

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ЛИЧИНОК  
КРОВОСУЩЕЙ МОШКИ  
*TETISIMULIUM CONDICI* (VAR.) (DIPTERA, SIMULIIDAE)

Э. А. КАЧВОРЯН, Г. А. ТОНОЯН

Институт зоологии АН АрмССР, Ереванский государственный университет,  
кафедра высшей математики математического факультета

Измерены 11 количественных признаков у личинки двух популяций кровососущей мошки *Tetisimulium condici* (Var.) и вычислены значения 4 специальных признаков—индексов, которые затем были использованы для анализа популяционных различий статистическими методами. Выделены наиболее информативные индексы для различения популяций. Введенный обобщенный индекс выявил еще более существенные различия. Показано, что темпы кариотипической и морфологической дивергенции у *Tetisimulium condici* (Var.) на личиночной стадии совпадают.

Измерили 11 քանակական նշաններ *Tetisimulium condici* (Var.) երկու պոպուլյացիաների միջպոպուլյացիոն տարբերությունները: Կատարված են 11 քանակական նշանների չափումներ և հաշված են 4 հատուկ հատկանիշ-ինդեքսներ, որոնք այնուհետ օգտագործվել են պոպուլյացիոն տարբերության վիճակագրական մեթոդների վերլուծության համար: Առանձնացված են պոպուլյացիաների տարբերության համար ամենաինֆորմատիվ ինդեքսները: Ներմտված ընդհանրացված ինդեքսը վեր (հանել առավել հսկան տարբերությունները: Պարզվել է, որ կարիոտիպիկ և մորֆոլոգիական զիվերդնցիայի տեմպերը *Tetisimulium condici* Var.-ի մոտ թրթուրային ստադիայում համընկնում են:

The interpopulation differences of blackfly *Tetisimulium condici* (Var.) two populations are investigated. Eleven quantitative characters have been measured and values of four special character—indices have been computed, which are further used in the population difference analysis by statistical techniques. Maximum informative characters enabling the distinguishment of significant differences of populations are derived. The integrated averaged index has indicated more significant divergences. It has been shown that the tempo of cariotypical and morphological divergence in *Tetisimulium condici* (Var.) in the larvae stage coincide.

Мошки *Tetisimulium condici* (Var.)—фенотипическая изменчивость—генетическая структура—количественный признак—показатель сходства.

Предметом данного исследования является полиморфный вид—кровососущая мошка *Tetisimulium condici* (Var.) [2, 7].

Проведенное ранее цитогенетическое изучение четырех популяций этого вида [6, 7] выявило четкую дивергенцию в их генотипической структуре. Популяции различались наличием или отсутствием В-хромосом в кариофонде, либо различной функциональной активностью хромосом, которая связана с состоянием ядрышкового организатора и пуффов [6, 7]. На основании полученных данных было сделано предположение, что характер функционирования ядрышкового организатора, влияющего на активность разных участков хромосом, является одним из факторов дивергенции популяций у мошек.

В настоящей работе генетическая структура популяций личинок кровососущей мошки *Tetisimulium condici* (Var.) исследована путем ана-

лиза фенотипической изменчивости. С этой целью были изучены количественные признаки двух популяций.

Для решения поставленных задач были использованы математический подход к изучению популяционной изменчивости, предложенный Животовским [3—5], а также другие способы установления степени сходства двух таксономических единиц [1], что, на наш взгляд, дало возможность более точно оценить генетическую структуру изученных популяций.

**Материал и методика.** Материалом служили личинки мошки *T. cordici*, собранные в Иджеванском районе близ села Гетаовит. Собраны две выборки из популяций, биотопы которых расположены в 7 км друг от друга.

В ранее опубликованной работе [7] эти популяции были пронумерованы как популяции № 1 и № 2.

Исследованы 11 морфологических количественных признаков личинки VI стадии у воды, а № 2—в узком ручье (80—150 см) с медленным течением. Популяция № 1 собрана 14.07.86, а № 2—09.08.86.

Популяция № 1 разливается в ручье шириной от 1 до 4 м с быстрым течением. 21 особи из каждой популяции и проведены их линейные измерения.

Абсолютные значения количественных признаков оказались более изменчивыми, нежели их отношения для каждой особи. Поэтому нами составлены и изучены дифференциальные отношения (или индексы) коррелированных признаков для каждой особи.

