

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Институт проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова
Российской академии наук

На правах рукописи

Яцук Александра Алексеевна

Морфологическое и генетическое разнообразие злаковых мух рода *Meromyza* Meigen, 1830 (Diptera, Chloropidae)

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

по специальности 03.02.05 – энтомология

Научный руководитель:

д.б.н. А.Ф. Сафонкин

Москва, 2019

Содержание.

Введение	3
Цели и задачи	4
Новизна	5
Теоретическое и практическое значение	5
Положения, выносимые на защиту	6
Глава 1. Обзор литературы	7
Глава 2. Материал и методы	23
Глава 3. Изменчивость признаков внешней морфологии у злаковых мух рода <i>Meromyza</i> ..	30
Глава 3.1. Линейные размеры полос среднеспинки и щитка	30
Глава 3.2. Окраска полос среднеспинки и щитка	33
Глава 3.3. Цвет щупиков на примере вида <i>M. acuminata</i> Fed.	39
Глава 4. Морфология постгонитов в аспекте филогенетических взаимоотношений внутри рода <i>Meromyza</i>	42
Глава 4.1. Анализ морфологии постгонитов	42
Глава 4.2 Закономерности в изменчивости размеров постгонитов на уровне видов	52
Глава 4.3 Филогения рода на основе молекулярно-генетического анализа.	56
Глава 4.4 Закономерности в изменчивости размеров постгонитов на уровне кластеров ...	65
Глава 4.5 Закономерности в изменчивости формы постгонитов	74
Глава 4.6 Общие закономерности изменений морфологии постгонитов в процессе эволюции рода	86
Глава 4.7 Особенности изменчивости комплекса морфологических признаков у видов злаковых мух на уровне кластеров	88
Глава 5. Морфо-генетическое разнообразие в популяциях злаковых мух рода <i>Meromyza</i>	94
Глава 5.1 Закономерности в изменчивости постгонитов и генетическое разнообразие в популяциях злаковых мух	94
Глава 5.2. Изменчивость признаков внешней морфологии в популяциях злаковых мух..	105
Заключение	113
Выводы	117
Список литературы	118
Приложение 1. Дополнительные материалы для глав 3, 4, 5	134

Введение

Одной из ключевых задач современной эволюционной биологии является выявление факторов и процессов, приводящих к образованию новых видов. Дизруптивный отбор, включающий как поведенческие механизмы, так и географическую изоляцию, разделяет вид на обособленные группы, характеризующиеся своими комплексами признаков. В дальнейшем, стабилизирующий отбор, по, например, репродуктивному поведению, наоборот, поддерживает целостность новых видов (Картавцев, 2013). У насекомых существует комплекс поведенческих признаков, включающий пре-, копуляционные и посткопуляционные механизмы, определяющие не только успех репродукции, но и межвидовой изоляции (Сафонкин, 2011). На уровне копуляции изоляция часто связана с морфологией копулятивного аппарата (Sirota, 2003), поскольку его структура является одним из ведущих компонентов «консервации» видов (Shapiro, Porter, 1989). В связи с этим, изучение общих закономерностей изменения формы гениталий, корреляционных связей между изменениями формы полового аппарата и дивергенцией видов, уточнение диапазонов их изменчивости имеет большую теоретическую, в том числе для решения вопросов микроэволюции, и практическую значимость, в частности, для решения вопросов систематики.

При исследовании морфологических структур часто применяется метод морфометрического анализа, так как визуальное описание различий не позволяет количественно оценить изменчивость признака. Морфометрический анализ позволяет оценить величину изменчивости любой анатомической структуры, выделить наиболее важные признаки, определяющие внутривидовые и межвидовые различия, определить направление их изменений и установить последовательность их вовлечения в процесс дивергенции. Для выявления возможных путей эволюции, связанных с репродуктивным поведением, полученные закономерности морфологической изменчивости полового аппарата сопоставляются с филогенетическими связями исследуемой группы насекомых. Так у двукрылых на примере дрозофил проводились попытки изучения тонких механизмов формообразования половых органов самцов в процессе дивергенции видов (Куликов, Мельников и др., 2001).

Мухи рода *Meromyza* Meigen, 1830 представляются хорошим модельным объектом для исследования закономерностей в изменениях морфологических признаков в эволюции группы, поскольку их видовые различия определяются как признаками внешней морфологии так и хорошо выраженными элементами генитального аппарата самцов.

Род *Meromyza*, относится к семейству Chloropidae Rondani, 1856, являющемуся на открытых стадиях едва ли не самой массовой группой двукрылых (Нарчук, 1987). Имаго меромиз приурочены к открытым стадиям с низким травостоем, где одновременно встречается несколько разных видов (Лескова, 1952, 1953, Пантелеева, 1989), из которых 3-4

относятся к массовым (Сафонкин, Триселева и др., 2015). Использование одинаковых биоценозов разными видами предполагает существование механизмов репродуктивной изоляции, не связанных с экологическими или географическими преградами. Одним из таких механизмов может быть особая морфология полового аппарата самцов.

К настоящему времени выделено более 90 видов меромиз и на основе комплекса морфологических признаков разработана их систематика. В конце прошлого века несколькими авторами было начато изучение их филогенетических взаимоотношений на межвидовом уровне (Федосеева, 2003б, Нарчук, Федосеева, 2010, 2011, Hubicka, 1970), но результаты этих исследований были противоречивыми.

Известно, что род *Meromyza* преимущественно голарктический (Нарчук, Федосеева, 2010, 2011). За пределами Голарктики обитают лишь единичные виды. Ареалы большинства видов находятся в пределах бореальной части Палеарктики (Нарчук, Федосеева, 2011). К настоящему моменту у многих видов насекомых была обнаружена географическая изменчивость различных морфологических структур (Арнольди, 1939, AYTEKIN et al., 2007, Demari-Silva et al., 2014), в том числе размера и формы эдегуса (Kataev, 2012). Микроэволюционные процессы внутри популяций могут лежать в основе изменений важных морфологических признаков, определяя направления видообразования. Но в литературе нет данных, свидетельствующих о том, что у меромиз существуют популяционные различия по комплексу внешних признаков, а возможные межпопуляционные различия полового аппарата самцов по ареалу ранее не изучались.

Кормовые растения личинок меромиз относятся только к семейству Poaceae (Нарчук, Федосеева, 1982). Они повреждают не менее 20 видов злаков (Нарчук, Федосеева, 2010). Некоторые меромизы перешли на питание культурными злаками, в связи с чем, мухи этого рода имеют немаловажное значение как вредители сельскохозяйственных культур.

Все это подчеркивает необходимость более подробного изучения данной группы двукрылых в аспекте их эволюции и филогении.

Цели и задачи.

Цель работы заключается в комплексной оценке внутри и межвидовых различий злаковых мух рода *Meromyza* на основе изменчивости их морфологических признаков и генетического разнообразия.

Перед нами стояли следующие задачи:

– Определить диапазоны изменчивости размерных характеристик и закономерности формообразования генитального аппарата самцов на уровне видов и популяций.

– Оценить диапазоны изменчивости таксономически важных внешних признаков мезонотума и щупиков на уровне видов и популяций.

– Установить внутри и межвидовые отношения злаковых мух рода *Meromyza* с помощью молекулярно-генетического анализа.

– Установить возможные закономерности и корреляции между морфологической изменчивостью внешних признаков, генитального аппарата самцов и генетическим разнообразием злаковых мух рода *Meromyza* на уровне видов и популяций.

Новизна

Впервые на основе значительного объема материала проведен сравнительный анализ 26 видов злаковых мух рода *Meromyza*, включающий анализ изменчивости признаков внешней морфологии и генитального аппарата самцов и, для 24 видов, молекулярно-генетической изменчивости по гену COI мтДНК.

В результате работы впервые установлены статистически достоверные диапазоны изменчивости формы и размеров постгонитов и признаков внешней морфологии, на которых во многом основана идентификация видов.

На основе полученных морфологических и молекулярно-генетических данных меромизы впервые разделены на 8 кластеров. По этим кластерам впервые изучены микроэволюционные закономерности изменения формы постгонитов между видами меромиз и выявлена зависимость их размеров от степени близости видов к предковым гаплотипам. Выявлены типы изменчивости формы постгонитов, определяющие видовое разнообразие по данному признаку.

На примере голарктического вида *M. saltatrix*, евро-сибирского *M. nigriseta* и дауро-монгольского *M. acuminata* впервые установлены диапазоны изменчивости признаков внешней морфологии и генитального аппарата самцов на уровне популяций. Установлены критерии изменчивости генитального аппарата самцов, разделяющие популяции. Впервые выявлены внутри- и межпопуляционные закономерности генетического разнообразия *M. saltatrix*.

Теоретическое и практическое значение.

Результаты работы вносят вклад в исследование механизмов видообразования, связанного с эволюцией полового аппарата.

Результаты работы вносят вклад в изучение морфологии, филогении и эволюции злаковых мух рода *Meromyza*.

Изучение изменчивости элементов внешней морфологии и морфологии генитального аппарата самцов позволяет установить пределы возможности их использования в качестве диагностических признаков.

Использованный в работе подход может быть применен для изучения эволюционных связей внутри семейства Chloropidae и других близкородственных групп насекомых.

Положения, выносимые на защиту.

1) Диапазоны изменчивости площади передних отростков постгонитов в отличие от диапазонов изменчивости признаков внешней морфологии позволяют достоверно различить виды.

2) Филогенетическое древо меромиз с выделением 8 кластеров согласуется с морфологией их постгонитов. Внутри каждого кластера наблюдается уменьшение размеров переднего отростка постгонита у эволюционно более молодых видов по сравнению с видами, близкими к предковым гаплотипам.

3) Четыре типа изменчивости постгонитов меромиз, определяющие три направления эволюции их формы, характеризуют различия между видами, в том числе, два из них – между популяциями.

Глава 1. Обзор Литературы.

Морфология внешних признаков и генитального аппарата меромиз.

Представители рода *Meromyza* могут быть отделены от других родов семейства Chloropidae по комплексу признаков: С по краю крыла достигает только до R₄₊₅, R изогнуты по направлению к переднему краю крыла, f₃ утолщены, а t₃ изогнуты, третий членик усиков округлый, ариста не утолщена (Штакельберг, 1933а, 1933б, 1970; Федосеева, 1960а, 1960б, Нарчук, Федосеева, 2010).

Тело меромиз зеленовато-желтое (за исключением двух видов, у которых оно черного цвета), удлинненное. Его длина 3,5-6 мм. На среднеспинке имеются три полосы черного, коричневого или рыжего цвета. Глазковый треугольник с черным оцеллярным пятном. Задние бедра булавовидные (Нарчук, Федосеева, 2010, Федосеева, 2003б, Цыганков, 1929).

При исследовании признаков внешней морфологии меромиз особое внимание уделялось сезонной изменчивости в окраске полос среднеспинки и брюшка у некоторых видов (Федосеева, 1961б, 1968, 1969, Horber, 1955). Выдвигались предположения, что на наличие пигмента влияет температура, при которой происходило развитие мухи (Horber, 1955).

У двух видов меромиз была исследована морфология антенн-максиллярного комплекса личинок и антенн имаго. Было показано отсутствие различий по морфологии антенн между самками и самцами (Триселева и др., 2016).

Первые исследователи меромиз описывали виды только по признакам внешней морфологии. Однако в начале шестидесятых годов Л.И. Федосеева начала описывать виды по строению постгонитов самцов (Федосеева, 1960а), что позволило разработать систематику рода.

У меромиз, как и у остальных представителей Chloropidae, строение первых пяти сегментов брюшка одинаковое, за исключением того, что тергит первого сегмента частично слит с тергитом второго. Генитальный сегмент повернут на 360°, а восьмой сегмент – на 180°. Следовательно, тергит генитального сегмента самца это эпандрий, а стернит – гипандрий. На эпандрии располагаются церки и сурстили. Последние подвижно причленены к гипандрию и имеют две лопасти. Церки редуцированы до срединного мезолобуса. На гипандрии расположен перепончатый, удлинненный эдеагус, связанный с аподемой. У основания аподемы открывается семяизвергательный канал. По сторонам от перепончатого эдеагуса расположены большие, выступающие постгониты (Нарчук, 1977а, 1987, Нарчук, Федосеева, 2010, Федосеева, 1960а). Род *Meromyza* считается эволюционно продвинутой группой семейства за счет их необычной морфологии: постгониты расположены на одной

оси друг за другом и разделены на 2 отростка: передний, сильно увеличенный, и маленький задний. Они хорошо склеротизованы. Ранее была высказана гипотеза, что в процессе эволюции семейства Chloropidae уровень склеротизованности постгонитов увеличивался (Нарчук, 1987).

Функциональное значение этих структур во время копуляции было исследовано на примере *Drosophila melanogaster* (Diptera, Drosophilidae). Было показано, что во время спаривания все элементы внутреннего полового аппарата самцов (эдеагус, его базальные отростки, парамеры и гоноподы) входят внутрь копулятивной сумки самки. При этом базальные отростки эдеагуса, парамеры и гоноподы служат как для направления движения эдеагуса внутри сумки, так и для фиксации во время копуляции (Kamimura, 2010). Таким образом, постгониты можно считать физиологически активными элементами полового аппарата самцов.

Яйцеклад самок имеет вид относительно длинной, тонкой, подвижной трубки. Он образован шестым, седьмым, восьмым и девятым сегментами. На вершине девятого сегмента имеются церки. У меромиз выявить видовые различия в строении яйцеклада не удастся (Нарчук, 1977а, 1987).

Внутренний половой аппарат самца у мух Chloropidae состоит из двух семенников с гермарием в проксимальной части и семенными протоками в проксимальной. Они впадают в семявыводящий проток, в проксимальной части у которого может быть семенной пузырек, куда впадает пара извитых трубчатых желез. Семявыводящий проток переходит в семяизвергательный канал. У представителей рода *Meromyza* семенники удлинненно-овальные, расширяющиеся от гермария, или трубчатые. Их окраска коричневая или красновато-коричневая. Семенные протоки длинные, загибающиеся вперед. Они так же окрашены. Семенной пузырек не выражен. Семявыводящий канал узкий, с длинными придаточными железами у основания (Нарчук, 1997).

На меромизах была исследована морфология личинок трех возрастов (Нарчук, 1984, 1987, Федосеева, 1966б, Hubicka, 1966, 1970).

Была исследована внешняя морфология яиц меромиз (Гапонов 2000, Цыганков, 1929).

В 60-е годы был проведен таксономический анализ рода *Meromyza* с помощью методов математической статистики. В этом анализе учитывались как признаки внешней морфологии, так и генитального аппарата. В результате, было установлено, что данный род находится в промежуточном состоянии между четким разделением на подгруппы и полной гомогенностью (Смирнов, Федосеева, 1967).

С помощью анализа морфологии генитального аппарата самцов для меромиз было разработано несколько вариантов разделения видов на крупные морфологические группы (Федосеева, 2003б, Нарчук, Федосеева, 2010, 2011, Hubicka, 1970). Результаты этих работ были противоречивыми.

Морфологическая изменчивость меромиз на уровне популяций не изучалась.

Фауна, распространение и экология мух рода *Meromyza*.

Род *Meromyza* имеет голарктическо-тропический ареал. В пределах Голарктики этот род имеет 3 центра видовой разнообразия: западно-палеарктический, восточно-палеарктический и неарктический (Бешовски, 1986).

По своему происхождению виды меромиз можно разделить на 3 группы: евро-сибирские холодолюбивые, распространенные в северных районах Палеарктики; средиземноморские, тепло- и сухолюбивые, распространенные в южных районах Палеарктики; субтропические, теплолюбивые, распространенные в тропических областях (Бешовски, 1986). С точки зрения зоогеографии, виды меромиз можно разделить на 9 зоогеографических комплексов: Голарктический комплекс видов составляют восточносибирская группа и виды, широко распространенные в Евразии, а в Новом Свете встречающиеся от Аляски до Калифорнии. В комплекс широко распространенных палеарктических видов входят Евро-сибирские виды, полизональные, бореальные и южнопалеарктические степные. Комплекс европейских видов состоит из видов с полизональными ареалами, южноевропейских степных видов и западноевропейских видов. Комплекс Восточнопалеарктических видов составляют Ангарские лесолуговые виды, Дауро-монгольские степные виды, Северокитайские виды и Южнокитайские виды. Палеархеарктический элемент фауны оставляют Уссурийский, Уссурийско-куруло-японский и Курило-японский виды. Так же выделены Туранский, Гималайский, Ориентальный и Японо-корейский комплексы видов. В Северной Америке существует автохтонная фауна меромиз (Нарчук, Федосеева, 2011, Федосеева, 1966в).

Всего в роде описано 95 видов: 67 в Палеарктике, 23 в Неарктике. В остальных зоогеографических областях распространены единичные виды: 3 – в Неотропической, 1 – Афротропической, 1 – в Ориентальной областях, 1 – в Индии, 1 – на Гавайских островах (Нарчук, Федосеева, 2010).

Фауна меромиз многих регионов была хорошо изучена:

Так в Подмоскowie обнаружено 18 видов (Нарчук, 1991, Нарчук, Федосеева, 1982, Федосеева, 1960а, 1960б, 1961а, 1961б, 1962а, 1962б, 1966, 1974, 1988), а в Ленинградской области – 14 видов (Нарчук, 1962, 1991, Нарчук, Федосеева, 1982, Nartshuk, 1992). При этом, несмотря на то, что исследовались близкие регионы, из 18 подмосковных видов в

Ленинградской области не было найдено 5 видов, 4 из которых в Московской области были найдены только на юге, что связано с феноменом «окской» флоры (Нарчук, 1991).

На территории Республики Башкирии известен 1 вид меромиз (Коровкина, 1945), на Южном Поволжье - 12 (Нарчук, 2005), на Урале - 6 видов (Федосеева, 1960б), в Беларуси в Беловежской Пуще – 6 видов (Нарчук, 1977б), в Крыму - 13 видов (Нарчук, Пржиборо, 2017, Федосеева, 1960б), на Дальнем Востоке - 15 видов (Нарчук, Федосеева, 1983, 2010, 2011), в Приморском крае - 10 видов (Нарчук, Федосеева, 1982, Федосеева, 1974), на Сахалине и Курильских островах - 4 вида (Нарчук, Федосеева, 1982). Изучалась фауна Восточной Сибири (26 видов) (Нарчук, Федосеева, 2010, 2011). Так в Иркутской области было найдено 2 вида меромиз (Нарчук, 2006), в Забайкалье - 10 видов (Нарчук, Федосеева, 1982, Федосеева, 1967, 1974).

В Центральной Якутии было обнаружено 11 видов меромиз (Нарчук, 1999, Федосеева, 1978, 1979а). Общая фауна Тувы и Якутии включает 17 видов, 13 из которых являются общими с Монголией (Нарчук, Федосеева, 1980, 1982). В долине реки Лены (в среднем ее течении) было обнаружено 12 видов меромиз. Из них в долине р. Энсэли было найдено 4 вида, в долине р. Туймада – 12, в долине р. Эркэни – 7, в национальном парке «Ленские столбы» - 2 (Нарчук и др., 2008).

В Горном Алтае было обнаружено 9 видов меромиз (Нарчук, 2007, Нарчук, Федосеева, 2010, 2011).

Фауна Казахстана и Средней Азии включает в себя 17 видов меромиз (Нарчук, Федосеева, 1987, 2010, 2011, Федосеева, 1964, 1987, Федосеева, Озеров, 2008). Если сравнивать с фауной европейской части СССР, то 10 видов являются общими для этих территорий, а если с фауной Монголии то - 12. Эндемичными являются 4 вида (Нарчук, Федосеева, 1987).

Исследовалась фауна сопредельных и европейских стран. Так в Монголии было обнаружено 28 видов меромиз (Нарчук, 1972, 1974, Нарчук, Федосеева, 1981, 1982, 2010, 2011, Федосеева, 1971б, 1971в, 1974, 1982, Федосеева, Озеров, 2008), в Финляндии - 16 видов меромиз (Нарчук, 1988, Nartshuk, 1992), в Румынии - 13 видов (Нарчук, Федосеева, 1982, Peterfi, 1962), в Венгрии - 16 видов (Нарчук, Федосеева, 1982), в Польше – 29 видов (Hubicka, 1966, 1969, 1970). Во всей Прибалтике было обнаружено 26 видов меромиз (Нарчук, Федосеева, 1982, 2010, 2011), из которых в Эстонии встречается 16 (Федосеева, 1979б, Nartshuk, 1992), в Латвии - 15 (Nartshuk, 1992, Karpa, 2001), а в Литве - 10 видов (Нарчук, Эльберг, 1979).

Была исследована фауна меромиз Франции (5 видов) (Nartshuk, 2006), Британии (17 видов) (Нарчук, Федосеева, 1982, Ismay, 1980), Испании (1 вид) (Федосеева, 1971в). В целом, в Западной Европе обитает 32 вида (Нарчук, Федосеева, 2010, 2011).

Всего в Европе отмечено 37 видов меромиз. Среди них можно выделить 8 видов с полизональными ареалами; 4 южноевропейских вида; 9 западноевропейских; 3 голарктических и 8 видов, широко распространенных в Палеарктике. Остальные виды, видимо, распространены локально (Нарчук, 2003а, Нарчук, Смирнов, Федосеева, 1970, Нарчук, Федосеева, 2010, 2011, Федосеева, 1986, 2003а).

Изучалась фауна и других стран Старого Света. Так из Турции известно 6 видов меромиз (Озеров, 2009, Nartshuk, 2011, 2012), из Ирана - 4 вида (Нарчук, 1970б, Vazyar, Dousti, von Tschirnhaus and etc., 2015), из Японии - 7 видов (Нарчук, Федосеева, 1982, 2010, 2011), с Корейского полуострова – 4 вида (Нарчук, Федосеева, 2010, 2011), из Китая – 11 видов (Нарчук, Федосеева, 2010, 2011).

Подробно исследовалась фауна Северной Америки. Еще в 1856 Фитч описал вид *M. americana* Fitch, 1856. В 1912 Беккер обнаружил в этом регионе 4 вида, хотя Меллок в 1914 г. предположил, что фауну Северной Америки составляют всего 2 вида. В 1965 году Сабровски включал 3 вида в список меромиз данного региона. В семидесятых годах была проведена ревизия видов *Meromyza* Аляски, разных штатов США, Канады и Мексики. В настоящее время фауна Северной Америки насчитывает 23 вида меромиз. Из них 4 вида обитают и в Старом Свете, в частности, в России (Нарчук, Федосеева, 2010, 2011, Федосеева, 1971а, 1978, 1986, 2003б).

Крайние южные находки голарктических меромиз известны из Северной Индии (Нарчук, 2003б, Нарчук, Федосеева, 2010, 2011), Афганистана и Ирана, а крайние северные зарегистрированы на Аляске, Кольском полуострове и севере Скандинавии (Нарчук, Федосеева, 2010, 2011).

Поскольку все виды меромиз развиваются исключительно на побегах злаков, а некоторые виды меромиз являются сельскохозяйственными вредителями, были изучены кормовые растения многих видов (Цыганков, 1929, Лескова, 1952, 1953, Нарчук, 1970а, 1984, 1987, Нефедов, 1958, Триселева и др., 2013а, Федосеева, 1961а, 1962б, 1966б, Shpringer, Arnold, 2008, Нарчук, Федосеева, 2011). Основными из известных кормовых растений, на которых может развиваться наибольшее количество видов, являются такие рода злаков как *Elytrigia* Desv., на котором развивается 7 видов меромиз, и *Festuca* L., 1753, являющийся кормовым растением для 8 видов (Нарчук, 1968, 1970а, 1984, 1987, Нарчук, Федосеева, 2011).

Изучался характер повреждения культурных растений личинками меромиз (Rockwood et al., 1947, Бешовски, Кръстева, 1997, Лескова, 1952, 1953, Нарчук, 1968, 1970а, 1984, 1987, Федосеева, Перфильева, 1988, Нарчук, Федосеева, 2011) и уровень их вредоносности (Rockwood et al., 1947, Лескова, 1952, 1953, Нефедов, 1958, Карпова, 1965, Нарчук, 1984, 1987). Первоначально считалось, что из 36 видов меромиз, обитающих в Палеарктике, вредят 9. Из них пшеницу повреждают 6, ячмень и рожь – 5, а овес и кукурузу – 1 вид (Нарчук, 1968). Более современные исследования говорят о том, что всего 2-3 вида меромиз являются вредителями (Нарчук, Федосеева, 2011).

Изучалась фенология меромиз (Бешовски, Кръстева, 1997, Нарчук, 1962, 1987, Федосеева, 1961а, 1962б, Цыганков, 1929, Кагра, 2001). Так в средней полосе России у большинства видов развивается одно поколение в сезоне, а массовый лёт приходится на вторую половину июля (Нарчук, 1962, Федосеева, 1961а, 1962б).

Меромизы по отношению к влажности относятся к мезофильным или ксерофитным видам (Нарчук, Федосеева, 1982, Пантелеева, 1989), из-за чего эти мухи не получают массового распространения в условиях резко континентального климата (Нефедов, 1958). Несмотря на это, меромизы обладают высокой экологической пластичностью, что позволяет им осваивать различные биотопы (Нарчук, 1956). Распределение разных видов по станциям изучалось в Подмосковье (Федосеева, 1961а, 1962б, 1966а), в Ленинградской области (Нарчук, 1962), в Центральном Черноземье (Пантелеева, 1989), в Саратовской области (Сафонкин и др., 2013в), в окрестностях Вологды и Варшавы (Сафонкин и др., 2013б), в Монголии (Акентьева и др., 2014б, Нарчук, Федосеева, 1982, Сафонкин и др., 2012а), в Латвии (Карпс, 1981). Отдельно были изучены степные станции (Нарчук, 1956). Имаго меромиз приурочены к открытым станциям с низким травостоем, где одновременно встречается несколько разных видов (Лескова, 1952, 1953, Пантелеева, 1989), из которых 3-4 относятся к массовым (Сафонкин, Триселева и др., 2015).

