikimui. Tyrimai parodė, kad dirbtiniam ir simetriškam pagal kūno formą bei spalvas drugeliui šansai išgyventi yra didesni, nes šios savybės viščiukus atbaidė. Juos labiau "domino" asimetriški pagal dydį, formą ir spalvas dirbtiniai drugeliai (Forsman & Herrstrom, 2003).

FA naudojama kaip vienas iš kriterijų vertinant individų fizinę būklę populiaciniame ir individualiame lygiuose. Long atliko tyrimus su elniniais žiurkėnukais (*Peromyscus maniculatus*), duomenys buvo surinkti viename Kanados provincijos (Ontarijuje) parke. Jis aiškinosi, ar žiurkėnukų apatinio žandikaulio FA yra susijusi su jų vaisingumu (individo lygmenyje) ir fizine būkle (populiacijos lygyje). Individualiame lygmenyje ryšys tarp FA ir žiurkėnukų kūno dydžio buvo vos pastebimas. Tuo tarpu populiacijos lygmenyje individų vaisingumo FA labai priklausė nuo aplinkos sąlygų (Long, 2001).

Oleksyl ir jo moksliniai bendradarbiai tikrino, ar geltonkaklių pelių (*Apodemus flavicollis*), kurios gyveno netoli Černobilio elektrinės FA asimetrija yra didesnė, lyginant jas su tomis populiacijomis, kurios buvo išsidėsčiusios toliau nuo radiacijos šaltinio. Jie taip pat tyrė kryptingos asimetrijos (KA) (kai viena kūno pusė yra žymiai didesnė už kitą) mastą. Buvo nustatyta, kad populiacijų, kurios gyveno netoli Černobilio elektrinės, kūno dydžio ir formos FA buvo labai didelė. Kryptinga kūno formos asimetrija užfiksuota populiacijose, kurios buvo išsidėsčiusios labiausiai užterštose vietose, tačiau ji (KA) nelabai skyrėsi nuo tų individų KA,

kurie gyveno mažiau užterštose teritorijose. Taip pat nustatyta, kad populiacijų, kurios buvo išsidėsčiusios mažiau užterštose teritorijose, FA lygis beveik nesiskyrė nuo tų populiacijų FA lygio, kurios buvo nepaveiktos radioaktyvių spindulių (Oleksyk et al., 2004).

Bowyer ir kiti mokslininkai bendradarbiai tyrinėjo FA pasireiškimą briedžių (*Alces alces gigas*) raguose. Savo tyrimo metu jie nenustatė jokių antisimetrijos užuomazgų, tačiau pastebėjo, jog briedžių ragų šakų skaičius buvo didesnis kairėje ragų pusėje nei dešinėje. Labai didelė asimetrija nustatyta briedžių ragų mentėse. Kaip ir buvo tikėtasi, FA lygis buvo atvirkščiai proporcingas briedžių ragų dydžiui. Nustatyta, kad mažesnių briedžių ragų menčių FA lygis buvo didesnis, nei tų, kurie turėjo didelius ragus. Taip pat pastebėta, kad didelius ragus turintys patinai daugeliu atveju poravosi žymiai sėkmingiau, nei patinai, turintys mažus ragus. Todėl autoriai teigia, kad FA lygis atspindi individo fizinę būklę. Tačiau, koku būdu briedžių patelės pasirenka simetriškus ragus turinčius patinus, nėra žinoma (Bowyer et al., 2001).

Ditchkof ir kiti mokslininkai tyrinėjo baltauodegių elnių (*Odocoileus virginianus*) ragų FA ir domėjosi, kokią tai įtaką turi renkantis partnerį poravimosi metu. Didžiausia asimetrija buvo užfiksuota 1,5 metų amžiaus elnių raguose. Taip pat nustatyta, kad elnių ragų FA yra susijusi su gyvūno kūno mase, kūno ilgiu ir kaukolės ilgiu. Manoma, kad elnių ragų FA gali atspindėti jų seksualinius gebėjimus, kas labai svarbu patelei renkantis partnerį poravimosi metu (Ditchkof et al., 2001).

Tirtas ir tauriojo elnio (*Cervus elaphus*) patinų FA lygis, atliekant įvairius jų ragų matavimus. Yra žinoma, kad elnių ragai atauga, kai šie juos nusimeta kovo - gegužės mėnesiais. Tai palengvina asimetrinių požymių palyginimą: a) tarp metų, kuriais buvo numesti ragai ir b) tarp pačių individų. Patino ragų forma yra unikali ir DNR analizė užtikrino, kad asimetriški požymiai atitiko 93% atvejų. Elnio ragai yra vienas iš individo identifikavimo požymių, todėl, atsižvelgiant į tai, tyrimo imtis buvo sudaroma iš trimečių ar senesnių patinų ragų. Į imtį taip pat nepateko ragai, kurie buvo nulaužti elnių kovos metu. Buvo tirti keturi skirtingi ragų požymiai: 1) kaktos šakų ilgis (mm): mažiausiai ir labiausiai išsikišusios ragų šakos; 2) bendras ragų ilgis; 3) bendras sausas ragų svoris; 4) ragų šakų skaičius.

Gauti rezultatai parodė, kad kiekvieno iš keturių pasirinktų požymių vidurkis yra stipriai susijęs su likusiais trim požymiais. Didžiausia koreliacija pastebėta tarp sauso ragų svorio ir jo bendro ilgio (0,846). Nustatyta, kad FA lygis didėja kartu su trijų (iš tirtų keturių) požymių vidurkiu: kuo didesni ragai, tuo didesnė asimetrija. O ragų dydis priklauso nuo patino amžiaus. Taigi, galima teigti, kad nuo individų amžiaus priklauso ir FA lygis. Elnio svoris neturėjo įtakos FA lygiui, kaip buvo tikėtasi. Bandyta FA sieti išimtinai su heterozigotiniais individais ir pastebėta, kad šių gyvūnų FA yra susijusi su kaktos ilgiu (Kruuk et al., 2003).

Pokorny ir kiti mokslininkai atliko ilgą tyrimą su stirnomis (*Capreolus capreolus*), kuris tęsėsi nuo 1961 m. iki 2002 m. Jie tyrė FA lygį pagal penkis pasirinktus požymius. Analizuodami rezultatus jie nustatė, kad vienerių metų stirnų ragų FA lygis yra didesnis, lyginant juos su suaugusių stirnų ragais. Tokia didelė jaunikių ragų FA siejama su „neužbaigtu“ ontogenetiniu vystymusi. Tyrimo eigoje buvo pastebėta, kad stirnų ragų FA ėmė mažėti nuo 1980 metų, lyginant duomenis su ankstesniais metais. Taip atsitiko po to, kai buvo pastatytas įrenginys (tame slėnyje, kur buvo tirtos stirnos), skirtas pašalinti iš aplinkos sierą ir jos junginius. Be to, buvo pastebėta, kad stirnų ragai buvo tuo asimetriškesni, kuo daugiau juose buvo susikaupę švino elementų. Tokiu būdu stirnų ragų FA gali būti kaip aplinkos taršos indikatorius (Pokorny et al., 2004).

Šelmeninės kregždės (*Hirundo rustica*) poravimuisi renkasi simetriškus patinus. Nustatyta, kad patinai su ilgomis ir simetriškomis uodegomis susiporuoja anksčiau ir atsiveda daugiau palikuonių lyginant juos su tais patiniais, kurių uodegos yra trumpesnės ir asimetriškesnės. (Moller, 1992).

Buvo tirta ąžuolų (*Quercus ilex*) reakcija į nepalankias aplinkos sąlygas. Remiantis surinkta ąžuolų lapų kolekcija buvo nustatyta, kad sausros metais surinktų ąžuolo lapų fliktuojanti asimetrija buvo didesnė, lyginant juos su tais ąžuolo lapais, kurie buvo surinkti lietingais metais. Tačiau visi tirti ąžuolo lapai tarpusavyje morfologiškai nesiskyrė (Hodar, 2002).

Manoma, kad vabzdžių sparnų fliktuojanti asimetrija yra vienas iš aplinkos kokybės rodiklių. Buvo tirtas vaisinių muselių (*Drosophila melanogaster*), kandžių (*Epiphyas postvittana*), mėšinių musių (*Lucilia cuprina*) ir chironomidų (*Chironomus tepperi*) atsakas į pesticidus, skirtingas druskų koncentracijas, į etanolį, į mažai maistingą mitybinę bazę ir lervų vystymuisi nepalankią temperatūrą. Nustatyta, kad dėl šių stresinių individo vystymuisi faktorių keturi iš penkių individų turėjo pakitusią sparnų formą, tačiau pačių sparnų FA lygis buvo mažas. Taigi, Hoffmann ir kiti mokslininkai siūlo vabzdžių sparnų formą laikyti aplinkos kokybės rodikliu (Hoffmann et al., 2005).

Bonada ir kiti mokslininkai tyrė apsiuvų lervų (*Hydropsyche exocellata*), gyvenančių užterštose upių ekosistemose fliktuojančios asimetrijos lygį. Tam tikslui buvo pasirinkti tam tikri lervų kojų požymiai. Nustatyta, kad chloridais užterštame upių vandenyje apsiuvų fliktuojančios asimetrijos lygis buvo didelis pagal visus pasirinktus požymius. Tuo tarpu upių vandenyse, kuriuose gausu fosfatų, didelis fliktuojančios asimetrijos lygis buvo pastebimas tik pagal antros kojų poros pasirinktus požymius. Tokiu būdu, fliktuojanti asimetrija gali būti vienas iš metodų vertinant upių vandens kokybę (Bonada et al., 2005).

Yra darbų, kurie aprašo fliuktuojančios asimetrijos lygio priklausomybę nuo tam tikrų aplinkos faktorių. Tuo tarpu ryšys tarp kūdikio svorio ir fliuktuojančios asimetrijos lygio nėra visiškai aiškus. Todėl buvo bandyta Australijos dvynukų svorį susieti su jų priekinių dantų fliuktuojančia asimetrija. Iš viso buvo ištirti 436 dvyniai, kurie buvo suskirstyti į dvi grupes: 1) tie, kurių svoris po gimimo buvo normalus ($> 2500\text{g.}$) ir 2) tie, kurių svoris po gimimo buvo per mažas ($< 2500\text{g.}$). Buvo matuojami kiekvieno individo priekinių dantų diametrai ir tiriama, ar yra koreliacija tarp dantų pločio ir dvynių kūno svorio. Vėliau atskirose dvynių grupėse buvo nustatytas priekinių dantų fliuktuojančios asimetrijos lygis. Gauti rezultatai parodė, kad kūdikių svoris ir jų dantų plotis koreliavo labai nežymiai. Nustatyta, kad per mažai svėrusių mergaičių dantų plotis buvo vidutiniškai 2-3% mažesnis lyginant jas su normaliai svėrusiomis mergaitėmis. Dantų fliuktuojančios asimetrijos lygis nesiskyrė abiejose kūdikių grupėse (Apps et al., 2004).

Kozlov tyrė, ar beržų (*Betula pubescens*) lapų fliuktuojanti asimetrija turi įtakos greitesniam jų nukritimui nuo medžio ar ne. Tam tikslui buvo surinkti beržų lapų pavyzdžiai 2001 ir 2002 metais lapų kritimo pradžioje ir pabaigoje (t. y. pradėdant nuo rugpjūčio 22d. ir baigiant spalio 10d. kiekvienais metais). Buvo nustatyta, kad beržų lapų kritimo duomenys nėra susiję su jų fliuktuojančia asimetrija (Kozlov, 2004).

Yra žinoma, kad CO_2 koncentracija ore yra vienas iš stresinių aplinkos faktorių individų vystymuisi. Cornelissen ir kiti mokslininkai tyrė, kaip šis faktorius įtakoja ąžuolų (*Quercus geminata* ir *Quercus myrtifolia*) lapų vystymąsi. Buvo nustatyta, kad kuo didesnė CO_2 koncentracija ore, tuo daugiau ąžuolų lapų buvo simetriškos formos. Tik nedaugelis ąžuolų lapų buvo asimetriški, o ir užfiksuotas asimetrijos procentas nebuvo didelis lyginant ąžuolų lapus iš tų teritorijų, kuriose CO_2 koncentracija ore nebuvo didelė. Be to, pastebėta, kad ąžuolų lapus graužiantys vikšrai mieliau rinkosi asimetriškus lapus. Ištyrus cheminę asimetriškų ąžuolų lapų sudėtį buvo pastebėta, kad tie lapai savo sudėtyje turėjo mažesnę taninų kiekį ir didesnę azoto koncentraciją (Cornelissen et al., 2004).

Lajus ir kiti ichtiologai tyrė ungurių (*Zoarces viviparus*) kaukolių fliuktuojančios asimetrijos lygį pagal septyniolika pasirinktų meristinių požymių. Duomenis jie surinko iš skirtingų vietovių t.y. iš Baltosios jūros, Baltijos jūros (Gdansko ir Suomijos įlankų) ir iš Šiaurės jūros. Nustatyta, kad iš skirtingų populiacijų surinkti pavyzdžiai morfologiškai vienas nuo kito skyrėsi labai nežymiai. Didžiausias fliuktuojančios asimetrijos lygis buvo nustatytas Baltojoje jūroje gyvenančių ungurių, kiek mažesnis jis buvo Baltijos jūroje gyvenančių ungurių, o mažiausias kaukolės fliuktuojančios asimetrijos lygis buvo užfiksuotas Gdansko įlankoje sugautų ungurių. Manoma, kad vieni iš svarbiausių faktorių, lemiančių asimetrišką ungurių kaukolių

vystymąsi yra vandens druskingumas, temperatūriniai pokyčiai ir genetinis ungurių populiacijos kintamumas (Lajus et al., 2004).

Buvo tirta, ar povų (*Salaria pavo*) patinų kūno fliktuojanti asimetrija turi įtakos jų poravimuisi ar ne. Tam tikslui buvo matuojamas sėkmingai (t.y. kai povų lizde kiaušinių skaičius yra didelis) ir nesėkmingai susiporavusių povų patinų fliktuojančios asimetrijos lygis. Gauti rezultatai parodė, kad abiejų patinų grupių fliktuojančios asimetrijos lygis visiškai nesiskyrė. Vadinasi, povų poravimosi sėkmę apsprendžia patinų kūno dydis, nes povų patelės poravimuisi meliau renkasi stambius ir ilgesnį kūną turinčius patinus (Gonçalves et al., 2002).

Taip pat buvo tirtas ryšys tarp laumžirgių imuninės sistemos ir jų kūno fliktuojančios asimetrijos lygio. Priešingai nei tikėtasi, sparnų ilgio ir sparnų gyslų rašto fliktuojančios asimetrijos lygis buvo visiškai nesusiję su laumžirgių imunine sistema. Mokslininkai mano, kad laumžirgių imuninė ekspresija priklauso nuo sezono. Ji būna stipriausia tada, kai individas turi apsiginti nuo parazitų ir patogenų (Yourth et al., 2002).

Yra žinoma, kad radiacija yra vienas iš nestabilų individų vystymąsi lemiančių faktorių. Moller tyrė elniavabalių (*Lucanus cervus*) fliktuojančios asimetrijos lygį dvejose Ukrainos teritorijose: netoli Černobilio (kur radiacijos lygis buvo aukštas) ir kontrolinėje teritorijoje (kur radiacijos lygis buvo žemas). Nustatyta, kad elniavabalių, gyvenančių užterštose buveinėse fliktuojančios asimetrijos lygis buvo žymiai didesnis lyginant juos su kontrolinėse buveinėse gyvenančiais individais. Be to, elniavabalių patinų, rastų kartu su patelėmis fliktuojančios asimetrijos lygis buvo žymiai mažesnis, nei pavieniui rastų patinų. Taip pat nustatyta, jog elniavabalių pavieniai patinai, rasti Černobilio teritorijoje buvo ženkliai asimetriškesni lyginant juos su kontrolinėse teritorijose rastais pavieniais patiniais (Møller, 2002).

Taip pat buvo tirta, kokią įtaką pušų (*Pinus sylvestris* L.) augimui ir vystymuisi turi metalais užteršta dirva. Tam tikslui buvo surinkti pušų spygliai: pusės, dviejų, keturių ir aštuonių kilometrų atstumu nuo taršos šaltinio ir matuotas jų ilgis. Nustatyta, kad kuo arčiau taršos šaltinio, tuo pušų spyglių ilgis trumpesnis, o fliktuojančios asimetrijos lygis didesnis (Kozlov et al., 2002).

Sherzhukova ir kiti mokslininkai tyrė liepų (*Tilia cordata* Mill.) lapų fliktuojančios asimetrijos lygį urbanizuotose ir rajoninėse teritorijose. Gauti rezultatai parodė, kad urbanizuotose teritorijose augančių liepų lapų fliktuojančios asimetrijos lygis buvo didesnis negu rajonuose augančių liepų lapų. Vadinasi stabilaus vystymosi mechanizmai yra silpnesni urbanizuotose teritorijose augančių liepų (Sherzhukova et al., 2002).