В результате получена 21 варианта для каждого индекса в обеих популяциях. Полученный вариационный ряд был разделен на классы. В табл. 1 приведены назва-

**Таблица 1.** Максимальные и минимальные значения количественных признаков личинки *Tetstolus cordici* (Bar.) из двух популяций (в мкм, по результатам измерения 21 особи из каждой популяции)

Название признаков	популяция № 1		Популяция № 2	
	минимум	максимум	минимум	максимум
1 Наибольшая ширина лобного склерита	425,00	150,00	150,00	362,2
2 Диаметр окружности грудной присоски	10,00	150,00	112,5	175,0
3 Наибольшая длина ствола большого востра	212,0	305,00	250,00	312,5
4 Наибольшая ширина заднего края губной щупа	187,50	325,00	218,75	325,00
5 Расстояние от переднего конца срединного субия до заднего края субментума	137,5	175,00	150,00	187,5
6 Расстояние от заднего края субментума до переднего края центрального выреза	62,5	137,5	43,75	118,75
7 Глубина центрального выреза	187,5	237,5	187,50	287,5
8 Расстояние между склеротизированными утолщениями заднего края центрального выреза	150,00	237,5	175,0	275,0
9 Наибольшая длина щупика максиллы	112,5	175,00	112,5	150,0
10 Ширина основания щупика максиллы	62,5	115,00	62,5	112,5
11 Диаметр окружности заднего прикрепительного органа	262,5	325,00	187,5	362,5

ния признаков и их максимальные и минимальные значения. Поскольку варианты индексов были составлены для каждой особи, то каждая варианта отражает изменчивость составляющих его признаков для данной конкретной особи, причем изменчивость индексов меньше, чем таковая составляющих его признаков. В связи с этим минимальные и максимальные значения этих вариантов (табл. 2) несколько отличаются от значений индексов, которые можно получить, используя минимальные и максимальные значения признаков, представленных в табл. 1.

Все измерения проведены с помощью микроскопа МБИ-11 при увеличении об. 10X ок. 7.

В работе используются четыре дифференциальных отношения (индекса). В таблицах они обозначены как индексы 1, 2, 3, 4.

Индекс 1—отношение наибольшей ширины лобного склерита к наибольшей ширине заднего края субментума и полученного частного к расстоянию между склеротизированными утолщениями заднего края вентрального выреза.

Индекс 2—отношение расстояния от переднего конца среднего зуба до заднего края субментума к расстоянию от заднего края субментума до переднего края вентрального выреза и полученного частного к глубине вентрального выреза.

Индекс 3—отношение наибольшей длины стила большого верса к наибольшей длине щупика максиллы и частного к ширине основания щупика максиллы.

Индекс 4—отношение диаметра окружности грудной присоски к диаметру окружности заднего прикрепительного органа.

**Результаты и обсуждение.** Действие любого фактора на организм проявляется не на отдельном признаке, а на их комплексе. Поэтому в данной работе использованы дифференциальные отношения признаков.

В табл. 2 приведены минимальные и максимальные значения дифференциальных отношений изученных признаков для обеих популяций.

Таблица 2. Максимальные и минимальные значения дифференциальных отношений (индексов) 11 признаков личинки в изученных популяциях

Номер индекса	Популяция № 1		Популяция № 2	
	минимум	максимум	мин. му	максимум
1	0,093	0,211	0,072	0,188
2	0,061	0,133	0,070	0,176
3	0,131	0,400	0,122	0,444
4	0,209	0,428	0,155	0,368

Для количественных оценок показателей сходства и различия структуры популяций использован метод [3—5], который при популяционном анализе основывается на частоте «морф». Как известно, исследование популяций большей частью связано с анализом полиморфизма (т. е. с изучением особей с несколькими вариантами признаков). Эти варианты исследователями названы «морфами»; под ними понимаются аллели, генотипы, фенотипы, градации количественных признаков.

В данной работе морфы суть фенотипы или градации количественных признаков.

Показатель сходства (K) популяций вычисляется по формуле:

$$K = (p_{11}p_{12} \dots p_{1k})^{1/k} + (p_{m1}p_{m2} \dots p_{mk})^{1/k},$$

где  $p_{ij}$ —частота  $i$ -ой морфы в  $j$ -ой популяции;  $m$ —общее количество морф.

Для двух сравниваемых популяций эта формула приобретает следующий вид:

$$r = (p_1 q_1)^{1/2} + \dots + (p_m q_m)^{1/2} \quad (\text{если } k=2, \text{ то } R=r),$$

где  $p_1, p_2, \dots, p_m, q_1, q_2, \dots, q_m$  — частоты морф в 1-й и 2-й популяциях соответственно, притом  $\sum_{i=1}^m p_i = \sum_{i=1}^m q_i = 1$  ( $p_i > 0, q_i > 0, i = \overline{1, m}$ ).

