

УДК 576.895.771

© 1992

АНАЛИЗ МОРФОМЕТРИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ КУКОЛОК ТРЕХ ПОПУЛЯЦИЙ *TESTISIMULIUM KONDICI* (DIPTERA: SIMULIIDAE)

Э.А.Качворян, З.В.Усова, П.П.Гамбарян

Определены вариации девяти морфометрических признаков у куколок трех популяций *Testisimulium kondici* (Var.). Проведен анализ межпопуляционных различий. С помощью статистических показателей выявлена обособленность одной популяции от двух других, между которыми нет существенных различий. Ранее нами (Качворян, 1989; Качворян, Тоноян, 1990) были обнаружены кариологические и фенотипические различия у личинок между теми же популяциями. Поскольку обособившаяся популяция развивается в условиях антропогенного воздействия, сделано предположение о связи описанных отклонений с данным фактором.

Изучение мошек сопряжено с их вредоносным значением как кровососов и переносчиков возбудителей опасных заболеваний животных и человека.

Предметом данного исследования является кровососущая мошка *Testisimulium kondici* (Var.). Ранее исследованы кариотипические и фенотипические признаки у личинок этого вида (Качворян, 1988, 1989; Качворян, Тоноян, 1990). Выявлен большой спектр внутри- и межпопуляционной изменчивости кариотипических признаков (Качворян, 1989). Изучение морфометрических признаков у личинок выявило определенные межпопуляционные различия. Кроме того, обнаружено, что популяция, развивающаяся в антропогенных условиях, более четко выделяется среди изученных по фенотипическому разнообразию и составу кариофонда (Качворян, Тоноян, 1990).

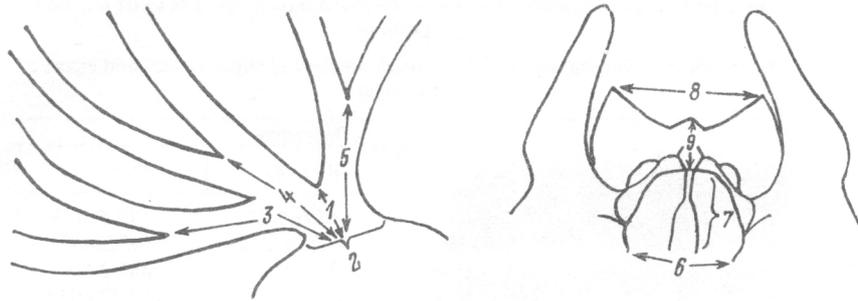
Ниже дан анализ морфометрических признаков куколки, и эти данные сопоставляются с результатами исследования кариотипических и фенотипических признаков личинки.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом послужили куколки мошки *T.kondici*. Вид определен нами по определительным таблицам Рубцова (1956) и Тертеряна (1968).

Две выборки популяций I и II собраны в Иджеванском р-не близ с. Гетаовит (Армения) из разных водоемов, расположенных в 7 км друг от друга. Популяция I развивалась 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 и куколки. Популяции I и II собраны соответственно 14.07 и 09.08.1986.

Популяция III собрана в Шамшадинском р-не 11.07.1986. Ручей, в котором развивалась популяция, спускается со склона горы в ущелье р.Ахум. Материал собран в отрезке ручья, который тянулся вдоль участка, занятого под фруктовый сад. Сад к моменту сбора был опрыскан ядохимикатами. Ручей был сильно загрязнен бытовым мусором. Грунт ручья — галька, песок и камни. Ширина ручья 80—150 см.



Морфометрические признаки куколки *Testisimulium kondici*.

a — дыхательные нити; *b* — оболочка ротовых частей; стрелки: 1 — расстояние от основания общего ствола дыхательных нитей до точки их разветвления; 2 — ширина основания общего ствола дыхательных нитей; 3—5 — длина ствола дыхательных нитей; 6 — ширина основания оболочки верхней губы; 7 — расстояние от основания до вершины оболочки верхней губы; 8 — расстояние между острыми углами покрывки мандибул и максилл; 9 — длина суженной срединной части покрывки мандибул и максилл.

Morphometric characters of the pupa *Testisimulium kondici*.