Waldmann tyrė inbrydingo reiškinį, kaip vieną iš nestabilų individų vystymąsi lemiančių faktorių, žvaigždūnių populiacijose. Kadangi pietinėje Švedijoje ši rūšis yra reta, o jos

populiacijos skaitlingumas taip pat nėra didelis, tai buvo pastebėta, kad per eilę generacijų pamažu yra prarandamas populiacijos heterozigotiškumas, ko pasekoje prarandamas individų sveikatingumas dėl aukšto inbrydingo laipsnio (imbredinė depresija). Taip pat buvo tirtas žvaigždūnių fliktuojančios asimetrijos lygis “inbrydinėse” ir kryžmiškai apsidulkinančių individų populiacijose (hibridinėse populiacijose). Pastarosiose gėlių fliktuojančios asimetrijos lygis buvo ženkliai mažesnis. Manoma, kad žvaigždūnių recesyviniai aleliai nulemia didesnę fliktuojančios asimetrijos lygį šių gėlių populiacijose (Waldmann, 2001).

Vollestad ir Hindar tyrė, kokią įtaką upėtakių (*Salmo trutta*) vystymuisi turi rūgštinė aplinka. Buvo surinkti ikrų pavyzdžiai ir išauginti upėtakai iš dešimties Norvegijoje gyvenančių upėtakių populiacijų (5 pavyzdžiai buvo iš rūgštinėje aplinkoje gyvenančių upėtakių, kiti 5 pavyzdžiai buvo kontroliniai). Taip pat buvo matuojamas upėtakių fliktuojančios asimetrijos lygis pagal pasirinktus požymius. Nustatyta, kad žymių fliktuojančios asimetrijos lygio skirtumų tarp skirtingose aplinkose gyvenančių upėtakių nėra (Vollestad & Hindar, 2001).

Radioaktyvūs spinduliai yra viena iš individų nestabilaus vystymosi priežasčių. Buvo tirtas pelėnų (*Microtus rossiaemeridionalis*) kaukolių fliktuojančios asimetrijos lygis radioaktyviose ir kontrolinėse teritorijose pagal aštuonis pasirinktus požymius. Nustatyta, kad radioaktyvių spindulių paveiktose pelėnų populiacijose fliktuojančios asimetrijos lygis buvo žymiai didesnis, nei kontrolinių pelėnų populiacijų. Be to, pastebima tendencija, kad kuo didesnis individas, tuo jo asimetrijos lygis yra didesnis. Ilgamečiai pelėnų populiacijų tyrimai parodė, kad radioaktyvios medžiagos, tokios kaip plutonis, gali išlikti individų organizmuose labai ilgai (iki 40 metų, nes plutonis yra paveldimas ir keliauja iš kartos į kartą, kol pasiekia minimalią koncentraciją) (Gileva & Nokhrin, 2001).

Jari ir Mikhail tyrė Kolos pusiasalyje augančių beržų (*Betula pubescens* ssp. *Czerepanovii*) atsparumą taršai - nikelio ir sieros dioksido koncentracijoms (yra žinoma, kad tarša yra vienas iš faktorių, lemiančių nestabilų individų vystymąsi). Duomenys buvo rinkti aštuonis metus. Priešingai nei tikėtasi, beržų lapų FA lygis buvo visiškai nesusijęs su atstumais iki taršos židinio. Tačiau pastebėta, kad šaltos vasaros turi įtakos beržų lapų asimetrijai (beržų lapų asimetrija buvo didesnė vėsių vasarų periodu). Taip pat buvo pastebėta, kad kuo beržų lapai yra simetriškesni, tuo jie greičiau auga. Manoma, kad tirti beržai nereagavo į taršos šaltinius todėl, kad jie turėjo taršai atsparų geną (Jari & Mikhail, 2001).

Dar vienas tyrimas buvo atliktas su rupūžėmis (*Alytes obstetricans*). Buvo tirta, kokią įtaką šių varliagyvių klausai turi jų ausų būgnelių fliktuojanti asimetrija. Taip pat buvo tirtas ryšys tarp fliktuojančios asimetrijos lygio, nosies ertmės ilgio ir reakcijos tikslumo į garso šaltinį. Nustatyta, kad kuo didesnis rupūžių patelių ausų būgnelių fliktuojančios asimetrijos lygis, tuo

jos silpniau reaguoja į garso šaltinį. Todėl atsiranda tikimybė, kad didelį ausų būgnelių fliuktuojančios asimetrijos lygį turinčios patelės gali nesusiporuoti su poravimosi garsus skleidžiančiais patinėliais (Bosch & Márquez, 2000).

Pateikti pavyzdžiai nėra vieninteliai, kurie atspindi FA lygį gyvūnų ir žmogaus tarpe. Tyrimai sėkmingai atliekami vabzdžių, drugelių, roplių, žuvų ir kitose gyvūnų grupėse.

4. MEDŽIAGA IR METODIKA

Tyrimo objektas: karalystė – *Animalia* (gyvūnai), tipas – *Chordata* (chordiniai), klasė – *Mammalia* (žinduoliai), būrys – *Rodentia* (graužikai), šeima – *Castoridae* (bebriniai), rūšis – *Castor fiber* (upinis bebras).

Siekiant ištirti fliuktuojančios asimetrijos (FA) lygį bebrų populiacijoje Lietuvoje, buvo išskirti 5 metriniai ir 46 nemetriniai kaukolės požymiai. Metriniai požymiai nusako matmenų skirtumus tarp kairės ir dešinės kaukolės pusių. Iš 46 nemetrinių kaukolės požymių 32 yra bebro dantų požymiai (FA lygis tirtas pagal bebro dantų kilpų raštą – simetriškas / asimetriškas dantų kilpų raštas). FA lygis pagal likusius 14 nemetrinių kaukolės požymių buvo tiriamas atsižvelgiant į kaukolės angų statusą – yra / nėra. Kadangi šis upinio bebro kaukolių FA lygio tyrimas yra vienas pirmųjų Lietuvoje ir netgi pasaulyje, tai visi šio tyrimo metu išskirti bebro kaukolės požymiai yra originalūs. Pasirinkti tik patys charaktariausi bebro kaukolės požymiai. Metrinų požymių atveju pasirinkti tie požymiai, kurie geriausiai atspindi matmenų skirtumus tarp kairės ir dešinės kaukolės pusių. Nemetrinių požymių atveju pasirinkti tie požymiai, kurie geriausiai atspindi bebro kaukolės angų (yra / nėra) ir dantų kilpų rašto (simetriškas / asimetriškas dantų kilpų raštas) skirtumus abiejose kaukolės pusėse.

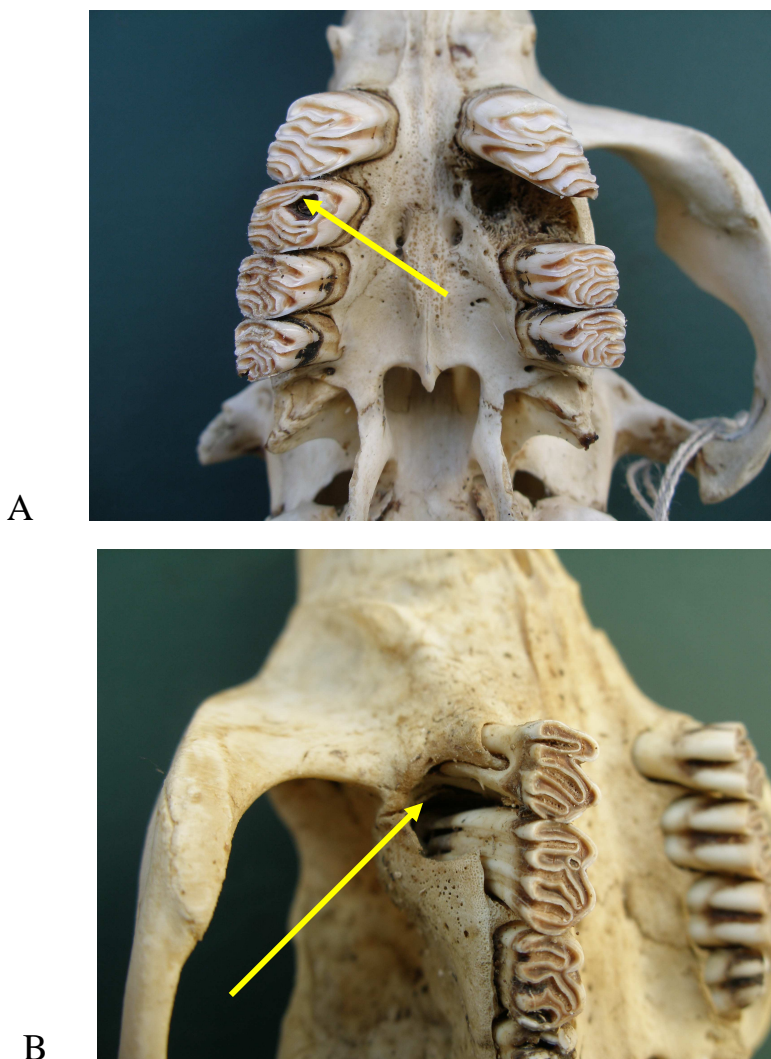
Tyrimui buvo panaudota bebrų kraniologinė medžiaga, surinkta 1986–1988 m., kuomet bebrai jau buvo gausūs ir paplitę visoje Lietuvoje. Tiriamų individų imtis - 562 kaukolės, sukauptos Vilniaus Universiteto Ekologijos institute.

Tiriant bebrų FA lygio priklausomybę nuo lyties pagal nemetrinius ir metrinus kaukolės požymius, į imtį buvo neįtraukta 121 kaukolė, neidentifikuota pagal lytį. Patinų imtį sudaro 232, o patelių - 209 kaukolės.

Tiriant bebrų FA lygio priklausomybę nuo amžiaus pagal nemetrinius ir metrinus kaukolės požymius, visi individai buvo suskirstyti į tris amžines grupes: 1) 0+ - jaunikliai iki 1 metų (imtis - 35 individai); 2) 1+ - lytiškai nesubrendę jaunikliai nuo 1 iki 2 metų (imtis - 169 individai); 3) 2+ - lytiškai subrendę individai nuo 2 metų ir daugiau (imtis - 347 individai). Iš imties buvo eliminuota 11 bebrų kaukolių, neidentifikuotų pagal amžių.

Tiriant bebrų FA lygio priklausomybę nuo fenotipo (rudi ir juodi individai) pagal nemetrinius ir metrinus kaukolės požymius, iš imties buvo eliminuota 117 kaukolių, neidentifikuotų pagal fenotipą. Rudą kailį turinčių individų imtis - 318, juodą kailį turinčių individų imtis - 67.

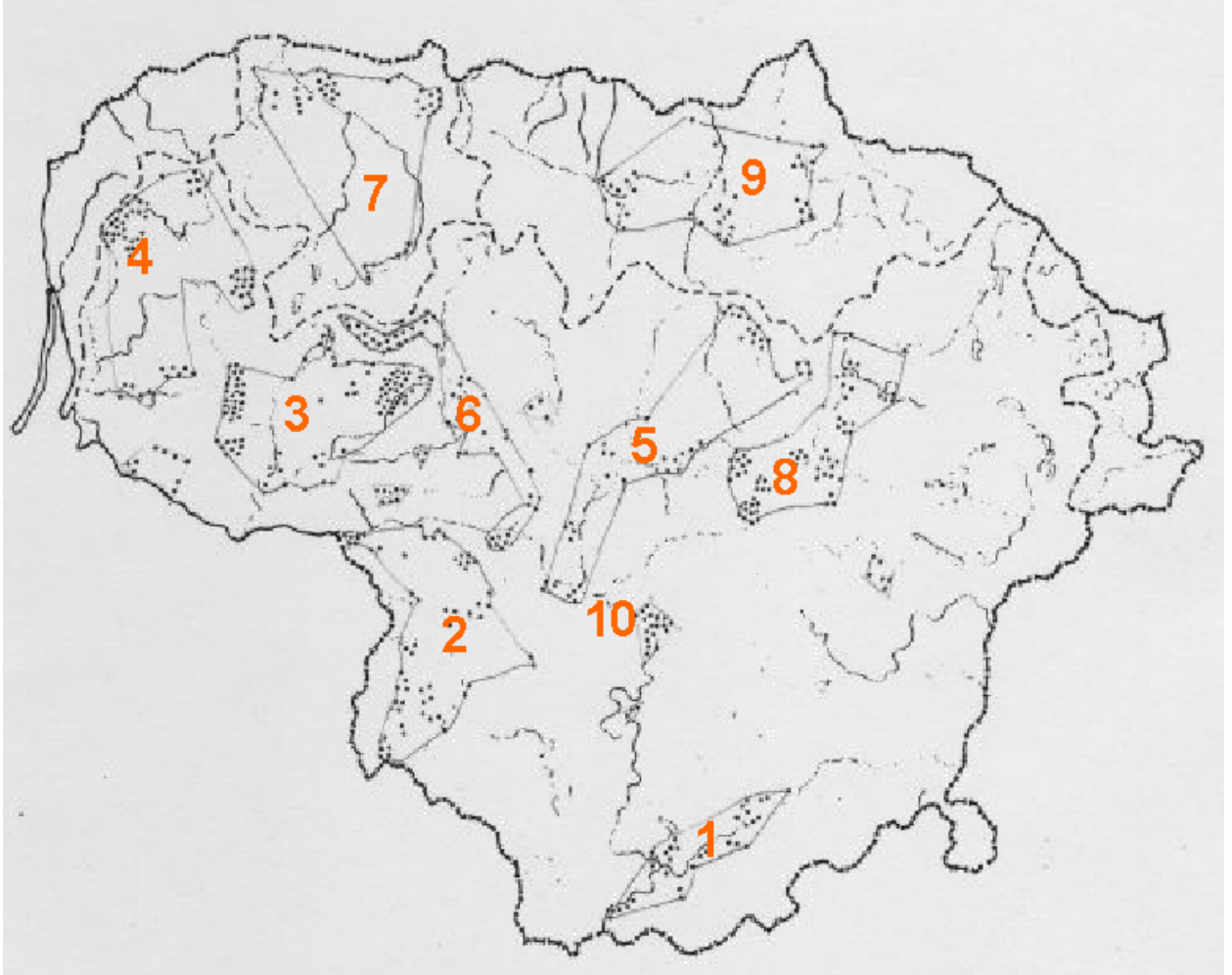
Vienas iš įdomesnių aspektų, pagal kuriuos buvo tirtas FA lygis, yra individo fizinė būklė, kurią atspindi dantų vystymosi anomalijos (parodontozė / dantų kariesas) (3 A, B pav.) ar jų nebuvimas. Tiriant bebrų FA lygio priklausomybę nuo individų fizinės būklės pagal nemetrinius ir metrinius kaukolės požymius, buvo nustatyta, kad 44 individai turi dantų vystymosi anomalijas. 518 individų dantų anomalijų neturi. Atskirais atvejais iš imties buvo eliminuotos tos kaukolės, kurių kaukolės kaulai (arba dantys) buvo nulūžę.



3 pav. Bebro dantų vystymosi anomalijos: A - kariesas, B – parodontozė

Tiriant bebrų FA lygį Lietuvos bebrų populiacijoje, buvo tirtos lokaliai bebrų populiacijos iš Merkio (imtis - 17 individų), Šešupės (imtis - 54 individai), Nevėžio (imtis - 24 individai), Šventosios (imtis - 59 individai), Mūšos (imtis - 23 individai), Jūros (imtis - 147 individai), Dubysos (imtis - 40 individų), Minijos (imtis - 60 individų), Ventos (imtis - 30 individų) ir Nemuno (imtis - 51 individas) upių baseinų (4 pav.). Iš visos imties buvo eliminuota 41 kaukolė,

nepriskirta nė vienai upių baseinų bebrų grupuotei. Taip pat tiriant bebrų FA lygį Lietuvos bebrų populiacijoje, buvo eliminuoti 28 nemetriniai (2, 6, 8, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 21, 23, 24, 25, 27, 28, 29, 30, 33, 35, 37, 38, 39, 41, 43, 45, 46) ir 2 metriniai (1 ir 4) požymiai, pagal kuriuos buvo gauti patikimi FA lygio skirtumai aukščiau tirtais atvejais.



4 pav. Tyrimams panaudotos bebro kraniologinės medžiagos geografinis išsidėstymas. Vienas taškas – vienas individas. Bebrų grupuotės: 1 – Merkio, 2 – Šešupės, 3 – Jūros, 4 – Minijos, 5 – Nevėžio, 6 – Dubysos, 7 – Ventos, 8 – Šventosios, 9 – Mūšos, 10 – Nemuno (pagal Ulevičius, 1993)

Tiriant FA lygį pagal nemetrinius bebro kaukolės požymius, FA lygis vertintas pagal asimetriškų individų procentą populiacijoje.

Tiriant FA lygį pagal metrinčius bebro kaukolės požymius, FA lygis vertintas pagal skirtumų tarp kairės ir dešinės kaukolės pusių dispersiją:

$$D^2 = \sum d(l-r)/n-1$$

kur: D^2 - dispersija;

d (l-r) - skirtumas tarp kairės ir dešinės kaukolės pusių pagal konkretų požymį;

n - imties dydis.

