

Статистический анализ природных популяций мошки *Odagmia Caucasica* Rubz (Diptera, Simuliidae) в экологических целях

С. Г. Гаспарян^{1,2}, Э. А. Качворян¹, Л. С. Мирумян¹, Е. А. Арутюнян²

¹ Институт зоологии НАН РА

² Институт проблем информатики и автоматизации НАН РА и ЕрГУ

Аннотация

Измерены 13 количественных фенотипических признаков в 12 популяциях мошки *Odagmia caucasica*, обитающих на территориях, различающихся по степени антропогенного загрязнения. Путем статистического анализа с использованием критерия Стьюдента и гистограмм распределения были выявлены изменения линейных размеров и распределения морфометрических показателей в популяции насекомого в зависимости от условий окружающей среды. Показана высокая чувствительность исследованного вида к антропогенному загрязнению.

1. Введение

Согласно общепринятым биологическим представлениям, наименьшей (элементарной) эволюционирующей единицей является популяция живых организмов [1, 2]. В непрерывном процессе приспособления организмов к изменяющимся условиям существования популяции способны приобретать и сохранять новые генетические и фенотипические признаки. Возникновение изменений внутри популяций называют микроэволюцией.

В наше время существенным фактором естественного отбора в популяциях диких видов стали изменения окружающей среды в результате деятельности человека. Был даже предложен термин "антропогенная эволюция", примерами которой могут служить общеизвестные факты адаптации насекомых-вредителей к инсектицидам или синантропизации диких животных и растений.

В наших прежних исследованиях кровососущих мошек (Simuliidae, Diptera) [3, 4, 5] было показано, что мошки вида *Odagmia caucasica* высоко чувствительны к изменениям условий существования и что этому виду присущи широкие адаптивные возможности и экологическая пластичность. Мошки, развивающиеся на преимагинальных стадиях в проточных водоемах, способны реагировать на изменения их экологического состояния.

В этой связи нам представлялось интересным исследовать некоторые морфометрические признаки в популяциях одного из распространенных в Армении видов мошек, обитающих на территориях, различающихся по степени антропогенного загрязнения.

Морфометрический анализ количественных признаков с помощью вариационной статистики позволяет выявить внутривидовую изменчивость и структуру видов [6]. Известно, что эти признаки контролируются одновременно несколькими генами

[7, 8, 9], и поэтому изменения фенотипа отражают микроэволюцию на генетическом уровне, дают возможность прогнозировать жизнеспособность популяций, моделировать их и служить основой для биологической индикации природной среды. Для подобного анализа характерно изучение крупных выборок, накопление значительных по объему цифровых массивов, для обработки которых необходимо и естественно привлечение математической статистики. По той же причине в популяционном анализе широко используются возможности компьютерной техники.

В связи с изложенным мы использовали методы математической статистики и компьютерного анализа для выявления изменений в популяциях эндемичного для Кавказа вида мошек *Odagmia caucasica*. Ниже изложены результаты начального этапа исследования и намечены пути последующей работы. Не вдаваясь в детальное обсуждение биологического смысла полученных результатов, здесь мы на отдельных примерах продемонстрируем те возможности, которые открывает для биологов использованный нами подход.

2. Данные обследований

Материалом исследования служили личинки и куколки мошки *Odagmia caucasica*, обитающие в проточной воде ручьев и рек. Сбор личинок проводили на территориях и в сроки, указанные в Таблице 1. Все обследованные территории были условно разделены на загрязненные и чистые. Мы говорим об условности такого деления по той причине, что в Армении практически не существует биоценозов, которые не испытывали бы прямого или косвенного воздействия хозяйственной деятельности человека. К загрязненным были отнесены территории, находящиеся под сильным антропогенным прессом (окрестности крупных городов, участки высокой сельскохозяйственной активности и пр.), к чистым - удаленные от населенных пунктов проточные водоемы, которые не служили местом сброса промышленных, сельскохозяйственных или бытовых отходов.