В данной работе выделение морф проводилось на основе анализа значений индексов. Для градации числовых значений количественных признаков было использовано правило Старджеса:  $K=1 + [3,3 \lg n]$ , где  $K$  — число классов,  $n$  — число вариантов в выборке. Примерная величина интервала  $\lambda$  определялась по формуле:

$$\lambda \approx \frac{X_{\max} - X_{\min}}{K},$$

где  $X_{\max}$  и  $X_{\min}$  — максимальное и минимальное значения признака. Обе популяции по частотам морф были разделены на 6 классов. Полученные частоты фенотипов по четырем признакам-индексам в анализируемых популяциях представлены в табл. 3.

Таблица 3. Частота фенотипов в выборках из двух изученных популяций *Tetisimulium conditae* (Fair)

Признаки, № индекса	Частота морф											
	Популяция № 1						Популяция № 2					
	$P_1$	$P_2$	$P_3$	$P_4$	$P_5$	$P_6$	$Q_1$	$Q_2$	$Q_3$	$Q_4$	$Q_5$	$Q_6$
1	0,42	0,24	0,1	0,1	0,09	0,05	0,14	0,19	0,48	0,09	0,05	0,05
2	0,19	0,29	0,11	0,24	0,05	0,09	0,19	0,38	0,19	0,14	0,05	0,05
3	0,14	0,24	0,29	0,19	0,09	0,05	0,28	0,14	0,19	0,14	0,19	0,06
4	0,14	0,28	0,09	0,29	0,1	0,1	0,09	0,24	0,24	0,19	0,14	0,1

На основе этих данных были вычислены показатели сходства и их выборочные ошибки для четырех изученных признаков-индексов, а также среднее сходство по совокупности признаков  $\bar{R}$  и ее ошибку  $S_{\bar{R}}$ , которые вычисляются по формулам:

$$\bar{R} = \frac{R_1 + \dots + R_k}{n}, \quad S_{\bar{R}} = \sqrt{\frac{1 - \bar{R}^2}{kN}}, \quad \text{где } \bar{N} = \frac{k}{\frac{1}{N_1} + \dots + \frac{1}{N_k}},$$

Так как в сравниваемых популяциях все морфы общие, то ошибку  $S_{\bar{R}}$  определяли по формуле:

$$S_{\bar{R}} = \frac{1}{2} \sqrt{\frac{N_1 - N_2}{N_1 N_2} + r^2},$$

где  $N_1$  — объем выборки 1-й популяции, а  $N_2$  — объем выборки 2-й популяции.

Популяции сравнивали по критерию идентичности [35]. Критерий идентичности  $I$  определяли по формуле

$$I = \frac{8 N_1 N_2}{N_1 + N_2} (1 - r).$$

В табл. 4 представлены показатели сходства между изученными популяциями по 4 признакам ( $r$ ), среднее сходство ( $\bar{R}$ ) по совокупности признаков и значения критерия идентичности ( $I$ ).

Таблица 4. Показатели сходства ( $r$ ,  $R$ ) и критерии идентичности ( $I$ ) для популяций № 1 и № 2

Параметры	Количественные оценки параметров	Параметры	Количественные оценки параметров
$r_1 \pm S_{r_1}$	$0.85 \pm 0.059$	$I_1$	2.60
$r_2 \pm S_{r_2}$	$0.95 \pm 0.0345$	$I_2$	4.20
$r_3 \pm S_{r_3}$	$0.94 \pm 0.0375$	$I_3$	3.36
$r_4 \pm S_{r_4}$	$0.85 \pm 0.0595$	$I_4$	12.60
$\bar{R} \pm S_{\bar{R}}$	$0.89 \pm 0.0480$	$I$	32.76

При нулевой гипотезе, как известно, величина  $I$  распределена как  $\chi^2$  с  $(m-1)$  степенями свободы. Если же между выборками есть различия на некотором уровне значимости, то  $I$  превышает табличное значение  $\chi^2$  с этим уровнем значимости.

Так как для изученных популяций  $m=6$ , то число степеней свободы равно 5. Соответствующее табличное значение  $\chi^2$  для уровня значимости 0,05 равно 11,1, а для 0,01—15,1. Анализируя значения критерия идентичности по отдельным признакам-индексам, мы видим (табл. 4), что  $I_2$  и  $I_3$  значительно меньше табличного значения  $\chi^2$  при обоих уровнях значимости, т. е. они не показывают различий между популяциями.