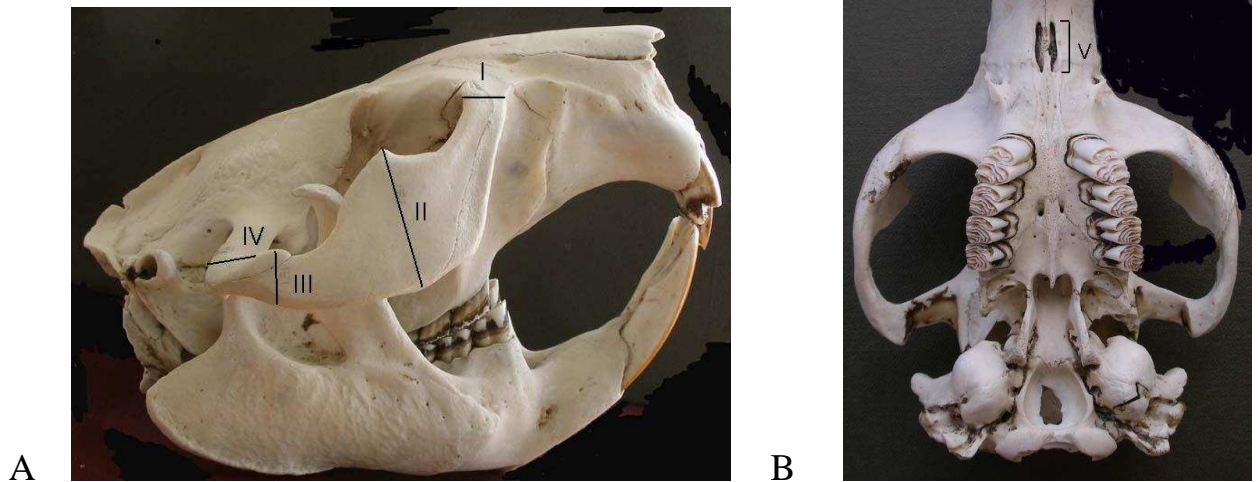
Gautų rezultatų patikimumas buvo tikrinamas naudojant „Statistica“ programą (Basic Statistics, Other significance tests, Difference between two proportions). Patikimais laikomi tie rezultatų skirtumai, kurių $p < 0,005$.

4.1. Bebro kaukolės požymių aprašymas

4.1.1. Metriniai požymiai

Metriniai požymiai (5 A, B pav.): I, II, III, IV – tai skruostikaulio plotis keturiose vietose;

V – tai kandžių angų ilgis.



5 pav. Bebro kaukolės metrinių požymių lokalizacija. A – vaizdas iš šono, B – vaizdas iš apačios

4.1.2. Nemetriniai požymiai

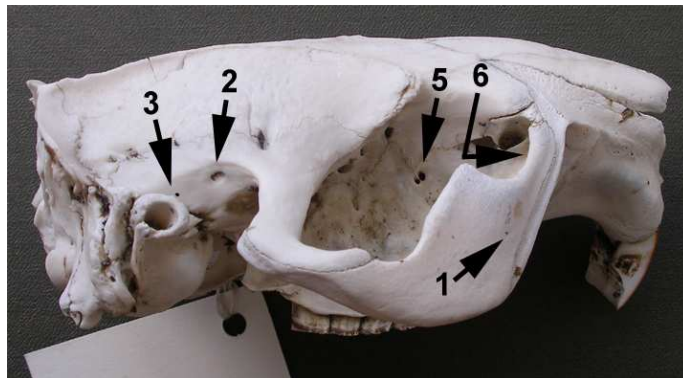
Nemetriniai požymiai: 1. skruostikaulio anga (yra / nėra);

2. smilkinkaulio anga (yra / nėra);
3. būgnakaulio anga (yra / nėra);
4. viršutinė poliežuvinė anga (yra / nėra);
5. papildoma anga prie foramen maxilaris superior (yra / nėra);
6. ašarikaulio anga (yra / nėra);
7. anga tarp kandžių angų ir prieškrūminių dantų (yra / nėra);
8. papildom anga prie didžiosios gomurikaulio angos (yra / nėra);
9. mažoji gomurikaulio anga (yra / nėra);
10. papildoma anga prie poliežuvinės angos (yra / nėra);
11. anga tarp kandžių alveolių ir smakrinės angos (yra / nėra);
12. papildoma anga prie smakro angos (yra / nėra);
13. priekinė mandibulės anga (yra / nėra);
14. kramtomąjo raumens duobės prisitvirtinimo anga (yra / nėra);

Dantų požymiai:

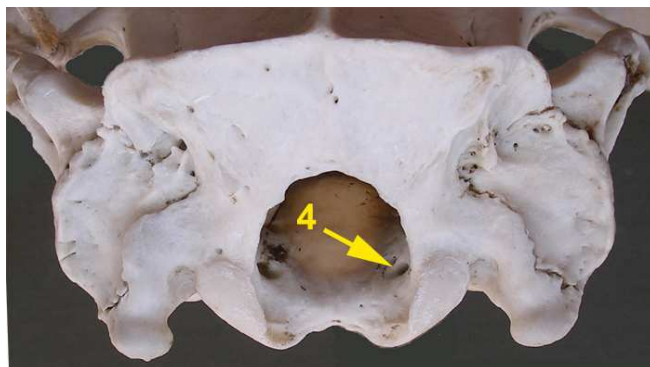
15. $Pm^1 / 1$ (viršutinio žand. prieškrūminio danties pirma kilpa);
16. $Pm^1 / 2$ (viršutinio žand. prieškrūminio danties antra kilpa);
17. $Pm^1 / 3$ (viršutinio žand. prieškrūminio danties trečia kilpa);
18. $Pm^1 / 4$ (viršutinio žand. prieškrūminio danties ketvirta kilpa);
19. $M^2 / 1$ (viršutinio žand. pirmo krūminio danties pirma kilpa);
20. $M^2 / 2$ (viršutinio žand. pirmo krūminio danties antra kilpa);
21. $M^2 / 3$ (viršutinio žand. pirmo krūminio danties trečia kilpa);
22. $M^2 / 4$ (viršutinio žand. pirmo krūminio danties ketvirta kilpa);
23. $M^3 / 1$ (viršutinio žand. antro krūminio danties pirma kilpa);
24. $M^3 / 2$ (viršutinio žand. antro krūminio danties antra kilpa);
25. $M^3 / 3$ (viršutinio žand. antro krūminio danties trečia kilpa);
26. $M^3 / 4$ (viršutinio žand. antro krūminio danties ketvirta kilpa);
27. $M^4 / 1$ (viršutinio žand. trečio krūminio danties pirma kilpa);
28. $M^4 / 2$ (viršutinio žand. trečio krūminio danties antra kilpa);
29. $M^4 / 3$ (viršutinio žand. trečio krūminio danties trečia kilpa);
30. $M^4 / 4$ (viršutinio žand. trečio krūminio danties ketvirta kilpa);
31. $Pm_1 / 1$ (apatinio žand. prieškrūminio danties pirma kilpa);
32. $Pm_1 / 2$ (apatinio žand. prieškrūminio danties antra kilpa);

- 33. $Pm_1 / 3$ (apatinio žand. prieškrūminio danties trečia kilpa);
- 34. $Pm_1 / 4$ (apatinio žand. prieškrūminio danties ketvirta kilpa);
- 35. $M_2 / 1$ (apatinio žand. pirmo krūminio danties pirma kilpa);
- 36. $M_2 / 2$ (apatinio žand. pirmo krūminio danties antra kilpa);
- 37. $M_2 / 3$ (apatinio žand. pirmo krūminio danties trečia kilpa);
- 38. $M_2 / 4$ (apatinio žand. pirmo krūminio danties ketvirta kilpa);
- 39. $M_3 / 1$ (apatinio žand. antro krūminio danties pirma kilpa);
- 40. $M_3 / 2$ (apatinio žand. antro krūminio danties antra kilpa);
- 41. $M_3 / 3$ (apatinio žand. antro krūminio danties trečia kilpa);
- 42. $M_3 / 4$ (apatinio žand. antro krūminio danties ketvirta kilpa);
- 43. $M_4 / 1$ (apatinio žand. trečio krūminio danties pirma kilpa);
- 44. $M_4 / 2$ (apatinio žand. trečio krūminio danties antra kilpa);
- 45. $M_4 / 3$ (apatinio žand. trečio krūminio danties trečia kilpa);
- 46. $M_4 / 4$ (apatinio žand. trečio krūminio danties ketvirta kilpa);



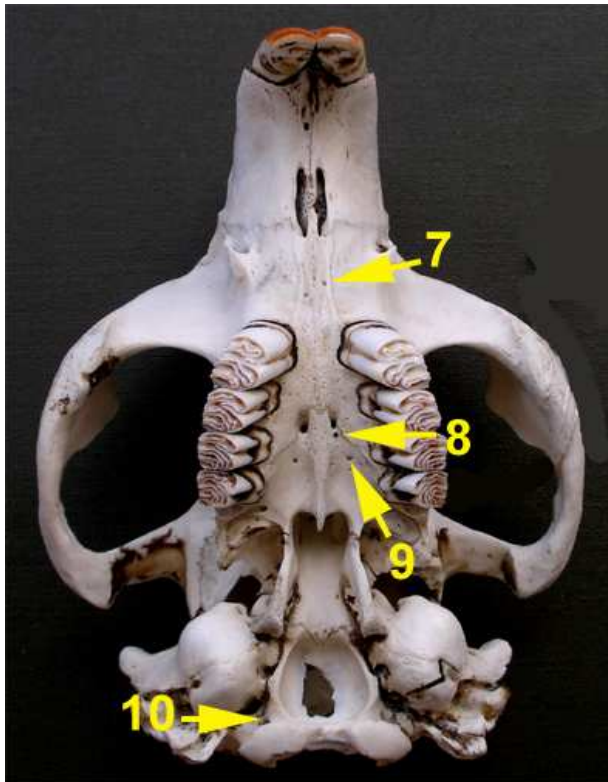
6 pav. Bebro kaukolės nemetrinių požymių lokalizacija.

Vaizdas iš šono

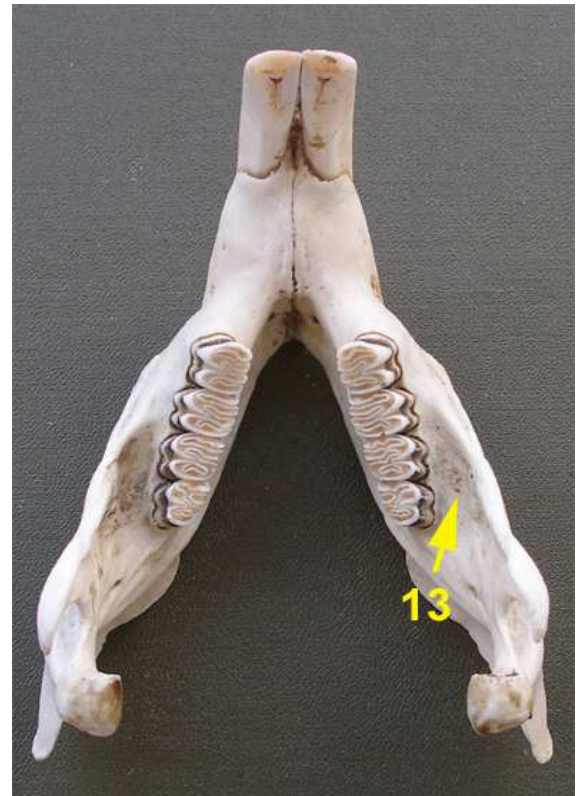


7 pav. Bebro kaukolės nemetrinių požymių lokalizacija.

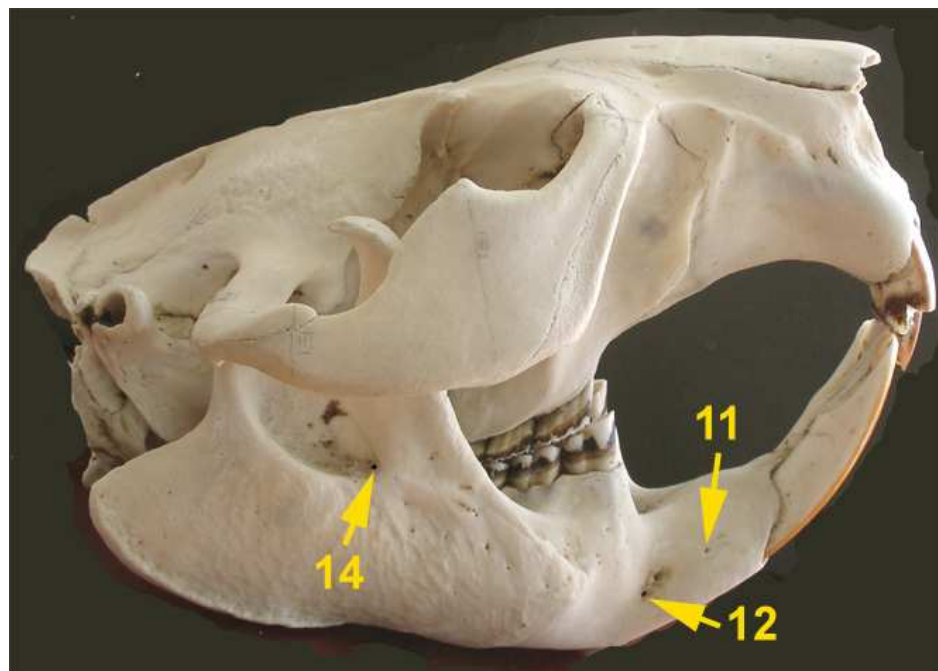
Vaizdas iš užpakalio



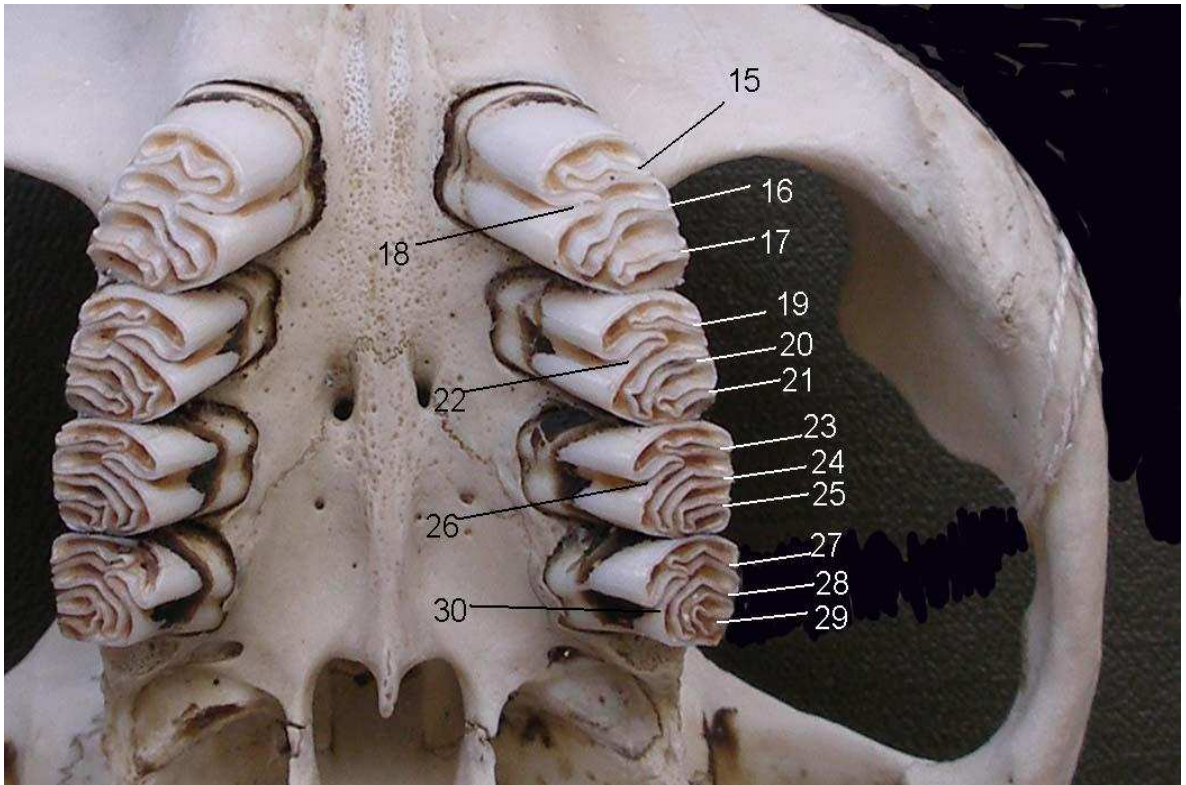
8 pav. Bebro kaukolės nemetrinių požymių lokalizacija. Viršutinės kaukolės dalies vaizdas iš apačios



