

АНАЛИЗ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ ЛИЧИНОК ПСПУЛЯЦИЙ *aff. TETISIMULIUM CONDICI* (BAR.) (DIPTERA, SIMULIIDAE), РАЗВИВАЮЩИХСЯ В УСЛОВИЯХ АНТРОПОГЕННОГО ВОЗДЕЙСТВИЯ И БЕЗ НЕГО

Ձ. Ա. ԿԿՎՈՐՅԱՆ, Դ. Ա. ԵՈՆՅԱՆ*

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

На основании измерений 11 количественных признаков у личинок трех популяций мошки *aff. Tetisimulium condici* (Bar.) вычислены значения 4 специальных признаков-индексов, которые были использованы для анализа популяционных различий статистическими методами. Используемые статистические показатели выявили достоверные различия между популяциями. Однако популяция III, развивающаяся в условиях антропогенного воздействия, наиболее четко выделяется среди изученных. Ей присущи наличие в генофонде «добавочных» В-хромосом и фенотипическое единообразие. В отличие от нее, лативное состояние популяций I и II характеризуется большей гетерогенностью.

Այս աշխատության միջոցով *aff. Tetisimulium condici* (Bar.) երեք պոպուլյացիաների թրթուրների 11 քանակական նշանակիչների չափումների հիման վրա հաշվվում են 4 հատուկ նշանակիչների ինդեքսները, որոնք օգտագործվում են վիճակագրական մեթոդներով պոպուլյացիոն տարբերությունների վերլուծության նամար: Օգտագործված վիճակագրական ցուցանիշները բացահայտել են պոպուլյացիաների միջև եղած նախադասի տարբերությունները: Սակայն 3-րդ պոպուլյացիան, որը զարգացել է անտրոպոգենի ենթադրության պայմաններում, ամենից ցայտուն է բացահայտվում ուսումնասիրվածներից: Նրան հատուկ է գեոֆոնդում «լրացուցիչ» B թրոմոսոմը և ֆենոտիպական միակերպությունը: Ի տարբերություն նրան, 1-ին և 2-րդ պոպուլյացիաների բնական վիճակը բնութագրվում է մեծ տարահասակությամբ:

On the basis of 11 quantitative indications measurements in larvae of three populations of blood-sucking black-fly *aff. Tetisimulium condici* (Bar.) the figurative meaning of 4 special indicators-indices were calculated which had been used for populational difference analysis by statistic methods. The used statistic indicators revealed certain differences between the populations. However, population III being developed in conditions of anthropogenic influence is most clearly distinguished among the studied ones. The presence is inherent in the genofund of "additive" B-chromosomes and phenotypical monotony. In contrast to it, native state of the populations I and II are characterized by greater heterogeneity.

Мошки *aff. Tetisimulium condici* (Bar.) — карбиологическая изменчивость — фенотипическая изменчивость — морфометрический признак.

Каждая популяция генетически уникальна, если она действительно является исторически сложившейся панмиктической совокупностью [2]. Следовательно, между популяциями существует генетическая дифференциация, степень которой может быть разной. Дифференциация возникает в процессе приспособления популяции к местным условиям существования и сопровождается изменениями в генетической, фенотипиче-

ской и экологической структурах. Именно по этим различиям возможно оценивать уровень дифференциации. Далеко зашедшая дифференциация приводит к необратимым изменениям в генотипической и фенотипической структуре, которые обуславливают возникновение подвидов [11]. Эта стадия отражает начальные этапы внутривидовой дивергенции. Для понимания начальных этапов микроэволюционного процесса необходимо выявлять дифференциацию популяционных группировок самого нижнего таксономического уровня. Перспективно в этом отношении изучение фенетики популяций с использованием математических методов.

В данной работе, предметом исследования которой является кровососущая мошка *aff. Tetisimulium condici* (Var.), в оценке степени дифференциации популяций использовали математический анализ морфометрических признаков личинки. Его применение особенно оправдано при изучении личиночной стадии у мошек, которая отличается слабей дифференцированностью морфологических признаков между видами. Вышеназванный вид является полиморфным и в нем систематиками-симулинидологами выделено несколько форм с четкими экологическими и морфологическими различиями [8, 10].