Таблица 1

Места обитания и сроки отбора исследованных популяций мошки
Odagmia caucasica Rubz

Ближайшие населенные пункты	Номера популяций	Даты сборов	Характеристика территории	Число собранных особей
Бжни	1	12.07.1991	Загрязненная	114
Бжни	2	27.07.1991	Загрязненная	123
Бжни	3	12.08.1991	Загрязненная	64
Верин Геташен	4	20.07.1988	Чистая	51
Верин Геташен	5	19.07.1988	Чистая	64
Верин Геташен	6	12.07.1993	Чистая	63
Мартуни	7	05.09.1991	Загрязненная	48
Мартуни	8	05.08.1987	Загрязненная	32
Тала	9	18.07.1986	Чистая	36
Киранц	12	13.07.1986	Чистая	25
Солак	13	16.08.1990	Загрязненная	52
Цаккар	14	07.09.1991	Загрязненная	18

Как видно из Таблицы 1, были собраны мошки из четырех загрязненных (Бжни, Мартуни, Солак и Цаккар) и трех чистых (Верин Геташен, Тала и Киранц) местообитаний. Коротко охарактеризуем обследованные районы. В Бжни насекомых собирали в реке Раздан, сильно загрязненной отходами Разданской ГРЭС, а также сбросами расположенного на берегу реки цементного завода и бытовыми отходами. Мартуни - ручей, впадающий в реку Аргичи и сильно загрязненный бытовыми отходами. Солак - река Раздан, о состоянии которой было сказано выше. Цаккар - река Цаккар, загрязненная сливами расположенного поблизости молочного завода. Верин Геташен - чистый ручей, впадающий в реку Аргичи. Тала - чистый ручей в горно-степном ландшафте. Киранц - чистый ручей в глубине хвойного леса.

Число исследованных особей составило 451 для загрязненных участков и 239 для чистых территорий. В некоторых биотопах сборы насекомых проводили в разные годы с целью последующего анализа возможных изменений фенотипа со временем.

Из собранных личинок и куколок мошек готовили микроскопические препараты и проводили измерения морфометрических признаков на микроскопе МБИ-11 с помощью окуляр-микрометра. Показания шкалы умножали на коэффициент 12,5 и получали линейные размеры измеряемого объекта в мкм.

Список изученных морфометрических признаков приведен в Таблице 2. Все признаки являются количественными. Часть признаков имеет таксономическое значение, то есть используется для идентификации близких видов, другая часть имеет функциональное значение, некоторые признаки являются билатеральными (правый - левый).

3. Математическая формулировка, методы и результаты

Достоверность различий полученных результатов определяли по критерию Стьюдента.

Введем следующие обозначения:

M_1, M_2 - сравниваемые средние;

n_1, n_2 - объемы выборок;

$m_1^2 = \frac{\sigma_1^2}{n_1}$; $m_2^2 = \frac{\sigma_2^2}{n_2}$ - квадраты ошибок репрезентативности;

t_n - стандартные значения критерия Стьюдента. Определяются по таблице критериев Стьюдента по числу степеней свободы для одного из трех порогов вероятности.

При $t_d \geq t_n$ - разность достоверна.