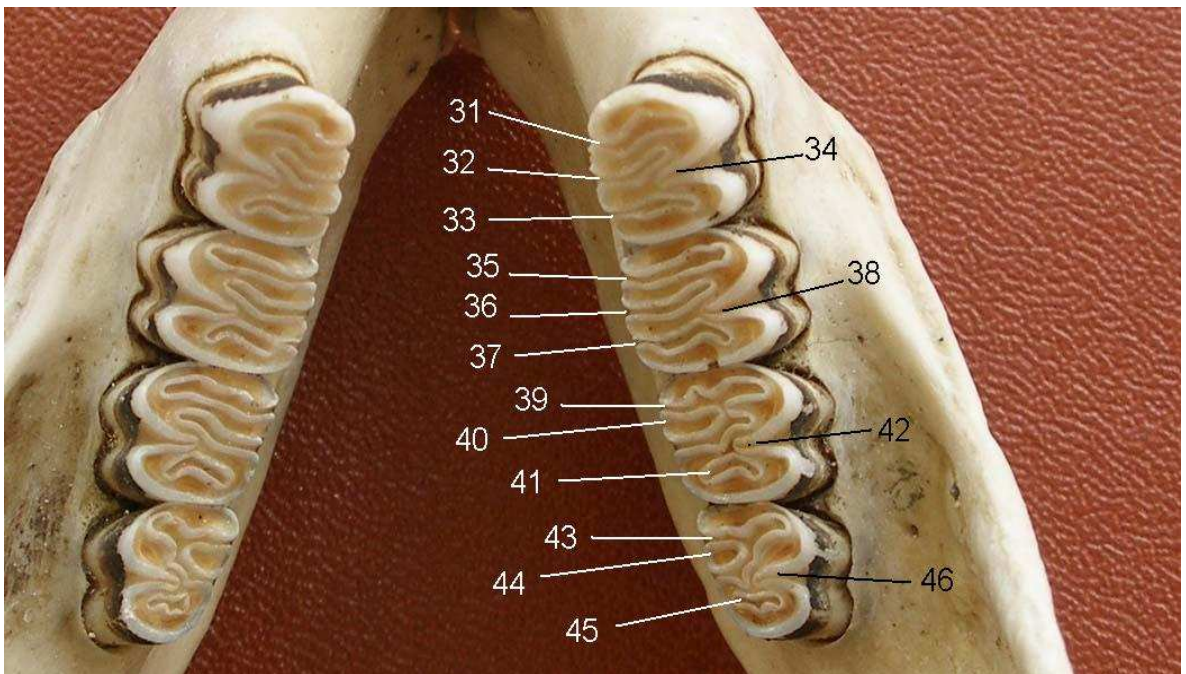
9 pav. Bebro kaukolės nemetrinių požymių lokalizacija. Apatinės kaukolės dalies vaizdas iš viršaus



10 pav. Bebro kaukolės nemetrinių požymių lokalizacija. Pilnas kaukolės vaizdas iš šono



11 pav. Bebro kaukolės viršutinio žandikaulio dantų požymių lokalizacija



12 pav. Bebro kaukolės apatinio žandikaulio dantų požymių lokalizacija

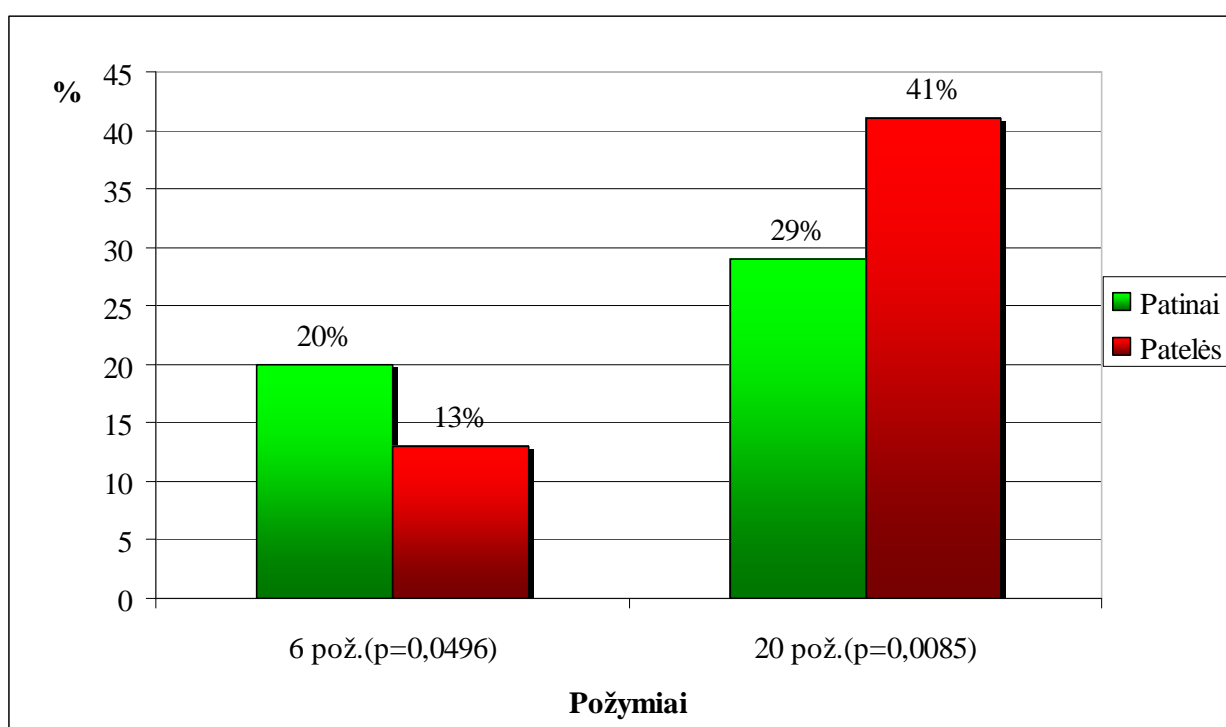
5. REZULTATAI IR JŲ APTARIMAS

5.1. FA priklausomybė nuo lyties

Nustatytas nevienodas FA lygis bebrų patinų ir patelių imtyse pagal nemetrinius kaukolės požymius (priedai, 7 lentelė). Gauti rezultatai rodo, kad pagal atskirus požymius jis svyravo nuo 0% iki 45% patinų imtyje ir nuo 0% iki 41% patelių imtyje. Šie skaičiai rodo, jog FA lygis bebrų patinų ir patelių imtyse yra gana aukštas. Stirnų patinų ir patelių imtyse FA lygis buvo žemesnis ir svyravo nuo 2% iki 33% patinų imtyje bei nuo 1% iki 28% patelių imtyje (Brasiūnaitė, 2005).

Patinai asimetriškesni nei patelės pagal 14 požymių, tačiau patikimas skirtumas gautas tik pagal šeštąjį požymį - „ašarikaulio anga“ ($p=0,0496$) (13 pav.). Patelės asimetriškesnės nei patinai pagal 23 požymius, tačiau patikimas skirtumas gautas tik pagal 20 - ajį požymį - „viršutinio žandikaulio pirmo krūminio danties antra kilpa“. FA lygis bebrų patinų ir patelių imtyse visiškai nesiskyrė pagal devynis požymius (priedai, 7 lentelė).

Gautas bendras patikimų ($p<0,05$) skirtumų skaičius tiriant bebrų FA lygio priklausomybę nuo lyties pagal nemetrinius kaukolės požymius yra labai mažas (du patikimi skirtumai) (1 lentelė). Todėl galima teigti, kad nuo bebrų lyties FA lygis priklauso mažiausiai.



13 pav. Patikimi FA lygio skirtumai bebrų patinų ir patelių imtyse pagal nemetrinius kaukolės požymius

1 lentelė. FA priklausomybė nuo bebrų lyties, amžiaus, genotipo ir dantų vystymosi anomalijų pagal nemetrinius kaukolės požymius

Priklausomybė nuo:	Lyginamos imtys	N	Požymiai, pagal kuriuos yra patikimas ($p < 0,05$) skirtumas, skaičius	Požymiai
lyties	♂♂ vs ♀♀	♂ = 232 ♀ = 209	2	6, 20
amžiaus	0+ vs 1+	0+ = 35	9	2, 8, 20, 28, 29, 33, 38, 39, 45
	0+ vs 2+	1+ = 169	17	2, 6, 8, 13, 19, 20, 21, 24, 25, 28, 29, 35, 37, 39, 41, 43, 45
	1+ vs 2+	2+ = 347	17	16, 17, 19, 20, 21, 23, 24, 25, 27, 28, 33, 35, 37, 39, 41, 43, 45
genotipo	juodi vs rudi	Rudi = 318 Juodi = 67	3	15, 30, 34
fizinės būklės	su dantų anom. vs be dantų anom.	N (su anom.) = 44 N (be anom.) = 518	6	17, 18, 30, 43, 45, 46

Tiriant FA lygį pagal metrinius kaukolės požymius bebrų patinų ir patelių imtyse buvo gautas priešingas rezultatas. Čia FA lygis nuo bebrų lyties priklausė labiausiai (patikimi FA lygio skirtumai gauti pagal du požymius (2 lentelė)). Pagal abu požymius patelių FA lygis buvo patikimai aukštesnis, nei patinų ir siekė 0,62 pagal pirmą požymį ir 0,63 pagal ketvirtą požymį (priedai, 8 lentelė). Nuo kitų tyrimo aspektų (amžiaus, genotipo, fizinės būklės) FA lygis pagal metrinius požymius nepriklauso (negauta statistiškai patikimų skirtumų) (2 lentelė).

2 lentelė. FA priklausomybė nuo bebrų lyties, amžiaus, genotipo ir dantų vystymosi anomalijų pagal metrinis kaukolės požymius

Priklausomybė nuo:	Lyginamos imtys	N	Požymiai, pagal kuriuos yra patikimas (p<0,05) skirtumas, skaičius	Požymiai
lyties	♂♂ vs ♀♀	♂= 232 ♀= 209	2	1, 4
amžiaus	0+ vs 1+ 0+ vs 2+ 1+ vs 2+	0+= 35 1+= 169 2+= 347	0 0 0	- - -
genotipo	juodi vs rudi	Rudi= 318 Juodi= 67	0	-
fizinės būklės	su dantų anom. vs be dantų anom.	N (su anom.) = 44 N (be anom.) = 518	0	-

5.2. FA priklausomybė nuo amžiaus

Ištirus FA lygio priklausomybę nuo bebrų amžiaus, buvo gautas didžiausias statistiškai patikimų skirtumų skaičius (1 lentelė). Tokie rezultatai leidžia teigti, kad labiausiai FA lygis priklauso nuo bebrų amžinės struktūros.

Pagal atskirus nemetrinius požymius nustatyta, kad FA lygis svyravo nuo 0% iki 34% jauniklių, nuo 0% iki 44% lytiškai nesubrendusių jauniklių ir nuo 1% iki 46% lytiškai subrendusių individų amžinėse grupėse (3 lentelė). Šie rezultatai rodo, kad nestabilių individų vystymąsi nulemia aplinkos sąlygos, nes asimetriškų individų su amžiumi vis daugėja. FA lygis bebrų lytiškai subrendusių individų amžinėje grupėje yra pakankamai aukštas. Stirnų toje pačioje amžinėje grupėje FA lygis buvo žemesnis ir svyravo nuo 1% iki 36% (Brasiūnaitė, 2005).

Kitų autorių tyrimų rezultatai parodė gana aukštą baltauodegių elnių (*Odocoileus virginianus*) ragų FA lygį skirtingose individų amžinėse grupėse. Pavyzdžiui, baltauodegių elnių jauniklių FA lygis siekė 33%, o lytiškai subrendusių individų - 67% (Ditchkof et al., 2001). Nors pasaulyje įvairių atliekamų tyrimų rezultatai skiriasi, tačiau mokslininkai sutaria, kad FA lygis yra susijęs su individų amžiumi t. y. kuo senesni individai, tuo jų FA lygis bna aukštesnis (Kruuk et al., 2003).

3 lentelė. FA lygio svyravimai skirtingose bebrų amžinėse grupėse pagal atskirus nemetrinius požymius

Amžinės grupės	FA lygio svyravimai (%) pagal atskirus požymius
0+	0 – 34
1+	0 – 44
2+	1 – 46

Lyginant bebrų jauniklių ir lytiškai nesubrendusių jauniklių amžines grupes tarpusavyje pagal nemetrinius požymius, buvo gauti 9 statistiškai patikimi skirtumai (1 lentelė). 7 atvejais lytiškai nesubrendusių jauniklių FA lygis buvo statistiškai patikimai didesnis, nei jauniklių (priedai, 9 ir 10 lentelės). Jauniklių FA lygis buvo statistiškai patikimai didesnis nei lytiškai nesubrendusių jauniklių pagal 33 („apatinio žandikaulio prieškrūminio danties trečia kilpa“) ir 38 („apatinio žandikaulio pirmo krūminio danties ketvirta kilpa“) požymius.

Lyginant tarpusavyje jauniklių ir lytiškai subrendusių individų amžines grupes buvo gauta 17 statistiškai patikimų skirtumų (1 lentelė). 16 atvejų lytiškai subrendusių individų FA lygis buvo statistiškai patikimai aukštesnis nei jauniklių ir tik pagal 13 požymį („priekinė mandibulės anga“) jauniklių FA lygis buvo statistiškai patikimai aukštesnis nei lytiškai subrendusių individų (priedai, 9 ir 10 lentelės).

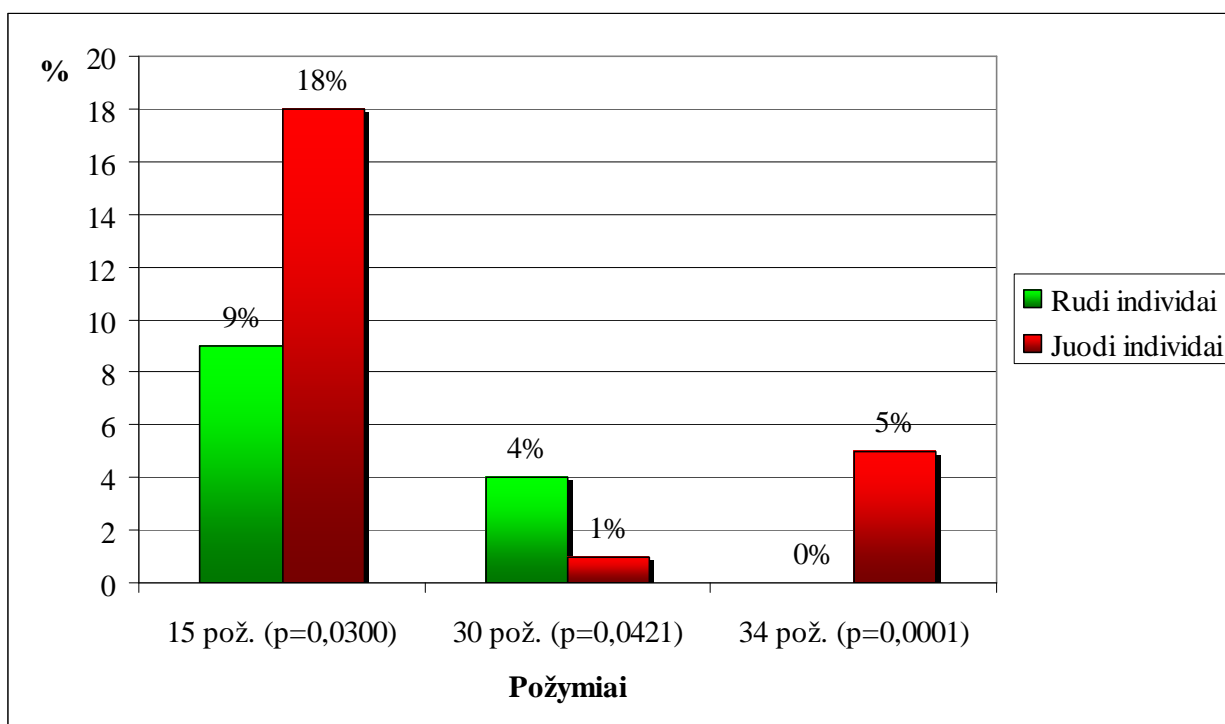
Lyginant lytiškai nesubrendusių jauniklių ir lytiškai subrendusių individų amžines grupes tarpusavyje taip pat buvo gauta 17 statistiškai patikimų skirtumų (1 lentelė). 16 atvejų lytiškai subrendusių individų FA lygis buvo statistiškai patikimai didesnis nei lytiškai nesubrendusių jauniklių ir tik pagal 28 požymį („viršutinio žandikaulio trečio krūminio danties antra kilpa“) lytiškai nesubrendusių jauniklių FA lygis buvo patikimai didesnis nei lytiškai subrendusių individų (priedai, 9 ir 10 lentelės).