$I_1$  и  $I_4$  несколько больше  $\chi^2$ , что указывает на различие. Однако критерий идентичности по отдельным признакам не дает целостной картины популяционной структуры. Поэтому нами был вычислен средний критерий идентичности  $\bar{I}$ , охватывающий весь комплекс изученных признаков. Число степеней свободы в данном случае вычисляется по формуле:  $m = m_1 + m_2 + \dots + m_n - n$ . Таким образом, число степеней свободы при анализе критерия идентичности для  $\bar{R}$  равно 3. Соответствующее табличное значение  $\chi^2$  для уровня значимости 0,05 равно 7,81, а для 0,01—11,3.

Из табл. 4 видно, что значение критерия идентичности для комплексного показателя  $\bar{R}$  значительно превышает табличное значение  $\chi^2$  как с уровнем значимости 0,05, так и 0,01. Таким образом, показатель  $\bar{R}$  указывает на значительные различия между популяциями. Далее, выборочные ошибки  $S_{r_1}$ ,  $S_{r_2}$ ,  $S_{r_3}$ ,  $S_{r_4}$  меньше, чем  $1-r$ , причем  $S_{r_1}$  и  $S_{r_3}$  отличаются от  $(1-r)$  больше, чем  $S_{r_2}$  и  $S_{r_4}$ . Выборочная ошибка  $S_{\bar{R}}$  значительно меньше  $(1-r)$  по сравнению с другими упомянутыми выше ошибками. Эти факты подтверждают отличие  $r_1$ ,  $r_2$ ,  $r_3$ ,  $r_4$  от 1;  $\bar{R}$  отличается от 1 еще более существенно.

Таким образом, значения выборочной ошибки  $S_{\mu}$  и критерия идентичности показывают, что популяции различаются по комплексу признаков в большей степени, чем по отдельно взятым признакам. Кроме того, показано, что признаки, составляющие отношения в индексах 1 и 4, более стабильны и обладают большей диагностической значимостью, чем признаки в индексах 2 и 3, которые дают меньше различий между популяциями.

В популяционных исследованиях нередко возникают вопросы о диапазоне и характере изменчивости данной группы особей по полиморфным признакам (или по видовому составу). Для количественной оценки разнообразия в разных ситуациях используют разные количественные меры.

Для изучения характера внутривидового разнообразия в популяциях № 1 и № 2 нами был использован показатель, который имеет некоторые «вычислительные» преимущества по сравнению с другими [4]; особенно явным преимущество показателя становится в тех случаях, когда от популяции к популяции более вариабельны редкие аллели или фенотипы.

Этот показатель внутривидового разнообразия, называемый средним числом морф в популяции, вычислялся по формуле:

$$\mu = (p_1^2 + \dots + p_m^2)^{-1}$$

В данной работе использовался еще один показатель — доля редких морф ( $h$ ):

$$h = 1 - \frac{\mu}{m}$$

Статистические ошибки этих показателей  $S_{\mu}$  и  $S_h$  вычисляются по формулам:

$$S_{\mu} = \sqrt{\frac{\mu(m-\mu)}{N}}; S_h = \sqrt{\frac{h(1-h)}{N}} \quad \text{где } N \text{ — объем выборки, } (\mu < m).$$

Однако эти формулы даны для одного признака, а в данной работе используется не один, а несколько признаков, так как для целостного представления о внутривидовом разнообразии необходимо использование именно комплекса признаков. Поэтому среднее число фенотипов ( $\bar{\mu}$ ) по совокупности признаков и его ошибки ( $S_{\bar{\mu}}$ ) вычислялись нами по формулам:

$$\bar{\mu} = \frac{1}{k} (\mu_1 + \dots + \mu_k); S_{\bar{\mu}} = \frac{1}{k} \sqrt{S_{\mu_1}^2 + \dots + S_{\mu_k}^2}$$

Для редких фенотипов ( $h$ ) по совокупности  $k$  признаков и ее ошибка ( $S_h$ ) определялись нами по формулам:

$$h = \frac{1}{k} (h_1 + \dots + h_k); S_h = \frac{1}{k} \sqrt{S_{h_1}^2 + \dots + S_{h_k}^2}$$

Результаты вычислений приведены в табл. 5.