$$t_d = \frac{|d|}{m_d} = \frac{M_2 - M_1}{\sqrt{m_1^2 + m_2^2}} \geq t_n$$

Исследованные морфометрические признаки
мошки *Odagmia saucasica* Rubz

NN п/п	Признаки	Крайние значения признака, мкм	Число классов (шаг 12.5 мкм)
1.	Наибольшая ширина лобного склерита	387.5-625	20
2.	Расстояние от вершинного зуба мандибулы до наиболее выступающей точки у основания (слева)	250-425	15
3.	Высота нижнего выреза мандибулы	112.5-200	8
4.	Расстояние от вершинного зуба мандибулы до наиболее выступающей точки у основания (справа)	262.5-237.5	19
5.	Высота нижнего выреза мандибулы (справа)	112.5-212.5	9
6.	Длина щупика максиллы (слева)	112.5-187.5	7
7.	Высота базального членика максиллы (слева)	937.5-150	7
8.	Длина щупика максиллы (справа)	112.5-187.5	7
9.	Высота базального членика максиллы (справа)	87.5-162.5	7
10.	Ширина переднего края субментума	62.5-125	6
11.	Расстояние от переднего конца срединного зуба до заднего края субментума	125-212.5	8
12.	Расстояние между склеротизированными утолщениями заднего края вентрального выреза	112.5-262.5	13
13.	Расстояние от заднего края вентрального выреза	150-325	15

Для того, чтобы проверить достоверность отличия эмпирических долей от теоретических не целиком, а по каждой группе, можно использовать критерий Стьюдента. Использовали следующие обозначения:

В Таблице 3 приведены средние значения и ошибки среднего всех исследованных признаков во всех популяциях, в Таблице 4 - те же данные, усредненные по группам популяций. При рассмотрении полученных значений обращает на себя внимание ясно выраженная тенденция возрастания линейных размеров всех без исключения признаков у насекомых, обитающих в неблагоприятных условиях. Следует, однако, сказать, что различия по признакам 2, 10, 12 и 13 статистически незначимы ($p > 0,05$). Высоко значимы различия по признакам 5, 6, 8 и 10 ($0,01 > p > 0,001$). В 5%-ный лимит значимости, который считается приемлемым в биологии, укладываются различия по признакам 1, 3, 4, 7 и 9 ($0,05 > p > 0,01$). Можно заключить, что большинство исследованных признаков значимо изменяется на популяционном уровне в зависимости от условий окружающей среды и, таким образом, они могут быть использованы для оценки ее состояния.

Если проводить снижение размерности [10, 11] на основе критерия Стьюдента, то очевидно, что признаки 2, 10, 12 и 13 как неинформативные следует исключить из дальнейшего рассмотрения.

Однако подобный подход, то есть использование единственного критерия для

создания более лаконичного набора показателей, согласно рекомендациям цитированного выше справочного издания по прикладной статистике [10, 11], не всегда оправдан, так как при этом не исключаются потери существенной информации. Для подтверждения сказанного приведем результаты анализа распределения исследованных признаков.

Следующим этапом обработки данных было построение гистограмм распределения изученных признаков. Необходимо сказать, что взаимосвязь изменчивости с условиями существования популяции прежде всего проявляется в вариациях характера распределения вариантов по классам значений; эти вариации могут экспрессироваться еще до появления статистически значимых количественных изменений признака, так что путем их анализа можно контролировать тенденции развития изменений.

На гистограммах распределения возможно анализировать следующие параметры кривых распределения: 1) асимметричность, возникающую при сдвиге вершины кривой вправо-влево или при различной растянутости ветвей; 2) двух- и многовершинность кривой; 3) отклонения кривой от нормального распределения; 4) распад ветвей; 5) наличие плато; 6) совпадение-несовпадение моды и среднего значения; 7) укорочение-удлинение ветвей и соответственно повышение-понижение пика кривой и некоторые другие свойства. Возможно также вычисление таких показателей, как коэффициент асимметрии вариационных рядов и др.

Некоторые из перечисленных критериев были использованы при анализе кривых распределения, показанных на Рисунке 1, на котором приведены сведения о признаке 2 (расстояние от вершинного зубца мандибулы до наиболее выступающей точки у основания слева) в популяциях мошек, обитающих на чистых и загрязненных территориях.

При визуальном сопоставлении кривых становится видимым некоторое смещение распределения вправо в популяциях насекомых, обитающих на загрязненных территориях, что свидетельствует о возрастании линейных размеров исследованного признака. Это утверждение подтверждается приведенными в Таблице 3 данными, однако, как мы видели, различия по указанному признаку статистически незначимы ($p > 0,05$).