Изучалось влиянием абиотических, биотических и антропогенных факторов на сообщества злаковых мух (Багачанова, Нарчук 2003, Dabrowska-Prot, 1985, Lindblad, 1997, Logan, Jesse, 1988, Tolley, Niemezyk, 1988). В частности, было изучено влияние таких микроклиматических факторов, определяющих численность меромиз и распределение их по станциям, как температура, освещенность (Hughes, 1955, Лескова, 1952, 1953) и влажность (Пантелеева, 1989). В лабораторных экспериментах было показано как температура и влажность влияют на активность, выживаемость и развитие меромиз (Nishijima, 1960). При изучении других мух из семейства Chloropidae, например, из родов *Clorops* и *Oscinella*, были получены сходные результаты (Синицына, 1960, Calnaido et al., 1965, El-Wakeil,

Volkmar, 2011, Johnson 1969; Gatehouse, 1997, Lindblad, Solbreck, 1998, Southwood et al., 1961, Taylor, 1963).

Изучалась половая структура популяций меромиз. Однако если в одной работе было показано, что количество самцов у летней генерации меньше количества самок (Цыганков, 1929), то в другой - самцы преобладали над самками в соотношении 60 к 40% (Акентьева и др., 2012б).

Таким образом, обзор данных по фаунистике, биологии и экологии меромиз показал, что у данной группы двукрылых должны существовать механизмы межвидовой изоляции, не связанные с экологическими или географическими преградами, поскольку половое поведение нескольких видов осуществляется одновременно в одних и тех же биотопах.

Комплексный подход в изучении морфологической изменчивости, филогении и направлений эволюции.

Каждый вид характеризуется комплексом признаков, включающим особенности репродуктивного поведения, которое обеспечивает не только поиск полового партнера, но и ограничение спаривания с неподходящим партнером. Поиск полового партнера сначала определяют поведенческие (прекопуляционные) механизмы, в том числе, феромоны, звуковые сигналы и т.д. На следующем этапе, в процессе копуляции структура гениталий является одним из ведущих компонентов не только успеха оплодотворения, но и предотвращения межвидового скрещивания, поскольку для многих видов насекомых обнаружена корреляция между формой внутренних гениталий самцов и самок (Сафонкин, 2012, Arnqvist, Danielsson, 1999, Mikkola, 2008).

Гипотезе соответствия половых структур в процессе копуляции у насекомых (гипотеза “ключ-замок”) более 100 лет. Согласно ей, половые структуры самца и самки должны эволюционировать вместе, подвергаясь действию стабилизирующего отбора. Критики данного подхода ссылаются на то, что, если самцы имеют гениталии со сложной морфологией, то гениталии самок могут иметь простое строение (Robson, Richards, 1936, цит. по Shapiro, Porter, 1989). Однако эти работы не учитывают роль внутренних гениталий в процессе спаривания (Mikkola, 2008). Так, например, на поверхности кутикулы полового аппарата у всеядной листовертки *Archips podana* Scopoli, 1763 (Lepidoptera, Tortricidae) были обнаружены мелкие шипики, соответствующие кутикулярным зубчикам внутри полости антрума самок. Видимо, такие кутикулярные поля несут сенсорную функцию и играют важную роль в процессе репродукции (Сафонкин, 2010). На 9 видах группы *Drosophila melanogaster* (Diptera, Drosophilidae) было показано соответствие шипиков и бороздочек на внутренних половых аппаратах самок и самцов во время копуляции. Данные особенно-

сти морфологии внутренних гениталий самок оказались видоспецифичными. Был сделан вывод о существовании коэволюции половых аппаратов самок и самцов (Yassin, Orgogozo, 2013).

Известно, что различные направления изменений морфологии полового аппарата самцов имеют разную значимость в процессе дивергенции видов (Kulikov et al., 2004). При анализе трендов необходима оценка изменчивости признаков. Однако количественная изменчивость морфологических признаков в процессе видообразования является одним из наименее изученных разделов биологии. Визуальное описание различий не позволяет количественно оценить уровень изменчивости признака в процессе дивергенции видов. Поэтому именно морфометрический анализ, который позволяет оценить величину изменчивости любой анатомической структуры, определить направления изменений в процессе дивергенции, выделить наиболее важные признаки при формировании внутривидовых и межвидовых различий и установить последовательность их вовлечения в процесс дивергенции видов (Куликов, Мельников и др., 2004, Куликов, 2012), а так же выявить те части органа, в которых происходят наиболее значимые эволюционные изменения (Куликов, Мельников и др., 2001, 2004, Куликов, 2012, Kulikov et al., 2004) следует рассматривать как один из наиболее важных методов при изучении морфологии.

Еще в начале 20-го века Арнольди для изучения географической изменчивости у жужелиц родов *Discoptera* и *Hemidiscoptera* (Coleoptera, Carabidae) использовал методы морфометрии, измеряя общую длину тела, длину переднеспинки, ее ширину, длину надкрылий и их наибольшую ширину, длины члеников усиков и т. д. В итоге было обнаружено непрерывное и постепенное изменение пропорций тела с востока на запад по ареалу. Крайние типы на границах ареала были настолько различные, что жуков выделяли в разные виды (Арнольди, 1939).

Метод линейной морфометрии был применен при изучении влияния среды на размеры жужелиц в популяциях. Была выявлена корреляция между состоянием среды, в которой живет популяция, и размерами особей (Тимофеева, 2010).

С помощью изучения размерной изменчивости в структуре половых органов самцов у видов-двойников *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) группы *virilis* были выделены наиболее важные признаки при формировании внутри- и межвидовых различий и установлена последовательность их вовлечения в процесс дивергенции видов (Куликов, Мельников и др., 2001, 2004, Куликов, 2012, Kulikov et al., 2004).

С помощью методов линейной морфометрии была исследована морфология хоботков у нескольких семейств калиптратных мух. Были выделены морфотипы мускоидных хоботков, и по соотношениям между длиной и шириной каждого структурного элемента

хоботков были выявлены достоверные различия между этими морфотипами. При этом было показано, что хотя большинство исследованных элементов имеют низкие значения коэффициента вариации, у мух с различными типами питания степень давления естественного отбора различалась. Вариабельность параметров снижалась с увеличением специализированности питания (Куликова, 2004).

Была исследована морфологическая и хромосомная дифференциация у нескольких близкородственных видов комаров-звонцов. С помощью методов морфометрии были исследованы личинки, куколки, самки и самцы имаго. Были измерены как элементы внешней морфологии и окраски тела, так и некоторые жилки крыльев. Морфологическая дивергенция видов была более выражена у имаго, чем у личинок и куколок. Было выделено четыре подрода, составляющих структуру рода *Chironomus* (Diptera, Chironomidae). С помощью сравнительного внутривидового и межвидового анализа самок *Chironomus*, *Camptochironomus* и *Baeotendipes* были найдены признаки, которые можно использовать в качестве стандарта при описании видов этих родов по морфологии самок. При этом наиболее значимыми признаками оказались морфометрические показатели генитального аппарата самок. Были выделены морфологические признаки, на основе которых шла видовая дифференциация. В работе отмечено, что результаты анализа филогении по хромосомным и морфологическим показателям сильно различались. Хромосомная дифференциация видов опережала морфологическую (Полуконова, 2005).

Для поиска новых определительных признаков для родов у мух из семейства Dolichopodidae с помощью данного метода были исследованы жилки крыльев (Chursina et al., 2014), а так же длины разных частей тела, для описания соотношений которых было выделено 16 коэффициентов (Негробов, Чурсина и др., 2014).

С помощью методов линейной морфометрии удастся решать филогенетически проблемы не только на популяционном и видовом уровнях, но и на уровне подсемейств. Например, у мух из семейства Dolichopodidae были исследованы качественные и количественные признаки морфологии головы. Были выявлены сочетания признаков, характерные для подсемейств Dolichopodidae, а сравнительный анализ морфологии Dolichopodidae с другими семействами позволил выделить среди этих признаков апоморфные и плезиоморфные, на основе которых могут быть построены филогенетические схемы подсемейств (Чурсина, Негробов и др., 2015). Похожие результаты были получены и при исследовании частей гипогиния у подсемейств и родов Dolichopodidae. С помощью статистических методов были отобраны наиболее значимые морфологические признаки и на их основе построена дендрограмма подсемейств. При изучении морфологии гипогиния были найдены отличительные признаки для подсемейств и родов Dolichopodidae такие как строение сур-

стилий, церок, эпандрия. Выделенные признаки могут быть использованы в определительных таблицах, при построении современной системы и реконструкции филогении семейства (Негробов и др., 2016). В этой группе двукрылых с помощью данного метода при исследовании их лапок, пульвил и коготков (Chursina, Negrobov, 2015) и антенн (Chursina et al., 2015) были найдены новые диагностические признаки.

Одной из проблем морфометрических исследований является соотношение между изменчивостью формы и размеров объекта. В стандартной морфометрии способы выявления формы на основе анализа линейных промеров дают лишь косвенную оценку различий по форме, не рассматривая форму как таковую. В отличие от линейной морфометрии, геометрическая морфометрия это особый аналитический инструмент, исключая влияние размеров на анализ формы морфологических структур. Она ограничена изучением изменений формы как таковой. Данный метод начал применяться несколько десятков лет назад. В 80-х годах двадцатого века были сформулированы его теоретические основы. Геометрическая морфометрия это совокупность методов многомерного айген-анализа координат меток, описывающих конфигурацию исследуемых объектов в пространстве. Она отражает прокрустовы дистанции и значения частных деформаций, показывающие, в какой степени и чем одна форма отличается от другой (Павлинов, 2000, 2001; Павлинов, Микешина, 2002; Zelditch et al., 2004; Нанова, 2008).

Метод геометрической морфометрии используется для изучения признаков в различных таксономических группах животных и растений. Например, была изучена изменчивость черепов мышевидных грызунов (Павлинов, 2000), зубов у песцов (Павлинов, Нанова, 2008), формы тела у разных видов рыб (Cavalcanti et al., 1999), морфологическая изменчивость тела дафний (Царев, Волкова, 2011), формы гнатосомы у клещей (Волцит, Павлинов, 1995).

Геометрическая морфометрия активно применялась и для изучения разных морфологических структур у насекомых. С ее помощью были исследованы мандибулы у пчел *Osmia* (Hymenoptera, Megachilidae), что позволило охарактеризовать закономерности связи между экологическими факторами и фенотипическими чертами. Геометрическая морфометрия была выбрана как метод, позволяющий визуализировать различия участков мандибул, которые являются видоспецифическими признаками. В результате были найдены отличия формы мандибул у видов, строящих гнезда из листьев, от видов, строящих их из почвы. Анализ показал, что у мандибул почвособирающих видов меньше функциональных ограничений. Однако так же было выяснено, что в целом морфология челюсти не влияет на выбор материала для постройки гнезда (Williams, Goodell, 2000).

Были исследованы уровни различий жилок крыльев нескольких видов шмелей (Hymenoptera, Apidae) (Aytekin et al., 2007). В результате значимые различия обнаружены не были, что подтвердило гипотезу авторов, что данные виды являются подвидами. При этом была обнаружена изменчивость крыльев, связанная с особенностями жизни шмелей в конкретной местности.

С помощью метода геометрической морфометрии была изучена изменчивость в жилковании крыльев муравьев (Hymenoptera, Formicidae) от самого примитивного у ископаемых форм до сложного у современных видов (Перфильева, 2007). Была обнаружена межвидовая изменчивость данного признака и оценено влияние на него полового деморфизма. Полученные результаты показали возможность использования данного критерия для диагностики подсемейств и семейств.

Были найдены различия головной капсулы ископаемых и современных муравьев группы *Formica lemani* (Hymenoptera, Formicidae), что позволяет четко определять рецентных и субфоссильных муравьев (Гилев, Зиновьев, 2010).

Были исследованы жилкование и форма крыльев у нескольких видов мух из семейства Dolichopodidae. Были найдены различия как между полами, так и между разными популяциями (Чурсина, Негробов, 2018, Chursina, Negrobov, 2016).

У мух из рода *Poecilobothrus* Mik, 1878 (Diptera, Dolichopodidae) с помощью данного метода была проанализирована изменчивость длины члеников усиков, площадь и затемнение крыльев, длина гипогиния, отношение длины эпандрия к длинам церок и сурстилей и других морфологических признаков на внутривидовом и межвидовом уровнях. Была показана стабильность большинства этих признаков и доказано, что признаки высоты и длины груди и крыла могут быть использованы как определительные признаки для рода, а длина гипогиния, а размерные характеристики эпандрия, церок и сурстилей – видов внутри рода. Была показана связь экологических условий обитания исследованных мух с их морфологическими признаками: площадь затемнения крыльев увеличивалась в регионах с низким уровнем поступления солнечной радиации (Чурсина, Негробов, 2016).

С помощью методов геометрической морфометрии была исследована форма и жилкование крыльев *Culex coronator* Dyar and Knab, 1906 (Diptera, Culicidae). Было показано существование популяционной дифференциации по форме крыла. При этом морфологические различия между популяциями не коррелировали с географическими расстояниями. Однако была показана положительная связь увеличения размеров крыльев с увеличением высоты над уровнем моря (Demari-Silva et al., 2014).

С помощью методов геометрической морфометрии были исследованы стигмальные пластинки видов-двойников малярийных комаров рода *Anopheles* (Diptera, Culicidae). Вы-

явленные различия в строении стигмальных пластинок дало возможность разработать определители малярийных комаров по личинкам для некоторых регионов Кавказа (Москаев, 2012).

Так как изменчивость позволяет судить о взаимодействии в процессе онтогенеза генотипа с факторами среды (Хорольская, Батлуцкая, 2008), методом геометрической морфометрии можно определять состояние популяции насекомых и проводить экологический мониторинг. Например, по изменчивости рисунка на надкрыльях клопов-солдатиков (Hemiptera, Ruggosoridae) в разных популяциях была разработана шкала, определяющая уровень флуктуирующей асимметрии, позволяющая оценить состояние окружающей среды (Хорольская, 2006, Маканина, 2011).

Анализ таких работ отражает необходимость исследования морфологической изменчивости насекомых, которое может дать не только теоретическую и фундаментальную информацию, но и практическое применение.

Результаты исследований морфологии с помощью методов линейной и геометрической морфометрии могут хорошо дополнять друг друга. Например, были исследованы морфологические различия у дафний *D. longispina* s. str., (Cladocera, Daphniidae) собранных в разных станциях. Было проведено измерение линейных размеров тела и исследование его формы. Были выделены несколько групп дафний и те признаки, чья изменчивость вносила наибольший вклад в разделение этих групп. В результате оба метода показали, что расстояния между точками сбора не коррелируют с уровнем различий между данными группами (Царев, 2011).

С помощью сочетания двух методов были исследованы двукрылые из группы Phlebotominae (Diptera, Psychodidae). С помощью методов линейной морфометрии были проанализированы показатели длины головы, элементов строения верхней и нижней губы, ширины сперматеки у самок и длины гоноксита у самцов. С помощью геометрической морфометрии было исследовано жилкование крыльев. В результате были найдены признаки для разделения родов *Brumptomyia* França & Parrot, 1921, *Migonemyia* Galati 1995, *Bichromomyia* Artemiev, 1991, и *Nyssomyia* Hull, 1962. Так же было показано, что в разведении видов большую роль играют элементы мужского полового аппарата, чем женского (Godoy et al., 2014).

Мухи рода *Meromyza* морфометрическими методами ранее не изучались. Однако, в связи с хорошей изученностью морфологии генитального аппарата самцов, отражающей основные различия между видами, комплексный подход выглядит перспективным при изучении изменчивости, ограничивающей межвидовые взаимоотношения, а так же для изучения границ изменчивости признаков внешней морфологии.

В настоящее время одним из наиболее перспективных методов решения проблем систематики, и эволюции насекомых является использование молекулярных маркеров (Демин, 2011).

Примером успешного использования данного метода может служить работа по уточнению филогенетических отношений у бабочек рода *Melanargia* (Lepidoptera, Satyridae) с помощью анализа сиквенсов генов митохондриальной ДНК, ядерной ДНК и рибосомальной РНК. Эта информация была соотнесена с морфологической филогенией, основанной на изучении полового аппарата самцов и рисунка на крыльях. Традиционное использование окраски крыльев для построения систематики не позволяло найти четкие границы между видами. С помощью молекулярных маркеров был подтвержден статус некоторых видов синонимов и уточнен статус некоторых подвидов (Vazrick Nazari, Wolfgang ten Hagen, 2009).

Поскольку некий, достаточно короткий стандартный участок ДНК может играть роль уникального маркера, позволяющего однозначно (или почти однозначно, так как существует внутривидовая изменчивость) определить видовую принадлежность организма (Захаров, 2007, Шнеер, 2009, Hebert et al., 2003) появилась идея ДНК-штрихкодирования. Сейчас накоплены большие массивы информации по последовательности фрагмента 5'-концевой области гена мтДНК цитохром С оксидазы I (COI), поскольку данный фрагмент начиная с 2004 года широко применяется для штрихкодирования (Демин, 2011, Шнеер, 2009, Hebert et al., 2003) и позволяет решать широкий круг задач (Лукашев, 2009). Ген COI кодирует белок, образующий IV терминальный комплекс, катализирующий окисление кислорода и перенос протонов через мембрану митохондрий. Функциональная важность гена существенно снижает вероятность индивидуальных замен. В результате этот ген обладает ограниченной вариабельностью, что позволяет использовать его последовательность для штрих-кодирования (Hebert et al., 2003).

На основе изучения мтДНК были исследованы филогенетические отношения у бабочек *Polyommata* (Lepidoptera, Lycaenidae), таксономически сложной группы из-за большой морфологической изменчивости (Talavera et al., 2012).

С помощью молекулярно-генетического анализа была проверена гипотеза о причинах разнообразия рисунков на крыльях у бабочек *Hyposcada anchiala* Hewitson, 1868 (Lepidoptera, Nymphalidae) в западном крае бассейна Амазонки. Существует теория изолированных лесов в Плейстоцене. Критики этой теории утверждают, что сформировать это разнообразие могли быстрые изменения биотических и абиотических факторов в восточных Андах. Исследователи изучили фрагмент мтДНК COI и COII для изучения родства внутри *Hyposcada anchiala* и проверки этих двух гипотез. Результаты исследования пока-

зали, что расхождение 5 подвидов *Hyposcada anchiala* больше согласуется с аллопатрической дивергенцией, чем с экологической адаптацией, а само расхождение произошло в основном в Плейстоцене (Whinnet et al., 2005).

В разных отрядах и семействах насекомых возможности использования COI сильно различаются. Например, у стрекоз удается исследовать филогению и взаимоотношения видов, у жуков обнаружена внутривидовая географическая изменчивость последовательности COI, а у бабочек различия гаплотипов COI внутри вида могут быть такими же большими, как между видами в других отрядах. У мух отмечена высокая стабильность последовательности COI. Внутривидовая вариабельность у них практически отсутствует. При наличии внутривидовых гаплотипов, уровень различий между ними всегда ниже, чем между видами (Воронина, Буга и др., 2012). Как показано в ряде работ, у разных групп двукрылых р-дистанции между видами могут значительно различаться (Андрианов, 2010, Храброва, Андреева и др., 2013, Milankov, Stamenkovi etc., 2005, Smith-Caldas, Mcpheron etc., 2001).

Обычно принято использовать первую половину гена COI. Однако к настоящему времени было показано, что вторая более консервативная часть COI так же позволяет решать филогенетические задачи.

Например, для бабочек из комплекса видов *Archips argyrospila* (Lepidoptera, Tortricidae) с помощью данного молекулярного маркера были установлены филогенетические отношения, согласующиеся с их биологией (Kruse, Sperling, 2001). Благодаря консервативности данного маркера были установлены филогенетические взаимоотношения для 15 видов мух из группы *Anastrepha* (Diptera, Tephritidae) (Smith-Caldas, Mcpheron etc., 2001) и трех видов из группы *Cheilosia* (Diptera, Syrphidae) (Milankov, Stamenkovi etc., 2005).

С одной стороны, результаты молекулярно-биологических исследований иногда противоречат результатам применения других подходов. Например, при исследовании нескольких видов мух рода *Anastrepha* Schiner, 1868 (Diptera, Tephritidae) результаты исследования жала с помощью методов линейной морфометрии и формы и жилкования крыльев с помощью методов геометрической морфометрии показали наличие значимых различий, разделяющих данные виды и свидетельствующих о том, что данные виды далеки друг от друга. Однако анализ филогении, проведенный по маркеру COI, показал, что вид *A. spatulata* Stone, 1942 является сестринской группой для *A. montei* Lima, 1934, а образцы *A. alveata* Stone, 1942 из Мексики и Бразилии не различаются (Bomfim, Lima etc., 2014).

С другой стороны, применение комплексного подхода, включающего разные методы, часто дает более полную картину, а результаты использования одного метода могут служить основанием для применения другого. Так, например, было показано, что призна-

ки, характеризующие межвидовую и внутривидовую изменчивость формы фаллуса у *Drosophila* (Diptera, Drosophilidae) являются основой для проведения молекулярно-генетического анализа эволюции органогенеза данной группы (Куликов, Мельников, 2001). Благодаря использованию методов морфометрии и молекулярно-генетического анализа были установлены различия в скорости эволюции морфологических и молекулярных видоспецифических признаков, направление изменений в копулятивном аппарате самцов и, наоборот, ненаправленность эволюции признаков формы крыла, связанной с адаптациями к полету (Куликов, 2012).

С помощью методов линейной морфометрии и молекулярно-генетических методов были исследованы популяции moskitov *Lutzomyia whitmani* Antunes & Coutinho, 1912 (Diptera, Psychodidae). В качестве морфологических показателей были исследованы длины элементов хоботков у самок, длины 2, 3 и 5 сегментов щупиков, длина крыльев, длины некоторых жилок, элементы полового аппарата самцов и самок. Было показано, что есть 2 географически изолированные формы *Lu. whitmani*, которые могут оказаться двумя разными видами (Rangel et al., 1996).

В работе на неоарктических видах Xylosteana (Lepidoptera, Tortricida) было показано, что наиболее полная филогения получается при комбинировании морфологических и молекулярно-генетических данных. Исследователи сравнили филогенетическое дерево, построенное по морфологии генитального аппарата самцов и филогенетическое дерево, построенное с помощью анализа второй половины COI, в результате чего было выделено 5 клад. Был сделан вывод, что сравнение морфологических и генетических данных у бабочек позволяет тестировать эволюционные гипотезы о родственных связях (Kruse, Sperling, 2002).

С помощью методов линейной морфометрии и анализа COI и ядерного ДНК была проанализирована гипотеза о высокой изменчивости семи популяций *Lutzomyia shannoni* Dyar, 1929 (Diptera, Psychodidae) в США. Исследование показало, между данными популяциями нет существенных различий по выбранным молекулярным маркерам. Статистический анализ линейных размеров крыльев, задних ног, последних 6 сегментов брюшка и головы показал аналогичный результат (Florin, 2006).

С помощью методов геометрической морфометрии и методов молекулярно-генетического анализа были исследованы популяции *Daphnia galeata* и *Daphnia cucullata* (Anomopoda, Daphniidae) из удаленных друг от друга точек сбора. В результате оба подхода показали значительное сходство между этими популяциями (Zuykova et al., 2010).

С помощью исследования гена COI и участков нескольких генов ядерной ДНК бабочек из рода *Lytria* (Lepidoptera, Geometridae) были обнаружены две пары близкород-

ственных видов. Результаты изучения морфологии генитального аппарата самцов подтвердили выводы молекулярно-генетических исследований (Ounap et al., 2009).

С помощью сочетания нескольких методов были проанализированы пути эволюции видов у группы Neophylidorea (Diptera, Tipuloidea). Была исследована морфология параметров самцов, проведена геометрическая морфометрия крыла, построены филогенетические деревья на основе маркеров COI, COII и ядерных генов. Так же были проанализированы экологические ниши исследованных видов. Разнообразие подходов позволило выявить ошибки и компенсировать недостатки одних методов другими. В результате удалось исследовать процессы видообразования у данной группы насекомых (Petersen, 2010).

У мух семейства Ulidiidae были исследованы систематические и филогенетические связи. Для этого на основе фрагмента гена COI была разработана филогения семейства и изучены направления преобразований генитальных структур в процессе эволюции группы. В результате было показано, что роды в этом семействе разделяются за счет разной формы эдеагуса. Так же была доказана целесообразность выделения семейства Ulidiidae в отдельное семейство при исключении из него нескольких родов (Галинская, 2012).

Сочетания методов позволяют решать и практические задачи. Так с помощью исследования жилкования крыльев методами геометрической морфометрии и изучения ядерной ДНК был идентифицирован экземпляр *Opius bellus* Gahan, 1930 (Hymenoptera, Braconidae), определение которого было невозможно с применением классических методов (Marinho et al., 2014).

Начатое исследование меромиз с помощью молекулярно-генетических методов показало, что полученное филогенетическое древо согласуется с морфологией постгонитов. Было сделано предположение о существовании нескольких независимых эволюционных направлений формирования морфологии половых придатков самцов (Триселева и др., 2014a).

Таким образом, комплексный подход выглядит перспективным для изучения микроэволюционных закономерностей внутри рода *Meromyza*, поскольку он позволяет проверять, сравнивать и дополнять результаты исследований, полученных разными методами. Во-первых, для установления точных диапазонов изменчивости генитального аппарата самцов, а так же диапазонов изменчивости внешних морфологических признаков необходимо применить морфометрические методы. Во-вторых, сопоставление полученных с помощью них результатов с результатами молекулярно-генетического анализа филогении рода *Meromyza* позволит выявить направления преобразования данных признаков в процессе эволюции на видовом и популяционном уровнях.

Глава 2. Материалы и методы.

В процессе работы было исследовано 26 видов мух рода *Meromyza*: *M. athletica* Fedoseeva, 1974, *M. acuminata* Fedoseeva, 1964, *M. brevifasciata* Fedoseeva, 1974, *M. cognata* Fedoseeva, 1964, *M. conifera* Fedoseeva, 1971, *M. femorata* Macquart, 1835, *M. inornata* Becker, 1910, *M. jacutica* Fedoseeva, 1979, *M. maculata* Fedoseeva, 1964, *M. meigeni* Nartshuk, 2006, *M. mosquensis* Fedoseeva, 1960, *M. nigriseta* Fedoseeva, 1960, *M. nigriventris* Macquart, 1835, *M. nigrofasciata* Hendel, 1938, *M. ornata* Wiedmann, 1817, *M. pallida* Fedoseeva, 1964, *M. palposa* Fedoseeva, 1960, *M. pluriseta* Peterfi, 1961, *M. pratorum* Meigen, 1830, *M. saltatrix* Linnaeus, 1761, *M. sibirica* Fedoseeva, 1961, *M. stackelbergi* Fedoseeva, 1967, *M. triangulina* Fedoseeva, 1960, *M. tshernovae* Fedoseeva, 1971, *M. variegata* Meigen, 1830, *M. zachvatkini* Fedoseeva, 1960.