Исследованы 9 морфометрических признаков куколки 31 особи из популяции I, 23 — из популяции II и 20 — из популяции III. Изучение этого числа особей было обусловлено наличием при сборе ограниченного числа куколок. Измерение морфометрических признаков проведено с помощью микроскопа МБИ-II при увеличении 7×10 . Изученные признаки показаны на рисунке стрелками.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Популяции I—III, как показано в предыдущих работах (Качворян, 1988, 1989), различаются по кариотипической структуре, хотя дискоидальная структура одноименных хромосом в этих популяциях идентична. Между популяциями I и II существуют различия в степени и форме морфологической выраженности ядрышка и некоторых эухроматических участков, что свидетельствует о разнообразии функциональной активности хромосом. Для популяции I характерна четкая морфологическая выраженность ядрышкового организатора у подавляющего большинства особей. Популяция II отличается от популяции I наличием в кариофонде всех переходных форм морфологической обозначенности ядрышкового организатора — от диска к пуффу до полной морфологической выраженности ядрышка. Популяция III, развивающаяся в условиях антропогенного воздействия, наиболее выделяется по составу кариофонда. Здесь обнаружены «сверхчисленные» В-хромосомы в дополнение к основному набору А-хромосом. Число В-хромосом в геноме колеблется от 1 до 4, хотя наиболее часты особи с двумя В-хромосомами. Было выявлено, что присутствие В-хромосом в геноме сопряжено с различной морфологической выраженностью ядрышкового организатора.

Кариотипическое разнообразие внутри и между популяциями *T. kondici* явилось предпосылкой для изучения их генетической структуры посредством анализа фенотипической изменчивости. С этой целью у личинок трех популяций были исследованы 11 морфометрических признаков (Качворян, Тоноян, 1990). К изучению личинок был привлечен метод, основанный на частоте «морф» (Животовский, 1980, 1982). Были вычислены показатели сходства популяций по полиморфным признакам (R), показатели внутривидового разнообразия (μ), критерий идентичности (J) и доля редких морф (h). Исползованные статистические показатели выявили

Таблица 1

Средние значения признаков куколок *Testisimulium kondici* (в мкм) и ошибки среднего

Mean values of the characters of *Testisimulium kondici* pupae (mkm) and errors of the mean

Признак	Популяция		
	I, n 31	II, n 23	III, n 20
1	150±0.24	150±0.27	152.5±0.3
2	90±0.19	91.25±0.18	95±0.35
3	347.5±0.43	330±0.48	381.2±0.8
4	246.2±0.38	257.5±0.38	262.52±0.49
5	247.5±0.39	257.55±0.39	260±0.47
6	250.01±0.18	240±0.3	272.5±0.59
7	247.5±0.21	243.75±0.14	245±0.22
8	382.5±0.24	366.25±0.33	395.05±0.51
9	112.5±0.31	106.2±0.22	102.5±0.25

определенные различия между популяциями у личинок, которые, однако, не доходят до видового ранга.

Куколка имеет большое значение в диагностике и систематике мошек. Эта стадия связывает личинку со взрослым насекомым. Особо важное диагностическое значение имеют характер и форма ветвления дыхательных нитей и их число. Поэтому для исследования были использованы размеры стволов дыхательных нитей. Кроме того, нами взят доселе не исследованный признак, а именно оболочка ротовых частей куколки. Для изучения куколок, так же как и личинок, были использованы одни и те же выборки популяций I—III.

Вычислены средние значения 9 признаков для трех вышеуказанных популяций и ошибки средних (табл.1). Признаки в табл.1 указаны согласно данной на рисунке нумерации. Сравнительный анализ показал, что популяция III имеет 50% особей, более отличающихся исходными значениями признаков от средних значений таковых своей же популяции, чем от средних других, т.е. популяций I и II, тогда как для популяции I эта доля составляет 39, а для популяции II — 22% особей. В популяции III на 20 особей наблюдается 10 максимальных и 10 минимальных значений признаков. В популяции I на 31 особь 7 максимальных и 5 минимальных значений признаков, а для популяции II на 23 особи — 1 максимальное и 3 минимальных значений.

Показания ошибки средних в популяциях I и II (табл.1) не выявили существенных различий между ними, в то время как ошибка средних в популяции III больше, чем у двух других по 8 признакам из 9. Это говорит о том, что популяция III выделяется как общей изменчивостью, так и ее направленностью от двух других. Кроме того, наибольшей изменчивостью обладают признаки 6 и 8, за ними следуют признаки 4 и 5 (табл.1).