Далее, бросается в глаза многовершинность гистограмм у насекомых, обитающих на загрязненных территориях, и сравнительная "гладкость" гистограмм у мошек из чистых районов. Многовершинность кривых свидетельствует о гетерогенности популяций по исследованному признаку. На самом деле, многовершинную кривую можно рассматривать как комплекс нескольких нормальных распределений. Между тем известно, что в стабильных, высоко приспособленных к данным условиям обитания популяциях происходит уменьшение генетической и фенотипической вариабельности и изменчивости, так что описанную выше неоднородность популяций по характеру распределения признака следует рассматривать как свидетельство нарушения равновесия во взаимодействии организмов со средой или, иначе говоря, как реакцию популяции на неблагоприятные условия. Изложенное подтверждает высказанную выше (см. 1, 2) мысль о том, что в процессе снижения размерности следует использовать несколько различных критериев информативности исследованных показателей.

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют об изменении размеров и распределения морфометрических показателей в популяциях насекомого в зависимости от условий существования. Показана высокая чувствительность исследованного вида к антропогенному загрязнению. В последующем предполагается провести оценку исследованных популяций с использованием других статистических параметров и критериев, в том числе непараметрических критериев статистической значимости различия выборок и информационной дивергенции Кульбака-Лейблера в качестве критерия информативности признаков [10, 11, 12, 13].

Таблица 3

Средние значения (в делениях шкалы окуляр-микрометра) исследованных морфометрических показателей ($\bar{x} \pm S_y$) в популяциях мошки *Odagmia caucasica* Rubz

Популяции	Номера признаков												
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Чистые террит.:													
Популяция 4	39.51± 0.52	25.96± 0.34	11.47± 0.14	26.78± 0.55	11.65± 0.17	11.59± 0.11	8.55± 0.11	11.65± 0.11	8.65± 0.13	6.12± 0.11	12.49± 0.14	13.24± 0.03	16.51± 0.38
Популяция 5	34.63± 0.58	25.44± 0.28	10.81± 0.13	25.98± 0.47	11.56± 0.14	11.17± 0.09	8.25± 0.09	11.67± 0.08	8.81± 0.10	6.17± 0.08	12.39± 0.11	13.17± 0.24	16.0± 0.32
Популяция 6	38.21± 0.44	26.16± 0.27	11.41± 0.11	26.79± 0.44	11.92± 0.13	11.44± 0.09	8.56± 0.09	12.02± 0.08	9.10± 0.09	6.29± 0.08	12.63± 0.11	12.79± 0.25	16.52± 0.31
Популяция 9	37.25± .83	26.30± 0.48	11.58± 0.20	25.78± 0.85	11.83± 0.24	11.53± 0.15	8.53± 0.15	11.78± 0.15	8.97± 0.17	6.94± 0.12	12.97± 0.19	12.75± 0.44	17.11± 0.51
Популяция 12	37.92± 1.15	26.08± 0.70	11.88± 0.27	26.24± 1.18	12.04± 0.34	11.64± 0.22	9.74± 0.23	11.76± 0.22	9.96± 0.22	7.00± 0.18	13.08± 0.27	3.24± 0.65	17.12± 0.75
Загряз. террит.:													
Популяция 1	42.53± 0.84	34.95± 0.31	12.96± 0.60	29.93± 0.21	13.04± 0.07	12.54± 0.05	9.54± 0.05	12.88± 0.05	10.17± 0.05	7.13± 0.04	13.9± 0.06	13.64± 0.13	19.54± 0.15
Популяция 2	43.68± 0.24	29.79± 0.16	12.9± 0.05	30.24± 0.20	13.07± 0.06	13.0± 0.05	9.79± 0.05	13.11± 0.05	10.02± 0.04	7.13± 0.03	13.91± 0.05	13.47± 0.12	9.19± 0.77
Популяция 3	42.8± 0.44	25.28± 0.28	12.66± 0.10	30.41± 0.38	12.84± 0.12	12.77± 0.09	10.27± 0.1	13.09± 0.09	10.78± 0.09	7.42± 0.07	13.41± 0.10	12.91± 0.24	18.84± 0.26
Популяция 7	40.23± 0.54	27.04± 0.35	12.15± 0.14	27.75± 0.54	2.63± 0.16	12.5± 0.11	9.56± 0.12	12.77± 0.12	9.92± 0.11	7.23± 0.09	13.77± 0.14	13.1± 0.32	17.71± 0.37
Популяция 8	40.53± 0.82	26.78± 0.53	11.91± 0.21	27.22± 0.85	12.63± 0.25	12.28± 0.17	9.41± 0.17	12.44± 0.17	9.69± 0.17	6.78± 0.14	13.5± 0.21	13.06± 0.48	18.72± 0.53
Популяция 13	37.98± 0.55	27.85± 0.33	11.48± 0.14	26.54± 0.55	11.81± 0.17	11.96± 0.1	9.79± 0.11	12.02± 0.10	10.15± 0.10	6.92± 0.19	13.27± 0.13	13.71± 0.27	16.27± 0.38
Популяция 14	40.83± 1.48	25.83± 0.99	12.28± 0.37	28.0± 1.45	12.94± 0.44	12.33± 0.31	9.67± 0.32	12.67± 0.32	10.22± 0.30	7.06± 0.25	14.22± 0.39	14.22± 0.79	16.72± 1.08

