

УДК 595.772(470.324)

ФЕНОТИПИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЛЕПНЕЙ *Chrysops relictus* (Diptera, Tabanidae) ВОРОНЕЖСКОЙ ОБЛАСТИ

© 2001 г. О.П. Негрбов, Ю.В. Шишлова, О.О. Маслова

Воронежский государственный университет

В данной работе изучается фенотипическое разнообразие в окраске брюшка у особей рода *Chrysops* (*Chrysops relictus*) в различных биотопах. Были выявлены фены по признаку пигментации. Проведен сравнительный анализ фенотипической изменчивости пятен брюшка, а также отмечено попарное сходство исследуемых популяций. Результаты подтвердили возможность использования *Chrysops relictus* в фенетических исследованиях.

ВВЕДЕНИЕ

Одним из главных достижений общей биологии первой половины XX века является выявление популяционного уровня как качественного своеобразного уровня организации жизни на Земле.

Популяция – устойчивые группировки особей одного вида, объединенных обменом генетической информации и местом в потоках вещества и энергии, связывающих воедино всю биосферу [17].

Для вскрытия общих закономерностей жизни популяций необходимы широкие генетические исследования, однако они вряд ли станут возможными в ближайшем будущем. Выход из этого положения заключается в развитии фенетики популяций [15].

Возникновение фенетики (впервые этот термин применил М.В. Тимофеев-Ресовский в 1973 году [4]), как самостоятельного направления исследований, связано с появлением нового методологического подхода к исследованию природных популяций. Этот подход заключается в выявлении и изучении дискретных вариаций любых признаков (морфологических, физиологических, биохимических и др.), маркирующих своим присутствием генетические особенности разных групп особей внутри вида [17].

Таким образом, фенетика – распространение генетических подходов и принципов на виды и формы, генетическое изучение которых затруднено или невозможно [16].

Предметом фенетики выступает внутривидовая изменчивость, доводимая в конечном итоге до рассмотрения дискретных признаков особи – фенов. Фенами называются любые дискретные альтернативные вариации признаков и свойств особей, которые на всем имеющемся материале (обязательно многочисленном, что означает не менее двадцати пяти особей [14]) далее неподразделимы без потери качества. Фены всегда отражают генетическую конституцию данной осо-

би, а своей частотой – генетическую структуру популяции и других групп особей данного вида [15]. Поскольку число признаков фенотипа практически бесконечно, а число генов у каждого вида имеет конечный характер, в будущем, при развитии фенетических методов анализа фенотипа, всегда можно найти фены, маркирующие любой ген [15].

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

В последние годы накоплена довольно обширная литература по изменчивости окраски в самых различных классах животных [2, 1, 8, 11, 5, 10].

Литературные данные по изменчивости слепней немногочисленны и не касаются анализа фенотипического разнообразия по окраске брюшка.

В качестве объекта фенетического исследования был выбран вид *Ch. relictus* из семейства *Tabanidae*. Этот вид широко распространен, лет имаго в мае-августе.

Сбор материала проводился в течение летнего периода (июнь – август) 1998-1999 годов в биотопах различных районов Воронежской области: 1-я выборка – открытый пойменный луг р. Усманки (Новоусманский район), 2-я выборка – пойма р. Усманки, ограниченная лесом (Новоусманский район), 3-я – разнотравный луг у прудов (Каширский район), 4-я выборка – пойменный луг реки Битюг (Эртильский район) и 5-я выборка 1947 года, собранная на лесной поляне соснового леса в Россошанском районе. В связи с тем, что радиус активности пестряка реликтового достаточно высок, то выборки делались на значительном удалении друг от друга.

На первом этапе работы, было выявлено 148 фенов брюшка. При этом учитывалось наличие, расположение и величина различных пятен, а также характер общего фона (светлый и темный). При дальнейшем изучении возможно объединение некоторых фенов.