Представляет интерес тот факт, что популяция III в стадии личинки также различается степенью изменчивости от популяций I и II. Естественно, что у личинок и куколок изучали неидентичные морфометрические признаки, поскольку личиночные органы претерпевают метаморфоз. Проследить же состояние фенотипа в популяциях, безусловно, можно, изучая в разных стадиях насекомого не идентичные признаки, а признаки, имеющие конкретно в данной стадии большую диагностическую или функциональную значимость. По изученным морфометрическим признакам личинки популяции III отличалась от популяций I и II распределением частот

Таблица 2

Характер внутривидового разнообразия в трех (I—III) популяциях личинок *Testisimulium kondici*

The character of the intrapopulational diversity in three (I—III) populations of *Testisimulium kondici*

Индекс	Среднее число фенотипов, μ		
	I	II	III
1	5.2±0.44	3.88±0.45	2.7±0.19
2	4.3±0.37	5.39±0.39	3.68±0.23
3	5.47±0.36	4.52±0.32	3.46±0.29
4	4.62±0.28	5.48±0.36	4.52±0.32

фенотипов, т.е. характером изменчивости (Качворян, Тоноян, 1990). В табл.2 внутривидовое разнообразие у личинок представлено показателем μ , статистические свойства которого подробно описаны в работах Животовского (1980, 1982). Показатель μ удобен тем, что дает представление о степени разнообразия и о характере распределения фенотипов. В табл.2 значения μ даны для 4 индексов, представляющих следующие отношения коррелирующих признаков: 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 зубца до заднего края субментума к расстоянию от заднего края субментума до переднего края вентрального выреза и 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.

Оценена значимость различий между популяциями по среднему числу морф на основе этих индексов. При этом был использован критерий Стьюдента, который затем сравнивался с соответствующими уровнями по таблице нормального распределения.

Различие между популяциями I и II незначимо, поскольку у указанных 4 индексов (табл.3) $t < t 5\%$. Между популяциями I и III различие значимо по индексам 1 и 3 на 0.1 %-ном уровне, в то же время по признакам 2 и 4 $t < t 5\%$. Наиболее глубокие различия между популяциями II и III, где у индексов 1 и 3 $t > t 1\%$ -ого, а у индекса 2 — $t > t 0.1\%$ -ого уровней значимости. Таким образом, из табл.2 и 3 видно, что

Таблица 3

Критические значения t (критерий Стьюдента), показывающие достоверность различий по среднему числу морф в популяциях *Testisimulium kondici*

Critical values of t (Student's criterion) showing the reliability of differences on the mean number of morphs in *Testisimulium kondici* populations

Индекс	Популяция		
	I	II	III
1	2.02	5.43	2.51
2	2.08	1.47	3.88
3	2.05	4.56	2.52
4	2	0.24	2.08

Таблица 4

Средние значения признаков личинок *Testisimulium kondici* (в мкм) и ошибки среднего
Mean values of the characters of *Testisimulium kondici* larvae (mkm) and errors of the mean

Признак	Популяция		
	I	II	III
1 Наибольшая ширина лобного склерита	467.75±0.6	483.87±1.14	538.62±0.58
2 Диаметр окружности грудной присоски	120.12±0.23	126.12±0.32	126.75±0.35
3 Наибольшая длина ствола большого веера	253.25±0.52	276.75±0.3	253.25±0.52
4 Наибольшая ширина заднего края субментума	247±0.66	282.37±0.46	292.75±0.36
5 Расстояние от переднего конца срединного зубца до заднего края субментума	155.62±0.23	166.87±0.36	180.87±0.04
6 Расстояние от заднего края субментума до переднего края вентрального выреза	93.37±0.49	87.75±0.34	98.75±0.26
7 Глубина вентрального выреза	234.50±0.51	241.25±0.59	241.3±0.47
8 Расстояние между склеротизованными утолщениями заднего края вентрального выреза	191.25±0.54	208.25±0.4	208.25±0.39
9 Наибольшая длина щупика максиллы	141.25±0.66	134.5±0.17	160±0.71
10 Ширина основания щупика максиллы	96.37±0.32	87.5±0.26	104.75±0.22
11 Диаметр окружности заднего прикрепительного органа	420.5±1.24	473.75±0.9	508.75±0.83

Примечание. Во всех популяциях n=22.