Этот вид описывается в монографии Тертерьяна [10] под названием *T. condici* (Var.) и там отмечено его широкое распространение в Армении. Однако в последней сводке по родам мошек Палеарктики [9] для Кавказа этот вид не указан. Типичная форма *T. condici* описана из Европы [9]. В связи с этим видовая принадлежность формы из Армении находится под вопросом (Тертерьян, устное сообщение), несмотря на ее явную близость к *T. condici*. В предыдущих наших работах эта форма названа *T. condici* [6, 7]. Однако в связи с неясностью ее видовой принадлежности эту форму в дальнейшем будем называть *aff. T. condici*. Ранее были изучены кариотипические особенности четырех географически изолированных популяций этого вида и выявлена определенная дивергенция между ними [6, 7]. В связи с этим представляло интерес изучить генетическую структуру популяций путем анализа фенотипической изменчивости и сопоставить цитогенетические и фенотипические данные. Изучены три популяции, одна из которых развивалась в условиях неоднократного активного антропогенного воздействия.

Материал и методика. Материалом служили личинки мошки *Tetis. condici* (Var.). Две выборки (I и II) собраны в Иджеванском районе у села Гетаовит из разных водоемов, расположенных в 7 км друг от друга. Эти водоемы различаются по своим гидрологическим показателям.

Популяция I развивается в ручье шириной от 1 до 4 м с течением воды 0,4—0,6 м/сек. Субстратом для прикрепления личинок и куколок являлись камни диаметром до 20—30 см. Популяция II развивалась в узком ручье, ширина которого 80—100 см, течение воды 0,2—0,4 м/сек. Дно—мелкие камни и галька, к которым прикрепляются личинки. Популяции I и II собраны соответственно 14.07 и 09.08. 1986 г.

Популяция III собрана в Шамшадинском районе 11.07.1986 г. Ручей, где развивается популяция этого вида, спускается со склона горы в ущелье р. Ахум. Материал собран в отрезке водотока, который тянулся вдоль участка, занятого под фруктовый сад. Сад к моменту сбора был опрыскан ядохимикатами. Ручей был крайне загрязнен и заполнен мусором. Грунт ручья—галька, песок и мелкие камни. Ширина ручья—90—150 см. Материал определен А. Е. Тертерьяном.

Исследованы 11 морфологических количественных признаков личинки VI (предкукольной) стадии у 21 особи из каждой популяции, проведены их линейные измерения. Изучены в основном дифференциальные отношения (или индексы) коррелирующих признаков. Индексы определяли для каждой изученной особи. Индексы, на наш взгляд, более четко характеризуют морфологические особенности вида и популяции, поскольку соотношение признаков у каждой особи в пределах популяции является категорией более стабильной, нежели их абсолютные величины. Эти индексы впервые предложены нами. При выборе признаков, наряду с диагностическими, мы использовали и другие, руководствуясь тем, что именно комплекс признаков характеризует популяцию более четко и определенно и по нему возможно определить степень дифференцировки между популяциями.

Измерения морфометрических признаков проведено с помощью микроскопа МБИ-11 при увеличении об. 10X ок. 7. В работе используются четыре дифференциальных отношения (индекса). Ниже 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 склеротизованными утолщениями заднего края вентрального выреза.

Индекс № 2—отношение расстояния от переднего конца срединного 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 ствола большого веера к наибольшей длине щупика максиллы и к ширине основания щупика максиллы.

Индекс № 4—отношение диаметра окружности грудной присоски к диаметру окружности заднего прикрепительного органа.

В табл. 1 приведены названия признаков и их максимальные и минимальные значения.