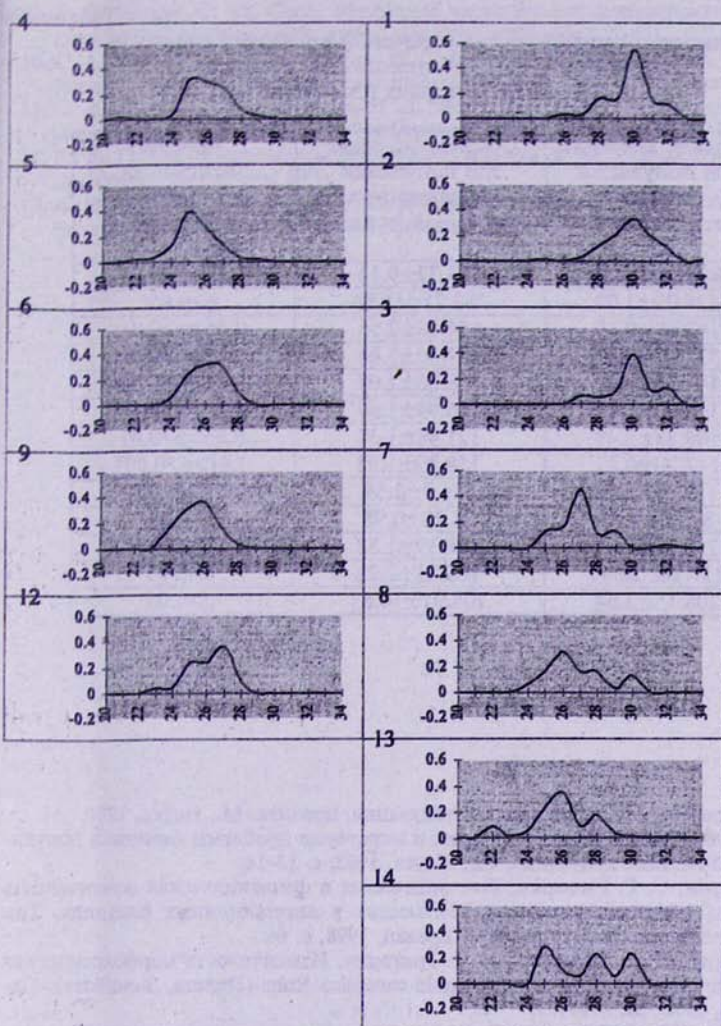


Рисунок 1.