популяции I и II у личинок характеризуются одинаковой степенью вариабельности признаков и сходным распределением фенотипов, в то время как популяция III отличается от них меньшей вариабельностью и иным характером распределения фенотипов.

В стадии куколки популяции I и II также выявляют сходную степень изменчивости, в то время как популяция III выделяется максимальными значениями как ошибок, так и абсолютных размеров почти всех признаков (табл.1). В связи с этим надо отметить, что у личинок абсолютные значения признаков также больше в популяции III, чем в популяциях I и II. Хотя в размерах признаков имеет место трансгрессия, в популяции III наблюдается тенденция к увеличению абсолютных значений морфометрических признаков у большей части особей (табл.4).

И наконец, популяция III отличается от I и II присущим ей геномным полиморфизмом, т.е. наличием добавочной В-хромосомы.

Кариофонды популяций I и II, как было сказано выше, различались морфофункциональным состоянием ядрышка и эухроматических районов хромосом (Качворян, 1989). В связи с этим было сделано предположение, что это явление может играть роль в дивергенции популяций. Однако изучение фенотипических признаков личинки и куколки популяций I и II, выявившие одинаковые степень и характер изменчивости у них, привело к мысли, что значение, которое придавалось этому явлению, в данном случае преувеличено.

Таким образом, анализ трех популяций *T. kondici* обнаружил отклонения в популяции III в фенотипических признаках личинки и куколки и одновременно в

кариотипе. Поскольку эта популяция развивается в условиях антропогенного воздействия, можно высказать предположение, что отклонения связаны именно с этим фактором. Сравним условия, в которых развиваются эти три популяции. Популяции I и II развиваются в ручьях, протекающих в лесном массиве, где воздействие антропогенных факторов минимально. Популяция III развивается в ручье, протекающем в саду, который из года в год опрыскивают ядохимикатами. Это дает возможность предполагать, что кариологические и фенотипические отклонения, обнаруженные в популяции III и отличающие ее, пусть даже не в очень значительной степени, от популяций I и II, являются реакцией генофонда этого вида на загрязнения условий обитания.

С п и с о к л и т е р а т у р ы

- Животовский Л. А. Показатель внутрипопуляционного разнообразия // Журн. общ. биологии. 1980. Т. 41, № 6. С. 828-836.
- Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38-44.
- Качворян Э. А. Сравнительно-кариологическое изучение кровососа *Testisimulium kondici* (Bar.) (Diptera, Simuliidae) из двух географически разобщенных популяций Армении // Биол. журн. Армения. 1988. Т. 41, № 9. С. 752-755.
- Качворян Э. А. Ядрышковый полиморфизм в природных популяциях мошки *Testisimulium kondici* // Паразитология. 1989. Т. 23, вып. 2. С. 134-138.
- Качворян Э. А. Тоноян Э. А. Анализ морфометрических признаков личинок популяций *Testisimulium kondici* (Bar.) (Diptera, Simuliidae), развивающихся в условиях антропогенного воздействия и без него // Биол. журн. Арм. 1990. Т. 43, № 8. С. 665-672.
- Рубцов И. А. Фауна СССР. Насекомые двукрылые. Мошки (сем. Simuliidae). Л.: Изд-во АН СССР, 1956. Т. 6, вып. 6. С. 859.
- Тертерян А. Е. Мошки (Simuliidae) Фауна АрмССР. Насекомые двукрылые. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1968. С. 270.

Институт зоологии, Ереван

Поступила 19.11.1991

ANALYSIS OF THE MORPHOMETRIC CHARACTERS IN THE PUPAE OF THREE POPULATIONS OF *TETISIMULIUM KONDICI* (DIPTERA: SIMULIIDAE)

E. A. Kachvorian, Z. V. Usova, P. P. Hambarian

Key words: Simuliidae, *Testisimulium kondici*, interpopulational differences

S U M M A R Y

In the pupae of three populations of *Testisimulium kondici* (Bar.) the variations of nine quantitative characters are determined. The discrepancies between these populations are analyzed. With the help of statistical indices the specific distinctions of one of the studied populations from two others, which are not essentially different, is established. Earlier (Kachvorian, 1989; Kachvorian and Tonojan, 1990) caryological and phenotypical differences between the larvae of these populations were found. Considering that the isolated population develops under anthropogenic influence a link between the above discrepancies and this influence is assumed to exist.