Таблица 1. Максимальные и минимальные значения количественных признаков личинок из трех популяций *aff. Tetistimulium condict* (Bar.), мкм

Признаки	Популяция I		Популяция II		Популяция III	
	max	min	max	min	max	min
1. Наибольшая ширина лобного склерита	425.00	350.00	425.00	362.00	475.00	670.00
2. Диаметр окружности грудной присоски	100.00	150.00	112.50	175.00	100.00	192.50
3. Наибольшая длина ствола большого веера	212.50	325.00	250.00	312.50	250.00	337.50
4. Наибольшая ширина заднего края субментума	137.50	325.00	218.75	325.00	262.50	325.00
5. Расстояние от переднего конца срединного зуба до заднего края субментума	137.50	175.00	150.00	187.50	162.50	200.00
6. Расстояние от заднего края субментума до переднего края вентрального выреза	67.50	137.50	41.75	118.75	75.00	112.50
7. Глубина вентрального выреза	187.50	237.50	187.50	237.50	217.50	312.50
8. Расстояние между склеротизованными утолщениями заднего края вентрального выреза	125.00	267.50	175.00	275.00	200.00	300.00
9. Наибольшая длина щупика максиллы	112.50	175.00	112.50	150.00	150.00	175.00
10. Ширина основания щупика максиллы	62.50	125.00	62.50	112.50	87.50	125.00
11. Диаметр окружности заднего прикрепительного органа	202.50	512.50	437.50	552.50	362.50	562.50

Результаты и обсуждение. В предыдущих работах [6, 7] было показано, что популяции I, II и III различаются по генетической структуре. Популяции I и II различаются по морфофункциональному состоянию ядрышка и эухроматических участков хромосом. Популяция I характеризуется морфологической выраженностью ядрышка у подавляющего большинства особей. В карнофонде популяции II обнаружены 4 морфологические формы ядрышкового организатора, отражающие разную степень его функциональной активности. Наиболее резко выделяется по составу генофонда популяция III, развивающаяся в саду, находящемся под антропогенным воздействием. В ее карнофонде у 43,75% особей обнаружена сверхчисленная В-хромосома в дополнение к основному набору А-хромосом. Число В-хромосом в геноме колеблется от 1 до 4, хотя наиболее часто встречаются особи с 2 В-хромосомами. Было выявлено, что присутствие В-хромосом в геноме сопряжено с изменением морфофункционального состояния А-хромосом, а именно ядрышка и эухроматических участков ядрышкообразующей хромосомы III.

В данной работе для выявления структуры популяций был использован метод, основанный на частоте «морф» [3, 5]. Путем измерений морфометрических признаков были вычислены показатели сходства этих популяций, критерий идентичности и показатели внутривидового разнообразия. Подразделение на частоты морф осуществляли в порядке возрастания исходных значений индекса. Для градации числовых значений количественных признаков было использовано правило Старджеса, согласно которому изученные популяции по частотам морф были разделены на 6 классов. Полученные частоты фенотипов по четырем признакам-индексам в анализируемых популяциях представлены в табл. 2, из данных которой видно, что распределение частот морф в популяциях неравномерно. Выборки различаются по характеру распределения сходных фенотипов, из них наиболее четко — популяция III. В

Таблица 2. Частота фенотипов в выборках из трех популяций

Признаки, № индекса	Популяция I					
	P_{11}^*	P_{12}	P_{13}	P_{14}	P_{15}	P_{16}
1	0.05	0.48	0.14	0.14	0.09	0.10
2	0.42	0.05	0.24	0.24	0.05	—
3	0.14	0.38	0.14	0.19	0.10	0.05
4	—	0.19	0.33	0.28	0.15	0.05

* Подстрочный индекс в табл. 2 под частотами P_{11} , P_{12} и т. д. означает первую

табл. 3 дан показатель внутривидового разнообразия, характеризующий среднее число фенотипов (μ). Как показано в табл. 2 и 3, морфы, редкие для одних популяций, являются частыми для других.

