

УДК 595.768.11

© 1992 г.

Д. Л. Гродницкий, П. П. Морозов и В. П. Черкашин

СРАВНЕНИЕ ПОПУЛЯЦИЙ УСАЧА *MONOCHAMUS URUSSOVI* FISCH. (COLEOPTERA, CERAMBYCIDAE) ПО ГРУППЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫХ ПРИЗНАКОВ

[D. L. GRODNITSKY, P. P. MOROZOV a. V. P. CHERKASHIN. MORPHOMETRIC ANALYSIS OF DIFFERENT POPULATIONS OF THE FIR SAWYER *MONOCHAMUS URUSSOVI* FISCH. (COLEOPTERA, CERAMBYCIDAE)]

Изучение изменчивости отдельных видов насекомых представляет интерес для решения различных теоретических и практических проблем биологии. Одной из задач при этом является сравнение двух и более популяций по качественным и (или) количественным признакам. Проблема, которую приходится решать на первом этапе любого популяционно-морфологического исследования, представляет собой поиск параметров, по которым различаются особи разных популяций исследуемого вида. В идеальном случае существует такой промер, вариационные ряды которого различны для выборок из разных популяций и не перекрываются. Однако определение такого признака затруднено тем, что выбрать нужную переменную из всего разнообразия возможных измерений частей тела насекомого без длительной предварительной подготовки в большинстве случаев невозможно. Поэтому часто поиск проводится либо на уровне интуиции и опыта исследователя, либо ручным перебором большого числа различных параметров. Последнее значительно увеличивает объем работы, не повышая в то же время вероятность успешного ее завершения, поскольку само существование прерывистых количественных признаков вовсе не гарантировано для каждого вида и является скорее исключением, чем правилом (Терентьев, 1959). Поэтому целесообразным представляется сравнение популяций не по одному-двум прерывистым, а по комплексу непрерывных переменных. Для решения подобных задач в последнее время успешно применяются методы многомерной статистики. Предлагаемая работа содержит одно из возможных решений проблемы выбора нескольких наиболее значимых признаков из большого количества морфологических измерений. Авторы благодарят Г. Б. Кофмана за ценные консультации, а также В. П. Ветрову и С. М. Лощева за предоставление части материала.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В качестве объекта изучения выбран черный пихтовый усач (*Monochamus urussovi* Fisch.) — одно из наиболее вредоносных насекомых темнохвойных лесов Сибири. Особи собраны в трех географических точках: пос. Корфовский (Хабаровский край), пос. Новоярцево и устье р. Гаревка (Красноярский край, среднее течение р. Енисей). Удаленность мест сбора друг от друга позволяет предполагать, что собранные жуки представляют три различные популяции. Объем выборок составляет соответственно 20, 30, 15 самцов и 15, 30, 14 самок.