Мы принимаем вид *M. meigeni*, ссылаясь на статью Нарчук (Nartshuk, 2006), как синоним *M. laeta* Meigen, 1838, упоминавшийся в работах Федосеевой.

Сбор материала. Материал был собран в различных областях России и сопредельных стран методом кошения: в Вологодской (июль, 2011, 2012 г) и Московской областях (все лето 2011, 2012, 2015 г.), в окрестностях Петрозаводска (июль, 2014), Калининграда (июнь, 2016), на Южном Урале (июнь, 2014), в Республике Крым (июнь, 2015), в Балтийском регионе (окрестности Калининграда (июнь, 2016) и г. Ломьянки, Польша (июнь, 2013)). Исползованный в работе материал из Саратовской области (июнь, 2013), Монголии (июнь, 2011, 2012) и Польши был предоставлен Сафонкиным А. Ф., Триселевой Т. А., Акентьевой Н. А..

При исследовании популяций меромиз экземпляры вида *M. acuminata* были взяты из сборов вблизи р. Орхона («Орхон 2011» и «Орхон 2012») и Салхита («Салхит 2011»). При исследовании изменчивости окраски щупиков они были дополнительно разделены на особей из агроценозов и природных стаций. Материал для исследования популяций *M. nigriseta* – из окрестностей г. Вологды, из Московской области и с территории Южноуральского природного заповедника. Материал для исследования популяций *M. saltatrix* был взят из сборов, проведенных в пойме р. Орхон (сомон Орхон, Северная Монголия) (О); в пойме р. Москва на Звенигородской биостанции МГУ (З); в окрестностях г. Вологды (В); в окрестностях г. Петрозаводска (П) и на острове Кижы (К); на территории Южноуральского природного заповедника (Ю) и в пойме р. Белая, г. Уфа (У); в предгорных районах Крыма (Кр); на территории Центра экологических исследований ПАН, г. Ломьянки (Польша). Экземпляры из польских сборов были разделены нами дополнительно на две группы по морфологическому признаку – наличию/отсутствию черных щетинок на нижней поверхности щек: $L_{щ}$ и $L_{общ}$.

Обработка материала. Все собранные злаковые мухи были разделены по полам и определены до вида по определителям Нарчук, Федосеева, (1982), Федосеева (2003б) и Нарчук, Федосеева (2010). Далее они были разделены на две категории: молодые и зрелые. Недавно отродившиеся мухи имеют лобный пузырь и характерно вдавленный лобный треугольник. Поэтому относительное время отрождения имаго для отнесения к категории «молодые мухи» определено либо по наличию лобного пузыря, либо, при его отсутствии, по измененному лобному треугольнику.

Анализ внешних морфологических признаков. Для анализа были взяты одни из наиболее важных при идентификации видов меромиз внешних признаков: цвет и длина полос среднеспинки и окраска щупиков. Для анализа брали сухие экземпляры мух. С помощью методов линейной морфометрии было исследовано 18 видов меромиз. Съемка фотографий проводилась при одинаковом фокусном расстоянии, увеличении и положении объекта съемки. Измерялась длина полос среднеспинки, длина среднеспинки, длина полосы на щитке, длина щитка, площади полос среднеспинки, площади полос на щитке и площадь щитка. Анализировались как абсолютные величины размерных характеристик внешних признаков, так и относительные (отношения длины средней полосы среднеспинки к длине среднеспинки и длины полосы на щитке к длине щитка). Фотографии для проведения измерений были получены с помощью микроскопа МСП-1 с камерой ТС-300 при увеличении $\times 60$ (было сделано более 600 фотографий и проведены их измерения в программе Keyence VHX-1000 и с помощью бинокулярной линейки).

У 3000 экземпляров меромиз из 24 видов был исследован цвет полос. Для определения места локализации цветового пятна среднеспинка была разделена на 3 части (от головы к щитку), щиток на 2 части, а затем указывали цвет боковой полосы среднеспинки. Оттенки окраски были разделены на 4 категории (0 – отсутствие полосы (цвет совпадает с окраской среднеспинки между полосами), 1 – рыжий цвет полосы, 2 – коричневый цвет полосы, 3 – черный цвет) (рис. 1.1). Для освещения использовались лампы накаливания для бинокля МБС-1, которые позволяют наиболее адекватно визуально оценить цветовую гамму.

Для исследования изменчивости цвета щупиков в качестве примера нами был взят вид *M. acuminata*, характеризующийся высокой изменчивостью данного признака. Всего было исследовано 1525 экземпляров (228 экз. самцов из природных станций, 471 экз. самцов из агроценозов; 216 экз. самок из природных станций, 610 экз. самок из агроценозов). Мы разделили варианты окраски щупиков на полностью черные, наполовину затемненные и полностью светлые. Самцы и самки учитывались отдельно.

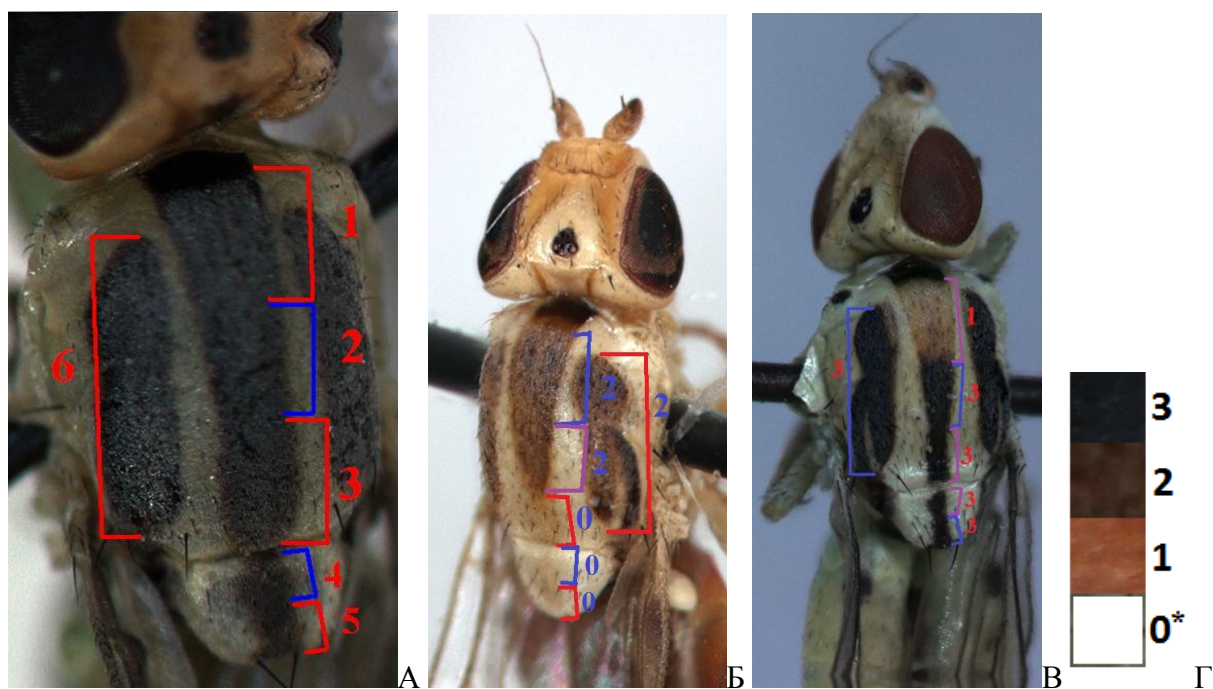


Рис. 1.1. Схема измерения окраски полос. А. Последовательность описания окраски полос среднеспинки. Б. Пример описания окраски коричневых полос среднеспинки (220002) со средней полосой, не достигающей до щитка, и с отсутствием полос на щитке. В. Пример описания окраски черных полос среднеспинки (133333) с рыжим пятном в начале средней полосы. Г. Цветовая шкала. 0 – отсутствие полосы (*цвет анализируемого участка совпадает с окраской среднеспинки между полосами), 1 – рыжий цвет полосы, 2 – коричневый цвет полосы, 3 – черный цвет.

Анализ линейной морфометрии. С помощью микроскопа Keyence VHX-1000 с объективом VH-Z100R/W при 1000-кратном увеличении было получено около 1000 фотографий внешней боковой стороны постгонитов для более 600 экземпляров меромиз. Для изготовления препаратов брюшки мух размачивались, затем постгониты вычленялись из брюшка и приклеивались прозрачным водорастворимым клеем на бумагу внешней боковой стороной вверх. Положение постгонитов было одинаковым у всех препаратов. Съемка фотографий производилась при одинаковом фокусном расстоянии. На полученных фотографиях с помощью программы для микроскопа Keyence VHX-1000 были проведены измерения постгонитов. Для упрощения описания формы мы подразделяем передний отросток постгонита на основную часть, располагающуюся под линией прикрепления, и выступающую часть, которая выдается вперед (рис. 1.2). Заворотом мы называем выступ, располагающийся на конце переднего отростка постгонита. Он лежит в плоскости, перпендикулярной плоскости постгонита (рис. 1.3).

В качестве размерных показателей постгонитов были выбраны: высота основной части переднего отростка постгонита (H_1), высота выступающей части переднего отростка постгонита (H_2), высота заднего отростка постгонита (H_3), длина основной части переднего отростка постгонита (L_1), длина выступающей части переднего отростка постгонита (L_2), общая площадь переднего отростка постгонита ($S_{\text{общ}}$), площадь основной части переднего отростка постгонита (S_1), площадь выступающей части переднего отростка постгонита (S_2) (рис. 1.2, 1.3). Анализ выбранных показателей позволяет определить ту часть структуры постгонита, которая претерпевает наибольшие изменения.



Рис. 1.2. Схема измерения постгонитов. Схема расстановки меток. Основная часть – S_1 , выступающая – S_2 . $S_{\text{общ}} = S_1 + S_2$. Красные точки – реперные точки, белые – промежуточные точки.

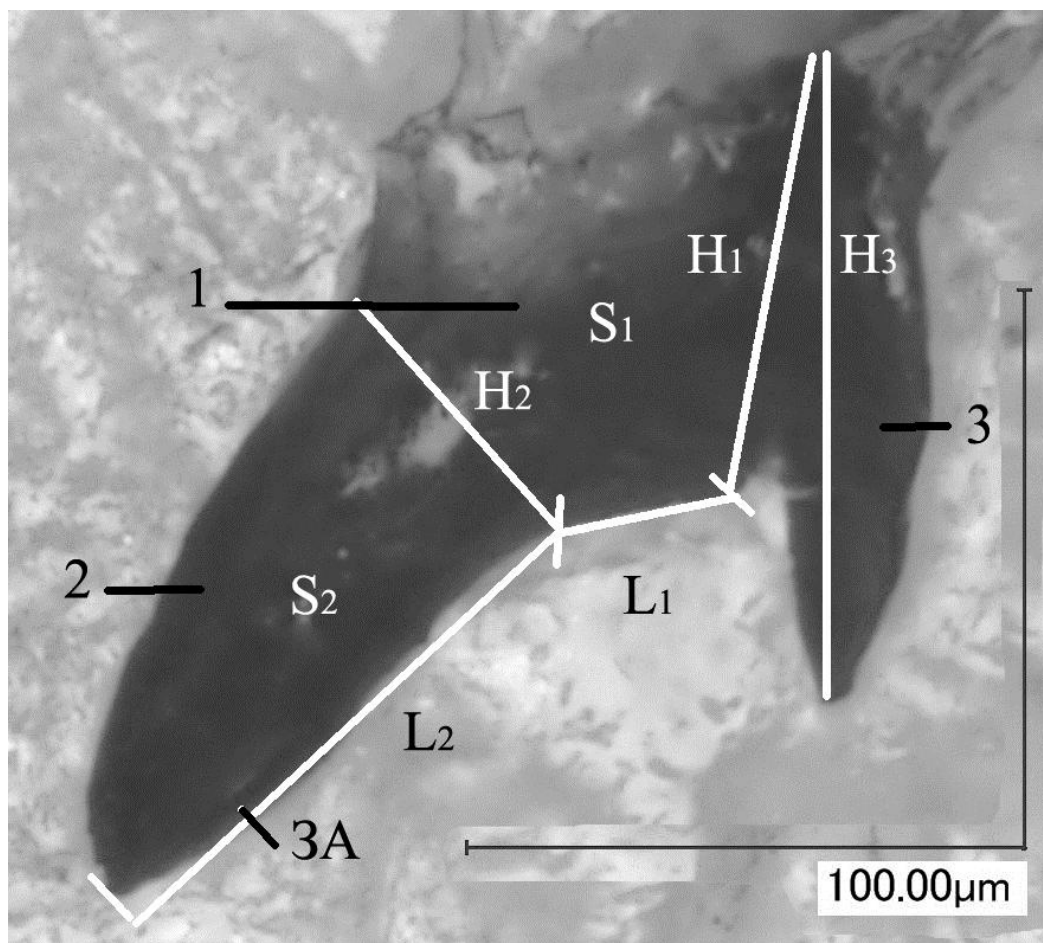


Рис.1.3. Схема измерения постгонитов. 1 – основная часть переднего отростка постгонита, 2 – выступающая часть переднего отростка постгонита, 3 – задний отросток постгонита, 3А – заворот (остальные обозначения см. в тексте главы 2. Материалы и методы).

Анализ геометрической морфометрии. Геометрическая морфометрия была проведена с использованием пакета программ TPS (Rolf, 2001a, 2001b) и MorphoJ (Klingenberg, 2011). Для оцифровки формы в программе tpsDig2 было расставлено 20 меток, отражающих контур переднего отростка постгонита. 4 метки были реперными точками (landmarks), а 16 – промежуточными точками (semi-landmarks) (рис. 1.2). При необходимости проводились повторные оцифровки контура для оценки ручной погрешности. Всего было обработано около 300 фотографий для 150 экземпляров меромиз (для *M. nigriventris* взято 5 экз., *M. saltatrix* – 30, *M. pluriseta* – 5, *M. pallida* – 2, *M. nigrofasciata* – 5, *M. acuminata* – 10, *M. stackelbergi* – 2, *M. tshernovae* – 10, *M. maculata* – 2, *M. sibirica* – 6, *M. inornata* – 5, *M. variegata* – 5, *M. femorata* – 5, *M. mosquensis* – 5, *M. athletica* – 4, *M. zachvatkini* – 5, *M. palposa* – 2, *M. triangulina* – 4, *M. nigriseta* – 10, *M. cognata* – 5, *M. jacutica* – 2, *M. conifera* – 10, *M. brevifasciata* – 2, *M. ornata* – 2, *M. pratorum* – 5, *M. meigeni* – 3). В MorphoJ был проведен анализ канонических переменных (Canonical variate analysis) (кросс-валидация – 10000 интеграций), с помощью которого было установлено, какие изменения

формы влияют на разделения видов, а так же анализ главных компонент (Principal component analysis) (кросс-валидация – 10000 интеграций) с наложением филогенетического дерева, построенного в программе MrBayes, на пространство форм (кросс-валидация – 10000 интеграций). Был проведен дискриминантный анализ (кросс-валидация – 10000 интеграций), визуализирующий различия между видами, взятыми попарно. Кроме того, визуализация различий была проведена в программе tps relative warps с помощью метода тонких пластин. Для статистической оценки степени различий использовано расстояние Махаланабиса, значение которого является обобщенным вариантом дистанции Евклида.

Получение фотографий методами сканирующей электронной микроскопии.

С помощью сканирующих электронных микроскопов CamScan MV 2300 и Tescan для уточнения особенностей морфологии постгонитов получено 25 фотографий. Для изучения опушенности щупиков *M. acuminata* было сделано 9 фотографий.

Молекулярно-генетический анализ. С помощью молекулярно-генетических методов мы исследовали филогению меромиз на межвидовом и межпопуляционном уровнях. Работу выполняли в кабинете методов молекулярной диагностики ИПЭЭ.

Выделение ДНК. Для молекулярно-генетических исследований брали сухой и спиртовой материал мух. Выделение ДНК проводили набором реактивов «Diatom DNA prep 200» согласно протоколу с некоторыми изменениями: Для лучшей экстракции образцы проб оставляли в термостате при 55 °, перемешивая, на ночь. В реакцию амплификации брали по 0,1 мкг выделенной тотальной ДНК.

ПЦР участка COI: Амплификация проводилась в 20 мкл с использованием 4 мкл набора для ПЦР X5 MasterMix с добавлением SmartTAQ полимеразы, 4 мкл полученного раствора ДНК, по 2 мкл прямого и обратного праймера. Для амплификации участка COI мтДНК использовали праймеры CI-J-2183 (5' СААСАТТТАТТТТГАТТТТТТТГГ 3') и TL2-N-3014 (5' ТССААТGCАС-ТААТСТGCCАТАТТА 3') (Simon et al.,1994, Kruse, Sperling, 2002), реакцию проводили в следующем режиме: начальная стадия денатурации при 92 С - 2 мин (1 цикл); отжиг с понижением температуры : 92 С - 10сек, 58 С -46 С - 10 сек, 72 С - 2 мин (2 цикла); 92 С - 10 сек, 45 С - 10 сек, 72 С - 2 мин (29 циклов); 72 С - 10 мин (1 цикл) (Scheffer, Winkler, 2008). Полимеразная цепная реакция осуществлялась при помощи амплификатора "Tetrad2" (BIO-RAD). Очистку продукта амплификации проводили методом осаждения раствором этилового спирта с добавлением 5М ацетата натрия. Электрофорез и чтение нуклеотидных последовательностей продукта амплификации выполняли на автоматическом сиквенаторе ABI PRISM 3130 (Applied Biosystems) с использованием набора реактивов BigDye Terminator kit 3.1 (Applied biosystems).

Анализируемый фрагмент составлял 770 п. н. второй половины гена COI. Выбор маркера был обусловлен его большей консервативностью по сравнению с первой половиной данного гена. В результате было получено 93 сиквенса участка COI у 24 видов мух (для вида *M. nigriventris* – 2 сиквенса, *M. saltatrix* – 42, *M. plurisetata* – 2, *M. pallida* – 2, *M. nigrofasciata* – 2, *M. acuminata* – 5, *M. stackelbergi* – 1, *M. tshernovae* – 1, *M. sibirica* – 1, *M. inornata* – 6, *M. variegata* – 4, *M. femorata* – 4, *M. mosquensis* – 4, *M. athletica* – 2, *M. zachvatkini* – 1, *M. palposa* – 1, *M. triangulina* – 1, *M. nigrisetata* – 3, *M. jacutica* – 4, *M. conifera* – 1, *M. brevifasciata* – 1, *M. ornata* – 1, *M. pratorum* – 1, *M. meigeni* – 1). При исследовании популяций меромиз было получено 42 сиквенса участка COI для *M. saltatrix* (таб. 1.1).

В качестве внешней группы взят вид *Campiglossa pygmaea* Novak 1974 из ГенБанка (ссылка: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) (номер в ГенБанке: HM062547.1) и получена последовательность ДНК для вида *Cryptonevra flavitarsis* Meigen, 1830. *Campiglossa pygmaea* был взят как более древняя по отношению к хлоропидам группа, а *Cryptonevra flavitarsis* – как достаточно близкий к меромизам род.

Обработку хроматограмм последовательностей проводили с использованием программы BioEdit 7.0.5.3. (Hall, 1999). Для построения дендрограммы и медианной сети применялась программа MEGA 5.0. (Tamura et al., 2007) с использованием методов максимального правдоподобия (Maximum Likelihood (ML) (GTR модель G+I)), присоединения соседей (Neighbor-joining (NJ) (2-параметрическая модель Кимуры)), Network ver. 4.6.1.1 (Bandelt et al., 1999), ARLEQUIN ver. 3.5 (Excoffier, Lischer, 2011), MrBayes 3.0 (Ronquist, Huelsenbeck, 2003), используя модель GTR (1set nst=6 rates=gamma и invgamma для 990000 генераций при частоте записи параметров 100).

Математическая статистика. Основная статистическая обработка материала проведена с помощью программ Statistica 8 и Statistica 10 (StatSoft, Inc., США). Для исследования признаков внешней морфологии на межвидовом и межпопуляционном уровнях были применены следующие анализы: дискриминантный анализ, корреляционный анализ, анализ однофакторная ANOVA с апостериорным сравнением средних (post-hoc) тестом Тьюки, биномиальный тест.

Для исследования размерных характеристик постгонитов на уровне видов и популяций были применены: дискриминантный анализ, корреляционный анализ, анализ однофакторная ANOVA с апостериорным сравнением средних (post-hoc) тестом Тьюки, кластерный анализ, критерий Стьюдента. При необходимости были проведены анализы для непараметрических данных. Для анализа постгонитов у популяций *M. saltatrix* были использованы анализы MANOVA и однофакторная ANOVA с post-hoc тестом Фишера при $P < 0,05$ в программе Biosystem office (Petrosyan, 2014) как более мощные тесты.

Глава 3. Изменчивость признаков внешней морфологии у злаковых мух рода *Meromyza*.

Признаки внешней морфологии являются важными определительными признаками у злаковых мух *Meromyza*. Однако они обладают высокой изменчивостью, в связи с чем мухи данного рода считаются трудноразличимой группой. До начала использования генитального аппарата для определения видовой принадлежности меромиз было описано всего 6 видов в Европейской части и велись многочисленные споры о синонимичности некоторых из них (Федосеева, 1960а). Так, например, основываясь на комплексе внешних признаков, исследователи Мейген и Шинер рассматривали виды *M. variegata* и *M. laeta* как самостоятельные, в то время как Беккер выдвигал гипотезу одного вида (Федосеева, 1960а).

Перед нами стояла задача исследовать диапазоны изменчивости признаков внешней морфологии у разных видов меромиз, для уточнения уровня различий между видами.

Глава 3.1. Линейные размеры полос среднеспинки и щитка.

По данным литературы, длины тел у меромиз колеблются от 2 до 6 мм (Федосеева, 2003б). Хотя одни виды в среднем крупнее других, размеры их тел сопоставимы и часто перекрываются. Поэтому наибольший интерес представляют собой полосы, чья длина не всегда равна длине среднеспинки.

Предварительно мы провели анализ ANOVA для трех видов (*M. saltatrix*, *M. nigriseta*, *M. sibirica*), чтобы установить значимость различий между самками и самцами по данному признаку (приложение 1, таб. 1-7). Анализ показал отсутствие таких различий.

Для определения возможности идентификации видов с помощью полученных данных был проведен дискриминантный анализ (приложение 1, таб. 8-10). В разделении видов участвуют все анализируемые признаки, однако вероятность верного определения видов составляет 29%. Было получено 4 значимые дискриминантные функции. Первая объясняет 64% общей дисперсии. Наибольший вклад в нее вносят длины полос среднеспинки и щитка, а длина среднеспинки – во вторую, описывающую уже всего лишь 24% дисперсии. Наиболее значимым признаком при разделении видов была длина полосы на щитке ($F=13,2$, $P<0,000$, $R^2=0,28$), а наиболее уникальными признаками были длина среднеспинки ($R^2=0,74$) и длина полосы на среднеспинке ($R^2=0,73$). По результатам исследования, наиболее хорошо от остальных видов отличается *M. brevifasciata* (100% корректного отнесения особей) из-за отсутствия полосы на щитке. Другие виды отличаются хуже *M. saltatrix* (65%), *M. sibirica* (62,5%), *M. meigeni* (60%), *M. femorata* (52%), *M. acuminata* (45%), *M. variegata* (33%), *M. palposa* (28,5%), *M. zachvatkini* (28%), *M. nigriseta* (8%). Остальные ви-

ды невозможно отличить от других по длине полос. Таким образом, анализ показал, что с помощью выделенных характеристик невозможно различить все виды.

С помощью анализа ANOVA и пост-хок теста Тьюки (приложение 1, таб. 11-16) было проанализировано различия по каждому из признаков.

Было выявлено, что вид *M. brevifasciata* за счет маленького соотношения длины средней полосы среднеспинки и длины среднеспинки отличается от всех видов, кроме *M. meigeni*, *M. femorata* и *M. variegata*, за счет короткой полосы на щитке - от всех, кроме *M. palposa*, *M. sibirica*, *M. meigeni*, *M. femorata*, *M. variegata*, *M. inornata*, за счет маленького соотношения длин щитка и полосы на нем - от всех, кроме *M. femorata*, *M. palposa*, *M. inornata*, *M. variegata*, *M. sibirica*, *M. meigeni*. За счет самой большой длины щитка данный вид отличался от всех исследованных видов без исключения.

M. sibirica отличается от всех видов кроме *M. inornata*, *M. brevifasciata* и *M. palposa* за счет короткой полосы на щитке, а за счет маленького соотношения длин щитка и полосы на нем - от всех, кроме *M. brevifasciata*, *M. variegata*, *M. inornata*, *M. palposa*, *M. meigeni*.

M. meigeni за счет короткой полосы на среднеспинке отличается от всех видов, кроме *M. brevifasciata* и *M. palposa*, по отношению длины средней полосы среднеспинки к длине среднеспинки отличается - от всех видов, кроме *M. brevifasciata*, *M. variegata* и *M. femorata*. За счет короткой полосы на щитке данный вид отличается от всех видов, кроме *M. femorata*, *M. variegata*, *M. inornata*, *M. palposa*, за счет маленького соотношения длин щитка и полосы на нем - от всех, кроме *M. palposa*, *M. sibirica*, *M. brevifasciata*, *M. variegata*, *M. inornata*, а за счет самой маленькой длины щитка он отличался от всех исследованных видов без исключения.

M. femorata за счет короткой полосы на среднеспинке отличается от всех видов, кроме *M. palposa*, *M. inornata* и *M. brevifasciata*, по отношению длины средней полосы среднеспинки к длине среднеспинки отличается от всех видов, кроме *M. brevifasciata* и *M. meigeni*, за счет короткой полосы на щитке отличается от всех видов кроме *M. palposa*, *M. meigeni*, *M. variegata* и *M. brevifasciata*, за счет маленького соотношения длин щитка и полосы на нем отличается от всех видов, кроме *M. variegata* и *M. brevifasciata*.