Для выделения фенов была использована методика, разработанная Е.П. Климец [7]: на первом этапе шло

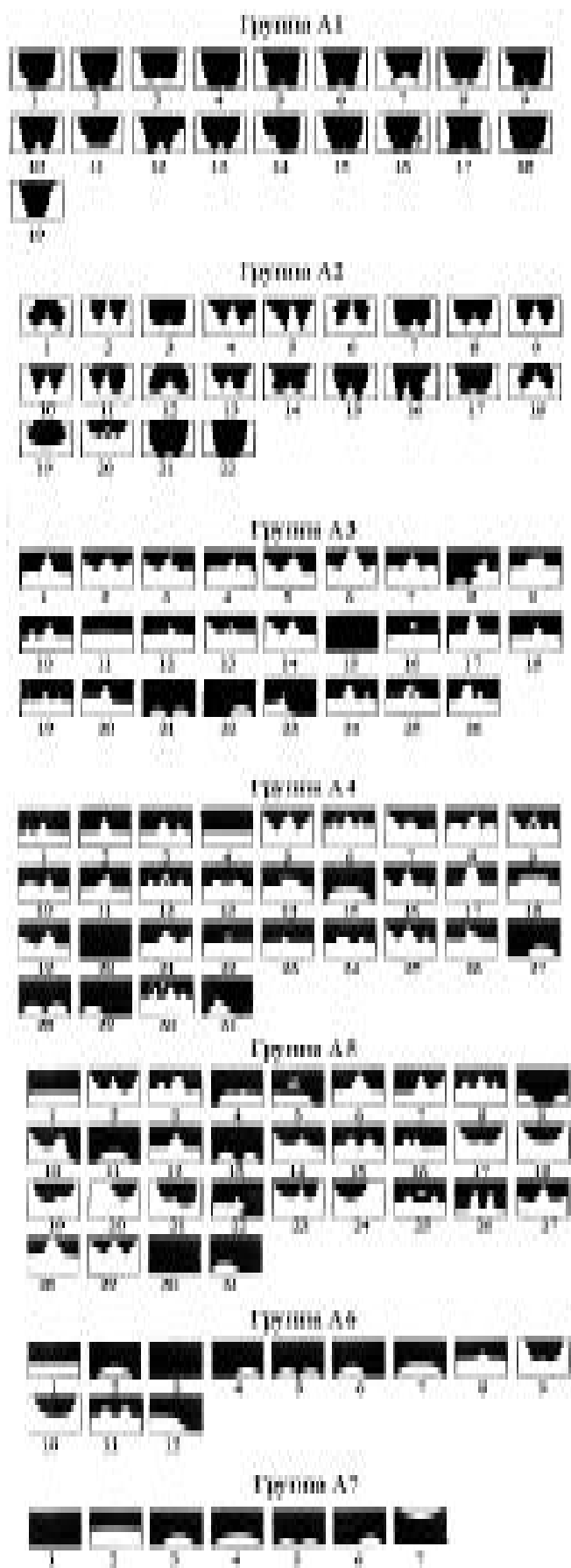


Рис. 1. Фены рисунка сегментов брюшка слепней *Chrysops relictus* (Diptera, Tabanidae) из различных биотопов

рассмотрение целостного рисунка; затем отбирались формы, различающиеся несколькими элементами рисунка; эти формы зарисовывались и классифицировались. После этого все фены одного сегмента объединялись для удобства в группу А с индексом, в зависимости от номера сегмента брюшка. Причем, каждый фен в группе также под своим индексом (рис. 1).