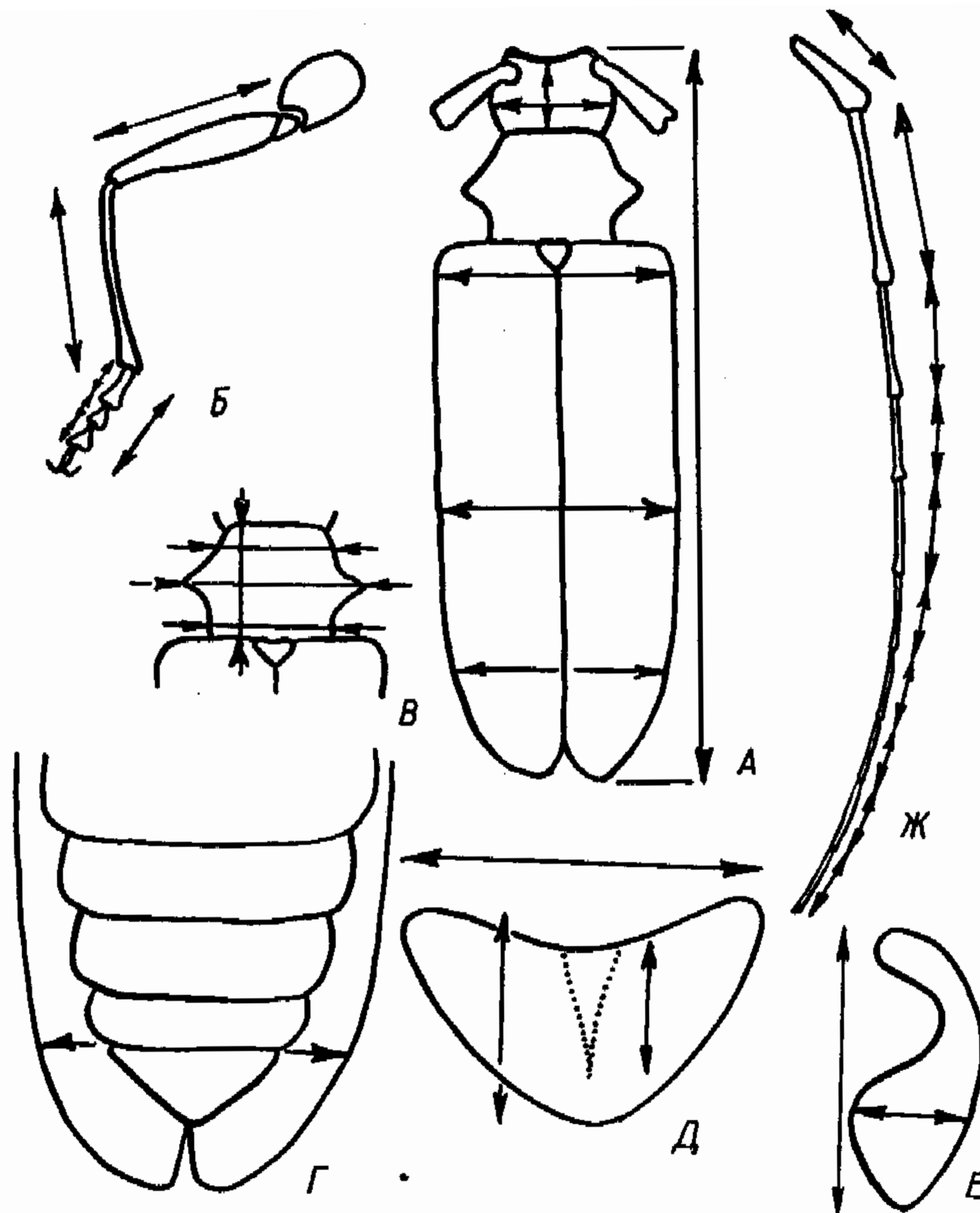


Рис. 1. Промеры тела (А) и его частей: конечности (Б), переднеспинки (В), вершины надкрылий (Г), щитка (Д), глаза (Е) и антенны (Ж).

Измерения проводились с помощью окулярной линейки микроскопа МБС-9. Для сравнения групп между собой взят комплекс из 46 метрических признаков. Измерялись высота заднегруди, длина и ширина темени, глаза, переднеспинки, элитры, щитка, трех проксимальных члеников передней лапки, длина тела, антенны и всех ее члеников, неопушенной полосы щитка, всех конечностей и бедра, голени и лапки каждой из них, средняя длина ноги. Ширина переднеспинки и надкрылий измерена в трех местах. Схема измерений представлена на рис. 1.

Кроме этого, вычислены 23 реляционных признака (индекса), представляющих соотношения отдельных морфологических измерений. Рассчитаны отношения длин передней ноги и антенны, щитка и элитры, проксимального членика жгутика антенны и передней ноги, неопушенной полосы щитка и его общей длины, щитка и антенны, передней и задней конечностей, переднеспинки и антенны, задней лапки и всего тела, а также отношение длины к ширине темени, щитка, переднеспинки (для каждого из трех измерений) и ширины к длине глаза, всех члеников задней лапки и надкрылий (для каждого значения ширины). Дополнительно рассчитаны несколько сложных индексов, предложенных Шаровой (1981) для различения жизненных форм жуужелиц: отношения высоты заднегруди к длине тела, длины глаза к квадратному корню из длины тела, средней длины ног, возведенной во вторую степень, к произведению длины и ширины надкрылий в области плечевых бугров.