Tiriant FA lygį pagal metrinis kaukolės požymius skirtingose bebrų amžinėse grupėse taip pat buvo gauti nevienodi FA lygio svyravimai (priedai, 11 lentelė). Pagal atskirus požymius FA lygis svyravo nuo 0,51 iki 0,69 jauniklių, nuo 0,59 iki 0,68 lytiškai nesubrendusių jauniklių ir nuo 0,64 iki 0,81 lytiškai subrendusių individų imtyse. Gauti rezultatai rodo, kad didžiausias FA lygis yra lytiškai subrendusių individų amžinėje grupėje. Tačiau lyginant visas skirtingas bebrų amžines grupes tarpusavyje statistiškai patikimų skirtumų nebuvo nustatyta (2 lentelė).

5.3. FA priklausomybė nuo genotipo

Bebrų rudas kailis yra dominantinis požymis, o juodas kailis - recesyvinis požymis. Literatūros šaltiniuose teigiama, kad homozigotinių individų vystymasis yra mažiau atsparus aplinkos poveikiui (Захаров, 1987). Tą patvirtina ir gauti FA lygio priklausomybės nuo genotipo tyrimų rezultatai (žr. toliau tekstą).

Ištyrus FA lygio priklausomybę nuo genotipo pagal atskirus nemetrinius požymius buvo gauti 3 statistiškai patikimi skirtumai (1 lentelė). Juodą kailį turinčių individų FA lygis buvo statistiškai patikimai aukštesnis už rudą kailį turinčius individus pagal 15 („viršutinio žandikaulio prieškrūminio danties pirma kilpa“), 30 („viršutinio žandikaulio trečio krūminio danties ketvirta kilpa“) ir 34 („apatinio žandikaulio prieškrūminio danties ketvirta kilpa“) požymius (14 pav.). Šie rezultatai rodo, kad juodą kailį turintys individai yra mažiau atsparūs aplinkos poveikiui.



14 pav. Patikimi FA lygio skirtumai skirtingų genotipų bebrų imtyse pagal nemetrinius kaukolės požymius

Nustatytas nevienodas FA lygis tiriant skirtingas bebrų genotipų grupes pagal metrinis kaukolės požymius (priedai, 14 lentelė). Pagal atskirus požymius jis svyravo nuo 0,62 iki 0,76 rudų individų ir nuo 0,59 iki 0,78 juodų individų imtyse. Tačiau lyginant tarpusavyje skirtingų

genotipų bebrų grupes pagal atskirus metrinčius požymius, statistiškai patikimų skirtumų nebuvo nustatyta (2 lentelė).

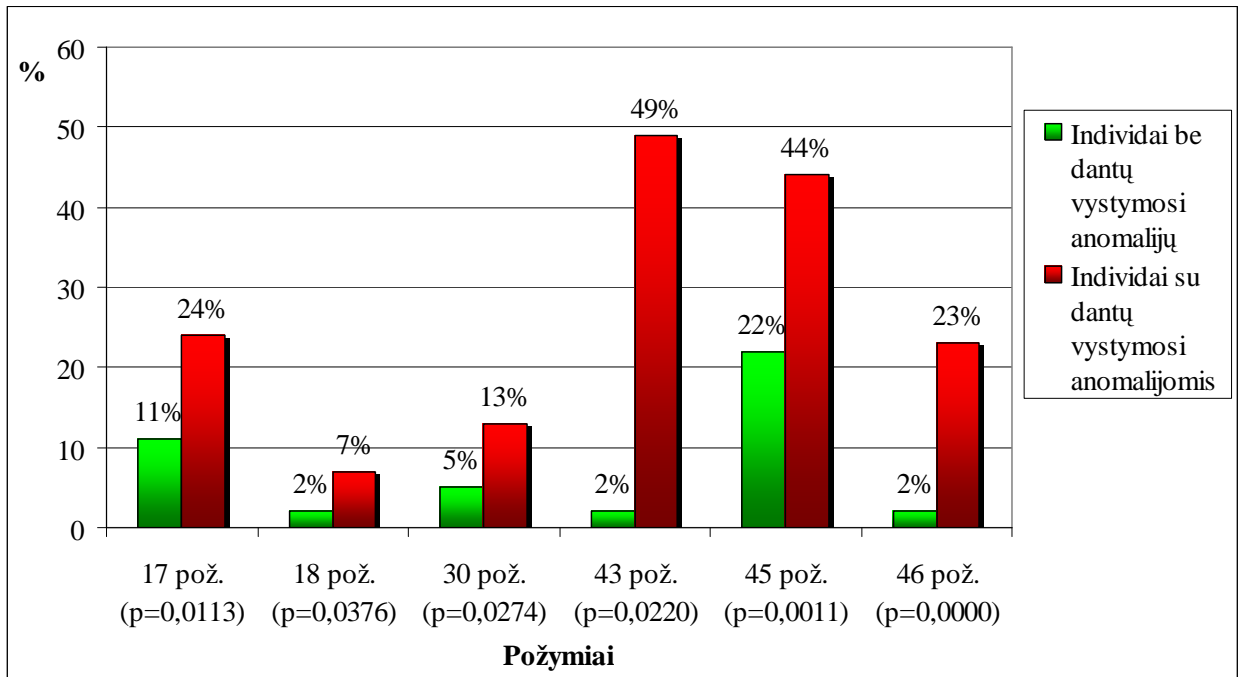
5.4. FA priklausomybė nuo individų fizinės būklės

Dantų vystymosi anomalijos (parodontozė / dantų kariesas) ar jų nebuvimas atspindi individų fizinę būklę.

Nustatytas nevienodas FA lygis su dantų vystymosi anomalijomis ir be jų bebrų imtyse pagal nemetrinius kaukolės požymius (priedai, 15 lentelė). Nustatyta, kad pagal atskirus požymius bebrų su dantų vystymosi anomalijomis FA lygis buvo didesnis (FA lygis svyravo nuo 0% iki 49%), nei bebrų, neturinčių dantų vystymosi anomalijų (FA lygis svyravo nuo 0% iki 44%).

Lyginant tarpusavyje su dantų vystymosi anomalijomis ir be dantų vystymosi anomalijų bebrų grupes pagal atskirus nemetrinius požymius, gauti 6 statistiškai patikimi skirtumai (1 lentelė). Nustatyta, kad turintys dantų vystymosi anomalijas individai buvo asimetriškesni už dantų anomalijų neturinčius individus (priedai, 15 lentelė). Statistiškai patikimi skirtumai gauti pagal 17 („viršutinio žandikaulio prieškrūminio danties trečia kilpa“), 18 („viršutinio žandikaulio prieškrūminio danties ketvirta kilpa“), 30 („viršutinio žandikaulio trečio krūminio danties ketvirta kilpa“), 43 („apatinio žandikaulio trečio krūminio danties pirma kilpa“), 45 („apatinio žandikaulio trečio krūminio danties trečia kilpa“), 46 („apatinio žandikaulio trečio krūminio danties ketvirta kilpa“) požymius (15 pav.).

Remiantis šiais rezultatais galima teigti, kad turintys dantų vystymosi anomalijas individai yra mažiau atsparūs aplinkos poveikiui.



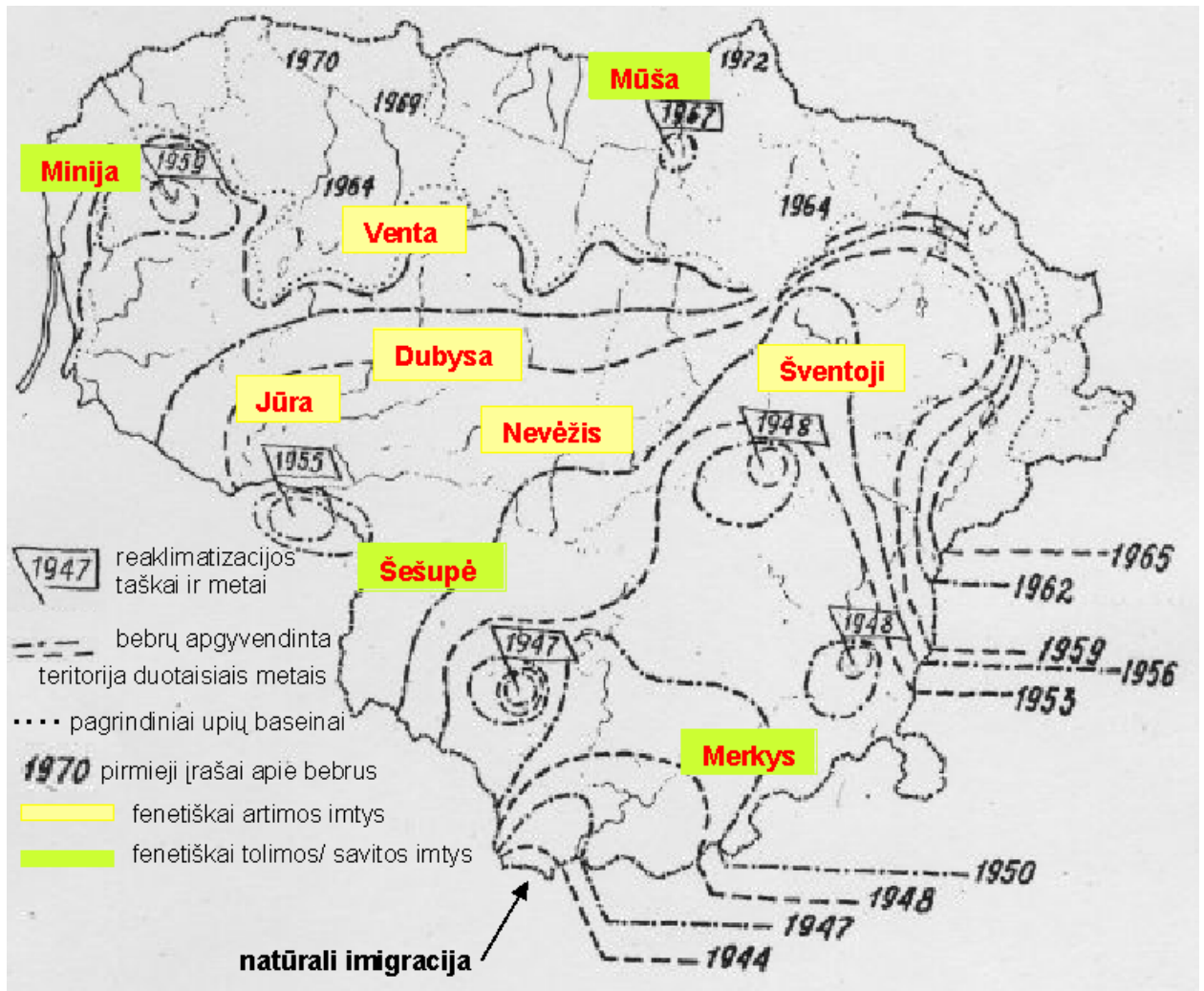
15 pav. Patikimi FA lygio skirtumai turinčių ir neturinčių dantų vystymosi anomalijų bebrų imtyse pagal nemetrinius kaukolės požymius

Pagal metrinčius kaukolės požymius nustatytas panašus FA lygis tarp bebrų grupių su dantų vystymosi anomalijomis ir be dantų vystymosi anomalijų (priedai, 16 lentelė). Pagal atskirus požymius FA lygis svyravo nuo 0,64 iki 0,72 turinčių dantų vystymosi anomalijas individų ir nuo 0,61 iki 0,76 neturinčių dantų vystymosi anomalijų individų imtyse. Tačiau lyginant tarpusavyje su dantų vystymosi anomalijomis ir be dantų vystymosi anomalijų bebrų grupes pagal atskirus metrinčius požymius patikimų skirtumų nebuvo nustatyta (2 lentelė).

5.5. FA bebrų populiacijoje Lietuvoje

Taip pat buvo tirtas ir geografinis FA lygio pasiskirstymas. Ankstesni tyrimai parodė, kad dabartinė bebrų populiacija Lietuvoje yra susiformavusi iš keleto genetiškai skirtingų plitimo židinių. Dalis bebrų imigravo Nemunu iš Baltarusijos į Lietuvos teritoriją ir įsikūrė Merkio baseine, kita dalis buvo įvežta iš Gomelio, Krasnoznamensko srities ir sėkmingai išplito (Ulevičius, 1993). Atlikti fenetinio panašumo tyrimai parodė, kad bebrų imtys iš Ventos, Jūros, Dubysos, Nevėžio, Šventosios upių baseinų yra fenetiškai artimos ir pasižymi bendra kilme (16 pav.). Tuo tarpu bebrų imtys iš Minijos, Merkio, Šešupės ir Mūšos upių baseinų yra fenetiškai tolimos (savitos) (16 pav.). Šio savitumo priežastys galėtų būti genetinė izoliacija erdvėje ir laike

bei įkūrėjo efektas (Ulevičius, 1993). Tokių lokalių bebro populiacijų heterozigotiškumo lygis būna žemas, todėl individų vystymasis būna mažiau stabilus (Захаров, 1987).



16 pav. Lietuvos bebrų populiacijos formavimasis (pagal Ulevičius, 1993)

Todėl visai neatsitiktinai tiriant FA lygio svyravimus skirtingose upių baseinų bebrų grupotėse pagal atskirus nemetrinius požymius Merkio, Šešupės, Minijos ir Mūšos bebrų grupuočių FA lygis buvo pats didžiausias iš visų tirtų upių baseinų bebrų grupuočių (4 lentelė).

4 lentelė. FA lygio svyravimai skirtingose bebrų grupuotėse pagal atskirus nemetrinius požymius

Bebrų grupuotė	N*	FA lygio svyravimai (%) pagal atskirus požymius
Merkio	17	0 – 50
Šešupės	54	2 – 43
Nevėžio	24	0 – 38
Šventosios	59	0 – 41
Mūšos	23	0 – 49
Jūros	147	0 – 44
Dubysos	40	0 – 46
Minijos	60	0 – 58
Ventos	30	0 – 43
Nemuno	51	0 – 41

N* - individų imtis

FA lygis pagal atskirus nemetrinius požymius tirtose upių baseinų bebrų grupuotėse buvo labai nevienodas (priedai, 17 lentelė). Pavyzdžiui, pagal trečiąjį požymį („būgnakaulio anga“) mažiausias asimetriškų individų procentas nustatytas Merkio baseino bebrų grupuotėje (0%), tačiau pagal keturiasdešimt ketvirtąjį požymį („apatinio žandikaulio trečio krūminio danties antra kilpa“) ši grupuotė pasižymėjo pačiu didžiausiu FA lygiu (50%) tarp visų tirtų bebrų grupuočių.

FA lygis pagal atskirus nemetrinius požymius Merkio baseino bebrų grupuotėje svyravo nuo 0 iki 50%, Šešupės - nuo 2 iki 43%, Nevėžio - nuo 0 iki 38%, Šventosios - nuo 0 iki 41%, Mūšos - nuo 0 iki 52%, Jūros - nuo 0 iki 44%, Dubysos – nuo 0 iki 46%, Minijos - nuo 0 iki 58%, Ventos - nuo 0 iki 43%, Nemuno - nuo 0 iki 41% asimetriškų individų (4 lentelė). Šie skaičiai rodo, jog FA lygis bebrų populiacijoje Lietuvoje yra gana aukštas. Panašus FA lygis buvo nustatytas kai kuriose Baltijos jūros pilkųjų ruonių lokaliuose populiacijose, gyvenančiose padidintos taršos zonose (Zakharov, 1989). Stirnų populiacijoje Lietuvoje FA lygis buvo žemesnis ir siekė truputį daugiau negu 30% (Brasiūnaitė, 2005).

Statistiškai patikimi FA lygio skirtumai tarp atskirų upių baseinų bebrų grupuočių buvo nustatyti pagal 12 nemetrinių kaukolės požymių (5 lentelė). Pagal metrinis kaukolės požymius tokių skirtumų nenustatyta (priedai, 20 lentelė). Daugiausiai patikimų skirtumų buvo nustatyta pagal septintą požymį - „anga tarp kandžių angų ir prieškrūminių dantų“ (10 patikimų skirtumų), devintą požymį – „mažoji gomurikaulio anga“ (6 patikimi skirtumai), vienuoliką požymį – „anga tarp kandžių alveolių ir smakrinės angos“ (4 patikimi skirtumai), dvyliką požymį –

„papildoma anga prie smakro angos“ (4 patikimi skirtumai), dvidešimt šestą požymių – „viršurinio žandikaulio antro krūminio danties ketvirta kilpa“ (4 patikimi skirtumai), trisdešimt pirmą požymį – „apatinio žandikaulio prieškrūminio danties pirma kilpa“ (8 patikimi skirtumai), keturiasdešimtą požymį – „apatinio žandikaulio antro krūminio danties antra kilpa“ (4 patikimi skirtumai) ir pagal 44 požymį - „apatinio žandikaulio trečio krūminio danties antra kilpa“ (19 patikimų skirtumų) (5 lentelė). Todėl ateityje, naudojant FA metodą tirti kaip besikeičiančios aplinkos sąlygos veikia individų vystymąsi bebrų populiacijoje Lietuvoje (t. y. vertinant bebrų populiacijos būklę), būtų tikslinga tyrimams naudoti būtent šiuos išvardintus požymius, nes pagal juos buvo nustatyta daugiausiai statistiškai patikimų skirtumų.