Так же по длине полосы на среднеспинке вид *M. acuminata* отличается от всех исследованных видов, кроме *M. pratorum*, *M. conifera*, *M. tshernovae*, *M. sibirica* и *M. brevifasciata* за счет самой длинной полосы; а *M. conifera* за счет большой длины полосы - от всех, кроме *M. pratorum*, *M. tshernovae*, *M. sibirica* и *M. brevifasciata*. За счет маленькой длины среднеспинки вид *M. acuminata* отличается от всех исследованных видов, кроме *M. pratorum*, *M. conifera*, *M. tshernovae*, *M. sibirica* и *M. variegata* за счет самой большой дли-

ны этого признака; а *M. conifera* не отличается от *M. pratorum*, *M. sibirica*, *M. femorata*, *M. variegata* и *M. brevifasciata*. Вид *M. zachvatkini* отличается от всех, кроме: *M. palposa* и *M. meigeni*, не различающихся по данному показателю между собой и отличающихся от остальных 16 видов. По отношению длины средней полосы среднеспинки к длине среднеспинки виды *M. inornata* и *M. variegata*, отличались от остальных видов. При этом *M. variegata* не отличался от *M. inornata*, *M. brevifasciata* и *M. meigeni*. За счет короткой полосы на щитке виды *M. palposa*, *M. inornata*, *M. variegata*, *M. brevifasciata* отличаются практически от всех остальных видов. При этом *M. variegata* не отличался от *M. inornata*, *M. palposa*, *M. meigeni* и *M. brevifasciata*; *M. inornata* – от *M. palposa*, *M. sibirica*, *M. meigeni* и *M. brevifasciata*; *M. palposa* - от *M. meigeni*, *M. sibirica*, *M. mosquensis*, *M. pratorum*, *M. zachvatkini*. *M. mosquensis* отличается от *M. nigriseta*. За счет самого маленького размера щитка *M. palposa* отличался от других видов. У вида *M. sibirica* по длине щитка были различия с *M. saltatrix*, *M. nigriseta*, *M. nigrofasciata*, *M. pluriseta*, *M. zachvatkini*, *M. tshernovae*, а у *M. zachvatkini* – с *M. acuminata*, *M. conifera*, *M. inornata*, *M. variegata*, что объясняется большими различиями в размерах щитка у данных видов. По соотношению длин щитка и полосы на нем виды *M. inornata*, *M. variegata*, отличаются практически от всех остальных исследованных видов. При этом *M. variegata* не отличается от *M. femorata*, *M. inornata*, *M. sibirica*, *M. meigeni*, *M. brevifasciata*; *M. inornata* – от *M. palposa*, *M. sibirica*, *M. meigeni*, *M. brevifasciata*; *M. palposa* – от *M. sibirica* и *M. meigeni*.

Если среднюю изменчивость исследованных признаков (приложение 1, таб. 17) перевести в проценты, то изменчивость длины средней полосы среднеспинки у видов составит 9%, длины среднеспинки – 6%, полосы на щитке – 45%, а самого щитка - 11%. Исходя из этих результатов, мы предполагаем, что полоса на щитке более вариабельный признак, чем полоса на среднеспинке.

По длине полосы на щитке исследованные виды можно разделить на 2 группы: группу видов с самой короткой полосой, чья длина не превышает 89 м.к.м, куда входят *M. meigeni*, *M. femorata*, *M. variegata*, *M. brevifasciata*; и группу с полосой средней длины от 119 до 169 м.к.м, куда входят *M. palposa* и *M. mosquensis*. Разделить виды на размерные группы по другим показателям не удается.

В определительных таблицах (Федосеева, 2003б, Нарчук, Федосеева, 2010) используются такие признаки как «средняя полоса достигает или не достигает конца среднеспинки» и «полоса переходит или не переходит на щиток». Полученные нами с помощью математических методов результаты не могут существенно дополнить определительные таблицы, так как размерные характеристики сильно зависят от размеров тела меромиз и имеют большой разброс.

Таким образом, достоверно различить все виды с помощью данного комплекса признаков не удастся (от других видов с высокой вероятностью отличается только *M. brevifasciata*). Так же нет различий между самками и самцами по длине полос.

Наиболее сильные различия найдены у видов, чьи полосы обычно не достигают конца среднеспинки и щитка. По соотношению длины полосы на среднеспинки к длине среднеспинки можно отличить 5 видов от остальных, а по отношению длины полосы на щитке к длине щитка – 6 видов. По размерным показателям признаков удастся отличить только виды с самыми крупными и самыми маленькими размерами.

Полоса на щитке – наиболее переменный признак.

Глава 3.2. Окраска полос среднеспинки и щитка.

В определительных таблицах (Федосеева, 2003б, Нарчук, Федосеева, 2010) признак окраски полос среднеспинки и щитка включает в себя не только преобладающий цвет полос, который может быть черным, коричневым или рыжим, но и наличие световых пятен в начале полосы среднеспинки.

Для установления границ изменчивости окраски полос определена частота встречаемости разных вариантов этих признаков у самок и самцов из исследованных 24 видов (приложение 1. таб. 18). Результат исследования был сопоставлен с литературными данными.

У самцов вида *M. acuminata* найдено 6 вариантов окраски полос, а у самок – 8. Наибольшее число экземпляров обоих полов имело черную окраску полос (333333). Вторым по распространенности был вариант с черной окраской полос среднеспинки и коричневой полосой на щитке (333223). Доля самок (60,5%), имеющих коричневые участки на полосах мезонотума, была выше, чем доля самцов (35,5%) с такими вариантами окраски. Это отличается от литературных данных, по которым у вида *M. acuminata* полосы среднеспинки и щитка всегда черные (Нарчук, Федосеева, 1982, Федосеева, 1964).

У самцов вида *M. brevifasciata* найдено 3 варианта окраски полос, а у самок – 1. Боковые полосы окрашены в черный цвет, средняя полоса среднеспинки имеет коричнево-рыжую окраску. Она может не доходить до щитка. Полоса на щитке, если она есть, не доходит до его конца (121003, 220003, 222203). Это соответствует литературным данным (Федосеева, 1974).

У самцов вида *M. conifera* найдено 11 вариантов окраски полос, а у самок – 7. У самцов наиболее распространенным был вариант с коричневой окраской средней полосы среднеспинки и полосы на щитке и черной окраской боковых полос среднеспинки (222223), а у самок - вариант с черной окраской полос среднеспинки и коричневой полосой на щитке (333223). Доля самок (33,3%) с полностью черной окраской полос намного

выше, чем у самцов (8%). При этом по данным литературы полосы среднеспинки у вида *M. conifera* двухцветные или коричневые целиком. Щиток с коричневой полосой или вообще без полосы. (Федосеева, 1971).

У самцов вида *M. cognata* найдено 5 вариантов окраски полос, а у самок – 3. Наибольшее число экземпляров самцов имело черные боковые полосы среднеспинки, коричневую среднюю полосу среднеспинки с черным пятном в начале и коричневую полосу на щитке (322223), а самок - черную окраску полос (333333). Для самок это отличается от данных литературы, по которым средняя полоса среднеспинки коричневая с черным пятном в начале (Федосеева, 1964).

У самцов вида *M. femorata* найдено 3 варианта окраски полос, а у самок – 4. Наиболее часто полосы окрашены в рыжий цвет, но у самцов средняя полоса среднеспинки чаще всего не доходит до конца щитка (111101), а у самок она не достигает щитка и не переходит на него (110001). Это дополняет данные литературы, по которым все полосы у вида *M. femorata* рыже-коричневые, средняя полоса среднеспинки более или менее переходит на щиток (Федосеева, 1960а).

У вида *M. inornata* как самки, так и самцы, обладают высокой изменчивостью окраски полос. У самцов найдено 37 вариантов окраски полос, а у самок – 21. И у самок и у самцов наиболее распространенный вариант окраски – коричнево-черная средняя полоса среднеспинки, не доходящая до конца спины и не переходящая на щиток, и черные боковые полосы среднеспинки (230003). У этого вида был найден единичный экземпляр, у которого практически исчезла средняя полоса и осталось только черное пятно в середине среднеспинки. Такая высокая изменчивость признака совпадает с литературными данными (Нарчук, Федосеева, 1982, 2010).

У самцов вида *M. jacutica* найдено 2 варианта окраски полос: все полосы окрашены в черный цвет (333333); средняя полоса среднеспинки и половина полосы на щитке черные, а боковые полосы среднеспинки и вторая часть полосы на щитке коричневые (333322). Это дополняет литературные данные, по которым полосы среднеспинки у *M. jacutica* черные (Федосеева, 1979).

У самцов и самок вида *M. maculata* найден 1 вариант окраски полос: все полосы окрашены в черный цвет, не доходят до конца среднеспинки и не переходят на щиток (330003). Это совпадает с литературными данными (Федосеева, 1964).

У самцов вида *M. meigeni* найдено 6 вариантов окраски полос, а у самок – 7. У наибольшего числа экземпляров самцов была рыжая средняя полоса среднеспинки, не доходящая до щитка, черные боковые полосы и рыжая полоса на щитке, не достигающая его конца (110103). Больше всего самок было с черной средней полосой среднеспинки с ко-

ричевым пятном в начале, черными боковыми полосами и коричневой полосой на щитке (233223). У единичных экземпляров на щитке не было полосы, полосы могли быть черными. Это дополняет литературные данные, по которым полосы двуцветные. Было известно, что на средней полосе среднеспинки коричневый цвет преобладает над черным. Полоса может не доходить до заднего края среднеспинки, но щиток всегда с полоской (Федосеева, 1960а).

У самок и самцов вида *M. mosquensis* найдено по 7 вариантов окраски полос. У самцов наиболее распространенным был вариант с черной окраской полос среднеспинки и коричневой полосой на щитке (333223), а у самок – вариант черной окраски полос с коричневым пятном в начале средней полосы среднеспинки (233333). У единичных экземпляров полоса на щитке отсутствует. Это совпадает с литературными данными (Федосеева, 1960а).

У самцов и самок вида *M. nigriseta* найдено по 5 вариантов окраски полос. Наибольшее число экземпляров обоих полов имело черную окраску полос с коричневым пятном в начале средней полосы среднеспинки (233333). Вторым по распространенности был вариант с черной окраской полос (333333). Процент встречаемости наиболее распространенных вариантов окраски полос у самцов (52% и 44%) и самок (48,4 и 39,5%) совпадает ($p < 0,05$). Эти варианты окраски совпадают с литературными данными (Федосеева, 1960а). Однако нами были найдены единичные экземпляры, у которых первые две трети средней полоски среднеспинки были коричневыми или на щитке не было полосы, а средняя полоса среднеспинки не доходила до него.

У самцов вида *M. nigriventris* найдено 3 варианта окраски полос, а у самок – 5. У самцов наиболее распространенным был вариант с коричневой окраской полос среднеспинки и щитка (222222), а у самок - варианты с черной окраской полос среднеспинки (333333) и с коричневым пятном в начале средней полосы среднеспинки (233333). Это совпадает с литературными данными (Федосеева, 1969).

У самцов и самок вида *M. nigrofasciata* найдено 5 вариантов окраски полос. Наибольшее число экземпляров обоих полов имело черную окраску (333333). Процент ее встречаемости у самцов (93%) и самок (86,9%) совпадает ($p < 0,05$). Это совпадает с литературными данными (Федосеева, 1964, 2003).

У самцов вида *M. pallida* найдено 7 вариантов окраски полос, а у самок – 5. У самцов наиболее распространенными вариантами окраски были коричневая окраска полос среднеспинки и щитка (222222) и черные боковые полосы среднеспинки с черно-коричневой полосой среднеспинки, не достигающей щитка (130003), а у самок - вариант рыжей окраски полос среднеспинки, не достигающих щитка (110001). Это дополняет дан-

ные литературы, по которым у *M. pallida* полосы черные с коричневыми вершинами, боковые полосы коричневые по внутреннему краю. Полоса на щитке коричневая (Федосеева, 1964).

У самцов и самок *M. palposa* найдено 2 варианта окраски полос: черные полосы среднеспинки с коричневой полосой на щитке, не достигающей до его конца (333203); черные полосы среднеспинки с полосой на щитке, не достигающей до его конца, и коричневым пятном в начале средней полосы среднеспинки (233303). Это совпадает с литературными данными (Федосеева, 1960а).

У самцов и самок вида *M. pluriseta* найдено 3 варианта окраски полос. Наибольшее число экземпляров обоих полов имело черную окраску полос (333333). Процент ее встречаемости у самцов (86,7%) и самок (92,85%) не отличается ($p < 0,05$). Были найдены единичные экземпляры, у которых полоса на щитке была коричневой (333223) или первые две трети средней полосы среднеспинки были коричневыми (223333). Это дополняет литературные данные, по которым все полосы у *M. pluriseta* черные (Нарчук и Федосеева, 1982).

У самцов вида *M. pratorum* найдено 3 варианта окраски полос, а у самок – 5. Наибольшее число экземпляров обоих полов имело черную окраску (333333). При этом доля самок (48%), имеющих коричневые участки на полосах мезонотума, была намного выше, чем таковая у самцов (13%). Доля самок (52%) с черной окраской полос ниже, чем у самцов (87%). Это дополняет литературные данные, по которым все полосы у *M. pratorum* черные (Федосеева, 1960а).

У самцов вида *M. saltatrix* найдено 15 вариантов окраски полос, а у самок – 12. Наибольшее число экземпляров обоих полов имело черную окраску полос (333333). Вторым по распространенности был вариант с черной окраской полос среднеспинки и коричневой полосой на щитке (333223). Процент встречаемости наиболее распространенных вариантов окраски полос у самцов (полностью черные полосы у 49% экземпляров и 34% экземпляров с коричневой полосой на щитке) и самок (51% и 33,8% соответственно) совпадает ($p < 0,05$). У единичных экземпляров были коричневые пятна в разных частях средней полосы среднеспинки (например, 233333, 332223), полностью коричневая средняя полоса среднеспинки (222223), полоса на щитке, не достигающая его конца (например, 333103, 330203) и др. варианты. Это дополняет литературные данные, по которым у *M. saltatrix* полосы среднеспинки черные с переходом на щиток (Нарчук, Федосеева, 2010, Федосеева, 1960а, 1969).

У самцов вида *M. sibirica* найдено 5 вариантов окраски полос, а у самок – 4. У самцов наиболее распространенным был вариант с черной окраской полос среднеспинки и

коричневой полосой на щитке (333223), а у самок - вариант с черной окраской полос среднеспинки и рыжей полосой на щитке, не доходящей до его конца (333103). Это дополняет литературные данные, по которым у *M. sibirica* полосы на среднеспинке черные с коричневым по бокам, редко коричневые целиком. Считалось, что средняя полоса не переходит на щиток, на котором бывает только узкая черточка. (Федосеева, 1961б).

У самцов вида *M. stackelbergi* найдено 2 варианта окраски полос, а у самок - 1: все полосы окрашены в черный цвет (333333); все полосы черные, но в начале средней полосы среднеспинки есть коричневое пятно (233333). Это совпадает с литературными данными (Нарчук, Федосеева, 2010, Федосеева, 1967).

У самцов и самок *M. triangulina* найдено по 2 варианта окраски полос. У самцов встречался вариант с черной средней полосой среднеспинки, черной полосой на щитке и коричневыми боковыми полосами среднеспинки (333332), а у самок – с черными полосами и коричневым пятном в начале средней полосы среднеспинки (233333). У обоих полов найдены экземпляры с черными полосами (333333). Это совпадает с литературными данными (Федосеева, 1960а).

У самцов и самок вида *M. tshernovae* найден 1 вариант окраски полос: все полосы окрашены в черный цвет (333333), что совпадает с описанием в литературе (Федосеева, 1971).

У самцов вида *M. variegata* найдено 11 вариантов окраски полос, а у самок – 6. У обоих полов в большинстве случаев средняя полоса среднеспинки не доходит до щитка, а щиток без полосы. У самок, при этом, полосы окрашены в рыжий цвет (110001), а у самцов – в коричневый (220002) или черный цвет (330003). Это совпадает с литературными данными (Федосеева, 1960а).

У самцов вида *M. zachvatkini* найдено 4 варианта окраски полос, а у самок – 3. Наибольшее число экземпляров самцов имело черную окраску полос (333333), а самок - черные полосы с коричневым пятном в начале средней полосы среднеспинки (233333). Та же изменчивость описана и в литературе (Федосеева, 1960б).

Таким образом, от описанных в литературе вариантов окраски полос среднеспинки сильно отличаются виды *M. acuminata*, *M. conifera*, *M. cognata*, *M. femorata*, *M. jacutica*, *M. meigeni*, *M. nigriseta*, *M. pallida*, *M. pluriseta*, *M. pratorum*, *M. saltatrix*, *M. sibirica*. Стоит отметить, что варианты окраски у видов *M. meigeni* и *M. variegata* перекрываются.

В целом, разнообразие вариантов окраски выше у самцов, чем у самок. Исследованные виды можно разделить на 4 группы по диапазону окраски полос:

Первую группу составляют виды *M. nigriventris*, *M. conifera*, *M. inornata*, *M. meigeni*, *M. mosquensis*, *M. variegata* с широким диапазоном окраски, меняющейся от пол-

ностью черной до рыже-коричневой с исчезающими участками полос. Вторую группу составляют виды *M. stackelbergi*, *M. triangulina*, *M. jacutica*, *M. palposa*, *M. pluriseta*, *M. zachvatkini*, *M. nigriseta*, *M. nigrofasciata*, *M. pratorum*, *M. sibirica*, окраска которых меняется от полностью черной до появления коричневых участков на средней полосе и полосе на щитке или исчезновения цветовой окраски на отдельных ее участках. Третью группу составляют виды *M. cognata*, *M. acuminata* и *M. saltatrix*, у которых окраска средней полосы среднеспинки и полосы на щитке меняется от черной до коричневой, а боковые полосы среднеспинки всегда остаются черными. Так же в эту группу можно включить вид *M. brevifasciata*. Четвертую группу составляют виды *M. femorata* и *M. pallida*. Окраска их полос меняется от коричневой до рыжей, причем некоторые участки полос могут исчезать. Виды *M. tshernovae* и *M. maculate* трудно отнести к какой-либо группе из-за небольшой выборки. Они характеризуются черными полосами.

У самок и самцов у исследованных видов существуют наиболее распространенные варианты окраски полос:

У самцов вариант полностью черных полос среднеспинки и щитка (333333) встречается у 16 видов: *M. nigriseta*, *M. acuminata*, *M. pratorum*, *M. mosquensis*, *M. conifera*, *M. jacutica*, *M. saltatrix*, *M. nigrofasciata*, *M. pluriseta*, *M. zachvatkini*, *M. meigeni*, *M. variegata*, *M. cognata*, *M. tshernovae*, *M. stackelbergi*, *M. triangulina*. У самок данный вариант встречается у 13 видов: *M. saltatrix*, *M. acuminata*, *M. cognata*, *M. conifera*, *M. meigeni*, *M. mosquensis*, *M. nigriseta*, *M. nigriventris*, *M. nigrofasciata*, *M. pratorum*, *M. pluriseta*, *M. triangulina*, *M. zachvatkini*. Вторым по распространенности вариантом окраски полос у самцов является тип с черными полосами на среднеспинке и коричневой на щитке (333223). Он есть у 14 видов: *M. jacutica*, *M. triangulina*, *M. sibirica*, *M. meigeni*, *M. acuminata*, *M. mosquensis*, *M. conifera*, *M. saltatrix*, *M. nigrofasciata*, *M. pluriseta*, *M. inornata*, *M. variegata*, *M. cognata*, *M. zachvatkini*. У самок данный вариант окраски встречается у 10 видов *M. acuminata*, *M. cognata*, *M. conifera*, *M. inornata*, *M. mosquensis*, *M. saltatrix*, *M. nigrofasciata*, *M. pluriseta*, *M. pratorum*, *M. sibirica*. Вторым по распространенности вариантом окраски полос у самок был вариант с черными полосами среднеспинки и щитка, но с коричневым пятном в начале средней полосы среднеспинки (233333). Он встречается у 12 видов: *M. acuminata*, *M. conifera*, *M. meigeni*, *M. mosquensis*, *M. nigriseta*, *M. nigriventris*, *M. pratorum*, *M. saltatrix*, *M. stackelbergi*, *M. triangulina*, *M. variegata*, *M. zachvatkini*. У самцов он встречался только у 9 видов: *M. acuminata*, *M. conifera*, *M. meigeni*, *M. nigriseta*, *M. nigriventris*, *M. saltatrix*, *M. stackelbergi*, *M. variegata*, *M. zachvatkini*.

Таким образом, одними из самых распространенных вариантов окраски полос у самцов оказались однотонная окраска полос и темные полосы среднеспинки с более свет-

лой полосой на щитке, а у самок - однотонная окраска полос и темные полосы среднеспинки со светлым пятном в начале средней полосы среднеспинки. Следует отметить, что варианты окраски полос не зависели от зрелости имаго.

По полученным в настоящем исследовании данным, использование исключительно признака окраски полос для различения видов невозможно из-за ее большой вариабельности.

У 12 видов обнаружены новые варианты окраски полос.

У исследованных видов самыми распространенными вариантами окраски оказались: полностью темные полосы, темные полосы среднеспинки с высветленной полосой на щитке, темные полосы среднеспинки со светлым пятном в начале средней полосы среднеспинки.

Виды можно разделить на 4 группы по ширине диапазона окраски полос.

Окраска полос среднеспинки так же как и их размерные характеристики не позволяет отличить все виды друг от друга.

Глава 3.3. Цвет щупиков на примере вида *M. acuminata* Fed.

Еще одним часто используемым при идентификации видов меромиз признаком является цвет щупиков. Однако, у некоторых видов, таких как *M. inornata*, *M. variegata*, *M. mosquensis*, *M. pratorum*, известна изменчивость окраски щупиков (Нарчук, Федосеева, 2010). По данным литературы, у вида *M. acuminata* щупики могут быть как полностью темными, так и полностью светлыми (Федосеева, 1964, Нарчук, Федосеева, 1982). Для установления границ и уровня такой изменчивости у данного вида были исследованы особи из несколько популяций.

Были обнаружены разные варианты окраски щупиков, такие как: полностью темные щупики, темные на половину, темные на треть, с темной точкой на кончике и полностью светлые, а так же переходные формы между ними. Мы выделили три типа окраски щупиков: полностью темные, темные на половину, полностью светлые.

В процессе исследования были проанализированы как зрелые, так и только что отродившиеся имаго. Было выяснено, что у обеих групп особей встречаются все типы окраски щупиков. Так же не было обнаружено связи между цветом щупиков и окраской полос среднеспинки, которая изменялась независимо от затемненности щупиков.

Изучение процентного соотношения разных типов окраски у исследованных нами экземпляров, показало, что у наибольшего числа самок (81,36%) и самцов (59,22%) щупики окрашены наполовину. Однако в целом частота встречаемости более темной окраски щупиков выше у самок, чем у самцов. Как показали результаты биномиального теста,

полностью светлых щупиков у самцов (39,8%) было найдено больше, чем у самок (11,2%) ($p < 0,002$), темных напротив - меньше (у самцов – 0,98%, у самок – 7,44%) ($p < 0,000$).

Эти закономерности сохраняются во всех исследованных нами популяциях.

Мы сравнили изменение в соотношении окраски щупиков у самок и самцов, собранных в одних и тех же точках в разные года (табл. 1.3).

На Орхоне доля самок и самцов со светлыми щупиками в 2012 году уменьшилась по сравнению с 2011 г. ($p < 0,03$). На Салхите в 2012 по сравнению с 2011 самок со светлыми щупиками также стало меньше ($p < 0,000$), а с темными больше ($p < 0,002$). При этом у самцов появилось больше крайних вариантов окраски ($p < 0,05$).

Было проведено сравнение окраски щупиков у самок и самцов в природных станциях и на полях с культурными злаками (табл. 1.4).

Таблица 1.3. Процентное соотношение разных вариантов окраски щупиков у меромиз, собранных в разные года в двух точках.

Пол	Самец			Самка		
	Темная	Половина	Светлая	Темная	Половина	Светлая
Точка сбора\Окраска щупиков						
Салхит 2011	0	67,57	32,43	3,65	67,88	28,47
Салхит 2012	2,88	58,72	38,4	16,53	76,3	7,11
Орхон 2011	0	53,17	46,83	6,22	67,88	28,47
Орхон 2012	1,7	65,11	33,19	6,52	87,34	5,54

Таблица 1.4. Процентное соотношение разных вариантов окраски щупиков у меромиз в природных станциях и на культурных полях.

Пол	Самец			Самка		
	Темная	Половина	Светлая	Темная	Половина	Светлая
Стация\Окраска щупиков						
Поля	0,8	59,68	39,52	6,89	81,77	11,34
Природные станции	2,56	64	33,44	14,76	80,36	4,88

У самцов практически отсутствует разница в окраске щупиков между агроценозами и природными станциями. Однако, в природных станциях особей со светлыми щупиками становится чуть меньше ($p < 0,03$).

У самок же в агроценозах, по сравнению с природными станциями, уменьшается количество особей с темными щупиками ($p < 0,04$) и увеличивается со светлыми ($p < 0,05$), при том, что количество экземпляров со щупиками, окрашенными наполовину, остается неизменным.

Исследование опушенности щупиков с разными вариантами окраски с помощью методов сканирующей электронной микроскопии не выявило различий. Опушенность также не зависела от пола (приложение 1, рис. 1-4).

Мы предполагаем, что условия внешней среды на преимагинальных стадиях развития злаковых мух оказывают сильное влияние на цвет щупиков имаго.

*Было установлено, что у вида *M. acuminata* у наибольшего числа самок и самцов щупики окрашены наполовину. Частота встречаемости более темной окраски щупиков выше у самок, чем у самцов, а светлой – наоборот.*

В 2011 году, по сравнению с 2012, доля самок со светлыми щупиками была больше, а доля самцов с темными щупиками – меньше. В природных станциях, в отличие от агроценозов, у самцов уменьшалось количество особей со светлыми щупиками, а у самок увеличивалось количество особей с темными. Степень затемненности щупиков не связана с их опушенностью и полом особи.

Вероятно, на будущий цвет щупиков имаго сильное влияние оказывают условия внешней среды во время преимагинального развития.

Глава 4. Морфология постгонитов в аспекте филогенетических взаимоотношений внутри рода *Meromyza*.

На примере представителей разных отрядов насекомых было предположено, что структуры генитального аппарата служат для консервации видов, предотвращая межвидовое скрещивание и определяя успех копуляции особей (Shapiro, Porter, 1989, Sirot, 2003).