Попарное сравнение имеющихся групп жуков проведено методом линейного дискриминантного анализа. Алгоритм программы составлен так, что при сравнении двух классов, включающих $n_1 + n_2 = n$ наблюдений, по комплексу из p переменных проверяется достоверность различия векторов средних параметров этих классов по статистике:

$$\tilde{F} = \frac{n-p-1}{p(n-2)} T^2,$$

которая в случае совпадения средних имеет F -распределение со степенями свободы $q_1=p$ и $q_2=n-p-1$. Существование различий между популяциями по средним векторам позволяет выполнить дальнейший анализ набора признаков с тем, чтобы исключить из него «шумовые» компоненты, которые слабо влияют на специфические черты внешнего облика особей из данной популяции. Для этого определяются показатели необходимости признаков u_i и проверяется гипотеза о равенстве 0 этих показателей. Основой для проверки служит степень уменьшения «статистического расстояния» между совокупностями: $T^2 = \frac{n_1+n_2}{n_1n_2} \cdot \frac{1}{n_1+n_2-2} D^2$ (где D^2 — расстояние Махаланобиса) при отбрасывании одного из признаков. Если изменение расстояния незначительное (что проверяется по статистике $F_{u_i} = (n-p-1) \frac{u_i}{1+T^2-u_i}$, которая имеет точное F -распределение со степенями свободы $q_1=1$ и $q_2=n-p-1$), то признак отбрасывается и алгоритм повторяется сначала для меньшего количества признаков. Если избыточных переменных несколько, то исключается та, для которой u_i минимально. Условием остановки процесса вычислений служит отсутствие избыточных признаков, однако часто интересно с позиций этих критериев упорядочить все, в том числе и существенные, переменные. Такой алгоритм дает возможность проранжировать все признаки по их значимости для разделения двух данных популяций.

Поскольку черный пихтовый усач характеризуется отчетливо выраженным половым диморфизмом, то группы самцов и самок рассматривались независимо друг от друга. Таким образом, статистическая обработка данных свелась к решению задач по вычислению дискриминантной функции для пар выборок из популяций «Новоярцево» — «Корфовский», «Новоярцево» — «Гаревка» и «Корфовский» — «Гаревка» для каждого пола отдельно.

Кроме этого, проведен корреляционный анализ признаков по стандартной методике. Для оценки вариабельности отдельных признаков для каждого из них рассчитаны среднее квадратичное отклонение и коэффициент вариации.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Дискриминантный анализ различия рассматриваемых популяций вначале проведен отдельно по метрическим и по реляционным признакам. Затем из каждой совокупности признаков были выбраны наиболее значимые, и из них составлены комбинированные комплексы, включающие промеры и индексы. При этом ряды признаков для самцов и для самок существенно различались между собой.

Сравнение популяций по таким комплексам из 20 параметров показало высокодостоверное (уровень значимости 0.001) различие групп жуков. Однако известно, что для получения надежных, хорошо повторяющихся результатов при сравнении двух классов методом дискриминантного анализа общее число измерений в каждом классе должно превышать число признаков, вовлекаемых в анализ, не менее чем втрое (Williams, Titus, 1988). В такой ситуации при использовании всего комплекса из 20 переменных величина выборки из каждой популяции должна составлять не менее 120 жуков (по 60 самцов и самок), с каждого из которых необходимо снять по 46 промеров. Такой объем технической работы делает практически невозможным изучение изменчивости вида в пределах ареала, когда требуется сравнить не 2—3, а значительно большее число популяций. Поэтому общее число промеров и индексов в каждом ряду было ограничено до 7 наиболее значимых признаков. Для самцов выбраны длина антенны (1), отношение длины темени к его ширине (2), длина первого членика жгутика антенны (3), отношения: ширины к длине дистального членика передней лапки (4), длины передней ноги к длине антенны (5), признака 3 к 1 (6) и признака 3 к длине передней ноги (7). Для самок наиболее значимыми оказались признаки: длина тела (1) и щитка (2), отношение удвоенной ширины переднеспинки между шипами к сумме значений ширины ее переднего и заднего краев (3), соотношения длин тела и антенны (4), переднеспинки и антенны (5), щитка и элитры (7), а также отношение длины темени к его ширине (6).