Lyginant tirtas bebrų gruputes tarpusavyje poromis pagal nemetrinius požymius, labiausiai nuo kitų skyrėsi Merkio, Šešupės, Jūros, Dubysos ir Minijos upių baseinų bebrų grupuotės (atitinkamai buvo nustatyta 10, 12, 9, 10 ir 9 statistiškai patikimų skirtumų) (5 lentelė). Kaip tik šiose upėse (išskyrus Dubysą) buvo sumedžiota išskirtinai daug juodakailių bebrų (6 lentelė). Juodą kailį turinčių bebrų genetinė įvairovė mažesnė (nes juodas bebrų kailis yra recesyvus požymis, genotipas- recesivinė homozigota), todėl jie yra mažiau atsparūs aplinkos poveikiui (žr. skyrelį 5.3). Tuo tarpu Šešupėje, Minijoje ir Jūroje buvo daug individų su dantų vystymosi anomalijomis (6 lentelė). Turinčių dantų vystymosi anomalijas individų vystymasis yra mažiau stabilus, todėl jie yra mažiau atsparūs aplinkos poveikiui (žr. skyrelį 5.4). Logiška būtų manyti, kad šios išvardintos priežastys galėjo turėti įtakos minėtų upių baseinų bebrų grupuočių išskirtinumui.

Tuo tarpu Dubysos bebrų grupuotės išskirtinumo negalima paaiškinti dideliu juodą kailį turinčių individų ar individų su dantų vystymosi anomalijomis kiekiu, nes šiame baseine tokių individų buvo rasta labai mažai (6 lentelė). Atlikti fenetiniai tyrimai parodė, kad Dubysos bebrų grupuotės heterozigotiškumo lygis yra gana aukštas (Ulevičius, 1993). Todėl šiuo atveju hipotezė, teigianti, kad heterozigotinių individų vystymasis yra stabilesnis, nei homozigotinių individų, nepasitvirtino.

Ištyrus FA lygį bebrų populiacijoje Lietuvoje galima būtų teigti, kad FA lygio skirtumai tarp atskirų upių baseinų bebrų grupuočių gali būti įtakoti genetinių skirtumų tarp jų, kuriuos, savo ruožtu, sąlygoja nevienoda tirtų lokalių bebrų populiacijų kilmė (Ulevičius, 1993).

Tirti Baltijos jūroje gyvenančių ungurių (*Zoarces viviparus*) kaukolių FA lygio skirtumai tarp lokalių ungurių populiacijų taip pat aiškinami genetiniais skirtumais tarp jų (Lajus et al., 2004).

5 lentelė. Patikimų skirtumų ($p < 0,05$) skaičius lyginant atskiras bebrų gruputes poromis su visomis kitomis bebrų gruputėmis pagal nemetrinius kaukolės požymius

Bebrų gruputė	Požymiai																		Bendras patikimų ($p < 0,05$) skirtumų skaičius pagal visus požymius
	1	3	4	5	7	9	10	11	12	14	22	26	31	32	36	40	42	44	
Merkio	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	0	0	4	0	0	0	0	4	10
Šešupės	1	0	0	1	5	1	0	0	1	0	0	0	1	0	0	1	0	1	12
Nevėžio	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	0	1	2
Šventosios	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	1	1	1	0	0	0	1	6
Mūšos	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	1
Jūros	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	2	0	0	0	1	0	2	9
Dubysos	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	6	10
Minijos	0	0	0	0	1	0	0	2	2	0	0	1	0	0	0	2	0	1	9
Ventos	0	0	0	0	0	2	0	0	0	0	1	0	1	0	0	0	0	1	5
Nemuno	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	1	3

6 lentelė. Juodakailių bebrų ir bebrų su dantų vystymosi anomalijomis skaičius skirtingose bebrų gruputėse

Bebrų gruputė	Juodakailiai bebrai		Bebrai su dantų vystymosi anomalijomis	
	Vienetai	%	Vienetai	%
Merkio	7	10	2	5
Šešupės	8	12	7	16
Nevėžio	3	5	1	2
Šventosios	2	3	1	2
Mūšos	3	5	1	2
Jūros	26	39	18	41
Dubysos	1	1	3	7
Minijos	9	13	6	14
Ventos	4	6	1	2
Nemuno	4	6	4	9

6. IŠVADOS

1. Tiriant fliuktuojančios asimetrijos reiškinį bebrų populiacijoje Lietuvoje buvo aprašyta ir tyrimams panaudota 51 originalus kaukolės požymis (5 metriniai ir 46 nemetriniai). Metriniai požymiai nusako matmenų skirtumus tarp kairės ir dešinės kaukolės pusių. Nemetriniai požymiai nusako vienodus arba skirtingus angų (yra / nėra) ir dantų kilpų rašto (simetriškas / asimetiškas) pasireiškimą variantus abiejose kūno pusėse.
2. Ištyrus FA lygio priklausomybę nuo bebrų lyties pagal nemetrinius požymius nustatyta, kad patelių FA lygis svyravo nuo 0 iki 41%, patinų - nuo 0 iki 45%. Statistiškai patikimi skirtumai gauti pagal požymius: “viršutinio žandikaulio pirmo krūminio danties antra kilpa” ($p=0,0085$) ir “ašarikaulio anga” ($p=0,0496$). Pagal metrinčius požymius patelių FA lygis statistiškai patikimai aukštesnis nei patinų pagal du požymius (1 ir 4).
3. Ištyrus FA lygio priklausomybę nuo bebrų amžiaus pagal nemetrinius požymius, nustatyta, kad skirtingose amžinėse grupėse FA lygis buvo skirtingas. Lytiškai subrendusių individų FA lygis svyravo nuo 1 iki 46%, lytiškai nesubrendusių jauniklių - nuo 0 iki 44%, jauniklių - nuo 0 iki 34%. Lyginant bebrų amžines grupes tarpusavyje buvo nustatyta, kad a) jaunikliai patikimai skyrėsi nuo lytiškai nesubrendusių jauniklių pagal 9 požymius, b) jaunikliai nuo lytiškai subrendusių individų patikimai skyrėsi pagal 17 požymių ir c) lytiškai nesubrendę jaunikliai nuo lytiškai subrendusių individų patikimai skyrėsi taip pat pagal 17 požymių. Pagal metrinčius požymius FA lygio priklausomybė nuo amžiaus nenustatyta.
4. Ištyrus FA lygio priklausomybę nuo genotipo pagal nemetrinius požymius nustatyta, kad juodą kailį turintys individai yra asimetriškesni už rudus individus, tačiau statistiškai patikimi skirtumai gauti tik pagal 3 požymius: “viršutinio žandikaulio prieškrūminio danties pirma kilpa”, “viršutinio žandikaulio trečio krūminio danties ketvirta kilpa” ir “apatinio žandikaulio prieškrūminio danties ketvirta kilpa”. Pagal metrinčius požymius statistiškai patikimų skirtumų nenustatyta.
5. Ištyrus FA lygio priklausomybę nuo fizinės individų būklės pagal nemetrinius požymius nustatyta, jog individai turintys dantų anomalijas yra asimetriškesni už dantų anomalijų neturinčius individus (statistiškai patikimi skirtumai gauti pagal 6 dantų požymius: “viršutinio žandikaulio prieškrūminio danties trečia ir ketvirta kilpa”, “viršutinio žandikaulio trečio krūminio danties ketvirta kilpa”, “apatinio žandikaulio trečio krūminio danties pirma, trečia ir ketvirta kilpa”. Pagal metrinčius požymius statistiškai patikimų FA lygio skirtumų tarp šių individų grupių nebuvo nustatyta.

6. FA lygis buvo nevienodas lyginant atskirų upių baseinų bebrų grupuotes. Pagal nemetrinius požymius labiausiai nuo kitų skyrėsi Merkio, Šešupės, Jūros, Dubysos ir Minijos upių baseinų bebrų grupuotės. Didžiausias FA lygis nustatytas Merkio (pagal atskirus požymius FA lygis svyravo nuo 0 iki 50%), Šešupės (FA lygis svyravo nuo 2 iki 43%), Mūšos (FA lygis svyravo nuo 0 iki 49%) ir Minijos (FA lygis svyravo nuo 0 iki 58%) upių baseinų bebrų grupuotėse. Pagal metrinčius požymius statistiškai patikimų skirtumų nebuvo nustatyta.

LITERATŪROS SĄRAŠAS:

1. Allen, G. F., L.W. Simmons. 1996. Coercive mating, fluctuating asymmetry and male mating success in the dung fly *Sepsis cynipsea* // *Animal Behavior*, 52: 737-741.
2. Apps, M. V. B., Hughes, T. E., Townsend, G. C. 2004. The Effect of Birthweight on Tooth-Size Variability in Twins // *Twin research*, 7 (5): 415-420.
3. Benderlioglu, Z., R. J. Nelson. 2004. Season of birth and fluctuating asymmetry // *American Journal of Human Biology*, 16 (3): 298-310.
4. Bergstrom, C. A., T. E. Reimchen. 2000. Functional implications of fluctuating asymmetry among endemic populations of *Gasterosteus aculeatus* // *Behaviour*, 137: 1097-1112.
5. Bonada, N., Vives, S., Rieradevall, M., Prat, N. 2005. Relationship between pollution and fluctuating asymmetry in the pollution-tolerant caddisfly *Hydropsyche exocellata* (Trichoptera, Insecta) // *Archiv fur Hydrobiologie*, 162 (2): 167-185.
6. Bosch, J., Márquez, R. 2000. Tympanum fluctuating asymmetry, body size and mate choice in female midwife toads (*Alytes obstetricans*) // *Behavior*, 137 (9): 1211-1222.
7. Bowyer, R. T., K. M. Stewart, J. G. Kie, C. W. Gasaway. 2001. Fluctuating asymmetry in antlers of Alaskan moose: size matters // *Journal of Mammalogy*, 82 (3): 814-824.
8. Brasiūnaitė, R., 2005. Fliktuojančios asimetrijos reiškinio įvertinimas Lietuvos stirnų populiacijoje (bakaluro darbas).
9. Buss, D. M. 1995. Psychological sex differences: Origins through sexual selection // *American Psychologist*, 50: 164-168.
10. Cornelissen, T., Stiling, P., Drake, B. 2004. Elevated CO₂ decreases leaf fluctuating asymmetry and herbivory by leaf miners on two oak species // *Global Change Biology*, 10 (1): 27-36.
11. Ditchkof, S. S., Lochmiller, R. L., Masters, R. E., Starry, W. R., D. M. Jr. Leslie. 2001. Does fluctuating asymmetry of antlers in white-tailed deer (*Odocoileus virginianus*) follow patterns predicted for sexually selected traits? // *Proceedings of the Royal Society of London. Series B. Biological sciences*, 268 (1470): 891-899.
12. Eggert, A. K., S. K. Sakaluk. 1994. Fluctuating asymmetry and variation in the size of courtship food gifts in decorated crickets // *American Naturalist*, 144 (4): 708-716.
13. Emlen, J. M., D. C. Freeman, J. H. Graham. 1993. Nonlinear growth dynamics and the origin of fluctuating asymmetry // *Genetica*, 89: 77-96.

14. Forsman, A., J. Herrstrom. 2003. Asymmetry in size, shape and color impairs the protective value of conspicuous color patterns // *Behavioral Ecology*, 15 (1): 141-147.
15. Gileva, E. A., Nokhrin, D. Y. 2001. Fluctuating Asymmetry in Cranial Measurements of East European Voles (*Microtus rossiaemeridionalis* Ognev, 1924) from the Zone of Radioactive Contamination // *Russian Journal of Ecology*, 32 (1): 39-44.
16. Gonçalves, D. M., Simões, P. C., Chumbinho, A. C., Correia, M. J., Fagundes, T., Oliveira, R. F. 2002. Fluctuating asymmetries and reproductive success in the peacock blenny // *Journal of Fish Biology*, 60 (4): 810-820.
17. Graham, J. H., J. M. Emlen, D. C. Freeman. 2003. Nonlinear dynamics and developmental instability // *Developmental Instability: Causes and Consequences*. Oxford University Press, New York. p. 35-50.
18. Hodar, J. A. 2002. Leaf fluctuating asymmetry of Holm oak in response to drought under contrasting climatic conditions // *Journal of arid environments*, 52: 233-243.
19. Hoelzel, A. R., Fleischer, R. C., Campagna, C., Le Boeuf, B. J., G. Alvord. 2002. Impact of a population bottleneck on symmetry and genetic diversity in the northern elephant seal // *Journal of Evolution Biology* 15 (4): 567-575.
20. Hoffmann, A. A. Woods, Richard, E., Collins, Eveline, Wallin, Kathleen, White, Andrea, McKenzie, John A. 2005. Wing shape versus asymmetry as an indicator of changing environmental conditions in insects // *Australian Journal of Entomology*, 44 (3): 233-243.
21. Yourth, C. P., Forbes, M. R., Smith, B. P. 2002. Immune expression in a damselfly is related to time of season, not to fluctuating asymmetry or host size // *Ecological Entomology*, 27 (1): 123-128.
22. Jari, V., Mikhail, V. K. 2001. Impact of climatic factors on the developmental stability of mountain birch growing in a contaminated area // *Journal of Applied Ecology*, 38 (3): 665-673.
23. Kellner, J. R., R. A. Alford. 2003. The Ontogeny of Fluctuating asymmetry // *The American Naturalist*, 161 (6): 931-947.
24. Kozlov, M. V., Niemelä, P., Mälkönen, E. 2002. Effects of Compensatory Fertilization on Pollution-Induced Stress in Scots Pine // *Water, Air, and Soil Pollution*, 134 (1-4): 305-316.
25. Kozlov, M. V. 2004. Leaf fall in white birch (*Betula pubescens*) is independent of leaf asymmetry // *Canadian Journal of Botany*, 82 (7): 910-913.
26. Kruuk, L. E. B., J. Slate, M. Pemberton, T. H. Clutton- Brock. 2003. Fluctuating asymmetry in a secondary sexual trait: no associations with individual fitness, environmental stress or inbreeding, and no heritability // *Journal of Evolution Biology*, 16: 101-113.

27. Lajus, D. L., J. H. Graham, A. V. Kozhara. 2003. Developmental instability and the stochastic component of total phenotypic variance. M. Polak (editor) *Developmental instability: causes and consequences*. Oxford University Press, New York. 343-363 p.
28. Lajus, D., Knust, R., Brix, O. 2004. Fluctuating asymmetry and other parameters of morphological variation of eelpout *Zoarces viviparus* (Zoaridae, Teleostei) from different parts of its distributional range // *Sarsia: North Atlantic Marine Science*, 88 (4): 247-260.
29. Long, T. A. F. 2001. Of mice, mothers and mirror- images: testing relationships between asymmetry and fecundity // http://www.uoguelph.ca/~fryxlab/docs/long_t.htm
30. Moller, A. P. 1992. Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments // *Nature*, 357: 238-240.
31. Moller, A. P., A. Pomiankowski. 1993. Fluctuating asymmetry and sexual selection // *Genetica*, 89: 267-279.
32. Moller, A. P., J. P. Swaddle. 1997. *Asymmetry, developmental stability, and evolution*. Oxford University Press, 73 p.
33. Moller, A. P., R. Thornhill. 1998. Bilateral symmetry and sexual selection: a meta - analysis // *The American Naturalist*, 151: 174-192.
34. Møller, A. P. 2002. Developmental Instability and Sexual Selection in Stag Beetles from Chernobyl and a Control Area // *Ethology*, 108 (3): 193-204.
35. Oleksyk, T. K., J. M. Novak, J. R. Purdue, S. P. Gashchak, M.H. Smith. 2004. High levels of fluctuating asymmetry in populations of *Apodemus flavicollis* from the most contaminated areas in Chernobyl // *Journal of Environmental Radioactivity*, 73: 1-20.
36. Ossipova, S., K. Lempa, J. Martel, J. Koricheva, E. Haukioja, V. Ossipov, K. Pihlaja. 2000. Covariation of fluctuating asymmetry, herbivory and chemistry during birch leaf expansion // *Oecologia*, 122: 354-360.
37. Oxnevad asymmetry and reproductive investment in perch (*Perca fluviatilis*)? , S. A., Heibo, E., L. A. Vollestad. 2002. Is there a relationship between fluctuating // *Canadian Journal of Zoology*, 80: 120-125.
38. Palmer, A. R. 1994. Fluctuating asymmetry analyses: A primer, 335-364 p.
39. Palmer, A. R. 1996. Waltzing with asymmetry // *BioScience*, 46: 518-532.
40. Palmer, A. R. 2002. <http://www2.biology.ualberta.ca/palmer/asym/FA/SubtleAsym.htm>
41. Palmer, A. R. 2002. <http://www2.biology.ualberta.ca/palmer/asym/FA/precision.htm>
42. Palmer, A. R. 2003. <http://www2.biology.ualberta.ca/palmer/asym/asymmetry.htm>
43. Pokorny, B., Adamič, M., C. Ribarič - Lasnik. 2004. Fluctuating asymmetry of roe deer (*Capreolus capreolus* L.) antlers as a bioindicator of environmental pollution and tool for