Таблица 5. Характер интратипуляционного разнообразия в популяциях

Признаки, № индекса	Среднее число фенотипов		Признаки, № индекса	Среднее число фенотипов	
	Доля редких фенотипов			Доля редких фенотипов	
	Популяция № 1			Популяция № 2	
1	2,30±0,636	0,6167±0,104	1	2,23±0,632	0,6283±0,105
2	2,33±0,638	0,6117±0,207	2	2,28±0,635	0,6200±0,105
3	2,33±0,638	0,6117±0,207	3	2,36±0,631	0,6067±0,106
4	2,05±0,620	0,6583±0,100	4	2,37±0,640	0,6050±0,106
Совокупность признаков	2,25±0,316	0,6246±0,326	Совокупность признаков	2,31±0,318	0,6150±0,527

Поскольку для обеих популяций  $\mu < m$  и  $h > 0$ , то распределение частот морф в них неравномерно, т. е. одни группы особей более часты, чем другие.

Вычисления критических значений  $t$ -критерия, представленных в табл. 6, позволили оценить значимость различий между популяциями № 1 и № 2 по среднему числу морф и по доле редких морф.

Таблица 6. Различия популяций № 1 и № 2 по среднему числу морф и доле средних морф\*

Значения $t$ -критерия	
Среднее число морф	Доля редких морф
0,078	0,078
0,055	0,035
0,033	0,021
0,359	0,366
0,133	0,029

Так как все приведенные выше значения  $t$  меньше табличного значения при уровне значимости 0,05, то различия между популяциями по среднему числу фенотипов и по частотам редких морф незначимы.

Для дальнейшего анализа различий изученных популяций был использован простейший коэффициент ассоциации [1]. Он используется при сравнении двух таксономических групп, обладающих  $m$  совпадающими признаками и  $n$  несовпадающими. Количество совпадающих и несовпадающих признаков мы определяли по числовым значениям индексов. Эти данные представлены в табл. 7. Коэффициент ассоциации определяли по формуле:

$$S = \frac{\sum_{i=1}^n m_i}{\sum_{i=1}^n m_i + \sum_{i=1}^n u_i}$$

Значение коэффициента ассоциации, равное  $S \cong 0,7976$ , указывает на различия межпопуляционного характера.

\* Табличные значения равны 2,02 и 2,70 для 5%-го и 1%-го уровней значимости соответственно.

Таблица 7. Соотношение количества совпадающих ( $m$ ) и несовпадающих ( $n$ ) признаков в популяциях № 1 и № 2

Признаки, № индекса	$m_i$	$n_i$
1	16	5
2	17	4
3	14	7
4	20	1

В случае дихотомических признаков этот коэффициент вполне пригоден. Если же признаки имеют более двух состояний, способ описания зависит от того, появляются ли эти состояния в определенной последовательности или такой последовательности не наблюдается.

Поскольку в изученных популяциях состояния признака находились в определенной последовательности, мы сочли целесообразным применить показатель расстояния  $\Delta_{jk}^2$  [1], который вычисляется по формуле:

$$\Delta_{jk}^2 = \sum_{i=1}^n (x_{ji} - x_{ki})^2.$$

В результате вычислений найден показатель расстояния, равный 0,6727. Он незначительно отличается от коэффициента ассоциации и также показывает, что между популяциями имеются различия, которые не являются видовыми, но тем не менее указывают на имеющую место здесь дивергенцию.

Изучение фенотипической изменчивости *T. condici* показало, что использование показателя сходства и критерия идентичности, равно как и коэффициента ассоциации и показателя расстояния, может привести к аналогичным результатам.

На основе этих показателей у личинок были обнаружены значимые межпопуляционные различия. Однако эти различия не достигают видового статуса, хотя говорят о наличии дивергенции. Ранее была обнаружена дивергенция и в генетической структуре этих популяций [7], что также подтверждает этот вывод.

Сравнение этих данных показывает, что темпы кариотипической и морфологической дивергенции у *T. condici* на личиночной стадии совпадают.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Бейли Н. Математика в биологии и медицине. М., 1970.
2. Джафаров Ш. М. Фауна Азербайджана. Двукрылые насекомые. Баку, 1960.
3. Животовский Л. А. Ж. общ. биол., 40, 4, 587—602, 1979.
4. Животовский Л. А. Ж. общ. биол., 41, 6, 828—836, 1980.
5. Животовский Л. А. В кн.: Фенетика популяций. 38—44, М., 1982.
6. Качворян Э. А. Биолог. ж. Армении, 41, 9, 752—755, 1988.
7. Качворян Э. А. Паразитология, 23, 2, 38—43, 1989.

Поступило 21.XI 1988 г.