Популяции I и II более близки друг к другу по показателю μ , т. е. по степени и характеру разнообразия изученных признаков в отдельности и в совокупности. По критерию Стьюдента эти показатели различаются недостоверно. Популяция III резко выделяется среди других по характеру и степени разнообразия. Собственно, степень разнообразия в популяции III значительно меньше, чем в популяциях I и II, о чем свидетельствует и критерий Стьюдента.

Доля редких морф (h) по совокупности признаков во всех трех популяциях почти одинакова (табл. 4). Однако популяции различаются между собой по отдельно взятым признакам. Наибольшая доля редких фенотипов отмечена в популяции II по признакам 1 и 2. За ней следует популяция I по этим же признакам. В популяции III этот показатель наиболее высок у признака 3.

Для того, чтобы представить степень дифференцировки между популяциями, вычислены показатели схождения γ при попарном сравнении популяций I—II, I—III, II—III. Кроме того, вычислен единый показатель схождения γ при сравнении всех трех популяций I—II—III. Также дается среднее схождение по совокупности признаков R , охватывающее все изученные признаки. Попарное сравнение популяций определяет уровень дифференциации между ними (табл. 5). Кстати, величина γ в определенной степени совпадает с расстоянием Махалабиса и даже имеет ряд преимуществ по сравнению с ним [5].

Показатель γ обычно располагается между 0 и 1, или равен 0 и 1. Как показано в табл. 5, значения γ при сравнении популяций I—II, I—III, II—III расположены приблизительно посередине между 0 и 1. Значения же единого показателя популяций I—II—III имеют тенденцию к уменьшению в сторону 0.

При сравнении трех популяций в совокупности выявилось больше схождения, чем при попарном сравнении. Если принять значения γ при сравнении популяций I—II—III как «точку отсчета», то можно проследить наибольшую близость к ним показателей схождения популяций I—II и I—III. От них довольно четко дифференцирован показатель γ

aff. Tetisimulium condici (Var.)

Популяция II						Популяция III					
P_{21}	P_{22}	P_{23}	P_{31}	P_{32}	P_{33}	P_{31}	P_{32}	P_{33}	P_{34}	P_{35}	P_{36}
0.19	0.62	0.09	0.05	—	0.05	0.53	0.38	0.09	—	—	—
0.15	0.42	0.14	0.14	0.05	0.10	0.43	0.33	0.14	0.10	—	—
—	0.69	0.33	0.29	0.24	0.05	0.09	0.24	0.57	0.10	—	—
0.05	0.29	0.38	0.19	0.06	0.08	0.09	0.33	0.29	0.24	0.05	—

цифра—номер популяции, вторая—номер класса.

популяций II—III. Это указывает на несомненную принадлежность этих популяций одному виду *aff. Tetis. condici* (Var.), внутри которого идут активные процессы дифференциации.

Таблица 3. Характер внутрипопуляционного разнообразия в трех популяциях *Tetisimulium condicti* (Var.)

Признаки, № индекса	Популяция I среднее число фенотипов, \bar{x}	Популяция II среднее число фенотипов, \bar{x}	Популяция III среднее число фенотипов, \bar{x}
1.	5.2020 \pm 0.4446	3.8825 \pm 0.4545	2.7040 \pm 0.1952
2.	4.3058 \pm 0.5775	5.3983 \pm 0.3935	3.6880 \pm 0.2340
3.	5.4775 \pm 0.3694	4.5211 \pm 0.3210	3.4639 \pm 0.2976
4.	4.6229 \pm 0.5581	5.4951 \pm 0.3667	4.5211 \pm 0.3210
5. Совокупность признаков	4.9020 \pm 0.1860	4.8220 \pm 0.1934	3.5942 \pm 0.1333

Таблица 4. Доля редких фенотипов (h) в популяциях *Tetisimulium condicti* (Var.)