- population management // Research Reports Forestry and wood science and Technology, 74: 156-163.
44. Sherzhukova, L. V., Krivtsova, A. N., Meluzova, M. I., Mishalenkova, Y. N. 2002. Estimation of Developmental Stability of Small - Leaved Lime on Reserved and Urbanized Territories // Russian Journal of Developmental Biology, 33 (1): 11-12.
45. Siikamäki, P., A. Lammi. 1998. Fluctuating asymmetry in central and marginal populations of *Lychnis viscaria* in relation to genetic and environmental factors // Evolution, 52 (5): 1285-1292.
46. Swaddle, J. P. 1999. Limits to length asymmetry detection in starlings: implications for biological signalling // Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences, 266: 1299-1303.
47. Thornhill, R. 1992. Female preference for the pheromone of males with low fluctuating asymmetry in the Japanese scorpionfly *Panorpa japonica: Mecoptera* // Behavioral Ecology, 3: 277-283.
48. Thornhill, R., S. W. Gangestad. 1999. The scent of symmetry: A human sex pheromone that signals fitness? // Evolution and Human Behavior, 20: 175-201.
49. Thornhill, R. 1993. The allure of symmetry // Natural History, 102 (9): 30-36.
50. Trivers, R., Manning, J. T., Thornhill, R., Singh, D., M. Mcguire. 1999. Jamaican Symmetry Project: Long - Term Study of Fluctuating Asymmetry in Rural Jamaican Children // Human Biology, 71 (3): 417-430.
51. Ulevičius, A. 1993. Bebro (*Castor fiber*) populiacijos formavimasis ir erdvinė - fenetinė struktūra Lietuvoje. - Dakt. disertacija (rankraštis). Vilnius.
52. Vollestad, L. A., Hindar, K. 2001. Developmental stability in brown trout: are there any effects of heterozygosity or environmental stress? // Biological Journal of the Linnean Society, 74 (3): 351-364.
53. Waldmann, P. 2001. The effect of inbreeding on fluctuating asymmetry in *Scabiosa canescens* (Dipsacaceae) // Evolutionary Ecology, 15 (2): 117-127.
54. Watson, P. J., R. Thornhill. 1994. Fluctuating asymmetry and sexual selection // Trends in Ecology and Evolution, 9 (1): 21-25.
55. Wilsey, B. J., Haukioja, E., J. Koricheva, M. Sulkinoja. 1998. Fluctuating asymmetry in hybridizing and stressed tree-line birch trees // Ecology 79: 2092-2100.
56. Zakharov, V. M. 1989. Future prospects for population phenogenetics // Soviet Scientific Reviews F. Physiology and General Biology, 4: 1-79.

57. Zakharov, V. M., A. V. Yablokov. 1997. Developmental homeostasis in natural populations of mammals: Phenetic approach – Introduction // Acta Theriologica Supplement, 4: 5-8.
58. Захаров, В. М. 1987. Асимметрия животных: опуляционно - феногенетический аспект. Москва, „Наука“. 1-216 p.

SANTRAUKA

Fliktuojanti asimetrija (FA) - tai asimetrijos forma, susijusi su atsitiktiniais nukrypimais nuo tikslios kūno simetrijos. Nustatyta, jog gyvūnų populiacijose FA lygis koreliuoja su tam tikrų aplinkos stresų, kuriuos individai patiria savo ontogenetiniame vystyme, lygiu (Zakharov, 1989; Palmer, 1994). Tokiu būdu, FA gali būti aplinkos kokybės indikatoriumi: kuo mažiau asimetriškų individų populiacijoje, tuo optimalesnė aplinka.

Dabartinė bebrų populiacija Lietuvoje yra susiformavusi iš keleto genetiškai skirtingų plitimo židinių. Galima daryti prielaidą, jog skirtingos genetinės struktūros populiacijos gali nevienodai reaguoti į aplinkos stresus.

FA lygis buvo tiriamas dešimtyje upių baseinų lokaliuose bebrų populiacijose. FA lygis buvo vertinamas pagal 5 metrinius ir 46 nemetrinius bebrų kaukolės požymius. Pirmuoju atveju FA lygis vertintas pagal skirtumą tarp kairės ir dešinės kaukolės pusių dispersiją, antruoju – pagal asimetriškų individų procentą populiacijoje. Tirtų individų imtis – 562.

Tyrimų metu buvo nustatyta, kad mažiausiai FA lygis priklauso nuo bebrų lyties pagal nemetrinius kaukolės požymius. Daugiausiai – nuo individų amžinės struktūros. Mažiausiai asimetriški yra jaunikliai (FA lygis siekė 34%), didžiausias FA lygis nustatytas lytiškai subrendusių individų imtyje (46%). Taip pat nustatyta, kad juodą kailį turintys individai yra asimetriškesni už rudą kailį turinčius individus, o individai su dantų vystymosi anomalijomis yra asimetriškesni už dantų anomalijų neturinčius individus. Pagal metrinius požymius labiausiai FA lygis priklauso nuo bebrų lyties, nuo kitų tyrimo aspektų FA lygis nepriklauso.

Lyginant tirtas upių baseinų bebrų grupuotes tarpusavyje poromis pagal nemetrinius požymius, labiausiai nuo kitų skyrėsi ir didžiausiu FA lygiu pasižymėjo Merkio, Šešupės, Jūros, Dubysos ir Minijos bebrų grupuotės. Kaip tik šiuose upių baseinuose (išskyrus Dubysą) buvo rasta išskirtinai daug juodakailių bebrų. Šešupėje, Jūroje ir Minijoje buvo rasta išskirtinai daug bebrų su dantų vystymosi anomalijomis. Šios priežastys galėjo įtakoti būtent šitų upių baseinų bebrų grupuočių išskirtinumą. Pagal metrinius požymius statistiškai patikimų skirtumų nebuvo nustatyta.

Ecology and environmental science centre

Ecology

Rita Brasiūnaitė

SUMMARY

Fluctuating asymmetry (FA) it is a form of asymmetry which is related with random deviations off accurate body symmetry. It has been stated, that in animal populations a level of FA correlates with a level of environmental stresses which occur during animals ontogenetic development (Zakharov, 1989; Palmer, 1994). Therefore FA could be an indicator of environmental quality: the less asymmetric individuals in population, the better environment.

Present beaver population is formed from several genetically different places in Lithuania. So it could be that genetically different local populations can react to environmental stresses differently.

Level of FA in ten river watersheds in local beaver populations has been investigated. Level of FA in skulls of beavers according to 5 metric and 46 non metric traits has been assessed. Level of FA has been assessed according to differences between left and right skull side dispersion in first case, in second case – according to percentage of asymmetric individuals in population. Number of investigated individuals is 562.

It has been stated, that level of FA depends on beaver sex at least according to non metric skull traits. Mostly it depends on age structure of individuals. At least asymmetric there are juveniles (level of FA was 34%), great level of FA has been stated in adults (46%). Also it has been stated, that beavers who have black skin are more asymmetric than brown skin ones and individuals who have tooth anomalies are more asymmetric than beavers without tooth anomalies. The most level of FA depends on beaver sex according to metric traits and it don't depend on other investigation aspects.

Local beaver populations of Merkys, Šešupė, Jūra, Dubysa and Minija watersheds have had a great level of FA comparing these populations with each other according to non metric skull traits. There were many black skin beavers in these watersheds (except Dubysa). And there were many individuals with tooth anomalies in Šešupė, Jūra and Minija watersheds. These causes could take a great place in FA level. There weren't statistical significant differences according to metric traits.

PRIEDAI

7 lentelė. FA lygis bebrų patinų ir patelių imtyse pagal nemetrinius kaukolės požymius

Požymiai	Asimetriškų individų dažnis (%)		p*
	♂, n= 232	♀, n= 209	
1	23	22	0,8019
2	27	30	0,4859
3	8	9	0,7067
4	7	9	0,4386
5	25	18	0,0756
6	20	13	0,0496
7	37	35	0,6625
8	40	38	0,6675
9	28	26	0,6371
10	29	28	0,8165
11	45	41	0,3975
12	27	27	1,0000
13	13	13	1,0000
14	36	40	0,3877
15	8	10	0,4629
16	11	12	0,7423
17	15	10	0,1152
18	2	3	0,5000
19	11	12	0,7423
20	29	41	0,0085
21	21	26	0,2160
22	5	8	0,2001
23	3	3	1,0000
24	17	21	0,2846
25	20	20	1,0000
26	2	3	0,5000
27	9	11	0,4839
28	25	28	0,4759
29	36	30	0,1821
30	7	4	0,1712
31	10	15	0,1120
32	9	11	0,4839
33	10	15	0,1120
34	1	1	1,0000
35	27	27	1,0000
36	7	6	0,6714
37	13	15	0,5453
38	0	0	1,0000
39	30	34	0,3687
40	13	15	0,5453
41	12	14	0,5325
42	0	0	1,0000
43	34	34	1,0000
44	27	24	0,4713

45	24	26	0,6282
46	5	3	0,2881

p*- skirtumų patikimumas

8 lentelė. FA lygio skirtumai tarp bebrų patinų ir patelių pagal metrinis kaukolės požymius

Požymis	Skirtumo tarp kairės ir dešinės kaukolės pusių dispersija (d)		p*
	♂, n= 232	♀, n= 209	
1	0,40	0,62	0,0006
2	0,78	0,77	0,4629
3	0,71	0,65	0,2580
4	0,37	0,63	0,0001
5	0,70	0,68	0,4161

p*- skirtumų patikimumas

9 lentelė. FA lygis bebrų amžinių grupių imtyse pagal nemetrinius požymius

Požymis	Asimetriškų individų dažnis (%)		
	0+, n= 35	1+, n= 169	2+, n= 347
1	20	24	21
2	10	31	26
3	7	8	9
4	8	7	8
5	26	21	24
6	3	13	18
7	34	33	37
8	17	36	41
9	14	27	29
10	30	28	26
11	34	44	44
12	29	26	25
13	26	15	12
14	31	40	37
15	3	7	12
16	9	4	14
17	11	8	14
18	3	2	3
19	0	2	16
20	0	15	46
21	6	13	28
22	0	5	8
23	0	1	5
24	3	2	29
25	3	3	28
26	3	1	2

27	3	5	12
28	3	35	23
29	12	40	34
30	6	6	5
31	20	9	12
32	17	11	8
33	17	5	15
34	3	1	1
35	9	14	33
36	3	5	7
37	3	2	19
38	3	0	1
39	3	16	38
40	6	14	13
41	3	1	19
42	0	1	0
43	15	26	38
44	21	23	27
45	0	14	30
46	0	5	4

10 lentelė. Patikimi FA lygio skirtumai (p) tarp atskirų bebrų amžinių grupių pagal nemetrinius kaukolės požymius

Požymis	Lyginamos imtys		
	0+ vs 1+	0+ vs 2+	1+ vs 2+
1	0,6110	0,8898	0,4403
2	0,0120	0,0367	0,2338
3	0,8413	0,6911	0,7050
4	0,8349	1,0000	0,6889
5	0,5155	0,7924	0,4477
6	0,0903	0,0237	0,1502
7	0,9091	0,7259	0,3738
8	0,0304	0,0058	0,2758
9	0,1064	0,0593	0,6363
10	0,8114	0,6090	0,6299
11	0,2770	0,2556	1,0000
12	0,7148	0,6045	0,8064
13	0,1154	0,0205	0,3418
14	0,3204	0,4825	0,5102
15	0,3769	0,1081	0,0809
16	0,2119	0,4105	0,0006
17	0,5634	0,6233	0,0498
18	0,7122	1,0000	0,5098
19	0,3998	0,0109	0,0000
20	0,0152	0,0000	0,0000
21	0,2440	0,0049	0,0002
22	0,1782	0,0831	0,2111

23	0,5531	0,1765	0,0241
24	0,7122	0,0010	0,0000
25	1,0000	0,0014	0,0000
26	0,3506	0,6938	0,4062
27	0,6098	0,1081	0,0120
28	0,0002	0,0060	0,0041
29	0,0018	0,0082	0,1832
30	1,0000	0,7977	0,6352
31	0,0586	0,1768	0,3075
32	0,3218	0,0744	0,2639
33	0,0124	0,7535	0,0010
34	0,3506	0,2977	1,0000
35	0,4265	0,0036	0,0000
36	0,6098	0,3654	0,3822
37	0,7122	0,0182	0,0000
38	0,0250	0,2977	0,1927
39	0,0435	0,0000	0,0000
40	0,1961	0,2312	0,7539
41	0,3506	0,0182	0,0000
42	0,5531	1,0000	0,0626
43	0,1677	0,0072	0,0072
44	0,7972	0,4435	0,3295
45	0,0195	0,0002	0,0001
46	0,1782	0,2288	0,6006

11 lentelė. FA lygio skirtumai bebrų amžinėse grupėse pagal metrinčius kaukolės požymius

Požymis	Skirtumo tarp kairės ir dešinės kaukolės pusių dispersija (d)		
	0+, n= 35	1+, n= 169	2+, n= 347
1	0,52	0,60	0,65
2	0,69	0,68	0,81
3	0,65	0,66	0,70
4	0,59	0,59	0,64
5	0,51	0,63	0,71

12 lentelė. Patikimi FA lygio skirtumai (p) tarp atskirų bebrų amžinių grupių pagal metrinčius kaukolės požymius

Lyginamos imtys	Požymiai				
	1	2	3	4	5
0+ vs 1+	0,2730	0,4547	0,4537	0,4765	0,1923
0+ vs 2+	0,1653	0,2379	0,3581	0,3473	0,0765
1+ vs 2+	0,2678	0,0897	0,3231	0,2646	0,1789

13 lentelė. FA lygio skirtumai tarp skirtingų bebro genotipų pagal nemetrinius kaukolės požymius

Požymis	Asimetriškų individų dažnis (%)		p*
	Rudi (AA,Aa), n= 318	Juodi (aa), n= 67	
1	22	17	0,3628
2	25	27	0,7325
3	9	5	0,2816
4	7	6	0,7682
5	26	18	0,1679
6	17	10	0,1540
7	37	38	0,8777
8	40	33	0,2859
9	28	26	0,7396
10	26	28	0,7356
11	43	37	0,3663
12	25	25	1,0000
13	13	19	0,1997
14	37	38	0,8777
15	9	18	0,0300
16	12	10	0,6431
17	12	15	0,5005
18	2	5	0,1555
19	11	8	0,4666
20	37	26	0,0872
21	21	24	0,5874
22	8	5	0,3967
23	2	3	0,6103
24	17	18	0,8437
25	19	18	0,8492
26	2	2	1,0000
27	9	8	0,7933
28	24	17	0,2152
29	34	31	0,6365
30	4	10	0,0421
31	12	14	0,6514
32	9	11	0,6096
33	13	12	0,8241
34	0	5	0,0001
35	26	24	0,7335
36	7	4	0,3651
37	15	9	0,1985
38	1	0	0,4116
39	28	31	0,6214
40	11	18	0,1126
41	14	12	0,6650
42	0	0	1,0000
43	34	29	0,4299
44	23	33	0,0855

45	26	22	0,4941
46	4	2	0,4282

p*- skirtumų patikimumas

14 lentelė. FA lygio skirtumai tarp skirtingų bebro genotipų pagal metrinis kaukolės požymius

Požymis	Skirtumo tarp kairės ir dešinės kaukolės pusių dispersija (d)		p*
	Rudi (AA,Aa), n= 318	Juodi (aa), n= 67	
1	0,62	0,59	0,4146
2	0,76	0,78	0,4628
3	0,71	0,63	0,2830
4	0,62	0,62	0,5166
5	0,67	0,75	0,2948

p*- skirtumų patikimumas

15 lentelė. FA lygio skirtumai turinčių / neturinčių dantų vystymosi anomalijų bebrų imtyse pagal nemetrinius kaukolės požymius

Požymis	Asimetriškų individų dažnis (%)		p*
	Ind. su dantų anomalijomis, n= 44	Ind. be dantų anomalijų, n= 518	
1	32	21	0,0906
2	28	27	0,8861
3	5	8	0,4756
4	11	7	0,3283
5	23	23	1,0000
6	15	16	0,8619
7	35	35	1,0000
8	39	38	0,8957
9	32	27	0,4755
10	29	27	0,7747
11	39	44	0,5211
12	32	25	0,3072
13	18	14	0,4673
14	42	37	0,5107
15	14	9	0,2755
16	17	10	0,1473
17	24	11	0,0113
18	7	2	0,0376
19	7	11	0,4100
20	26	34	0,2804
21	21	23	0,7617
22	10	6	0,2954
23	5	3	0,4666
24	18	19	0,8709
25	23	18	0,4115