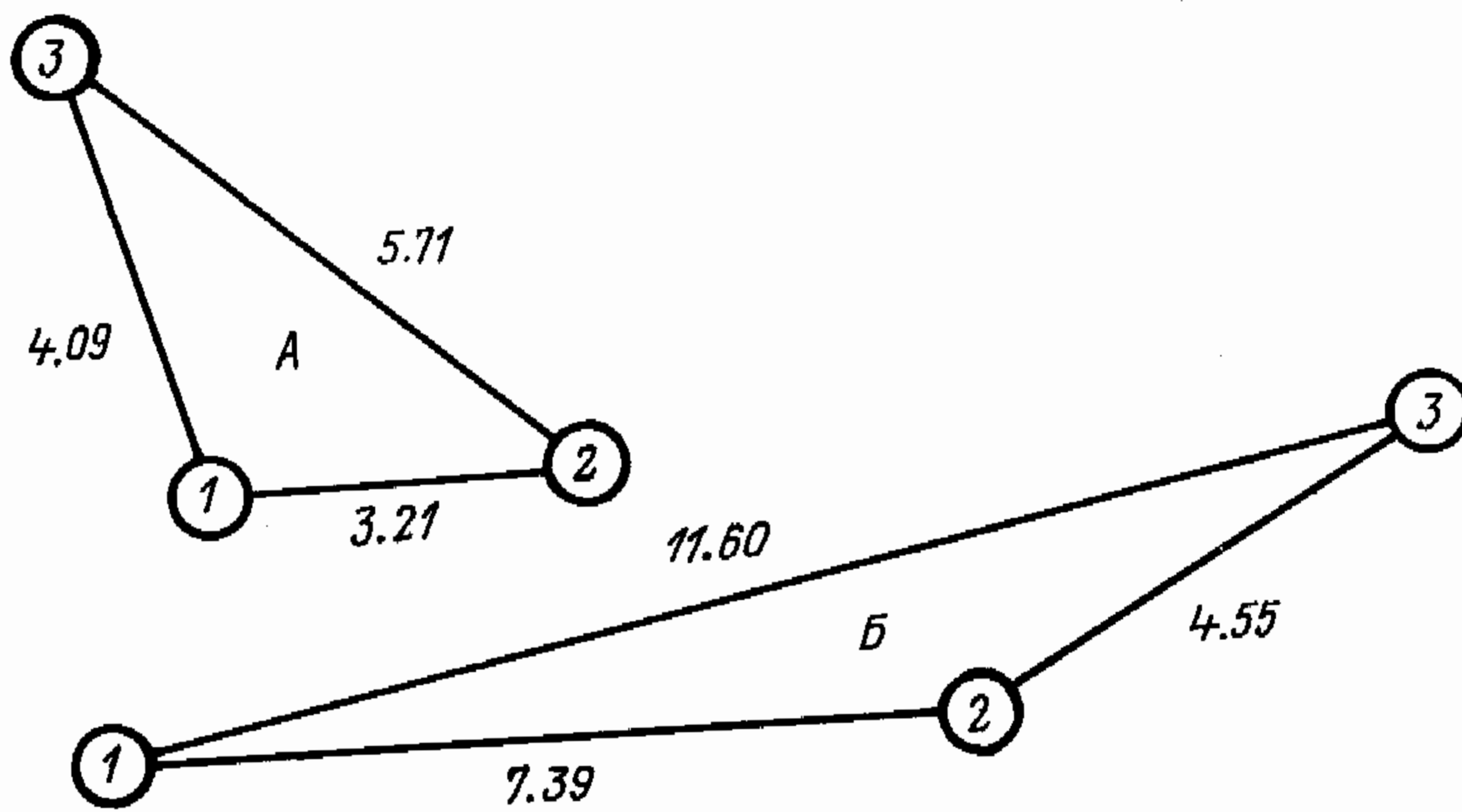


Рис. 2. Сравнение популяций черного пихтового усача по комплексу из 7 признаков. А — самцы, Б — самки. Популяции: 1 — «Корфовский», 2 — «Гаревка», 3 — «Новоярцево». Вдоль сторон треугольников отложены значения расстояния Махаланобиса.