В половом аппарате самцов меромиз постгониты отличаются большим разнообразием формы. Они считаются самым надежным определительным признаком у данной группы. При копуляции постгониты, в отличие, например, от сурстилей, входят внутрь копулятивной сумки самки и, по физиологической роли относятся к «внутренним элементам» полового аппарата. На своей поверхности постгониты несут сенсорные поры и щетинки. В свете всех этих фактов постгониты должны играть ведущую роль в межвидовой изоляции меромиз и в эволюции группы в целом.

Глава 4.1. Анализ морфологии постгонитов.

Для анализа морфологии постгонитов 26 видов меромиз мы проанализировали описание морфологии, сделанное Федосеевой, Нарчук и другими исследователями. Нами была исследована внешняя боковая сторона постгонитов, как это делали Федосеева и Нарчук. Мы дополнили первичный вариант описания морфологии постгонитов, заострив внимание на тех признаках, которые были необходимы для настоящего исследования.

M. acuminata Fedoseeva, 1964. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис.5).

По литературным данным, постгониты сильно склеротизованные. Передние отростки уплощены у основания. В профиль - в форме прямоугольника с сильно вытянутым передним углом, который перед вершиной сбоку угловидно расширен. Задние отростки примыкают к передним сбоку. (Федосеева, 1964).

Уточнение морфологии показало, что основная часть переднего отростка постгонита имеет форму прямоугольника, а выступающая – узкая, направленная немного вниз. Недалеко от конца выступающей части переднего отростка имеется небольшой бугорок или заворот. Задний отросток прямой, направленный строго вниз параллельно с высотой основной части. Он сужается только к самому концу..

M. athletica Fedoseeva, 1974. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 6).

Из литературы известно, что постгониты у этого вида широкие, сильно склеротизованные. Передний отросток постепенно сужается к концу, который слегка тупой. Их плоскость изогнута, а нижний край немного волнистый. Задний отросток лопатовидный. Его плоскость перпендикулярна плоскости переднего отростка. (Федосеева, 1974).

Было уточнено, что постгониты *M. athletica* сильно склеротизованные. На нижнем крае есть угол в месте перехода нижнего края основной части переднего отростка в ниж-

ний край выступающей. Верхний край резко изгибается в направлении к концу переднего отростка. На конце выступающей части переднего отростка имеется заворот и маленькие выступы. Задний отросток четко отделен от переднего и примыкает к нему сзади.

M. brevifasciata Fedoseeva, 1974. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 7).

Из литературы известно, что передний отросток постгонитов у *M. brevifasciata* склеротизован. Его форма трапециевидная, а нижний край округло-выпуклый. Задний отросток прозрачный, расположенный сзади и сбоку от переднего. У основания постгонитов, позади них, имеется длинный шиповидный выступ. (Федосеева, 1974).

Проведенный анализ морфологии показал, что у *M. brevifasciata* постгониты небольшие, слабо склеротизованные. Нижний край на уровне линии прикрепления немного изогнут из-за небольшой перепонки. Выступающая часть передних отростков короткая, тупая, направленная вперед. На контуре ее верхнего края есть небольшой выступ. Ее нижний край ровный и прямой. На конце имеется большой заворот. Задний отросток имеет лопастевидную форму и направлен вниз.

M. cognata Fedoseeva, 1964. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 8).

Из литературы известно, что у *M. cognata* постгониты слабо склеротизованные. Они имеют форму башмачка. (Федосеева, 1964).

Анализ постгонитов *M. cognata* показал, что основная часть переднего отростка медленно сужается в направлении нижнего края. Снизу и сбоку заметна узкая несклеротизованная часть, сужающаяся и почти доходящая до конца переднего отростка. Выступающая часть переднего отростка седловидно изогнута и направлена вперед и вниз с загнутым кверху концом. На конце кутикула утолщается. Задние отростки маленькие, в виде перевернутого закругленного конуса. Они примыкают к передним сбоку и слегка сзади.

M. conifera Fedoseeva, 1971. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 9).

По данным литературы у вида *M. conifera* как и у *M. brevifasciata* постгониты склеротизованные. Передний отросток притупленный на конце и сильно выпуклый снизу, а его верхний край прямой. Задний отросток прозрачный, широкий, расположенный сбоку от переднего. (Федосеева, 1971).

Уточнено, что у вида *M. conifera* постгониты небольшие, слабо склеротизованные. На нижнем крае передних отростков есть несклеротизованная часть. Выступающая часть передних отростков короткая, направленная вперед. Ее нижний край ровный и прямой. На конце есть заворот. Задний отросток имеет лопастевидную форму и направлен вниз. Его стороны сначала расширяются от линии прикрепления, а потом с середины отростка сужаются к концу.

M. femorata Macquart, 1835. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 10).

Из литературы известно, что у этого вида передний отросток постгонитов на конце с мощными зубцами, треугольный в поперечнике (Федосеева, 1960а).

Выступающая часть передних отростков у этого вида короткая. Она широкая и почти прямая, немного сужающаяся к своему широкому полукруглому концу. На конце имеются маленькие выступы. Нижний край переднего отростка плавно изгибается в основной части постгонита и становится почти прямым в выступающей части. Задний отросток постгонита плавно сужается к своему концу, немного загибаясь в сторону выступающей части переднего отростка. Он примыкает к переднему отростку сзади.

M. inornata Becker, 1910. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 11).

Из литературы известно, что постгониты на концах слегка отогнутые наружу, не заостренные. (Нарчук, Федосеева, 1982, 2010).

У вида *M. inornata* постгониты сильно склеротизованные. По форме и уровню склеротизации они похожи на постгониты *M. athletica*. Выступающая часть переднего отростка постгонитов более узкая и длинная. Она плавнее сужается к концу. На конце есть длинный большой заворот. Задний отросток постгонитов заострен на конце и расположен сбоку от переднего.

M. jacutica Fedoseeva, 1979. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 12).

Известно, что постгониты *M. jacutica* слабо склеротизованные. Передний отросток треугольной формы, с широким основанием и заостренным слегка вытянутым передним концом. Его нижний свободный край выпуклый, а плоскость переднего отростка изогнута. Задний отросток прозрачный, полукруглый, примыкающий к переднему сбоку и сзади. (Федосеева, 1979).

Проведенный анализ показал, что у *M. jacutica* постгониты небольшие. На нижнем крае передних отростков есть несклеротизованная часть. Выступающая часть передних отростков короткая, направленная вперед. Конец острый, с заворотом. Задний отросток направлен строго вниз. Его стороны сначала расширяются от линии прикрепления, а потом с середины отростка сужаются к концу.

M. maculata Fedoseeva, 1964. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 13).

По литературным данным постгониты *M. maculata* склеротизованные. Передний отросток более или менее трапециевидный с волнистым передним краем и заостренным концом. Его длина почти равна ширине. Задний отросток длинный, листовидный, примыкающий к переднему сзади и несколько сбоку. (Федосеева, 1964).

Уточнено, что основная часть переднего отростка постгонита у этого вида имеет почти квадратную форму. Нижний край седловидно изогнут. Выступающая часть перед-

него отростка в начале широкая, но к концу становится очень узкой и вытянутой. На ее конце внизу есть небольшой заворот. На верхнем крае имеет выступ. Задний отросток длинный и тонкий.

M. meigeni Nartshuk, 2006 /*M. laeta* Meigen, 1838. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 14).

Известно, что у *M. laeta* постгониты средней величины. У переднего отростка нижний край не вогнут, а конец не суженный. Задний отросток заострен на конце. Оба отростка направлены вперед и вниз. (Федосеева, 1960а).

Постгониты у этого вида сильно склеротизованные, похожие на постгониты *M. femorata*. Задний отросток постгонита тонкий. Он плавно сужается к своему концу, немного загибаясь в сторону выступающей части переднего отростка. Нижняя часть переднего отростка плавно изгибается в основной части постгонита и становится почти прямой в выступающей части. Выступающая часть широкая и почти прямая. Она отделяется от основной части выше, чем у *M. femorata*. Ее тупой конец закруглен. На конце имеется маленький заворот. Задний отросток уже и мельче, чем у *M. femorata*. Он примыкает к переднему сзади.

M. mosquensis Fedoseeva, 1960. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 15).

По данным литературы, постгониты у *M. mosquensis* склеротизованные. Их передний отросток треугольной формы с узким основанием. Задний отросток заострен на конце и наклонен вперед. (Федосеева, 1960а).

У *M. mosquensis* постгониты во многом похожи на *M. meigeni* и *M. athletica*, однако их выступающая часть переднего отростка меньше и короче. Ее конец острый. На конце имеется маленький заворот. Длина изгиба нижнего края основной части постгонита меньше, но сам изгиб более резкий. Линия прикрепления переднего отростка постгонита уже, чем у *M. athletica*. Задний отросток идет параллельно высоте основной части переднего отростка. Он менее четко отделен от переднего, чем у *M. athletica*. Задний отросток примыкает к переднему сзади.

M. nigriseta Fedoseeva, 1960. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 16).

По данным литературы у этого вида передний отросток постгонитов узкий, седловидно изогнутый в срединной части. Его конец тупой. Задний отросток маленький, полукруглой формы. (Федосеева, 1960а).

Постгониты *M. nigriseta* очень похожи на *M. cognata*. Однако передний отросток постгонитов направлен горизонтально, а не вперед и вниз. На конце кутикула утолщается. Задний отросток примыкает к переднему сбоку и слегка сзади.

M. nigriventris Macquart, 1835 (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 17).

Про морфологию постгонитов вида *M. nigriventris* из литературы известно следующее:

Постгониты сильно склеротизованные. Передние отростки более или менее трапециевидные с вытянутым в узкий отросток передним нижним углом. Задний отросток имеет вид широкой закругленной на конце пластины. Он располагается перпендикулярно плоскости переднего и направлен вниз (Федосеева, 1969).

Уточнено, что у *M. nigriventris* постгониты не сильно склеротизованные. Основная часть передних отростков постгонитов имеет трапециевидную форму, а выступающая часть узкая, плавно опускающаяся вниз, сужающаяся к тонкому концу. На конце кутикула утолщается. Задний отросток имеет острый конец. К переднему он примыкает сбоку и слегка сзади.

M. nigrofasciata Hendel, 1938. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 18).

Постгониты этого вида сильно склеротизованные. Передний отросток постгонитов вытянут в длину. Его конец тупой. Нижний край спереди отогнут наружу. Задний отросток постгонитов лопатовидный (Федосеева, 1964, 2003).

Проведенный анализ морфологии показал, что у *M. nigrofasciata* основная часть переднего отростка постгонита имеет почти квадратную форму. Лишь ее нижний край немного наклонен вниз. Выступающая часть довольно крупная и широкая, наклоненная вниз. На конце имеется небольшой заворот. Задний отросток постгонита идет параллельно высоте основной части. Он широкий, сужающийся к острому концу. Задний отросток примыкает к переднему сзади.

M. ornata Wiedmann, 1817. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 19).

По данным литературы, у *M. ornata* нижний край переднего отростка постгонитов почти прямой, а его конец заострен. (Нарчук, Федосеева, 2010).

Постгониты вида *M. ornata* некрупные, слабо склеротизованные. Основная часть переднего отростка квадратная. Выступающая часть широкая, с тупым концом. На конце есть заворот. Нижний край прямой, благодаря перепонке, которая сглаживает ее изгиб. Задний отросток расположен сбоку от переднего. Он прямой и не широкий. Его нижний край закруглен.

M. pallida Fedoseeva, 1964. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 20).

У этого вида постгониты сильно склеротизованные. Передний отросток имеет форму неправильного четырехугольника с отогнутым наружу нижним краем. Задний отросток имеет лопатовидную форму. Он выступает из-за переднего отростка почти наполовину своей длины. (Федосеева, 1964).

Следует добавить, что у *M. pallida* основная часть переднего отростка прямоугольной формы. Широкая выступающая часть опускается вниз. Снизу у конца выступающей части есть небольшой заворот. В месте соединения выступающей и основной частей переднего отростка на нижнем крае образуется почти прямой угол. Конец задних отростков закруглен. Задние отростки примыкают к передним сзади.

M. palposa Fedoseeva, 1960. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 21).

Из литературы известно, что постгониты *M. palposa* маленькие, склеротизованные. Передний отросток постгонитов довольно широкий в срединной части, седлообразно погнутый и на конце узкий. Задний отросток широкий, полукруглый. (Федосеева, 1960а).

Анализ не выявил значимых различий с первичным описанием постгонитов.

M. pluriseta Pet, 1961. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 22).

Про постгониты этого вида из литературы известно следующее:

Постгониты слабо склеротизованные. Их задний отросток не резко отделен от переднего. (Нарчук, Федосеева, 1982).

Проведенный анализ морфологии показал, что у *M. pluriseta* передний отросток постгонитов похож на *M. nigriventris*, однако основная его часть имеет форму перевернутой трапеции. Задний отросток более короткий, чем у *M. nigriventris*, и направлен немного назад. Его конец закруглен. К переднему он примыкает сбоку и слегка сзади.

M. pratorum Meigen, 1830. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 23).

Известно, что постгониты у *M. pratorum* склеротизованные. Передний отросток с широким основанием, его свободный конец с продольным широким желобом, образованным отогнутым наружным краем. Задний отросток широкий, полукруглый, примыкающий к переднему отростку снаружи. (Федосеева, 1960а).

Уточнено, что у *M. pratorum* постгониты крупные, слабо склеротизованные. Передний отросток имеет форму треугольника. На нижнем крае основной части есть большая несклеротизованная часть. На конце выступающей части есть небольшой заворот. Задний отросток имеет лопастевидную форму и направлен назад.

M. saltatrix Linneaus, 1761. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 24).

По литературным данным постгониты у *M. saltatrix* мощные, сильно склеротизованные. Их передний отросток трапециевидный, на конце сплюснутый в плоскости т.е. имеется заворот. Задние отростки лопатовидные, примыкающие сзади. (Федосеева, 1960а, 1969).

Следует добавить, что основная часть переднего отростка имеет почти квадратную форму. Нижний край переднего отростка почти прямой. Выступающая часть вытянутая,

плавно сужающаяся. Задний отросток сужается до острого конца, при этом одна из его сторон слегка изгибается в середине.

M. stackelbergi Fedoseeva, 1967. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 25).

Из литературы известно, что у данного вида постгониты сильно склеротизованные. Передний отросток более или менее четырехугольный, а его длина превышает высоту в три раза (Федосеева, 1967).

Основная часть переднего отростка постгонита имеет почти квадратную форму. Ее нижний край ровный и лишь слегка наклонен. Выступающая часть имеет почти прямоугольную форму. Ее верхний и нижний края почти ровно прямые. На конце выступающей части внизу есть небольшой заворот. Она немного направлена вниз. Задний отросток крупный, заостренный на конце и направленный вниз. Он примыкает к переднему сзади и слегка сбоку.

M. sibirica Fedoseeva, 1961. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 26).

По данным литературы, постгониты у этого вида хорошо склеротизованные. Передний отросток очень узкий, сильно вытянутый и слегка изогнутый в срединной части, круглый в сечении, направлен вперед. Задний отросток примыкает сзади и слегка сбоку к переднему. Он имеет конусовидную форму и направлен вниз. (Федосеева, 1961б).

Уточнено, что основная часть переднего отростка постгонитов *M. sibirica* небольшая, похожая по форме на *M. saltatrix*. Ее выступающая часть узкая и длинная. В первой трети она выдвинута вперед, а затем резко изгибается вниз. На ее конце внизу есть небольшой заворот. Задний отросток небольшой, треугольной формы, направленный строго вниз.

M. triangulina Fedoseeva, 1960. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис.27).

У вида *M. triangulina* передний и задний отростки постгонитов маленькие, сходные по форме и величине. Они треугольные. Передний отросток направлен вперед и вниз. Задний отросток короче, но шире переднего. Он направлен несколько в сторону от переднего. (Федосеева, 1960а).

У *M. triangulina* постгониты склеротизованные. Основная часть переднего отростка трапециевидная. Ее выступающая часть узкая, прямая и длинная. Задний отросток имеет треугольную форму. Он направлен вперед и вниз. Он примыкает к переднему сзади.

M. tshernovae Fedoseeva, 1971. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 28).

Из литературы известно, что у этого вида постгониты сильно склеротизованные. Передний отросток трапециевидный со сглаженным передним верхним углом. Задний от-

росток широкий и округлый. Он примыкает к переднему отростку сбоку в перпендикулярной к нему плоскости. (Федосеева, 1971).

Постгониты *M. tshernovae* по форме и уровню склеротизации подобны таковым у *M. stackelbergi*. Однако ее выступающая часть более короткая, а верхний край изгибается в направлении к тупому концу. На конце выступающей части есть заворот.

M. variegata Meigen, 1830. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 29).

У *M. variegata* передние отростки постгонитов постепенно сужаются к вершине, направлены вперед. Конец переднего отростка плоский со сглаженными зубцами. Задние отростки узкие, удлинённые, направленные вниз. (Федосеева, 1960а).

Постгониты *M. variegata* сильно склеротизованные. Они похожи на постгониты видов *M. femorata*, *M. mosquensis* и *M. meigeni*. Нижний край переднего отростка плавно изгибается в основной части постгонита и становится почти прямым в выступающей части. Выступающая часть широкая и почти прямая. Она отделяется от основной части выше, чем у *M. femorata*. На конце внизу имеется маленький заворот. Задний отросток постгонита плавно сужается к своему концу, немного загибаясь в сторону выступающей части переднего отростка. Он уже и мельче, чем у *M. femorata*. Задний отросток примыкает к переднему отростку сзади.

M. zachvatkini Fedoseeva, 1960. (фотографии постгонитов см. приложение 1, рис. 30).

По данным литературы, постгониты *M. zachvatkini* склеротизованные. Передний отросток в свободной половине треугольной формы с волнистыми краями. Его передний нижний угол закруглен. Верхняя сторона слегка выпуклая, а нижняя слегка вогнутая. Задний отросток неширокий, закругленный на конце и направленный вниз и вперед. (Федосеева, 1960б).

Проведенный анализ морфологии показал, что постгониты у *M. zachvatkini* следует считать маленькими. Нижний край переднего отростка прямой. Основная часть имеет квадратную форму. Выступающая часть большая. Ее верхний край постепенно опускается вниз к острому концу. Задний отросток заострен на конце. Он примыкает к переднему сзади и сбоку.

Таким образом, мы считаем, что наиболее важными признаками постгонитов, характеризующими каждый вид, являются: уровень склеротизованности постгонита, способ присоединения заднего отростка постгонита к переднему, наличие заворота, форма основной части постгонита, направленность и форма выступающей части постгонита.

Выделение групп видов внутри рода *Meromyza*.

Ранее виды меромиз были разделены в соответствии с их морфологическими признаками на несколько групп.

Федосеева и Нарчук выделяют три группы. Первая группа – *pratorum* (Нарчук, Федосеева, 2010). Это достаточно обособленная группа видов, трудно различимых между собой. В гениталиях самца эпандрий с длинными щетинками, сурстили булавовидные. Задний отросток постгонитов расположен сбоку от переднего и соединен с ним П-образным швом. Щупики узкие, палочковидные. Глазковый треугольник у вершины часто морщинистый, его высота обычно превосходит основание. Вибриссальный угол тупой, если же он почти прямой, то позади постгонитов есть шиповидный слабо склеротизованный выступ. В эту группу входят *M. brevifasciata* Fed., *M. conifera* Fed., *M. eugnii* Fed., *M. gansuensis* An et Yang, *M. hugoanderssoni* Nartshuk, *M. neimengensis* An et Yang, *M. pratorum* Mg., *M. tuvinensis* Fed.

Вторая группа объединяет виды *M. nigriseta* Fed., *M. pluriseta* Pet., *M. sibirica* Fed., *M. cognata* Fed., *M. fedoseevae* Nart., *M. pleurosetosa* Beschkovski, у самцов которых постгониты не склеротизованные (почти прозрачные, как у большинства видов семейства), их задний отросток маленький и слабо отделен от переднего (Нарчук, Федосеева, 2011).

У третьей группы (остальные виды меромиз) постгониты сильно склеротизованы и с четким задним отростком. Сюда, в частности, относятся *M. mosquensis* Fed., *M. saltatrix* L., *M. nigriventris* Macq. и *M. variegata* Mg. (Федосеева, 2003б, Нарчук, Федосеева, 2011).

Однако Губицкая, используя морфологию постгонитов, эдеагуса и другие морфологические признаки, выделяет четыре группы меромиз. В группу «*saltatrix*» вошли: *M. saltatrix* L., *M. obtusa* Pet., *M. elongata* Fed., *M. hybrida* Pet., *M. orientalis* Fed., *M. triangulina* Fed., *M. palposa* Fed., *M. zachvatkini* Fed., *M. facialis* Fed., *M. smirnovi* Fed..

В группу «*pratorum*» вошли: *M. pluriseta* Pet., *M. nigriseta* Fed., *M. coronseta* Hub., *M. sororcula* Fed., *M. pratorum*, *M. nigriventris* Macq., *M. cognata*, *M. sibirica*, *M. quadrimaculata* Fed., *M. rostrata* Hub., *M. rotundata* Hub..

Группу «*variegata*» составляли: *M. rufa* Fed., *M. bohémica* Fed., *M. lolii* Hub., *M. eduardi* Hub., *M. femorata* Macq., *M. laeta* Mg., *M. variegata*, *M. stackelbergi* Fed..

В группу «*inornata*» вошли: *M. pallida* Fed., *M. cephalata* Fed., *M. inornata* Beck., *M. mosquensis*, *M. maculata* Fed., *M. acuminata* Fed., *M. transbaicalica* Fed. (Hubicka, 1970).

Хотя в целом результаты этих работ похожи, мы склоняемся к мнению Нарчук и Федосеевой, так как по системе, предложенной Губицкой, близкородственными оказывались виды, несопоставимые по морфологии передних отростков постгонитов. Например, виды *M. nigriseta* Fed., *M. pratorum* и *M. sibirica*, относящиеся к группе *pratorum*, выделенной Губицкой, обладают разной морфологией постгонитов. Так же происходит и в других

выделенных ею группах. Например, виды *M. variegata* и *M. mosquensis* очень похожи между собой по морфологии постгонитов, но разнесены в разные группы.

Система Нарчук и Федосеевой так же не лишена недостатков. Если группу *Pratorum*, выделенную Нарчук и Федосеевой, действительно составляют схожие между собой виды, то две другие их группы являются сборными и нуждаются в разделении. Так, например, у вида *M. sibirica* постгониты хорошо склеротизованы и, поэтому, его надо исключить из второй группы. В тоже время, форма гениталий у видов из третьей группы очень разнообразна. Так, например, очевидны большие различия по морфологии постгонитов у видов *M. mosquensis* и *M. saltatrix*.

Исходя из результатов наших морфологических исследований, мы считаем, что в разделении меромиз на группы большую роль играет способ присоединения заднего отростка постгонита к переднему, наличие заворота, уровень склеротизованности и форма самого постгонита. В результате мы можем разделить меромиз на 8 групп.

Первая группа, которую мы выделяем это группа *Pratorum*. Мы выделяем ее по тем же признакам постгонитов, по которым это делали Федосеева и Нарчук, добавляя, что у данной группы постгониты слабо склеротизованные, с заворотом на конце выступающей части и несклеротизованной частью на нижнем крае. Из исследованных нами видов в нее входят *M. jacutica*, *M. conifera*, *M. ornata*, *M. pratorum* и *M. brevifasciata*.

В группу *Zachvatkini* входят исследованные нами *M. zachvatkini*, *M. palposa* и *M. triangulina*, чьи постгониты очень маленькие с острым концом у переднего отростка.

В группу *Saltatrix* входят виды с крупными, хорошо склеротизованными постгонитами с заворотами на конце. Форма их основной части переднего отростка постгонита стремится к квадратной. Из исследованных нами видов сюда входят: *M. pallida*, *M. saltatrix*, *M. nigrofasciata*, *M. acuminata*, *M. stackelbergi*, *M. tshernovae*, *M. sibirica* и возможно *M. maculata*.

Мы выделили группу *Meigeni*, включающую виды *M. meigeni*, *M. variegata*, *M. femorata* и *M. mosquensis*. Эти виды обладают специфической формой постгонитов, напоминающую варежку или башмачок. Передний отросток тяжело разделить по нижнему краю на небольшую основную часть и выступающую часть. Выступающая часть переднего отростка широкая и почти прямая с тупым концом. Задний отросток постгонита плавно сужается к своему концу, немного загибаясь в сторону выступающей части переднего отростка.

Как Федосеева и Нарчук, мы выделяем группу видов со слабо склеротизованными постгонитами - *Pluriseta*. Сюда входят виды *M. pluriseta*, *M. nigriseta* и *M. cognata*. Эти виды обладают вогнутым краем постгонитов. Вид *M. nigriventris* близок к этой группе. По

форме постгонитов он особенно близок к виду *M. plurisetata*. Однако уровень склеротизации его постгонитов более высокий. Он образует группу Nigriventris.

Мы считаем, что виды *M. inornata* и *M. athletica* образуют свои собственные группы Inornata и Athletica. По форме передних отростков постгонитов, наличию заворота и уровню склеротизации *M. inornata* должен входить в группу Saltatrix, однако его задний отросток причленяется сбоку, как у группы Pratorum. Вид *M. athletica* по морфологии постгонитов похож как на группу Meigeni, так и на группы Pratorum и Saltatrix и вид *M. maculata*.

Таким образом, можно резюмировать, что наиболее значимыми морфологическими критериями при разделении меромиз на группы являются способ присоединения заднего отростка постгонита к переднему, наличие заворота, уровень склеротизованности и форма самого постгонита.

С помощью анализа морфологии постгонитов, их формы и уровня склеротизованности мы делим исследованные нами виды на 8 групп.

Глава 4.2 Закономерности в изменчивости размеров постгонитов на уровне видов.

Как отмечалось выше, различные направления изменения морфологии полового аппарата самцов имеют разную значимость в процессе дивергенции видов (Kulikov et al., 2004). Различия морфологии постгонитов определяются как их формой, изучению которой в нашем исследовании посвящена глава 4.5, так и их размерами. Нами был исследован вклад разных размерных характеристик (H1, H2, H3, L1, L2, S_{общ}, S1, S2) (глава 2) в разделение видов для определения наиболее значимых показателей.

Был проведен корреляционный анализ выделенных нами признаков для выявления взаимосвязи между ними. Все показатели значимо скоррелированы между собой (табл. 2.1), что говорит о важности изменений каждого из них. Самая сильная корреляция отмечена между S_{общ} и S1. Чуть хуже скоррелированы S_{общ} и P_{общ}.