Обработка полученных данных проведена по методике Л.А. Животовского [6], которая основана на показателях внутривидового разнообразия и сходства популяций по полиморфным признакам.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе эксперимента были выделены фены: В I-й популяции в группе А1 – 11 фенов, в А2 – 12 фенов, в А3 – 14, в А4 – 19, в А5 – 14, в А6 – 8, в А7 – 7 фенов. Во II-й популяции в А1 группе – 8 фенов, в А2 – 8, в А3 – 5, в А4 – 10, в А5 – 10, в А6 – 5 и в А7 – 3 фена. В III-й популяции было выделено: в группе А1 – 11 фенов, в А2 – 12, в А3 – 10, в А4 – 14, в А5 – 15, в А6 – 6 и в А7 – 4 фена. В IV-й популяции было выделено: в группе А1 – 6 фенов, в А2 – 6, в А3 – 1, в А4 – 1, в А5 – 5, в А6 – 5 и в А7 – 2 фена. В V-й популяции было выделено: в группе А1 – 7 фенов, в А2 – 12, в А3 – 13, в А4 – 10, в А5 – 11, в А6 – 5 и в А7 – 5 фенов.

Можно отметить, что выборки *Ch. relictus* из различных мест учетов отличаются друг от друга. В каждой выборке есть фены, не встречающиеся в других. Такие фены можно использовать в качестве маркеров популяций [3, 13]. Так, например, такими маркерами для второй выборки являются 21, 22 фены. Для третьей – 24, 25, 26 фены. В пятой популяции маркерами служат 23, 28, 29, 31 фены.

Вместе с тем отмечены и фены, характерные для всех выборок. Так, наиболее часто встречаются во всех выборках 1-й, 2-й фены во всех сегментах, а в четвертом сегменте брюшка и 4, 5, 6-й фены. Для них характерны и близкие показатели частоты встречаемости. Это подтверждает положение о том, что «сходные фены имеют и сходную частоту встречаемости» [3, 13]. Кроме этого в четвертой выборке есть особенность: здесь в третьем и четвертом сегменте брюшка наблюдается мономорфизм, когда во всей выборке встречается только один фен.

Если проанализировать популяции по группам фенов, то можно отметить, что в А1, А2 группах фенов внутривидовое разнообразие с относительно равными характеристиками. В А3 этот показатель выше в первой выборке, затем он постепенно снижается от третьей до второй и далее до четвертой популяции. Наибольшее значение показатель μ занимает в А4 группе фенов (исключение составляет четвертая выборка – причина указана выше). В А5-А7 группах степень разнообразия выше в первой выборке, остальные с относительно выровненными значениями.

Разнообразие фенотипов выборок *Chrysops relictus* из разных биотопов (%)

Выборки	Число особей	Среднее число фенотипов ($\bar{\mu}$) с ошибкой ($S\bar{\mu}$)	Число редких фенотипов (\bar{h}) с ошибкой ($S\bar{h}$)
I	50	9,61±0,259	0,199±0,016
II	25	6,02±0,191	0,140±0,027
III	50	7,91±0,208	0,209±0,021
IV	26	3,22±0,084	0,132±0,023
V	62	6,53±0,225	0,274±0,025

Что касается доли редких фенотипов, то в А1, А2 группе этот показатель выше в первой выборке, а в четвертой принимает минимальные значения, две другие точки сбора с промежуточными показателями. В группе А3 фенотипов показатель \bar{h} с наибольшим значением во второй выборке, а в остальных группах фенотипов (А4-А7) лидирующее положение занимает третья выборка: здесь показатели выше по сравнению с другими популяциями.

Отдельно следует рассмотреть выборку 1947 года. Так, здесь степень фенетического разнообразия относительно ровного характера с наибольшим своим значением в третьем сегменте брюшка, что отличается от сниженных значений этого показателя в третьем сегменте в остальных выборках. В целом внутривидовое разнообразие невысокое. Доля редких фенотипов характеризуется относительно большим показателем в четвертом и шестом сегментах брюшка, причем ни в одной другой выборке показатель \bar{h} больше не достигает такого уровня.

Поскольку популяция состоит не из фенотипов, а из множества особей, обладающих разными фенотипами, целесообразно рассматривать не только фенетический признак популяции, но и другой – фенотипический [9] (табл. 1).