Сравнение имеющихся выборок по данным признакам показало, что популяции лучше различаются по самкам, чем по самцам (рис. 2). Причиной этого может служить несколько большая изменчивость самцов по сравнению с самками (см. таблицу): признаки последних характеризуются в среднем меньшими показателями рассеяния, что обуславливает меньшее перекрывание их вариационных рядов.

Кроме этого, отмечено, что различие между самками из популяций «Гаревка» и «Новоярцево» выражено слабее, чем между каждой из них и группой «Корфовский». Это может быть объяснено двумя причинами. Во-первых, географическое расстояние между енисейскими популяциями гораздо меньше, чем между каждой из них и местом сбора жуков на Дальнем Востоке. Возможно, такая удаленность обуславливает обособленность корфовской выборки. Во-вторых, известно, что фенотип усачей в высокой мере зависит от вида

Корреляционная матрица комплекса признаков (пояснения в тексте)

Пол	Номер признака	1	2	3	4	5	6	7
Самцы	1		0.069	0.974	-0.002	-0.583	-0.564	-0.077
	2			0.039	-0.104	0.013	-0.179	-0.179
	3				0.074	-0.528	0.207	-0.366
	4					0.173	0.073	0.265
	5						0.510	-0.567
	6							0.414
	\bar{x}	60.0	0.75	10.7	0.96	0.38	0.18	0.47
	v	19.8	15.1	17.9	10.8	5.80	5.10	5.40
Самки	σ	11.9	0.10	1.90	0.10	0.02	0.01	0.03
	1		0.723	0.354	0.174	-0.056	0.251	0.460
	2			0.435	0.210	-0.123	0.372	0.766
	3				0.297	0.120	0.145	0.280
	4					0.640	0.488	0.179
	5						0.039	-0.112
	6							0.335
	\bar{x}	19.6	1.09	1.36	0.80	0.12	0.67	0.56
v	15.7	20.8	4.60	5.90	5.80	9.80	14.1	
σ	3.07	0.23	0.06	0.05	0.01	0.07	0.08	

Примечание. \bar{x} — среднее значение признака, v — коэффициент вариации (%). Абсолютные размеры даны в мм, индексы — в долях единицы.

дерева, в котором происходит развитие личинок. Так, потомство одной пары, развившееся на разных кормовых породах, по внешним признакам может быть отнесено к разным видам (Craighead, 1921). Жуки в Красноярском крае были собраны в пихтовом лесу и вышли соответственно из стволов пихты сибирской. В Хабаровском крае особи *M. urussovi* собраны на лесоскладе, в окрестностях которого преобладали ель, кедр корейский и лиственные породы. Следовательно, второй причиной выраженного отличия популяции «Корфовский» от групп «Гаревка» и «Новоярцево» может быть различие видов деревьев, в которых развивались личинки усача.

Обработка результатов показала также, что при сравнении каждой пары популяций значимость отдельных признаков меняется. Параметр, наиболее важный для различения двух конкретных групп, может оказаться наименее значимым при сравнении другой пары и выпасть из дальнейшего анализа после первого же шага программы (рис. 3). Сходные результаты получены также при разделении географических форм косули по нескольким морфологическим признакам (Соколов и др., 1985). Следовательно, «худшие» и «лучшие» параметры существуют лишь в пределах данной совокупности. Поэтому в каждом случае в анализ необходимо вовлекать весь комплекс переменных, поскольку дальнейшее сокращение их числа может вызвать уменьшение разрешающей способности метода.