Признаки, № индекса	Популяция I	Популяция II	Популяция III
1.	0.1330 \pm 0.0741	0.3535 \pm 0.0909	0.5487 \pm 0.0650
2.	0.2691 \pm 0.0755	0.1005 \pm 0.0656	0.3885 \pm 0.0585
3.	0.0873 \pm 0.0615	0.2458 \pm 0.0612	0.4243 \pm 0.0744
4.	0.2255 \pm 0.0576	0.0859 \pm 0.0511	0.2458 \pm 0.0642
5. Совокупность признаков	0.1839 \pm 0.0679	0.1934 \pm 0.0717	0.4015 \pm 0.0658

В таблице 5 дан критерий идентичности I, вычисленный на основе г. Величина I примерно распределена как χ^2 с m-1 степенями свободы. Сравнение с табличными значениями χ^2 показало, что нулевая гипотеза в данном случае отвергается, поскольку все полученные I с соответствующими степенями свободы больше χ^2 для 1%-ного уровня значимости. Однако I популяций II—III ближе к значению χ^2 при 1%-ном уровне значимости. По-видимому, изменчивость по фенотипу в пределах обеих популяций имеет сходную направленность. Различие популяции I со II и III гораздо больше, чем II с III.

Таблица 5. Показатели сходства (r, R) и критерий идентичности (I) для популяций I, II и III мошки *Tetisimulium condicti* (Var.)

Сравниваемые выборки	I—II	II—III	I—III	I—II—III
$r_1 \pm S_1$	0.9059 \pm 0.1218	0.8965 \pm 0.1200	0.7026 \pm 0.1207	0.7520 \pm 0.1096
$r_2 \pm S_2$	0.8120 \pm 0.1376	0.8865 \pm 0.1230	0.8946 \pm 0.1308	0.8673 \pm 0.1181
$r_3 \pm S_3$	0.8424 \pm 0.1352	0.7585 \pm 0.1165	0.8301 \pm 0.1310	0.6719 \pm 0.1183
$r_4 \pm S_4$	0.9767 \pm 0.1316	0.9789 \pm 0.0900	0.9028 \pm 0.1328	0.9369 \pm 0.1150
$R \pm S_R$	0.8867 \pm 0.0657	0.8876 \pm 0.0571	0.8370 \pm 0.0562	0.8270 \pm 0.0576
I_1	39.7314 (m-1=10)	32.6038 (m-1=7)	37.5396 (m-1=5)	31.6276 (m-1=8)
I_2	48.9720 (m-1=10)	39.949 (m-1=10)	40.5635 (m-1=7)	34.1732 (m-1=9)
I_3	47.2381 (m-1=10)	36.0912 (m-1=3)	45.1416 (m-1=7)	43.0301 (m-1=9)
I_4	40.3872 (m-1=10)	24.4524 (m-1=10)	42.8820 (m-1=9)	35.9072 (m-1=10)
I	42.9030 (m-1=10)	33.1347 (m-1=9)	41.5317 (m-1=7)	39.2895 (m-1=9)

Показатели μ и g (табл. 3 и 5) дают возможность проследить распределение признаков в пространстве. Популяция III резко отличается от популяций I и II по поведению признаков № 1, 2 и 3. Таким обра-

ом, в разных популяциях одни и те же признаки ведут себя по-разному. Об этом свидетельствует и тот факт, что доля редких морф в популяциях I и II больше по признаку 1 и 2, а в популяции III—по признаку №3. Собственно редкие морфы—это атипические формы, по количеству которых можно оценить состояние генофонда популяций. Увеличение числа редких фенотипов в популяциях I и II говорит о нарушении генетической стабильности в них. В то же время популяция III менее дестабилизирована по этому параметру.

Наряду с описанными выше показателями, в работе использован также коэффициент ассоциации S, описанный Бейли [1]. Обнаружено, что наиболее схожи по фенотипу при попарном сравнении популяции I—II, затем следуют II—III. Наибольшие различия обнаружены у популяций I—III (табл. 6). Таким образом, этот показатель приводит к тем же выводам, что и показатель сходства г.