Таблица 2.1. Корреляционный анализ размерных характеристик постгонитов.

Признак	Коэффициенты корреляции								
	r < 0,05000								
	H1	H2	L1	L2	H3	P общ	S общ	S1	S2
H1	1,000000	0,726040	0,505160	0,542410	0,768483	0,824846	0,812708	0,835165	0,647965
H2	0,726040	1,000000	0,652642	0,673111	0,797625	0,783469	0,862796	0,793706	0,811614
L1	0,505160	0,652642	1,000000	0,523932	0,686188	0,643216	0,730332	0,718318	0,569484
L2	0,542410	0,673111	0,523932	1,000000	0,546906	0,774702	0,776161	0,687925	0,784775
H3	0,768483	0,797625	0,686188	0,546906	1,000000	0,747619	0,830465	0,785042	0,751152
P общ	0,824846	0,783469	0,643216	0,774702	0,747619	1,000000	0,928258	0,908768	0,776301
S общ	0,812708	0,862796	0,730332	0,776161	0,830465	0,928258	1,000000	0,958013	0,863790
S1	0,835165	0,793706	0,718318	0,687925	0,785042	0,908768	0,958013	1,000000	0,722272
S2	0,647965	0,811614	0,569484	0,784775	0,751152	0,776301	0,863790	0,722272	1,000000

Примечание. Н1 – высота основной части постгонита, Н2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2 – длина выступающей части постгонита, Н3 – высота заднего отростка постгонита, Р_{общ} – периметр постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Проведенный дискриминантный анализ всех видов (приложение 1, таб. 19-21) и показал, что в идентификации видов участвуют все выделенные нами показатели, кроме S1. Наиболее значимыми признаками при разделении групп являются Н2 ($\lambda_p=0,138$; $F=138$, $p<0,000$) и Н3 ($\lambda_p=0,18$; $F=100,7$, $p<0,000$), при этом уникальность этих признаков не высока ($R^2=0,02$ для Н2, $R^2=0,19$ для Н3). Наиболее уникальным признаком является S_{общ}, ($F=2,8$, $p<0,000$, $R^2=0,9$). Было получено 9 значимых дискриминантных функций. Первая объясняет 79% общей дисперсии. Наибольший вклад в нее вносят Н2 и S_{общ}, а Н3 – во вторую, описывающую уже всего лишь 7% дисперсии. Вклад в остальные показатели вносят L2, Н3, Н2 и S_{общ}. Таким образом, наибольшее участие в разделении видов принимают такие показатели как S_{общ}, Н2 и Н3.

Анализ показал, что виды хорошо отличаются друг от друга. Так со 100% корректностью отнесения особей с помощью выделенных показателей можно определить виды *M. saltatrix*, *M. nigriseta*, *M. meigeni*, *M. femorata*, *M. mosquensis*, *M. nigrofasciata*, *M. pluriseta*, *M. jacutica*, *M. conifera*, *M. ornata*, *M. pratorum*, *M. brevifasciata*, *M. athletica*, *M. maculata*, *M. zachvatkini*, *M. pallida*, *M. palposa*, *M. cognata*, *M. stackelbergi*, *M. tshernovae* и *M. sibirica*, *M. acuminata*. Виды *M. nigriventris* (82%), *M. inornata* (90%), *M. variegata* (90%), *M. triangulina* (75%) определяются с немного более низкой точностью. Общая вероятность верного определения видов составила 98%. Результаты многомерного дисперсионного анализа подтвердили различия видов по всем выделенным показателям ($\lambda_w = 0,000004$ при $p<0,000$).

С помощью кластерного анализа было построено морфометрическое дерево для меромиз, основанное на всех выделенных показателях размеров постгонитов (рис. 2.1). Меромизы были разделены на 4 кластера. Первый кластер составляют 12 видов: *M. acuminata*, *M. zachvatkini*, *M. palposa*, *M. cognata*, *M. meigeni*, *M. femorata*, *M. mosquensis*, *M. nigriseta*, *M. pluriseta*, *M. nigriventris*, *M. triangulina*, *M. sibirica*. Второй – 8 видов: *M. inornata*, *M. variegata*, *M. jacutica*, *M. stackelbergi*, *M. tshernovae*, *M. conifera*, *M. ornata*, *M. nigrofasciata*. Третий кластер включает *M. saltatrix*, *M. brevifasciata*, *M. athletica*, *M. maculata*, *M. pallida*. Вид *M. pratorum* отличается от всех других видов и образует четвертый кластер. Однако, полученная дендрограмма не согласуется с результатами проведенного ра-

нее исследования морфологии постгонитов (глава 4.1). Так, например, близкими видами оказываются виды *M. nigriseta*, *M. femorata* и *M. sibirica*, морфология постгонитов которых сильно отличается.

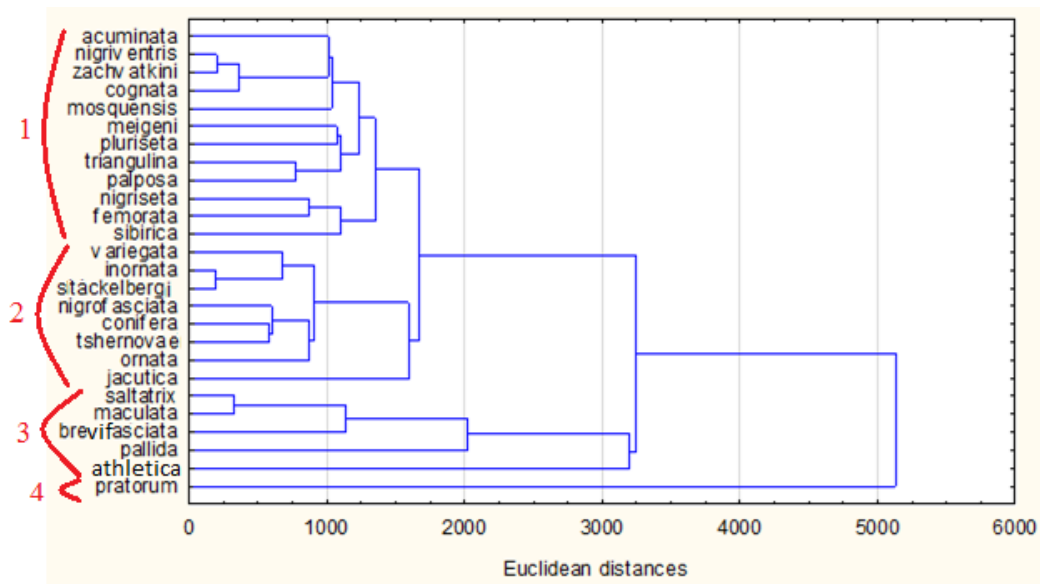


Рис. 2.1. Дендрограмма, построенная с использованием всех выделенных размерных характеристик постгонита: H1, H2, L1, L2, H3, P_{общ}, S_{общ}, S1, S2. Цифрами и скобками показано разделение меромиз на кластеры. По оси X отложено ослабление силы влияния признаков уникальности объекта.

Дерево, построенное с использованием только наиболее значимых показателей S_{общ}, H2 и H3 (рис. 2.2), мало отличается от предыдущего (рис. 2.1). Четвертый и третий кластер остаются без изменений. Первый кластер в данном случае включает 9 видов а второй - 11, поскольку виды *M. femorata*, *M. nigriseta* и *M. sibirica* переместились из первого кластера во второй. Данная дендрограмма так же не согласуется с общей морфологией постгонитов.

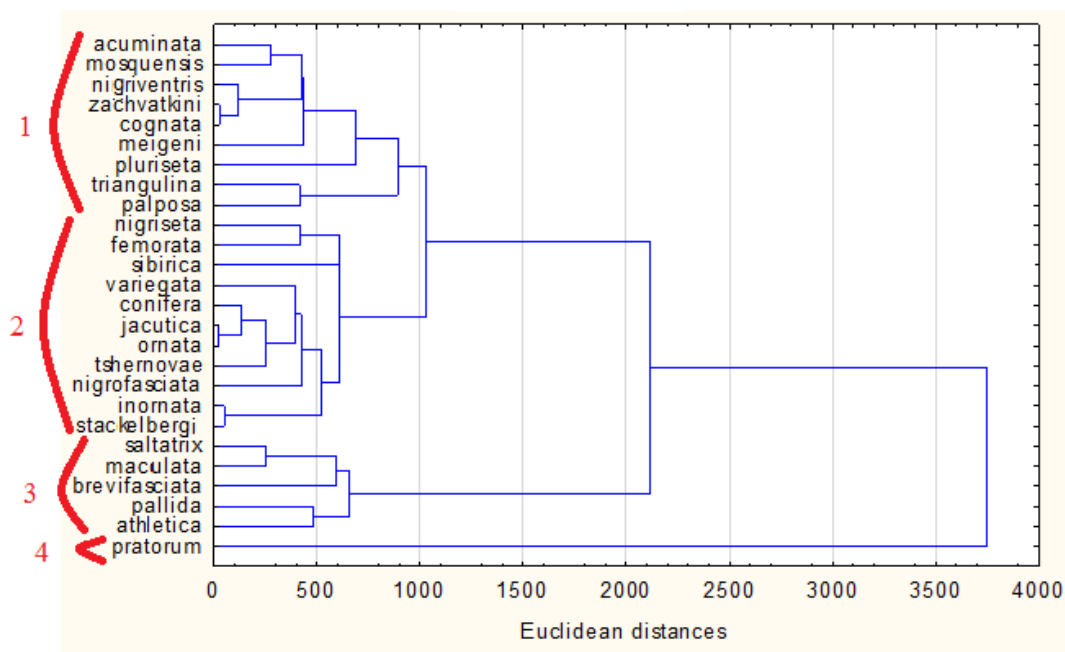


Рис. 2.2. Дендрограмма, построенная с использованием наиболее значимых показателей: H_2 , $S_{\text{общ}}$ и H_3 . Цифрами и скобками показано разделение меромиз на кластеры. По оси X отложено ослабление силы влияния признаков уникальности объекта.

Выделенные в Главе 4.1 на основании анализа морфологии группы видов злаковых мух дискриминантный анализ (приложение 1, таб. 22-24) может правильно определить с вероятностью 91%. В определении групп участвуют все анализируемые показатели, кроме S_1 и $S_{\text{общ}}$. Наиболее значимым признаком является H_3 ($\lambda_p=0,348$; $F=153$, $p<0,000$, $R^2=0,82$), а наиболее уникальным – S_2 ($\lambda_p=0,947$; $F=4,5$, $p<0,000$, $R^2=0,9$). Было получено 7 значимых дискриминантных функций. Первая объясняет 46% общей дисперсии. Наибольший вклад в нее вносят L_1 и L_2 , H_1 и $P_{\text{общ}}$ – во вторую, описывающую 39% дисперсии. В третью, объясняющую 9% дисперсии, $S_{\text{общ}}$, H_2 и L_1 . H_3 , S_1 , S_2 и $P_{\text{общ}}$ вносят вклад в остальные функции.

Анализ показал, что группы хорошо отличаются друг от друга. Так со 100% корректностью отнесения особей с помощью выделенных нами показателей можно определить группу *Athletica*, с 95% - *Inornata*, с 93% - *Pluriseta*, с 92% - *Zachvatkini* и *Saltatrix*, с 91% - *Pratorum*, с 89% - *Meigeni*. Хуже всех, с корректностью отнесения 69%, определяются особи группы *Nigriventris*. Общая вероятность верного определения данных групп составила 91%.

Все это подчеркивает необходимость применения комплексного подхода с включением различных критериев при анализе филогенетической структуры рода.

Морфометрические показатели коррелируют между собой. Наиболее значимыми из них являются: $S_{\text{общ}}$, H_2 и H_3 .

Общая вероятность верного определения видов с помощью дискриминантного анализа составляет 98%, а выделенных на основе морфологии постгонитов групп - 91%. Высокий процент правильного определения видов с использованием выбранных параметров говорит о правильности выбора данных критериев. Однако эти критерии не позволяют построить филогенетическое дерево, согласующееся с морфологией постгонитов. Результаты анализа подтверждают необходимость применения комплексного подхода с включением различных критериев при изучении филогенетической структуры рода.

Глава 4.3 Филогения рода на основе молекулярно-генетического анализа.

Как было показано ранее, молекулярно-генетические методы позволяют не только оценить степень родства между видами, но и выявить наиболее близкие к гипотетическим предкам виды.

Дендрограмма, построенная по методу NJ, показала, что все исследованные представители рода *Meromyza* образуют общий кластер, отделяясь от внешних групп. В свою очередь, виды из общего для меромиз кластера можно разделить на 8 кластеров, соответствующих морфологии постгонитов (названия кластеров даны по виду, наиболее близкому к гипотетическому предку).

Дерево, построенное с использованием сразу двух внешних групп *Campiglossa pygmaea* и *Cryptonevra flavitarsis* (рис. 2.3.1) идентично дереву, построенному только с *Campiglossa pygmaea* в качестве внешней группы (Приложение 1, рис. 31).

Виды *M. meigeni*, *M. variegata*, *M. femorata* и *M. mosquensis* группируются в кластер «meigeni». Эти же виды составили группу Meigeni при исследовании морфологии полового аппарата, объединенных характерной «варежковидной» формой переднего отростка постгонита.

Второй кластер - «pratorum» - образуют виды *M. jacutica*, *M. conifera*, *M. ornata*, *M. pratorum* и *M. brevifasciata*. Эти же виды по строению генитального аппарата самцов относятся к морфологической группе Pratorum.

Следующий кластер - «zachvatkini» - образуют виды *M. zachvatkini*, *M. palposa* и *M. triangulina*, обладающие маленькими постгонитами схожей формы и составляющие группу Zachvatkini.

Выделенная нами по морфологии переднего отростка постгонита группа Plurisetia, которую составляли виды *M. plurisetia*, *M. nigriseta* и *M. cognata*, разделяется на две соседние группы, в состав первой входят виды *M. nigriventris* и *M. plurisetia*, во вторую - вид *M. nigriseta*. В случае с *M. nigriventris* и *M. plurisetia* можно предположить, что форма постгонитов является более важным фактором, указывающим на близость видов, чем уровень склеротизованности. *M. nigriseta* отличается от двух других видов величиной задних от-

ростков постгонитов. Поэтому мы выделяем кластер «pluriset» с видами *M. pluriset* и *M. nigriventris*, а близкий к ним вид *M. nigriset* образует собственный кластер «nigriset».

Виды *M. pallida*, *M. saltatrix*, *M. nigrofasciata*, *M. acuminata*, *M. stackelbergi*, *M. tshernovae* и *M. sibirica* стоят отдельно от других выделенных групп, образуя кластер «saltatrix». Эти виды входят в морфологическую группу Saltatrix. Вид *M. acuminata* на дендрограмме стоит отдельно от других видов группы, что позволяет выделить его в отдельный подкластер.

Отдельные кластеры «inornata» и «athletica» образуют виды *M. inornata* и *M. athletica*, выделенные ранее в отдельные группы и на основании исследования морфологии их постгонитов.

Можно отметить, что кластер «zachvatkini» близок к кластерам «pluriset» и «nigriset». Кластер «inornata» близок к кластеру «meigeni», разделяя его и кластер «saltatrix», а кластер «athletica» – к кластеру «pratorum». Кластер «pratorum» соседствует с кластерами «zachvatkini», «pluriset» и «nigriset».

Филогенетическое дерево, построенное только с видом *Cryptonevra flavitarsis* в качестве внешней группы (Приложение 1, рис. 32) очень близко к дереву без внешних групп (Приложение 1, рис. 33). Различия заключаются во взаимном расположении кластеров. Так, наиболее близкой к внешней группе оказывается группа близких друг к другу кластеров «nigriset», «pluriset» и «zachvatkini». Наиболее дальняя группа – кластер «saltatrix». При наличии внешней группы, кластер «inornata» становится близким к кластеру «saltatrix», оказываясь между кластерами «saltatrix» и «meigeni». При отсутствии ее, кластер «inornata» оказывается между кластерами «athletica» и «meigeni».

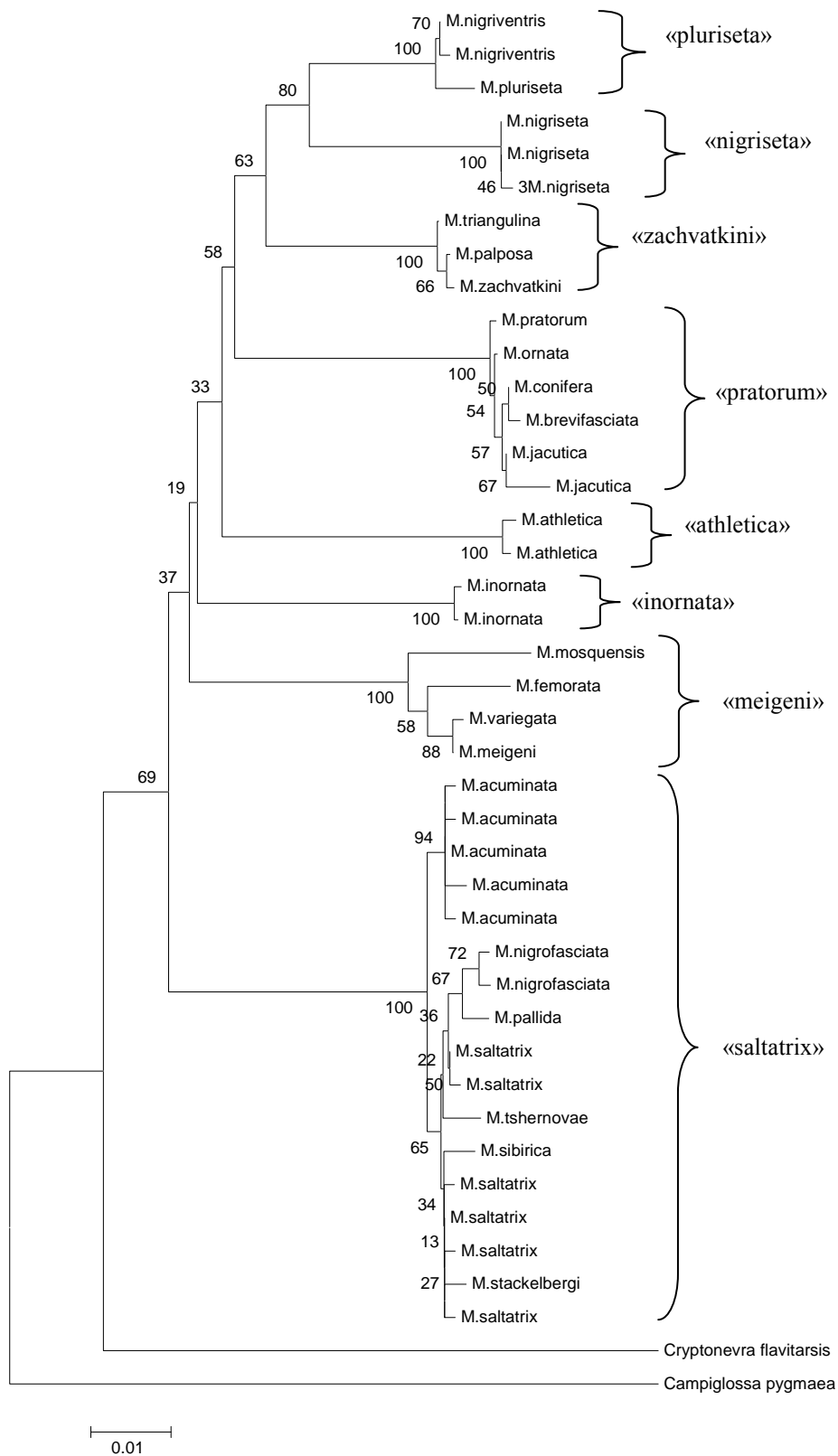


Рис. 2.3.1. Дендрограмма, построенная с помощью метода NJ. В качестве внешней группы взяты *Campiglossa pygmaea* и *Cryptonevra flavitarsis*. Фигурными скобками выделены кластеры. Цифры в узлах – результаты бутстреп-анализа. Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами.

Дендрограмма, построенная с помощью метода ML, так же показывает, что все исследованные представители рода *Meromyza* образуют общий кластер, отделяясь от внешней группы, а все исследованные виды делятся на 8 кластеров, как на дендрограмме, построенной по методу NJ.

Виды *M. pallida*, *M. saltatrix*, *M. nigrofasciata*, *M. acuminata*, *M. stackelbergi*, *M. tshernovae* и *M. sibirica* составляют кластер «saltatrix»; *M. zachvatkini*, *M. palposa* и *M. triangulina* - кластер «zachvatkini»; *M. meigeni*, *M. variegata*, *M. femorata* и *M. mosquensis* - кластер «meigeni»; *M. pluriseta* и *M. nigriventris* - кластер «pluriseta»; *M. jacutica*, *M. conifera*, *M. ornata*, *M. pratorum* и *M. brevifasciata* - кластер «pratorum». Виды *M. inornata* и *M. athletica* образуют отдельные кластеры: «inornata», близкий к «meigeni», и «athletica», занимающий положение между кластерами «zachvatkini» и «pratorum». Вид *M. acuminata*, как и в предыдущем случае, выделяется в отдельный подкластер внутри кластера «saltatrix». Кластер «zachvatkini» близок к кластерам «nigriseta» и «pluriseta», а кластер «pratorum» в свою очередь близок к этим трем кластерам.

Дендрограмма, построенная с использованием двух внешних групп (*Campiglossa rugmaea* и *Cryptonevra flavitarsis*) методом ML (рис. 2.3.2), не отличается от дерева, построенного методом NJ. Филогенетическое дерево, построенное по методу ML, где в качестве внешней группы взят только вид *Cryptonevra flavitarsis* (Приложение 1, рис. 35), так же не отличается от дерева, построенного методом NJ.

Дендрограммы, построенные методом ML с использованием вида *Campiglossa rugmaea* в качестве внешней группы (Приложение 1, рис. 34) и без внешней группы (Приложение 1, рис. 36), совпадают между собой, но отличаются от деревьев, построенных методом NJ. От дендрограммы, построенной методом ML с двумя внешними группами они отличаются местоположением кластеров «meigeni» и «inornata», которые меняются местами.

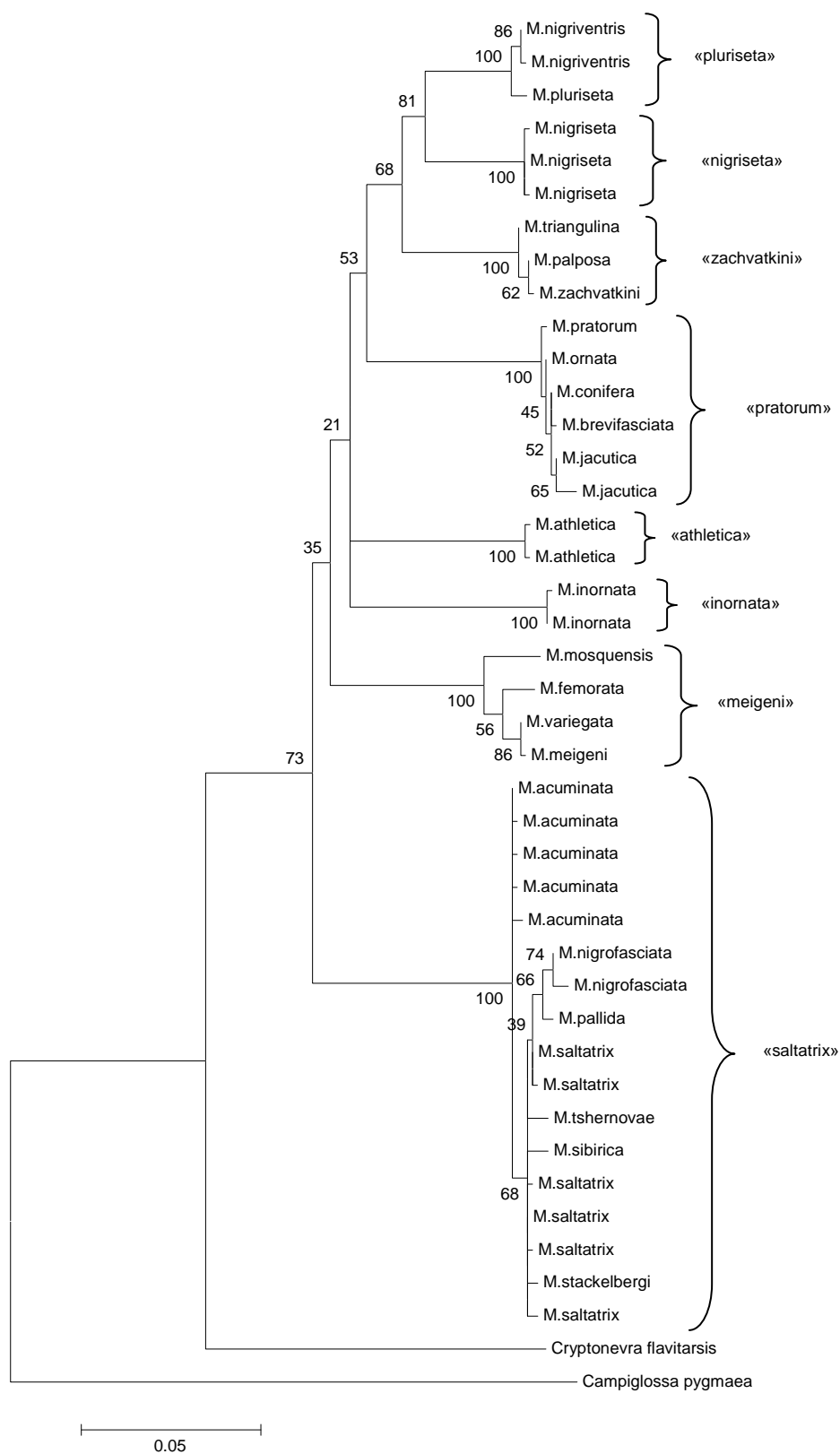


Рис. 2.3.2. Дендрограмма, построенная с помощью метода ML. В качестве внешней группы взяты *Campiglossa pygmaea* и *Cryptonevra flavitarsis*. Фигурными скобками выделены кластеры. Цифры в узлах – результаты бутстреп-анализа. Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами.