При добавлении или исключении какого-либо признака из рассматриваемой совокупности значимость других параметров, как правило, изменяется. Этот результат согласуется со сказанным выше и говорит о том, что вклад каждой переменной в разделение двух популяций усача определяется всем комплексом признаков, в составе которого эта переменная участвует в дискриминации двух классов.

Существует мнение, согласно которому для анализа сходства—различия

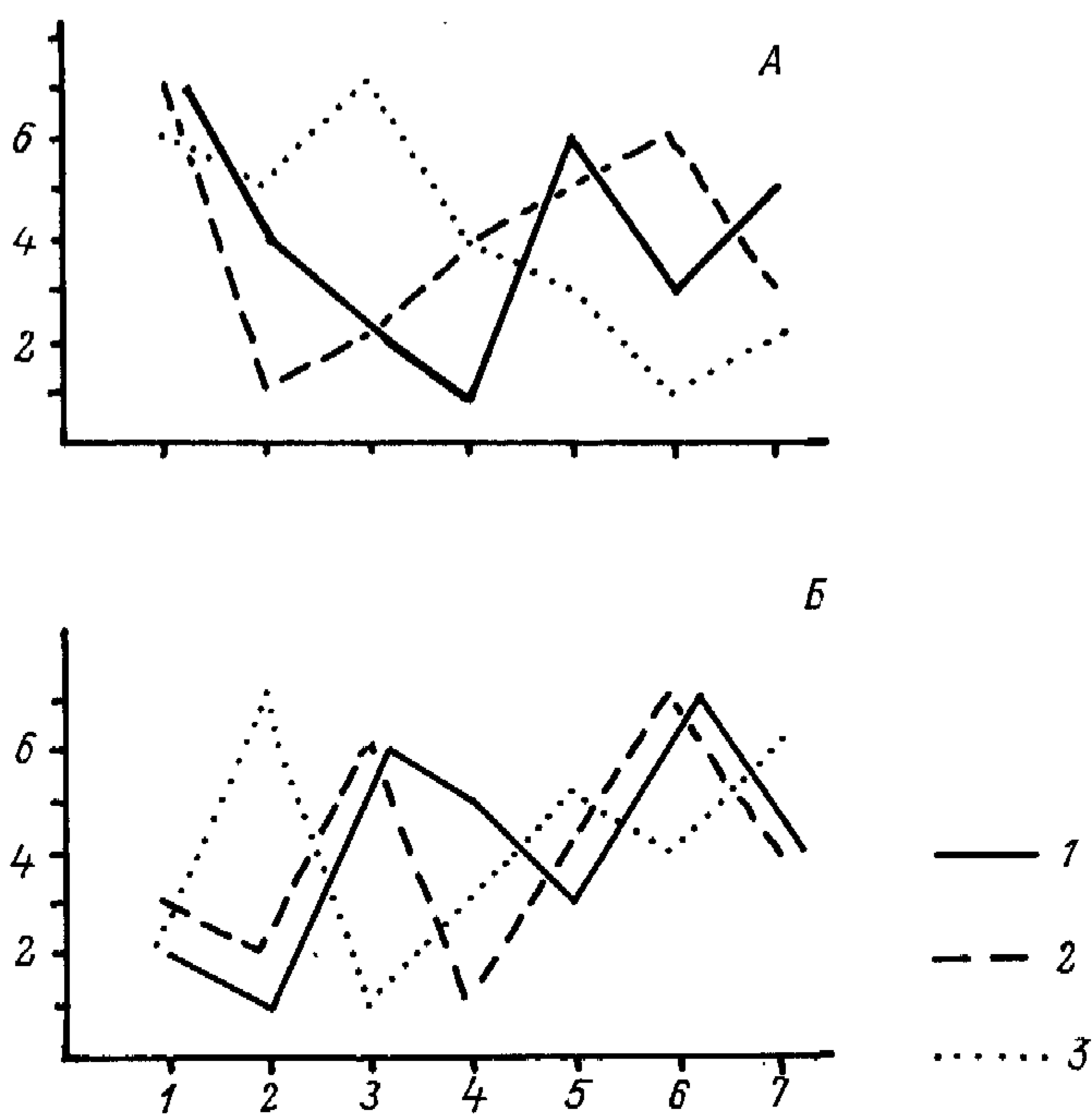


Рис. 3. Относительная значимость отдельных признаков при различных исходных данных.