Гистограмма распределения признака 2 в популяциях мошек, обитающих на чистых (слева) и загрязненных (справа) территориях. Номера популяций указаны в левом верхнем углу каждой гистограммы. По оси абсцисс - значение признака, мкм; по оси ординат - число особей с данным значением признака в долях.

Значимость различий средних значений признаков для групп популяций мошек, обитающих на чистых и загрязненных территориях (см. Таблицу 3)

Номер признак а	Среднее значение для популяций чистых территорий (в мкм)	Среднее значение для популяций загрязненных территорий (в мкм)	Уровни значимости различий по критерию Стьюдента
1.	468.80±10.09	515.32±9.12	0,05>p>0.01
2.	324.93±2.09	352.71±15.64	p>0.05
3.	142.88±2.19	154.18±2.56	0,05>p>0.01
4.	328.93±2.57	357.30±7.46	0,05>p>0.01
5.	147.50±1.09	158.86±2.05	0,01>p>0.001
6.	143.43±1.04	156.04±1.60	0,01>p>0.001
7.	109.33±3.49	121.48±1.32	0,05>p>0.01
8.	147.20±0.82	158.89±1.82	0,01>p>0.001
9.	113.73±2.85	126.7±1.59	0,05>p>0.01
10.	81.30±2.41	88.70±0.98	p>0.05
11.	158.90±1.68	171.39±1.58	0,01>p>0.001
12.	137.98±24.40	168.23±2.22	p>0.05
13.	208.15±2.64	208.91±16.63	p>0.05

Литература

1. А. В. Яблоков, Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М., Наука, 1980.
2. А. В. Яблоков, Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций. В кн.: Фенетика популяций, М., Наука, 1982, с. 13-14.
3. Э. А. Качворян, С. Г. Гаспарян, Генотипическая и фенотипическая изменчивость в природных популяциях мошек, обитающих в антропогенных биотопах. Тез. докл. респ. конф. по биосистематике. Ереван, 1998, с. 66.
4. Э. А. Качворян, Л. С. Мирумян, В. Т. Григорян, Изменчивость морфологических признаков кровососущей мошки *Odagmia caucasica* Rubz (Diptera, Simuliidae). Паразитология, 1995, 29: 470-479.
5. Э. А. Качворян, В. С. Оганесян, Л. С. Мирумян, Биоиндикаторные реакции в популяциях синантропных видов мошек *Odagmia caucasica* Rubz и *Tetisimulium condici* (Var.). В кн.: Биологические проблемы устойчивого развития природных экосистем, ч. 1, Воронеж, 1996, с. 87-89.
6. В. Ю. Урбах, Математическая статистика для биологов и медиков. М., Изд. АН СССР, 1963.
7. Л. А. Животовский, Интеграция полигенных систем в популяциях. М., Наука, 1984.
8. R. W. Allard, R. D. Miller, A. L. Kahler, The relationship between degree of environmental heterogeneity and genetic polymorphism. Verh. Kon. Med. Akad. Wetensch. Afd. Natuurk, 1978, R2, 70: 49-69.

9. F. R. Kasule, C. M. Cook, Phenotypic variability and heterozygosity and an esterase locus in the mosquito *Aedes aegypti*. *Heredity*, 1988, 61: 427-431.
10. С. А. Айвазян, В. М. Бухштабер, И. С. Енюков, Л. Д. Мешалкин, Прикладная статистика: Классификация и снижение размерности. М., Фин. и стат., 1989.
11. С. А. Айвазян, И. С. Енюков, Л. Д. Мешалкин, Прикладная статистика: Основы моделирования и первичная обработка данных. М., Фин. и стат., 1983.
12. Е. В. Гублер, Вычислительные методы анализа и распознавания патологических процессов. Медицина, 1978.
13. А. Н. Лисенков, Математические методы планирования многофакторных медико-биологических экспериментов. Медицина, 1979.