Построение дендрограммы с помощью метода MrBayes так же показало, что все исследованные представители рода *Meromyza* образуют общий кластер, отделяясь от внешней группы, выделяются те же кластеры. Как и в предыдущих случаях, вид *M. acuminata* можно выделить в отдельный подкластер внутри кластера «saltatrix». Вид *M. nigriseta* образует отдельный кластер «nigriseta», близкий к кластеру «pluriseta», а кластер «zachvatkini» близок к кластерам «nigriseta» и «pluriseta».

Филогенетическое дерево, где внешнюю группу составляют *Campiglossa pygmaea* и *Cryptonevra flavitarsis* (рис. 2.3.3), совпадает с деревом, где в качестве внешней группы используется только вид *Cryptonevra flavitarsis* (Приложение 1, рис. 38). В данном случае самым дальним от всех кластеров оказывается кластер «meigeni». Кластер «inornata», близок к кластеру «saltatrix», а «athletica» - к «pratorum».

При построении филогенетического дерева только с видом *Campiglossa pygmaea* в качестве внешней группы (Приложение 1, рис. 37) было показано, что, в отличие от предыдущих дендрограмм, самым дальним от всех кластеров оказался кластер «saltatrix». Кластер «athletica» здесь близок к кластеру «meigeni», оказываясь между ним и кластером «pratorum». А кластер «inornata» близок к кластеру «pratorum». Он располагается между этим кластером и кластером «saltatrix».

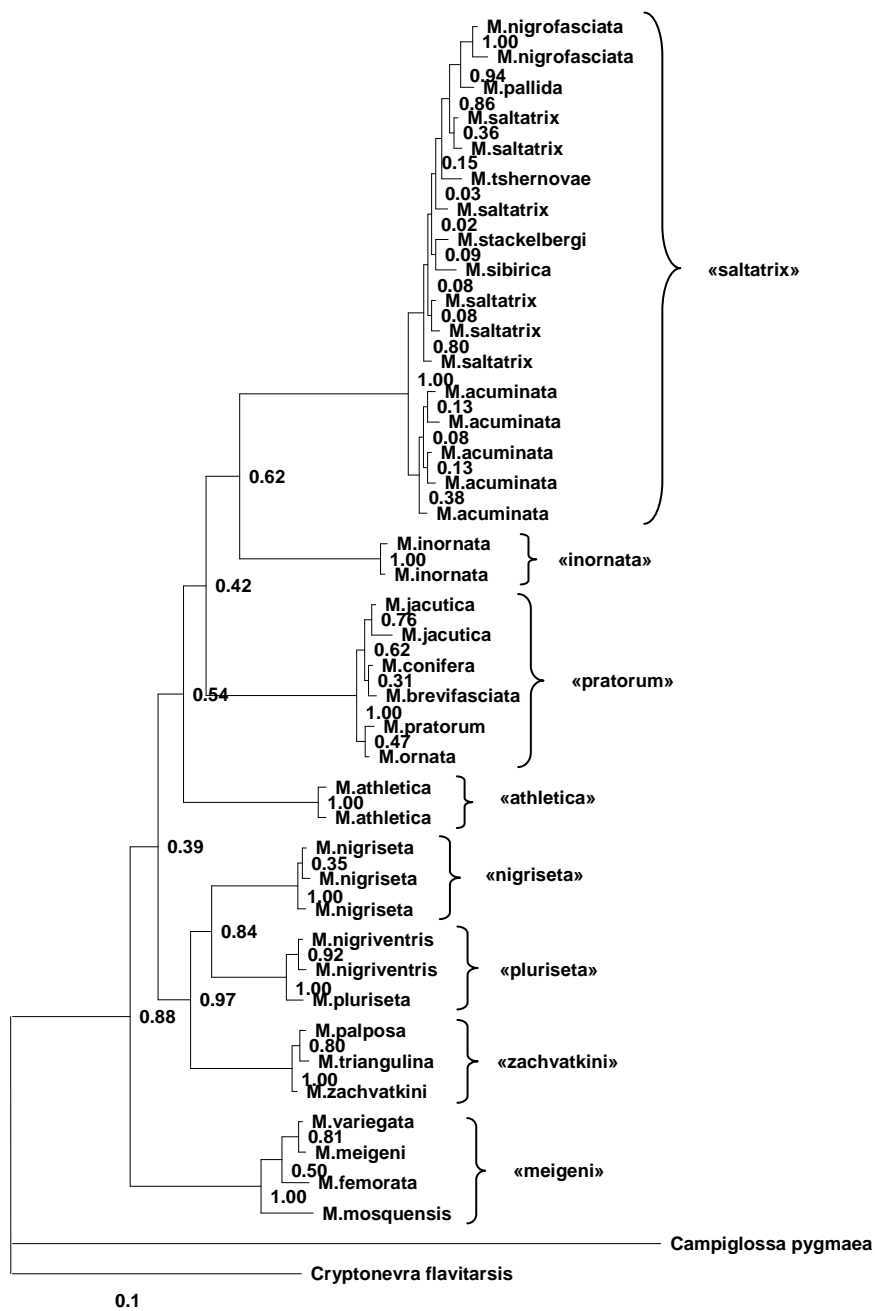


Рис. 2.3.3. Дендрограмма, построенная с помощью программы MrBayes. В качестве внешней группы взяты *Campiglossa pygmaea* и *Cryptonevra flavitarsis*. Фигурными скобками выделены кластеры. Цифры в основании ветвей – апостериорные вероятности. Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами.

Исследование кластеризации по локусу CO1 в программе Network разделило мерозоиз на те же кластеры.

Количество мутаций, обозначенное на ветвях медианной сети (рис. 2.3.4) показывает, что от предкового гаплотипа виды *M. zachvatkini*, *M. pluriseta*, *M. nigriventris* и *M. nigriseta* отделяет наименьшее число мутаций. Это предполагает близость данных видов к предковым формам. Остальные кластеры: «athletica», «pratorum», «saltatrix» и «meigeni», удалены от группы предковых гаплотипов примерно на равное расстояние и имеют большее число мутаций.

При построении медианной сети сначала формируются, так называемые, модальные узлы, представляющие собой корень и кольцо («торс») с группами видов, которые близки к предковым гаплотипам. Результаты наших исследований показали, что радиусы кольца идут в направлении кластера «pluriseta» и видов *M. pratorum*, *M. saltatrix* в больших кластерах, а также к видам *M. athletica* и *M. inornata*. Мы предполагаем, что предковые формы этих групп видов дали начало остальным представителям рода *Meromyza* с формированием групп видов, характеризующихся определенным комплексом признаков.

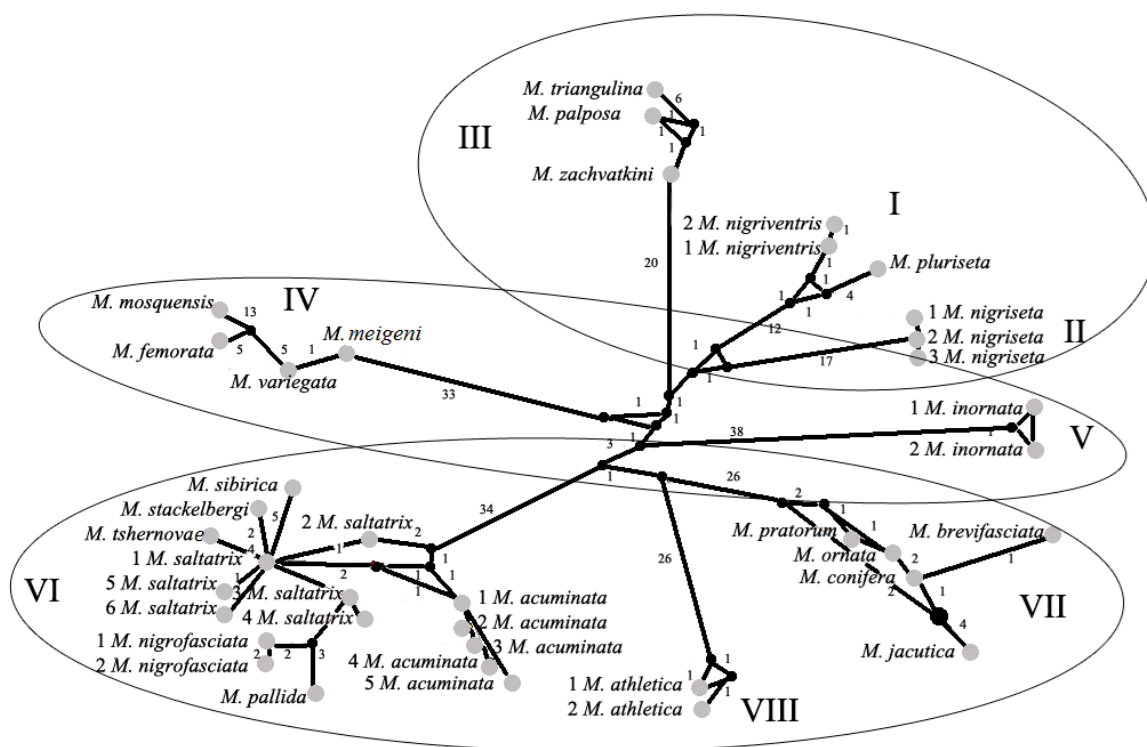


Рис. 2.3.4. Медианная сеть, построенная с помощью программы Network. Кластеры: I – «pluriseta», II – «nigriseta», III – «zachvatkini», IV – «meigeni», V – «inornata», VI – «saltatrix», VII – «pratorum», VIII – «athletica». Цифры на ветвях – число нуклеотидных замен. Серые круги – гаплотипы видов. Черные круги – гаплотипы предков. Овалами отмечены группы кластеров с близкими морфометрическими характеристиками.

Полученные результаты говорят о том, что филогения меромиз, как и в более раннем исследовании (Триселева и др., 2014а), соответствует морфологии постгонитов. Наше молекулярно-генетическое исследование показало разделение меромиз на группы, аналогичные выделенным нами на основании анализа морфологии. Поэтому далее в работе мы будем придерживаться следующего разделения этих мух на кластеры:

1) Кластер «saltatrix», с видами *M. pallida*, *M. saltatrix*, *M. nigrofasciata*, *M. acuminata*, *M. stackelbergi*, *M. tshernovae* и *M. sibirica*.

2) Кластер «meigeni», включающий виды *M. meigeni*, *M. variegata*, *M. femorata* и *M. mosquensis*.

3) Кластер «zachvatkini» с видами *M. zachvatkini*, *M. palposa* и *M. triangulina*.

4) Кластер «nigriseta», который составляет только вид *M. nigriseta*.

5) Кластер «pluriseta», с входящими в него *M. nigriventris* и *M. pluriseta*.

6) Кластер «pratorum» – *M. jacutica*, *M. conifera*, *M. ornata*, *M. pratorum* и *M. brevifasciata*.

7, 8) Виды *M. inornata* и *M. athletica* мы будем рассматривать как два отдельных кластера «inornata» и «athletica» соответственно.

Виды *M. pluriseta*, *M. nigriventris* и *M. nigriseta*, предположительно близкие к предковым гаплотипам, обладают слабосклеротизованными постгонитами, в то время как более далекие от предковых гаплотипов меромиз виды – сильно склеротизованными. Полученные результаты не противоречат ранее высказанным предположениям об усилении склеротизации постгонитов у более молодых надродовых таксонов.

Все методы построения дендрограмм разделяют виды на одинаковые кластеры. Но при этом, разные методы построения филогенетических деревьев давали разные результаты относительно близости кластеров друг к другу. Так кластер «athletica» в большинстве случаев оказывается близок к кластеру «pratorum», однако, как показала программа MrBayes, он может быть близко к кластеру «meigeni». В то же время, кластер «inornata» может быть близким как к кластерам «meigeni» и «athletica», так и к кластеру «saltatrix», и, как показала программа MrBayes, - даже к «pratorum». Это можно объяснить близостью друг к другу кластеров «athletica» и «inornata», что было отмечено при анализе морфологии их постгонитов. Полученные нами филогенетические деревья говорят о близости кластеров «zachvatkini», «pluriseta» и «nigriseta» друг к другу. Наиболее далеко отстоит от них кластер «saltatrix».

Таким образом, выделенные с помощью молекулярно-генетического анализа кластеры меромиз соответствуют морфологии постгонитов и почти полностью аналогичны выделенным нами морфологическим группам (глава 4.1). Это фактологически под-

тверждает то, что кластеризация рода по признакам переднего отростка постгонитов действительно связана с микроэволюцией группы.

Хотя методы анализа филогении группы разделяют виды на одинаковые кластеры, они различаются по признаку относительной близости кластеров друг к другу. Наиболее разделены группа кластеров «*zachvatkini*», «*pluriseta*» и «*nigriseta*» и кластер «*saltatrix*».

Глава 4.4 Закономерности в изменчивости размеров постгонитов на уровне кластеров.

Как говорилось в предыдущей главе, филогенетическое дерево видов рода *Mertouza*, построенное с помощью молекулярно-генетического анализа, соответствует исследованным морфологическим признакам постгонитов. Для определения направления их изменений в процессе эволюции группы, был исследован вклад размерных характеристик постгонитов в разделение кластеров.

Не исследованный молекулярно-генетическими методами вид *M. cognata*, входящий в морфологическую группу видов со слабо склеротизованными постгонитами, предположительно может войти в кластер «*pluriseta*», а вид *M. maculata*, который вероятно является частью морфологической группы Сальтатрикс, - в кластер «*saltatrix*» или близкий к нему «*athletica*».

Был проведен дискриминантный анализ на уровне кластеров для выявления наиболее важных показателей (приложение 1, табл. 25-27). В различении кластеров участвовали все признаки. S1 не была включена в анализ из-за ее сильной корреляции с S_{общ}. Наиболее значимым признаком для определения кластеров был H3 ($\lambda_p=0,274$; $F=167,6$, $p<0,000$), имеющий высокий уровень уникальности ($R^2=0,86$). Самым высоким уровнем уникальности обладали S_{общ} ($R^2=0,92$) и P_{общ} ($R^2=0,9$). Было получено 8 значимых дискриминантных функций. Первая объясняет 48% общей дисперсии. Наибольший вклад в нее вносит P_{общ}, а L2 – во вторую, описывающую 37% дисперсии. Вклад в остальные показатели в основном вносят S_{общ} и H2. Почти все кластеры хорошо отличаются друг от друга. Корректность отнесения особей к кластерам «*nigriseta*», «*athletica*» и виду *M. maculata* составляет 100%. 91% - к «*saltatrix*», «*pratorum*» и «*meigeni*»; к «*inornata*» - 95%, к «*zachvatkini*» – с 92%, а к «*pluriseta*» – 89%. Корректность отнесения особей у вида *M. cognata*, похожего на вид *M. nigriseta* составила всего 50%. Общая вероятность определения кластеров составила 92%, что говорит о более правильном разделении меромиз на группы по сравнению с разделением, предложенным в разделе 4.1.

Таким образом, показатели L2, H2, P_{общ}, S_{общ} и H3 из всех исследованных нами показателей имеют наибольшее значение при разделении кластеров.

Сопоставление морфометрических показателей постгонитов меромиз между и внутри кластеров (табл. 2.4.1) выявило следующие закономерности.

Выделенные кластеры были разделены по размерам общей площади переднего отростка постгонитов ($S_{\text{общ}}$). Из-за общей скоррелированности выделенных размерных характеристик постгонитов данный показатель представляется нам наиболее обобщенным критерием. Так при среднем значении $S_{\text{общ}}$ в пределах рода 9708.0 ± 172.1 в группу со средней площадью вошли кластеры «nigriseta», «meigeni» и «inornata», в группу с маленькой – «zachvatkini», «pluriseta» и вид *M. cognata*, в группу с большой – «saltatrix», «pratorum», «athletica» и вид *M. maculata*. Однако, основываясь на комплексе исследованных признаков, мы считаем, что кластер «nigriseta» должен быть отнесен к первой группе, характеризующейся небольшими размерами постгонитов. Возможно он является переходным звеном от первой ко второй группе видов, что подтверждается также молекулярно-генетическими данными по участку CO1 (глава 4.3). Правильность выделения этих групп подтверждена с помощью анализа ANOVA (приложение 1, табл. 27-34). Выделенные группы различались между собой не только по $S_{\text{общ}}$, но и по H_2 и H_3 . Группа с маленькими размерами постгонитов отличалась от группы с большими постгонитами по соотношениям H_2/L_2 , характеризующему узость выступающей части, L_1/L_2 , характеризующему степень вытянутости переднего отростка постгонита, и по S_2 . А по S_1 и $P_{\text{общ}}$ группы кластеров с небольшими и средними размерами постгонитов дополнительно отличаются от группы с большими постгонитами. Хотя признаки $S_{\text{общ}}$ и $P_{\text{общ}}$ коррелируют (см. главу 2.2), из-за сложной формы постгонитов, прямой зависимости периметра от площади не обнаружено.

Достоверно различаются $S_{\text{общ}}$ в группах кластеров с наименьшей и со средней площадью, а в кластерах с наибольшей площадью $S_{\text{общ}}$ не различается (приложение 1, табл. 35-58). Стоит отметить, что между кластером «pluriseta» и видом *M. cognata* нет различий по всем показателям, кроме $P_{\text{общ}}$. Данный критерий разделяет все кластеры у групп с маленьким и средним размером постгонитов.

Наименьший периметр переднего отростка ($P_{\text{общ}}$) (при среднем значении $P_{\text{общ}}$ по роду $450,3 \pm 87,4$) был найден в кластерах «zachvatkini» ($267,5 \pm 32,6$), «pluriseta» ($348,7 \pm 32$), «meigeni» ($369,7 \pm 44,8$), «nigriseta» ($418,8 \pm 13,1$) и у вида *M. cognata* ($387,4 \pm 8,2$). Средние его значения были в кластерах «athletica» ($496,9 \pm 4,9$), «inornata» ($442,4 \pm 18,3$). А наибольшие – в кластерах «pratorum» ($475,3 \pm 70,4$) и «saltatrix» ($497,9 \pm 77,6$) и у вида *M. maculata* ($531,7 \pm 10,8$).

Наименьшая H_3 была найдена в кластерах «zachvatkini» (61.5 ± 1.6), «pluriseta» (54.6 ± 1.7), «nigriseta» (44.9 ± 0.5) и у вида *M. cognata* (46.5 ± 1.9), средние значения этого па-

раметра отмучены в кластерах «meigeni» (99.1 ± 1.6), «inornata» (86.4 ± 2.4), и «pratorum» (99.7 ± 2.5), а в остальных кластерах размер H_3 был большим («saltatrix» – 120.6 ± 1.2 и «athletica» – 125.1 ± 0.6). Внутри групп кластеров с похожими размерами H_3 разделяются кластеры «meigeni» и «inornata». «pratorum» отделяется от «saltatrix» и *M. maculata*.

Как указано выше, соотношения H_2/L_2 и L_1/L_2 , характеризующие узость выступающей части и степень вытянутости переднего отростка постгонита, демонстрируют другие закономерности (табл. 2.4.1). По критерию H_2/L_2 наиболее узкие структуры у кластеров «nigriseta», «pluriseta», «inornata» и у вида *M. cognata*, средние значения - в кластерах «meigeni», «pratorum» и «saltatrix», а широкие выступающие части в кластерах «zachvatkini», «athletica» и у вида *M. maculata*. По критерию L_1/L_2 у кластера «inornata» постгониты наиболее вытянуты, а наименее вытянуты - у кластеров «zachvatkini» и «meigeni» и видов *M. cognata*, и *M. maculata*. У остальных L_1/L_2 имеет среднее значение. Внутри размерных групп кластеров соотношение H_2/L_2 позволяет отделить кластер «zachvatkini» от других, разделяет кластеры «meigeni» и «inornata», «saltatrix» и «pratorum», а *M. maculata* - от двух последних. Соотношение L_1/L_2 отделяет от остальных кластер «nigriseta», разделяет кластеры «meigeni» и «inornata».

Отмечены различия по площади выступающей части переднего отростка (S_2). Среднее значение этого признака по роду 2943.6 ± 50.4 . К группе кластеров с маленькой S_2 можно отнести кластеры «zachvatkini», «pluriseta», «nigriseta» и вид *M. cognata*, со средним значением - кластер «meigeni» и остальные с большим. Внутри размерных групп кластеров данный показатель разделяет кластеры «meigeni» и «inornata». К группе кластеров с большим размером постгонитов можно отнести вид *M. maculata*, а к группе с маленьким («pluriseta» и «zachvatkini») - *M. cognata*.

В характеристике видов внутри кластеров значимость признака $S_{\text{общ}}$ падает, а остальные критерии начинают играть бОльшую роль. По $S_{\text{общ}}$ все виды различаются только в кластерах «meigeni» (приложение 1, табл. 71-76) и «pluriseta» (приложение 1, табл. 77-82). В кластерах «saltatrix», «pratorum» и «zachvatkini» по данному критерию нет различий между *M. nigrofasciata* и *M. pallida*, *M. stackelbergi* и *M. tshernovae*; между *M. stackelbergi*, *M. tshernovae* и *M. sibirica*; между *M. saltatrix* и *M. pallida*; между видами *M. ornata*, *M. conifera* и *M. jacutica*; и между *M. palposa* и *M. triangulina*. Общий размер постгонитов у данных кластеров достиг своих максимальных и минимальных значений, и уже детали строения разделяют виды:

Внутри кластера «saltatrix» (приложение 1, табл. 59-64) по критерию H_3 только *M. stackelbergi* не отличается от *M. acuminata* и *M. sibirica*, а *M. tshernovae* - от *M. nigrofasciata*. По $R_{\text{общ}}$ нет различий между *M. pallida* и *M. sibirica*; между *M. stackelbergi* и *M. salta-*

trix; между *M. nigrofasciata* и *M. sibirica*; между *M. stackelbergi* и *M. tshernovae* с *M. acuminata*. Самые крупные постгониты внутри этого кластера у *M. saltatrix*, а маленькие - у *M. acuminata*. По H_2/L_2 нет различий между *M. saltatrix* и *M. stackelbergi*; между *M. acuminata* и *M. sibirica*; между *M. pallida* и *M. tshernovae*. Самые узкие постгониты – у *M. acuminata* и *M. sibirica*, а самые широкие - у *M. pallida* и *M. tshernovae*. По L_1/L_2 у *M. pallida* нет различий с другими видами, вид *M. stackelbergi* отличается только от *M. nigrofasciata*, а *M. saltatrix* не отличается от *M. nigrofasciata*. Самая короткая выступающая часть постгонитов у вида *M. acuminata*, а длинная – у *M. nigrofasciata*. Для S_2 при этом от всех отличаются только виды *M. acuminata* и *M. sibirica*, а у вида *M. tshernovae* нет различий только с *M. pallida* и *M. stackelbergi*.

Внутри кластера «*pratorum*» (приложение 1, табл. 65-70) по критерию $P_{общ}$ *M. pratorum* не отличается только от *M. brevifasciata* поскольку это два вида с самыми крупными постгонитами внутри кластера. По H_3 вид *M. conifera* не отличается от *M. jacutica* и нет различий у видов *M. brevifasciata*, *M. ornata* и *M. jacutica*. Но при этом по соотношению H_2/L_2 есть различия только у *M. pratorum* с другими видами, так как у него самая узкая выступающая часть. А по L_1/L_2 есть различия только у вида *M. brevifasciata* с *M. pratorum* и *M. conifera*, поскольку постгониты у него сильно укорочены. По S_2 вид *M. conifera* отличается от видов *M. jacutica* и *M. pratorum*, а *M. jacutica* – от *M. brevifasciata*.

Внутри кластера «*zachvatkini*» (приложение 1, табл. 83-88) по критериям $P_{общ}$, S_2 и L_1/L_2 нет различий у видов *M. palposa* и *M. triangulina*. А по H_3 и H_2/L_2 - между *M. triangulina* и остальными видами. У вида *zachvatkini* самая короткая и широкая выступающая часть в этом кластере, а у – *M. palposa* самая узкая.

Как говорилось в предыдущей главе, кластерами, наиболее близкими к предковым гаплотипам, являются «*nigriseta*», «*zachvatkini*» и «*pluriseta*». Это кластеры с маленькой общей площадью постгонитов, с маленьким периметром, маленькой площадью выступающей части и высотой заднего отростка постгонита. Их постгониты слабосклеротизованные. Кластеры «*meigeni*», «*saltatrix*», «*athletica*», «*pratorum*» и «*inornata*» имеют намного больший размер общей площади. Их постгониты склеротизованы сильнее. Это позволяет предположить, что эволюция размеров передних отростков постгонитов внутри рода вначале шла в направлении увеличения площади данных структур и уровня их склеротизованности.

В отличие от вышеуказанной стратегии на уровне рода внутри каждого кластера наблюдается уменьшение размеров переднего отростка постгонита у более молодых видов по сравнению с видами, близкими к предковым гаплотипам кластеров. Исключение составляет кластер «*meigeni*». Это демонстрируют медианная сеть и дендрограммы (табл.

2.4.1, рис. 2.3.1, 2.3.4). Поэтому, например, согласно анализу размерных характеристик постгонитов вид *M. cognata*, можно включить в состав кластера «pluriseta» и предположить более раннее происхождение данного вида. Вид *M. maculata* близок к виду *M. athletica* по многим размерным и морфологическим характеристикам, в частности, по размеру $P_{\text{общ}}$. Этот вид можно включить в состав кластера «athletica» и, как в предыдущем случае, предположить его более раннее происхождение. Возвращаясь к результатам предыдущей главы, к филогенетическому дереву, построенному с помощью программы Network, следует отметить, что вид *M. maculata* замыкает «кольцо эволюции» меромиз, так как по признакам соотношения площадей и высоты к длине выступающей части постгонита приближается к кластеру *M. zachvatkini*.

Кластер «meigeni» единственный кластер, где размерные характеристики постгонитов меняются от первоначального увеличения к уменьшению. При этом виды из этого кластера имеют наиболее простые и пропорциональные передние отростки. К этому кластеру примыкает кластер «inornata», с единственным наиболее молодым видом *M. inornata*, отличающимся способом причленения заднего отростка. Сходство кластеров подтверждает мало различающееся соотношение площадей основной и выступающей частей постгонитов.

Для видов из кластеров «meigeni», «saltatrix» и «pratorum», обладающих средними и большими размерами постгонитов, одним из характерных признаков является заворот, что может свидетельствовать о корреляции между возникновением данного признака и достижением предельных размеров площади постгонитов у наиболее близких к предковым гаплотипам видов (рис. 2.3.4).