26	0	2	0,3441
27	13	9	0,3811
28	34	26	0,2496
29	29	35	0,4220
30	13	5	0,0274
31	12	12	1,0000
32	9	10	0,8314
33	21	12	0,0858
34	0	1	0,5054
35	23	26	0,6624
36	7	6	0,7899
37	16	13	0,5731
38	0	1	0,5054
39	39	28	0,1227
40	14	13	0,8503
41	14	12	0,6969
42	0	0	1,0000
43	49	32	0,0220
44	38	25	0,0597
45	44	22	0,0011
46	23	2	0,0000

p*- skirtumų patikimumas

16 lentelė. FA lygio skirtumai turinčių / neturinčių dantų vystymosi anomalijas bebrų imtyse pagal metrinčius kaukolės požymius

Požymis	Skirtumo tarp kairės ir dešinės kaukolės pusių dispersija (d)		p*
	Ind. su dantų anomalijomis, n= 44	Ind. be dantų anomalijų, n= 518	
1	0,64	0,62	0,4186
2	0,72	0,76	0,3799
3	0,71	0,68	0,3987
4	0,67	0,61	0,3134
5	0,64	0,68	0,3686

p*- skirtumų patikimumas

17 lentelė. Asimetriškų individų pagal kokybinius nemetrinius kaukolės požymius dažnis (%) atskirose bebrų grupuotėse

Požymis	Asimetriškų individų dažnis (%)									
	Merkys n= 17	Šešupė n= 54	Nevėžis n= 24	Šventoji n= 59	Mūša n= 23	Jūra n= 147	Dubysa n= 40	Minija n= 60	Venta n= 30	Nemunas n= 51
1	24	12	19	24	21	27	15	17	23	16
3	0	11	13	8	11	10	10	5	4	7
4	0	7	13	6	11	8	5	11	4	7
5	32	35	17	29	13	21	18	29	30	18
7	41	19	21	41	35	42	38	37	30	41
9	41	33	21	25	26	30	15	32	13	24
10	23	27	26	34	13	28	24	30	17	24
11	53	43	38	39	52	44	45	58	43	35
12	29	40	21	24	22	27	23	13	27	25
14	18	33	35	36	43	40	46	35	29	41
22	0	2	13	8	4	9	3	11	0	2
26	0	2	0	5	0	0	0	8	0	2
31	29	9	17	7	13	14	8	10	7	10
32	12	9	13	5	13	10	18	14	3	6
36	6	9	8	7	0	7	8	5	3	4
40	19	9	13	10	13	9	13	23	13	16
42	0	2	0	0	0	0	0	0	0	0
44	50	17	32	22	32	31	9	26	20	30

18 lentelė. Patikimi FA lygio skirtumai (p) tarp atskirų bebrų grupuočių pagal nemetrinius kaukolės požymius

Lyginamos imtys	Požymiai																	
	1	3	4	5	7	9	10	11	12	14	22	26	31	32	36	40	42	44
Merkys vs Šešupė	0,2294	0,1576	0,2661	0,8209	0,0693	0,5482	0,7441	0,4726	0,4164	0,2406	0,5587	0,5587	0,0407	0,7168	0,6967	0,2617	0,5587	0,0077
Merkys vs Nevėžis	0,701	0,13	0,13	0,2693	0,1735	0,1735	0,8276	0,3466	0,5597	0,2393	0,13	1	0,3662	0,9247	0,8081	0,6038	1	0,2524
Merkys vs Šventoji	1	0,2324	0,3044	0,8121	1	0,2023	0,3926	0,3064	0,6766	0,1651	0,2324	0,3501	0,016	0,3079	0,8855	0,3179	1	0,0268
Merkys vs Mūša	0,8229	0,1658	0,1658	0,1535	0,7006	0,3225	0,4131	0,9504	0,6161	0,103	0,4093	1	0,217	0,9254	0,2414	0,6077	1	0,2571
Merkys vs Jūra	0,7915	0,1737	0,2279	0,3026	0,9073	0,3552	0,6625	0,481	0,861	0,0783	0,1989	1	0,1081	0,7968	0,8778	0,1958	1	0,1166
Merkys vs Dubysa	0,4187	0,1819	0,3521	0,2495	0,8325	0,0366	0,9356	0,5822	0,6332	0,0509	0,4735	1	0,0428	0,5762	0,7929	0,5618	1	0,001
Merkys vs Miniija	0,5141	0,35	0,1568	0,8117	0,7649	0,4914	0,574	0,7143	0,1212	0,1859	0,1568	0,2322	0,0512	0,8322	0,8705	0,7267	1	0,0635
Merkys vs Venta	0,9383	0,4079	0,4079	0,8871	0,4482	0,0339	0,618	0,5124	0,8836	0,4073	1	1	0,0481	0,2272	0,62	0,5844	1	0,0378
Merkys vs Nemunas	0,4598	0,2665	0,2665	0,228	1	0,1822	0,9334	0,1931	0,7457	0,0903	0,5589	0,5589	0,0601	0,4189	0,7316	0,7751	1	0,1391
Šešupė vs Nevėžis	0,4156	0,7998	0,3918	0,1117	0,8379	0,2859	0,9268	0,6803	0,1066	0,8634	0,0506	0,4875	0,3092	0,5921	0,8853	0,5931	0,4875	0,1416
Šešupė vs Šventoji	0,102	0,5869	0,8296	0,4956	0,0126	0,3504	0,4219	0,6666	0,0704	0,7383	0,1516	0,3922	0,6955	0,4042	0,6955	0,8568	0,2774	0,5051
Šešupė vs Mūša	0,3105	1	0,5598	0,0539	0,1354	0,5448	0,1844	0,4703	0,1328	0,4054	0,615	0,4967	0,597	0,597	0,1414	0,597	0,4967	0,1466
Šešupė vs Jūra	0,0261	0,8362	0,8142	0,0428	0,0029	0,6835	0,8885	0,8993	0,0775	0,3662	0,0887	0,0871	0,3458	0,8323	0,6345	1	0,0871	0,0495
Šešupė vs Dubysa	0,6727	0,8765	0,6908	0,0721	0,0433	0,0503	0,7429	0,8472	0,0859	0,2036	0,7561	0,3707	0,8644	0,2003	0,8644	0,5366	0,3707	0,2661
Šešupė vs Miniija	0,4523	0,2366	0,4601	0,4937	0,0357	0,9096	0,724	0,1125	0,0013	0,8224	0,0582	0,1509	0,8562	0,4075	0,4018	0,0461	0,2734	0,2472
Šešupė vs Venta	0,1905	0,2736	0,5785	0,6423	0,2538	0,0482	0,3029	1	0,2359	0,7065	0,4379	0,4379	0,7508	0,3002	0,3002	0,567	0,4379	0,7329
Šešupė vs Nemunas	0,5556	0,477	1	0,0519	0,0153	0,3103	0,7253	0,4031	0,1046	0,3978	1	1	0,8616	0,562	0,3038	0,2793	0,3124	0,1184
Nevėžis vs Šventoji	0,6225	0,4821	0,2904	0,259	0,0875	0,6992	0,4796	0,9326	0,7696	0,9315	0,4821	0,268	0,1703	0,208	0,8742	0,6916	1	0,3423
Nevėžis vs Mūša	0,8647	0,834	0,834	0,7032	0,2902	0,6878	0,268	0,3398	0,9339	0,5767	0,277	1	0,7032	1	0,1729	1	1	1
Nevėžis vs Jūra	0,4079	0,6562	0,4215	0,6529	0,0522	0,3676	0,8394	0,5829	0,536	0,6425	0,5375	1	0,6986	0,6562	0,8602	0,5375	1	0,922
Nevėžis vs Dubysa	0,6779	0,713	0,2578	0,9194	0,1618	0,5408	0,8581	0,5852	0,8529	0,3912	0,1277	1	0,2765	0,6004	1	1	1	0,0226
Nevėžis vs Miniija	0,8283	0,2061	0,7964	0,2581	0,1608	0,3178	0,7157	0,1012	0,36	1	0,7964	0,1574	0,3751	0,9045	0,5983	0,3049	1	0,5804
Nevėžis vs Venta	0,7224	0,2312	0,2312	0,273	0,4571	0,4355	0,4234	0,7118	0,6118	0,6396	0,047	1	0,2566	0,1701	0,4156	1	1	0,3184

Nevėžis vs Nemunas	0,7477	0,3979	0,3979	0,916	0,0937	0,7743	0,8518	0,8013	0,7051	0,6208	0,4617	0,4877	0,3911	0,3072	0,4723	0,7356	1	0,8614
Šventoji vs Mūša	0,7731	0,6684	0,4395	0,1342	0,6187	0,9257	0,061	0,2881	0,8482	0,559	0,5221	0,278	0,3886	0,213	0,1966	0,6957	1	0,3491
Šventoji vs Jūra	0,6582	0,6574	0,6212	0,2208	0,8954	0,4735	0,3953	0,5125	0,6582	0,595	0,8183	0,0069	0,1636	0,2478	1	0,8233	1	0,1969
Šventoji vs Dubysa	0,2779	0,7312	0,8322	0,2151	0,7654	0,2332	0,2891	0,5534	0,9087	0,3215	0,3058	0,1543	0,8525	0,039	0,8525	0,6435	1	0,0924
Šventoji vs Minija	0,346	0,5078	0,3307	1	0,6555	0,3996	0,6408	0,0403	0,1247	0,9094	0,5781	0,5086	0,5588	0,0974	0,6466	0,0589	1	0,6105
Šventoji vs Venta	0,9167	0,476	0,6922	0,9222	0,3132	0,192	0,0959	0,717	0,7581	0,5105	0,115	0,2163	1	0,6622	0,4419	0,6701	1	0,8281
Šventoji vs Nemunas	0,3005	0,8433	0,832	0,1802	1	0,9035	0,2533	0,6659	0,9034	0,5918	0,1611	0,4021	0,5726	0,8184	0,4968	0,3494	1	0,3405
Mūša vs Jūra	0,5436	0,8827	0,6303	0,373	0,5266	0,6961	0,129	0,4744	0,6133	0,7855	0,4207	1	0,8975	0,6618	0,1923	0,5445	1	0,9234
Mūša vs Dubysa	0,5456	0,9006	0,3783	0,6057	0,813	0,2883	0,2973	0,5942	0,9275	0,8185	0,8329	1	0,5233	0,6057	0,1689	1	1	0,0238
Mūša vs Minija	0,673	0,3295	1	0,1335	0,8659	0,5961	0,1147	0,6231	0,3135	0,5017	0,323	0,1661	0,6949	0,906	0,2779	0,3131	1	0,5859
Mūša vs Venta	0,8627	0,3281	0,3281	0,1488	0,7009	0,234	0,6899	0,5182	0,678	0,2948	0,2743	1	0,4659	0,1725	0,406	1	1	0,3234
Mūša vs Nemunas	2,6024	0,5644	0,5644	0,5929	0,626	0,8539	0,2823	0,1719	0,7807	0,8721	0,6197	0,4968	0,703	0,3125	0,334	0,7394	1	0,8633
Jūra vs Dubysa	0,1191	1	0,5202	0,6766	0,6491	0,0591	0,6146	0,9102	0,6103	0,4952	0,209	1	0,3139	0,1647	0,8286	0,4527	1	0,0056
Jūra vs Minija	0,1285	0,24445	0,4917	0,2183	0,507	0,7772	0,7729	0,0688	0,0309	0,5032	0,6578	0,0006	0,436	0,4079	0,5949	0,0073	1	0,4752
Jūra vs Venta	0,6508	0,2964	0,4444	0,2837	0,223	0,0579	0,2131	0,92	1	0,2598	0,0894	1	0,2973	0,2194	0,4131	0,5004	1	0,2285
Jūra vs Nemunas	0,1155	0,5243	0,8181	0,6463	0,9008	0,4142	0,5798	0,2627	0,7806	0,9003	0,0972	0,0872	0,4647	0,3901	0,4458	0,1668	1	0,894
Dubysa vs Minija	0,7909	0,3394	0,297	0,2138	0,9196	0,058	0,5124	0,2051	0,1952	0,2728	0,1471	0,0698	0,7353	0,5904	0,5436	0,2147	1	0,037
Dubysa vs Venta	0,3959	0,3468	0,8435	0,2429	0,4885	0,8129	0,4792	0,8681	0,7022	0,153	0,342	1	0,8761	0,0563	0,3811	1	1	0,1899
Dubysa vs Nemunas	0,8964	0,6083	0,6938	1	0,7722	0,29	1	0,3352	0,8253	0,6339	0,7596	0,3708	0,743	0,0758	0,4184	0,6891	1	0,0162
Minija vs Venta	0,4958	0,8326	0,2689	0,922	0,5124	0,0549	0,1866	0,1824	0,1042	0,5697	0,0624	0,1149	0,6404	0,1096	0,6615	0,2636	1	0,5314
Minija vs Nemunas	0,8879	0,6572	0,4682	0,1787	0,6674	0,3533	0,4807	0,0172	0,1077	0,5172	0,0643	0,1604	1	0,1703	0,8014	0,3583	1	0,6403
Venta vs Nemunas	0,4366	0,5813	0,5813	0,215	0,3249	0,2349	0,4605	0,4758	0,8429	0,2821	0,438	0,438	0,6481	0,5471	0,8168	0,7151	1	0,3266

19 lentelė. FA lygis (d) pagal metrinčius kaukolės požymius atskirose bebrų grupuotėse

Požymis	Skirtumo tarp kairės ir dešinės kaukolės pusių dispersija (d)									
	Merkys n= 17	Šešupė n= 54	Nevėžis n= 24	Šventoji n= 59	Mūša n= 23	Jūra n= 147	Dubysa n= 40	Minija n= 60	Venta n= 30	Nemunas n= 51
2	0,83	0,77	0,70	0,77	0,90	0,76	0,74	0,88	0,70	0,72
3	0,76	0,70	0,75	0,74	0,81	0,67	0,58	0,70	0,69	0,61
5	0,57	0,78	0,55	0,66	0,71	0,65	0,67	0,77	0,62	0,72

20 lentelė. Patikimi FA lygio skirtumai (p) tarp atskirų bebrų grupuočių pagal metrinčius kaukolės požymius

Lyginamos imtys	Požymiai		
	2	3	5
Merkys vs Šešupė	0,3981	0,3912	0,1937
Merkys vs Nevėžis	0,3465	0,4776	0,4584
Merkys vs Šventoji	0,3960	0,4434	0,3281
Merkys vs Mūša	0,4219	0,4364	0,3110
Merkys vs Jūra	0,3677	0,2912	0,3239
Merkys vs Dubysa	0,3701	0,2396	0,3284
Merkys vs Minija	0,4118	0,3887	0,1988
Merkys vs Venta	0,3343	0,3972	0,4082
Merkys vs Nemunas	0,3368	0,2688	0,2574
Šešupė vs Nevėžis	0,4130	0,4418	0,1809
Šešupė vs Šventoji	0,4984	0,4168	0,2665
Šešupė vs Mūša	0,3529	0,3631	0,4173
Šešupė vs Jūra	0,4630	0,4096	0,1982
Šešupė vs Dubysa	0,4534	0,2715	0,3123
Šešupė vs Minija	0,3079	0,4981	0,4789
Šešupė vs Venta	0,3988	0,4953	0,2552
Šešupė vs Nemunas	0,4064	0,3128	0,3887
Nevėžis vs Šventoji	0,3730	0,4647	0,2821
Nevėžis vs Mūša	0,2793	0,4297	0,2762
Nevėžis vs Jūra	0,3677	0,3314	0,2702
Nevėžis vs Dubysa	0,4282	0,2344	0,2868
Nevėžis vs Minija	0,2372	0,4016	0,1504
Nevėžis vs Venta	0,4939	0,4111	0,3759
Nevėžis vs Nemunas	0,4512	0,2654	0,2101
Šventoji vs Mūša	0,3524	0,4214	0,4403
Šventoji vs Jūra	0,4637	0,3134	0,4598
Šventoji vs Dubysa	0,4540	0,2116	0,4873
Šventoji vs Minija	0,3053	0,4159	0,2784
Šventoji vs Venta	0,3986	0,4288	0,4378
Šventoji vs Nemunas	0,4060	0,2433	0,3782
Mūša vs Jūra	0,2706	0,2490	0,3615
Mūša vs Dubysa	0,2897	0,1774	0,4254

Mūša vs Minija	0,4533	0,3196	0,3884
Mūša vs Venta	0,2599	0,3384	0,3613
Mūša vs Nemunas	0,2522	0,2009	0,4659
Jūra vs Dubysa	0,4782	0,3061	0,4725
Jūra vs Minija	0,2636	0,4330	0,2315
Jūra vs Venta	0,4137	0,4851	0,4607
Jūra vs Nemunas	0,4232	0,3584	0,3451
Dubysa vs Minija	0,2697	0,2532	0,3099
Dubysa vs Venta	0,4436	0,3165	0,4190
Dubysa vs Nemunas	0,4591	0,4291	0,4014
Minija vs Venta	0,2537	0,4968	0,2656
Minija vs Nemunas	0,2343	0,3102	0,4059
Venta vs Nemunas	0,4545	0,3438	0,3148