Оказалось, четвертая выборка отличается меньшей степенью разнообразия фенотипов. Наибольшее

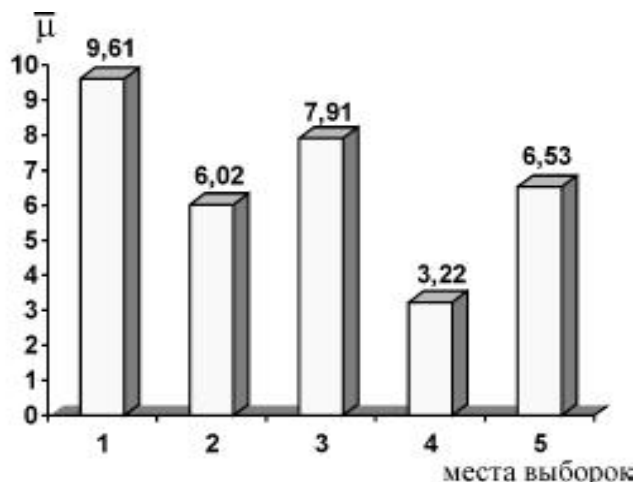


Рис. 2. Среднее число фенотипов ($\bar{\mu}$) в различных выборках *Chrysops relictus*

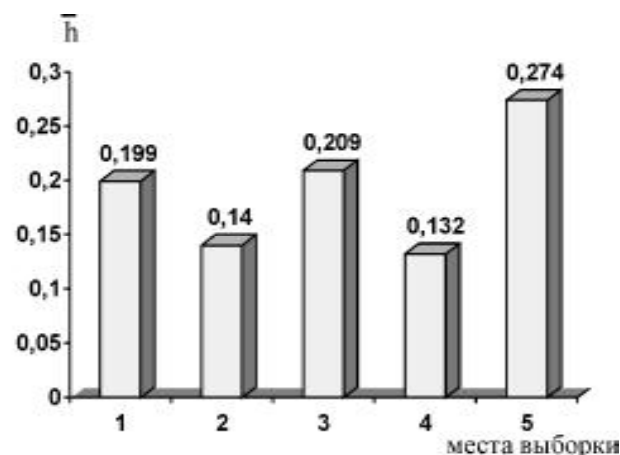


Рис. 3. Доля редких фенотипов (\bar{h}) в различных выборках *Chrysops relictus*

значение $\bar{\mu}$ наблюдается в первой выборке. Промежуточные значения занимают вторая, третья и пятая популяции. В целом степень разнообразия фенотипов довольно высока.

Это удобно проследить по гистограммам (рис. 2). Так, первая и четвертая выборки заметно отличаются по среднему числу фенотипов друг от друга и от остальных выборок. Для второй и третьей эти показатели относительно выровнены. Выборка 1947 года по фенотипическому разнообразию приближается ко второй.

Показатель доли редких фенотипов (\bar{h}) оценивает структуру разнообразия выборок. На его основе уже можно говорить о стабильности популяций [12]. Самый высокий показатель \bar{h} наблюдается в пятой выборке 1947 года. Что касается остальных выборок, то первая и третья характеризуются относительно выровненными значениями. То же самое можно сказать о второй и третьей выборках. В целом показатель доли редких фенотипов во всех пяти выборках незначителен (рис. 3).

Исходя из полученных данных можно сделать вывод, что четвертая выборка характеризуется самыми низкими значениями $\bar{\mu}$ и \bar{h} , что позволяет говорить о стабильности среды обитания для данной популяции. Такой же вывод вытекает при рассмотрении первой и второй выборок, где показатели доли редких фенотипов также относительно низкие.

Показатели среднего сходства фенотипических групп (\bar{r})

сравниваемые выборки	I-III	II-IV	III-IV	I-IV	II-III	I-II	V-III	V-I	V-IV	V-II
среднее сходство фенотипических групп (\bar{r})	0,712± 0,0150	0,627± 0,0016	0,603± 0,0021	0,605± 0,0721	0,674± 0,0903	0,651± 0,0976	0,625± 0,0180	0,662± 0,0190	0,704± 0,0204	0,639± 0,0240

Выборка 1947 года отличается своей сравнительно невысокой степенью разнообразия при высоком значении доли редких фенотипов. По-видимому, это объясняется разнообразием условий лесной поляны. Почти такая же тенденция прослеживается и в третьей выборке, где пойменный луг сочетается с непосредственным соседством соснового леса.