Таблица 6. Коэффициенты ассоциаций сравниваемых популяций

<i>aff. Tetisimulium condict</i> (Var.)		
Популяции		
I—II	I—III	II—III
0,797	0,607	0,682

Анализируя состояние генофонда популяции III, надо констатировать следующие факты. С одной стороны, популяции присуща геномная изменчивость, выраженная в наличии у 43,75% особей дополнительных В-хромосом. С другой стороны, фенотипическое разнообразие в популяции небольшое, т. е. имеет место стабильность в проявлении фенотипических признаков. Однако популяция III четко отличается от остальных изученных значениями фенотипических показателей и характером их распределения. По-видимому, в этой популяции имел место направленный отбор, который привел к определенному уровню численности В-хромосом в популяции и параллельно к меньшему разнообразию фенотипических признаков. Данный уровень изменчивости числа В-хромосом не дестабилизирует популяцию. Кроме того, исходя из однообразия фенотипических признаков в популяции III, можно считать, что внутри этой популяции В-хромосома не обладает фенотипическим эффектом.

В отличие от нее, популяции I и II разбалансированы. Особенно это относится к популяции II, которая, с одной стороны, характеризуется большой кариотипической изменчивостью, выраженной в разной морфологической выраженности ядрышка и эухроматических участков, а с другой—большой изменчивостью фенотипа и довольно высоким числом атипических форм. Популяцию I характеризует кариотипическое однообразие, хотя фенотипическая изменчивость здесь выше, чем в популяции III.

Таким образом, можно провести следующую параллель. Степень кариотипической изменчивости в популяции I значительно меньше фенотипической. В популяции II кариотипическая изменчивость совпадает по степени проявления с фенотипической. В популяции III кариотипическая изменчивость опережает фенотипическую.

Сравнение популяции III с I и II дает возможность считать, что изменения, которым она подверглась и которые привели к ее четкой дифференциации от I и II, связаны с антропогенным воздействием. Популяция II развивается в ручье, протекающем в лесном массиве, где антропогенное воздействие минимально. Популяция I собрана в ручье, где антропогенное воздействие все-таки есть, поскольку эта речка используется для бытовых нужд. Популяция III развивается в саду, который из года в год опрыскивают химикатами.

Интересно, что популяция II, которая фактически не подвергается антропогенному воздействию, по фенотипическим и кариологическим показателям является самой гетерогенной среди изученных. Популяция же III, находящаяся под воздействием, является гомогенной по фенотипическим показателям и гетерогенной—по кариологическим.

Таким образом, пативное состояние популяции *Tetis. condici* (Var.) характеризуется широким спектром разнообразия фенотипических и кариотипических признаков. По-видимому, для этого вида является нормальным. А состояние популяции III с присущим ей фенотипическим единообразием и наличием В-хромосом свидетельствует о нарушении генофонда под возможным влиянием химических реагентов.

ЛИТЕРАТУРА

1. Б-ль И. Математика в биологии и медицине. М., 1970.
2. Галган Н. В. В кн.: Генетика и эволюция природных популяций растений. Махачкала, 1, 17—25. 1975.
3. Животовский Л. А. Ж. общ. биол., 40, 4, 587—602. 1979.
4. Животовский Л. А. Ж. общ. биол., 41, 2, 177—191. 1980.
5. Животовский Л. А. Ж. общ. биол., 41, 6, 828—836. 1980.
6. Качворян Э. А. Биолог. журн. Армении 11, 9, 752—755. 1988.
7. Качворян Э. А. Паразитология, 23, 2, 134—139. 1989.
8. Рыбцов И. А. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Мухи (сем. *Simuliidae*). 6. 6. М.—Л., 1956.
9. Рыбцов И. А., Янковский А. Г. Определитель родов мушек Палеарктики. Л., 1984.
10. Тетеряня А. Е. Фауна Армянской ССР. Насекомые двукрылые. Мухи (*Simuliidae*). Ереван, 1968.
11. Шварц С. С. Тр. ИЭРиЖ УФ АН СССР, 65, 199. 1969.

Поступило 15.V 1990 г.