А — самцы, Б — самки. По горизонтали: ход решения задачи (шаги, на каждом из которых отбрасывается один наименее значимый признак); по вертикали: признаки (пояснения в тексте). Популяции: 1 — «Корфовский»—«Гаревка», 2 — «Корфовский»—«Новоярцево», 3 — «Гаревка»—«Новоярцево».

групп особей желателно использовать признаки, относящиеся к разным корреляционным плеядам (Терентьев, 1959). Обработка данных корреляционного анализа показала, что метрические признаки связаны между собой тесной положительной корреляцией. Связь отдельного индекса с каждым из других параметров может носить любой характер, однако во всех случаях абсолютные значения коэффициентов корреляции меньше, чем для любой пары измерений. Относительная значимость любых двух признаков для различения конкретных популяций не обнаруживает видимой связи с их взаимной корреляцией: в решение задачи в одном случае могут внести наибольший вклад тесно связанные параметры (например, два промера), в других — нескоррелированные переменные (два индекса, индекс, промер).

Зависимость метрических и реляционных параметров наружного скелета насекомых от условий развития (Craighead, 1921; Linsley, 1959; Cerezke, 1977; Bergaust, 1986) снижает ценность полученных результатов. Поскольку на фенотипическую реализацию генотипа оказывают влияние физические параметры (температура, влажность) среды обитания личинок, вид и размеры дерева, из которого выходят жуки, то по найденному нашим методом различию между двумя популяциями нельзя судить о степени их генетической обособленности друг от друга и о наличии изолирующих факторов. Однако полученные данные, судя по всему, могут оказаться полезными при различении не только географических популяций черного пихтового усача, но и его трофических рас и сезонных группировок, а также других проявлений экологической структурированности отдельных популяций и всего вида в целом.

ВЫВОДЫ

1. Для исследования сходства—различия трех популяций черного пихтового усача методами дискриминантного и корреляционного анализа оказалось достаточным использование семи метрических признаков.

2. Группы самок из разных популяций различаются отчетливее, чем группы самцов.

3. Относительная значимость каждого признака для различения популяций определяется всем комплексом морфологических параметров, вовлекаемых в анализ, а также принадлежностью сравниваемых групп к тем или иным популяциям данного вида.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Соколов В. Е., Громов В. С., Бененсон И. Е. Многомерный статистический анализ морфометрических признаков черепа разных географических форм косули // Докл. АН СССР. 1985. Т. 282, № 2. С. 501—503.
- Терентьев П. В. Метод корреляционных плеяд // Вестн. ЛГУ. 1959. Сер. биол., вып. 2. С. 137—141.
- Шарова И. Х. Жизненные формы жуков (Coleoptera: Carabidae). М.: Наука, 1981. 360 с.
- Bergaust E. A. Diet-induced head allometry among foliage-chewing insects and its importance for graminivores // Science. 1986. Vol. 231, N 4737. P. 495—497.
- Cerezke H. F. Characteristics of damage in tree length white spruce logs caused by the white-spotted sawyer, *Monochamus scutellatus* // Canad. J. For. Res. 1977. Vol. 7, N 2. P. 232—240.
- Craighead F. C. Hopkins host-selection principle as related to certain cerambycid beetles // J. Agric. Res. 1921. Vol. 22. P. 189—220.
- Linsley E. G. Ecology of Cerambycidae // Ann. Rev. Ent. 1959. Vol. 4. P. 99—138.
- Williams B. K., Titus K. Assessment of sampling stability in ecological applications of discriminant analysis // Ecology. 1988. Vol. 69, N 4. P. 1275—1285.

SUMMARY

A discriminant analysis of three geographic populations of fir sawyer has been conducted by 46 absolute and 23 related morphological parameters. Seven indices contribute considerably to differentiation of the beetle populations. A role of every variable depends greatly on the starting data. Populations of the sawyer differ better by external characteristics of females than by the ones of males.