Несмотря на различия в выборках наблюдается и целый ряд сходств.

Поэтому был проведен анализ попарного сходства популяций (табл. 2).

Выяснилось, что показатель \bar{r} имеет наибольшее значение при сравнении сходства первой и третьей популяций (0,712). Затем постепенно показатель \bar{r} снижается до наименьшего значения в сравнении третьей и четвертой выборок (0,603).

ВЫВОДЫ

В целом, для всех популяций характерны высокие показатели внутривидового фенотипического разнообразия.

Невысокие показатели доли редких фенотипов говорят о стабильности популяции. Возможно, это связано с тем, что данные популяции представляют собой открытые системы, где идет свободный обмен генетической информацией со смежными популяциями. На этом фоне выделяются пятая и третья популяции, где относительно невысокое фенотипическое разнообразие сочетается с высокой долей редких фенотипов. Вероятно, это объясняется разнообразием условий в данных биотопах: пойма и непосредственное соседство леса в третьей выборке, и лесная опушка в пятой. Сравнительный анализ попарного сходства популяций показывает, что в целом все популяции обладают довольно высокими показателями сходства (это относится и к выборке 1947 года), что, по-видимому, объясняется сходными условиями существования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Абылкасымова Т.А.* Выделение фенотипов окраски надкрыльев жуков-нарывников // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1983. С. 62.
2. *Баранов А.С.* Маркировка фенами разного масштаба внутривидовых группировок разного ранга // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 170-177.
3. *Береговой В.Е.* Изменчивость двух групп популяций полиморфного вида пенницы обыкновен-

ной на Урале // Проблемы эволюции. – Новосибирск, 1972. – Т. 2 – С. 170-178.

4. Большой энциклопедический словарь // Под ред. Гилярова М.С. / – М.: Большая Российская Энциклопедия, 1998. – 864 с.

5. *Гайдук В.Е.* Полиморфизм окраски и территориальное распределение зайца русака (*Lepus euroaeris* Pall.) // Физиологическая и популяционная экология животных. Саратов, 1983. С. 143-145.

6. *Животовский Л.А.* Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38-44.

7. *Климец Е.П.* Дискретные вариации рисунка на дорсальной стороне тела колорадского жука // Популяционная фенетика. М.: Наука, 1997. С. 45-58.

8. *Кохманюк Ф.С.* Изменчивость фенетической структуры популяций колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) в пределах ареала // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 233-243.

9. *Ларина Н.И.* Общие проблемы и методы фенетических исследований // Физиологическая и популяционная экология животных. – Саратов, 1978. Вып. 5(7). С. 12-22.

10. *Лихацкий Ю.П.* Опыт фенетического исследования птиц // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 132-140.

11. *Сергиевский С.О.* Фенотипическая структура континуальных популяций // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 104-111.

12. *Шныков А.В.* Оценка фено-генетической структуры популяций // Сравнительный анализ некоторых биологических параметров и методов их обработки применительно к системе биомониторинга. Автореферат. Саратов, 1998. С. 9-10.

13. *Шуваев Е.Е.* Фенетическая характеристика травяного клопа Усманского Бора // Состояние и проблемы экосистем Усманского Бора. – Воронеж, 1992. С. 103-107.

14. *Яблоков А.В.* Изменчивость млекопитающих. М.: Наука, 1966. – 363 с.

15. *Яблоков А.В.* Популяционная биология: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. – М.: Высш. шк., 1987. – 303 с.

16. *Яблоков А.В.* Фенетика. Эволюция, популяция, признак. – М.: Наука, 1980. – 132 с.

17. *Яблоков А.В., Ларина Н.И.* Введение в фенетику популяций. М.: Высш. шк., 1985. С. 236-249.