В процессе копуляции важную роль так же играет способ соединения заднего и переднего отростков постгонита. Для видов из первой группы кластеров с маленькими размерами постгонитов характерно уменьшение размеров переднего и заднего отростков постгонита и прикрепление заднего отростка к переднему сбоку или сзади. Между кластерами во второй и третьей группах со средними и большими размерами постгонитов различия заключаются либо в прикреплении заднего отростка постгонита к переднему плотно сзади или сбоку, либо с помощью П-образного шва.

Для проверки гипотезы о том, что вид *M. maculata* входит в кластер «athletica», а вид *M. cognata* – в кластер «pluriseta», основанной на морфологических данных, мы дополнительно провели дискриминантный анализ (приложение 1, табл. 89-91), включив эти виды в соответствующие кластеры. В разделении кластеров участвовали все признаки, кроме S_1 , которая не была включена в анализ из-за сильной корреляции с $S_{\text{общ}}$. Наиболее значимым признаком здесь так же был H_3 ($\lambda_p=0,28$; $F=208,6$, $p<0,000$, $R^2=0,86$), а наиболее

уникальными - $S_{\text{общ}}$ ($R^2=0,92$) и $P_{\text{общ}}$ ($R^2=0,9$). Было получено 7 значимых дискриминантных функций. Первая объясняет 49% общей дисперсии. Наибольший вклад в нее все так же вносит $P_{\text{общ}}$. L2 вносит наибольший вклад во вторую, описывающую 36% дисперсии. Вклад в остальные показатели в основном вносит $S_{\text{общ}}$, H2 и L1. У кластера «nigriseta» 100% корректно отнесенных особей. У «inornata» – 95%, у «saltatrix» и «zachvatkini» – 92%, у «pratorum» и «meigeni» – 91%, у «pluriseta» – 86%, а у «athletica» – 50%. Таким образом, как и в предыдущем случае, показатели L2, H2, $P_{\text{общ}}$, $S_{\text{общ}}$ и H3 имеют наибольшее значение при разделении кластеров. Общая вероятность верного определения так же составила 92%.

В дальнейшей работе мы будем использовать филогению меромиз, полученную с помощью молекулярно-генетического анализа и дополненную результатами исследования кластеров методами линейной морфометрии.

Таким образом, дискриминантный анализ показал, что выбранные параметры хорошо различают ранее выделенные кластеры. Высокий процент правильного отнесения особей к кластерам подтверждает правильность их выделения. Наиболее значимыми признаками при разделении кластеров были L2, H2, $P_{\text{общ}}$, $S_{\text{общ}}$ и H3.

Был выявлен ряд тенденций в формообразовании постгонитов. По размерам $S_{\text{общ}}$ передних отростков постгонитов можно выделить группы кластеров и группы видов внутри них: с небольшой, со средней и с большой площадями. Кластер «nigriseta» является переходным звеном от первой ко второй группе, что подтверждается результатами молекулярно-генетических исследований. Для видов из группы кластеров с маленькими размерами постгонитов характерно уменьшение размеров переднего и заднего отростков постгонита и его прикрепление сбоку или сзади. У видов из кластеров из групп со средними и большими размерами постгонитов задний отросток постгонита прикреплен к переднему плотно сзади или сбоку, либо с помощью П-образного шва.

Предковые формы меромиз на уровне кластеров характеризовались маленькими размерами общей площади постгонитов, периметра, площади выступающей части и высоты заднего отростка постгонита, а предковые формы каждого кластера – большими размерами общей площади постгонитов, периметра, площади выступающей части и высоты заднего отростка постгонита.

Внутри каждого кластера (за исключением кластера «meigeni») наблюдается уменьшение размеров переднего отростка постгонита у более молодых видов по сравнению с видами, близкими к предковым гаплотипам кластера.

Для видов из кластеров «*meigeni*», «*saltatrix*» и «*pratorum*» возможна корреляция между возникновением заворота и достижением предельных размеров площади постгонитов у наиболее близких к предковым гаплотипам видов.

Анализ морфологии постгонитов позволяет успешно предсказать к какому филогенетическому кластеру будет относиться анализируемый вид.

M. cognata может войти в кластер «*pluriseta*», из-за близости морфологии и размерных характеристик его постгонитов. Вид *M. maculata* близок к виду *M. athletica* по многим размерным и морфологическим характеристикам, в частности, по размеру $P_{общ}$. По этой причине он может быть включен в кластер «*athletica*» как наиболее близкий к нему.

Таблица 2.4.1. Морфометрические показатели передних отростков постгонитов видов рода *Meromyza* Mg. ($X_{cp} \pm Sx_{cp}$, мкм).

№, название кластера, входящие виды, (количество особей)	$S_{общ}$	$P_{общ}$	S_1	S_2	H_1	H_2	H_3	$H_2 : L_2$	$L_1 : L_2$
I. «pluriseta»	4376,1±94,0	348,7±32	3118,8±544	1312,1±1203,8	57,9±13,3	29,4±3,3	55±12	0,5	0,87
pluriseta (24)	3828,0±46,8	320,2±23	2625,7±194	1202,3±185,6	46,3±6	27,2±2,5	44,8±6	0,47	0,85
nigriventris (23)	4949,2±78,9	371,6±7,7	3502±326	1447,2±144,4	69,4±8,5	31,7±2,2	64,8±6	0,53	0,9
cognata (4)	5068,1±153,2	387,4±8,2	3874,1±180,7	1193,9±141,2	61,4±5,75	31,0±1,1	46,5±3,8	0,58	1,1
II. «nigriseta» (73)	6814,4±48,3	418,8±13,1	4768,6±881,5	2040,3±157	65,6±6	38,7±2,4	44,9±4,4	0,49	0,76
III. «zachvatkini»	3436,3±334,0	267,5±32,6	2434,9±920,7	1001,5±340,3	48,6±8,8	33,9±6,4	61,5±6	0,85	0,98
zachvatkini (4)	5083,5±271,3	306±29,3	3633±534,8	1450,5±50,9	59,6±6,2	42,0±3,7	66,7±4	1,05	1,34
palposa (5)	2518,9±29,9	249,9±12,4	1626,7±101,1	892,2±44,1	41,8±2,5	28,6±1,8	57±6	0,67	0,8
triangulina (4)	2935,9±190,9	251±17,3	2246,9±202,5	689±197,9	46,2±4,2	32,5±3,1	61,5±2,6	0,83	0,88
IV. «meigeni»	7039,0±190,6	369,7±44,8	4132,9±925,7	2906±812,8	56,1±9,6	52,5±4,9	99±13,6	0,79	0,99
meigeni (4)	4512,6±91,6	313,4±15,1	2497,2±244,3	2015,4±260	51,4±11,4	48,5±2,5	94±2,9	0,86	1,26
variegata (20)	9010,2±134,3	419±13	5070,9±317,5	3939,3±475,4	64,5±9,5	57,7±2,4	113±7,9	0,62	0,83
mosquensis (22)	5507,9±87,0	316,7±7,4	3210,55±284,7	2297,3±374	59,2±3,3	53,3±2,3	83,6±6,7	0,9	0,87
femorata (23)	7228,7±93,1	387,3±7,6	4484±458	2744,7±437,8	46,8±3,2	47,8±3,4	102,5±6	0,77	1,28
V. «inornata» (21)	8440,9±49,5	442,4±18,3	4505,2±407,3	3935,7±424,8	76,7±7,1	56,1±3,7	86±11	0,64	0,54
VI. «saltatrix»	11598,9±222,9	497,9±77,6	8331,2±2729,8	3265,4±1209,4	103,6±22,1	62,8±20,1	111,6±24	0,77	0,89
acuminata (63)	5781,8±51,7	383,2±12,1	4588,4±394	1193,4±83,6	74,6±5,2	28,8±1,8	78,87±4,4	0,57	1,11
saltatrix (174)	14324,4±104,3	553,5±29,6	10337,8±1230,3	3986,6±484,6	120,2±7,5	76,6±3,0	129±7,7	0,87	0,9

№, название кластера, входящие виды, (количество особей)	S _{общ}	P _{общ}	S ₁	S ₂	H ₁	H ₂	H ₃	H ₂ : L ₂	L ₁ : L ₂
sibirica (10)	7834,3±190,7	480,8±35	5355,7±569,2	2478,6±189,7	68±4,75	40,1±1,8	71±3,6	0,51	0,73
stackelbergi (2)	8490,4±290,0	388,4±10,8	4652,2±398,4	3838,2±11,75	70,5±2,9	54,5±0,7	77±3	0,86	0,93
tshernovae (16)	9403,5±71,5	406±11,3	6026,6±273	3240,9±222,3	86,5±4	68,5±2,6	93±5	1,13	0,92
pallida (2)	12347,31±1	521,5±0,2	8847,1±1,1	3500,17±0,9	108,505±2	91±1	156,6±1	1,15	0,83
nigrofasciata (21)	10228,9±96,3	447,6±10,7	6407,7±225,3	3821,1±402,4	85,9±3,6	56,5±2,9	96±7	0,69	0,55
VII. «pratorum»	12736,3±479,5	475,3±70,4	8992,7±3678,8	3743,7±777,5	83,9±17	67,6±4,1	99,7±21	0,78	0,85
pratorum (24)	18070,0±168,0	562,3±24	13832,9±699,3	4237,1±797	102,6±9	66,2±3,4	126,7±7	0,55	0,81
ornata (2)	9673,3±656,3	427,9±32,7	5683,2±899,2	3990±29	71,3±0,65	59,0±1,4	98,5±6	0,74	0,9
conifera (40)	9806±849,9	425,5±24	6410,2±783	3395,8±525	73,6±8,1	68,8±3,9	84±6,9	0,8	0,885
brevifasciata (2)	13482,3±543,7	544,2±4,6	10447,4±875,3	3034,9±106,4	104±17,3	69,7±3,9	99±2	0,97	1,19
jacutica (2)	9655,5±233,8	406,9±5,6	4414,2±104,5	5241,2±226,1	57,2±0,67	66,2±2,5	83,6±4	0,84	0,94
VIII. «athletica» (4)	13450,85±1004	514,3±21,2	8497,7±1945,9	4953,1±1240,4	117,8±32,5	78,5±8,1	137,38±16,55	1,04	0,87
athletica (2) (VIII. «athletica» без M. maculata)	12826,9±826,0	496,9±4,9	6863,6±512,9	5963,3±655,1	89,8±2,9	72,5±3,5	125±0,88	0,83	0,75
maculata (2)	14074,8±226,9	531,7±10,8	10131,9±644,1	3942,9±323,2	145,75±5	84,5±6,4	150±15	1,24	0,97

Глава 4.5 Закономерности в изменчивости формы постгонитов.

Для установления закономерностей и направлений изменений формы постгонитов внутри рода *Meromyza* в процессе эволюции мы провели анализ методами геометрической морфометрии. Как известно, эти методы позволяют сравнивать форму объектов независимо от их размеров.

Как показано в предыдущей главе, исследованные 24 вида меромиз были разделены на 8 кластеров. Виды *M. cognata* и *M. maculata* были включены в кластеры «*pluriseta*» и «*athletica*» соответственно, по результатам исследования их морфологии с помощью линейной морфометрии. Исследование формы постгонитов у разных видов показывает близость *M. cognata* к видам *M. pluriseta* и *M. nigriventris*, а *M. maculata* – к *M. athletica* (рис. 2.5.1).

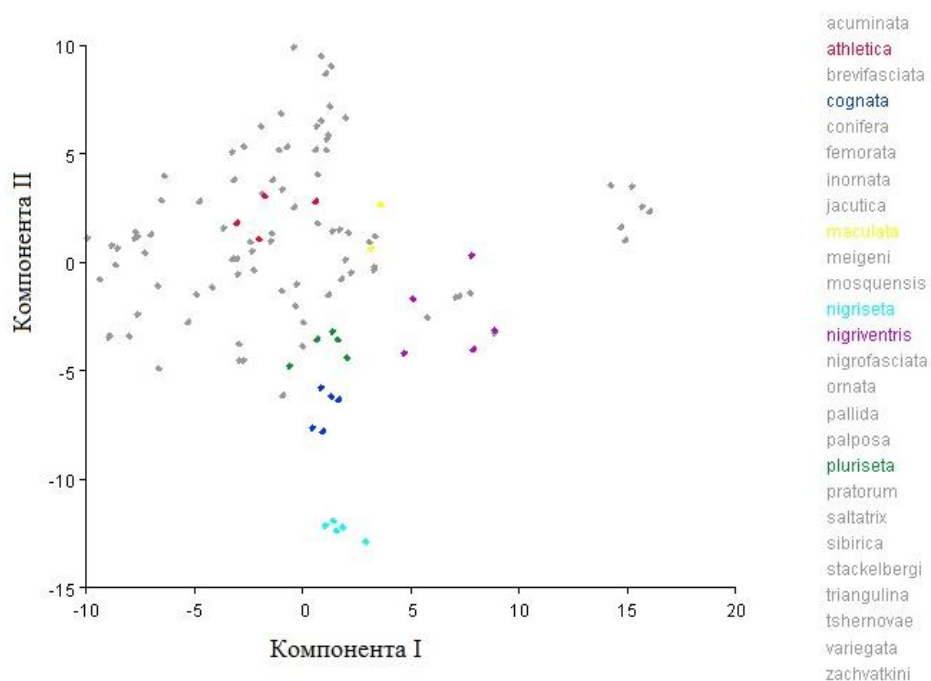


Рис. 2.5.1. Распределение видов по двум основным компонентам.

Групповое разнообразие. Исследование изменения формы контура передних отростков постгонитов показало, что основной процент этой изменчивости на межкластерном уровне описывается тремя компонентами (I – 42,7%, II – 21,7%, III – 19,7%).

I компонента описывает изменение формы нижнего края, где форма меняется от выпуклой у кластера «*meigeni*» к вогнутой у кластера «*nigriseta*». Это подтверждает смещение точек К, Н, 9-16 (рис. 2.5.2). Помимо того, кластеры разделяются за счет изменения ширины конца выступающей части. Эти изменения описываются смещением точек 5-7 (рис. 2.5.2). В результате, по данной компоненте кластер «*nigriseta*» хорошо отделяется от

других кластеров. Остальные кластеры объединяются в следующие группы: «inornata», «saltatrix» и «pratorum»; «athletica» и «meigeni»; «zachvatkini» и «pluriseta». Они имеют больше сходства внутри своих групп, чем между указанными группами (рис. 2.5.3, 2.5.4).

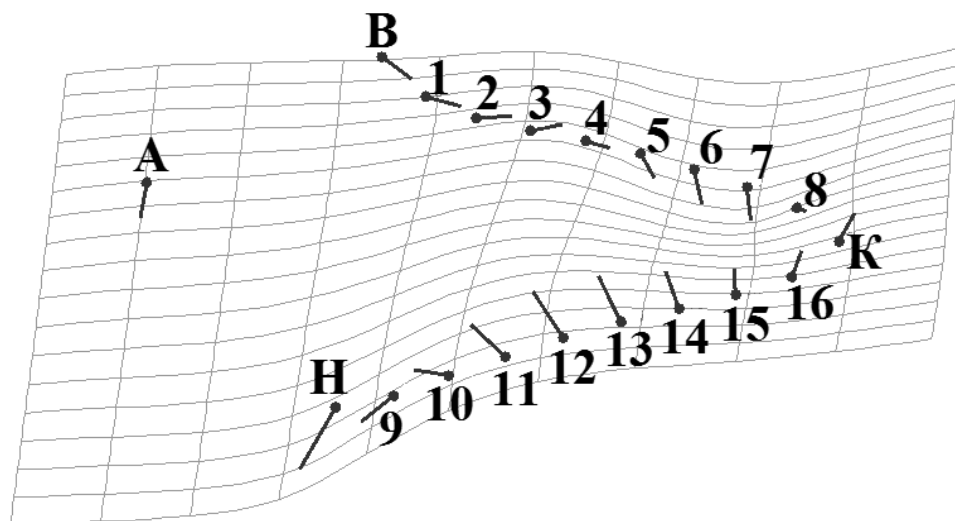


Рис.2.5.2. Схематическое изображение трансформационной решетки, отражающей общее изменение формы контура переднего отростка постгонита между кластерами. Линии между реперными точками: А – В – линия прикрепления постгонита к гипандрию, В – К – верхний контур, Н – К – нижний контур.

II компонентой описывается увеличение выступающей части, происходящее от кластера «pratorum» к кластеру «saltatrix», что подтверждает изменение скученности точек верхнего края вблизи его основания (рис. 2.5.2). Этот процесс охватывает точки В, К, 1-8. Изменения происходят синхронно со смещением точек нижнего края. В результате меняется соотношение выступающей и основной частей. По этой компоненте наиболее отличается от остальных кластер «pratorum». Кластеры «nigriseta», «athletica» и «saltatrix»; «pluriseta», «meigeni», «inornata» и «zachvatkini» совпадают (рис. 2.5.3).

III компонента описывает увеличение основной части из-за расширения линии прикрепления постгонита и увеличения высоты основной части. Этот процесс описывается смещением точек А, В, Н (рис. 2.5.4). По данной компоненте нет четко выделяющихся отдельных кластеров. Так кластеры «zachvatkini», «pratorum», «saltatrix», «athletica» полностью совпадают. От них несколько отличается кластер «pluriseta», который частично совпадает с кластером «meigeni». Кластеры «nigriseta», «meigeni» и «inornata» перекрываются между собой. (рис. 2.5.4).

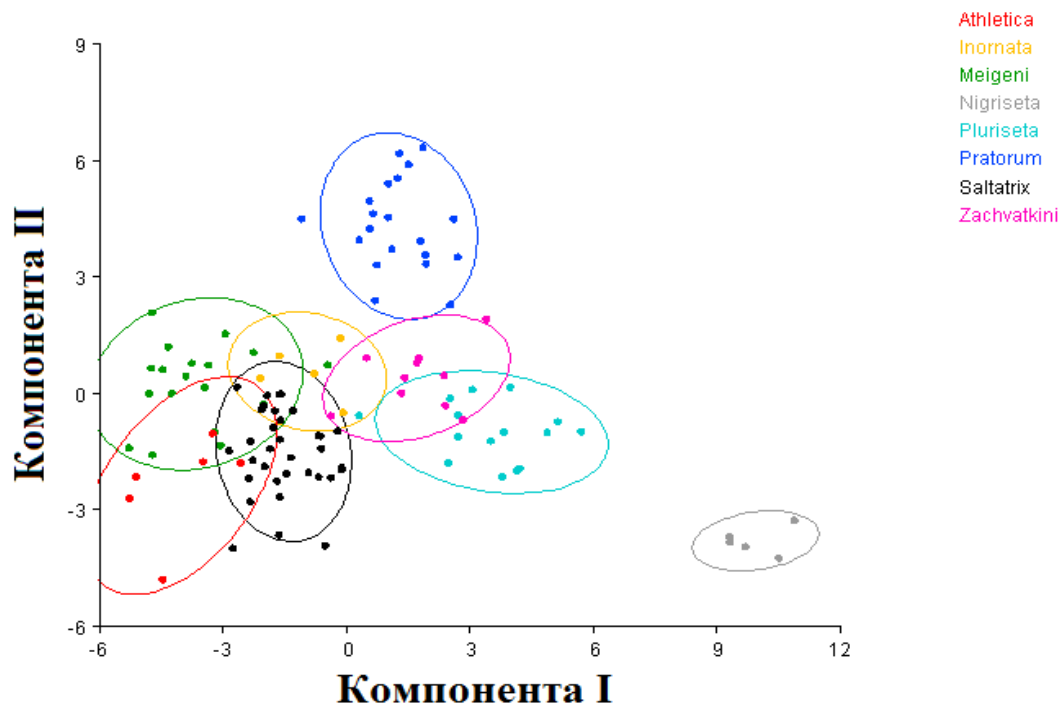


Рис. 2.5.3. Распределение кластеров по I и II компонентам. Название кластеров дано по наиболее близкому к гипотетическому предку виду. Овалы – доверительные интервалы.

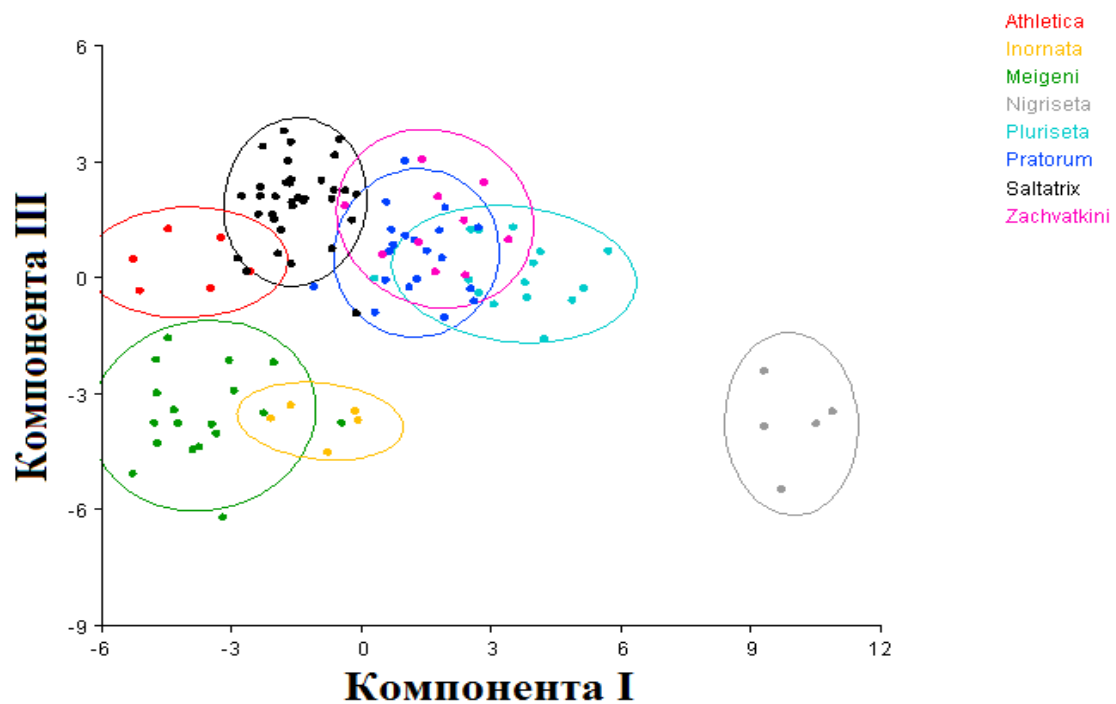


Рис. 2.5.4. Распределение кластеров по I и III компонентам. Индексы кластеров как на рис. 2.5.3. Овалы – доверительные интервалы.

Расчет дистанции Махаланобиса (D_m) показал, что полностью совпадающих кластеров нет. Однако, различия между кластерами «zachvatkini» и «pluriset» ($D_m = 4,1$, $p < 0,0001$), «meigeni» и «inornata» ($4,7$, $p < 0,0001$), «saltatrix» и «athletica» ($D_m = 5$, $p < 0,0001$), а так же «saltatrix» и «zachvatkini» ($D_m = 5$, $p < 0,0001$) можно считать незначительными по сравнению, например, с дистанцией между кластерами «meigeni» и «nigriseta» ($D_m = 14,7$, $p < 0,0001$). В тоже время D_m между «meigeni» и «saltatrix», равная $6,4$, $p < 0,0001$, является пограничной величиной, определяющей относительно большую близость.

Кластеры «zachvatkini» и «pluriset» отличаются от других ($D_m \geq 6$, $p = 0,0001$), но сильно перекрываются между собой, что объясняется схожестью формы их постгонитов. Возможно, основную роль в разделении этих кластеров играет размер переднего отростка постгонита (площадь переднего отростка постгонитов у кластера «zachvatkini» – $3436,3 \pm 1204,2 \mu^2$, у «pluriset» – $4376,7 \pm 644,7 \mu^2$). Первая и вторая компоненты отделяют «zachvatkini» и «pluriset» от других кластеров, а третья максимально разделяет между собой. Похожая ситуация сложилась с кластерами «saltatrix» (площадь переднего отростка постгонитов у кластера «saltatrix» – $11598,9 \pm 222,9 \mu^2$) и «zachvatkini», которые граничат по первой компоненте и перекрываются по остальным.

Кластеры «saltatrix» и «athletica» по первой и третьей компоненте граничат, а по второй совпадают и, в целом, также хорошо отделены от других кластеров ($D_m \geq 6$, $p < 0,0001$). Данные кластеры похожи по форме конца выступающей части, хотя у «athletica» она более широкая, но различаются по форме основной части их постгонитов.

Кластеры «inornata» и «meigeni» так же хорошо отличаются от остальных кластеров ($D_m \geq 6,4$, $p < 0,0001$), особенно по первой и третьей компонентам. Так как форма их переднего отростка постгонита близка, они сильно перекрываются между собой и только по второй компоненте оказываются в пограничном положении. Виды, входящие в эти кластеры различаются способом присоединения заднего отростка и наличием у «inornata» большого заворота на конце.

Наиболее сильно от других кластеров отличаются кластеры «nigriseta» и «pratorum» ($D_m \geq 6,5$, $p < 0,0001$).

Таким образом, все выделенные нами кластеры отделяются друг от друга за счет усредненной формы постгонитов каждого кластера. Например, несмотря на близость морфологии постгонитов у видов из кластеров «pluriset» и «nigriseta», анализ показывает наличие больших различий по их форме.

Наши результаты подтверждают правильность выделения 8 кластеров внутри рода *Meromyza*, предложенных в главе 4.3.

Внутригрупповое разнообразие. На следующем этапе работы с помощью анализа канонических переменных было проанализировано изменение контура постгонитов, разделяющее виды внутри каждого кластера. Расчет расстояния Махаланобиса (D_m) показал, что по исследованным признакам постгонитов ни в одном кластере нет полностью совпадающих видов (приложение 1, табл. 92).

В кластере «*pluriseta*» наибольшая изменчивость описывается двумя компонентами (приложение 1, рис. 39). I компонента (ее вклад в общую изменчивость составляет 76,3%) показывает изменение выступающей части, при котором синхронно увеличивается длина нижнего края и уменьшается длина верхнего, о чем свидетельствует смещение точек В, Н, 1, 8-16 (рис. 2.5.5, 1). По этой компоненте вид *M. pluriseta* отделяется от остальных видов. Виды *M. cognata* и *M. nigriventris* разделяются по II компоненте (23,7%), которая описывает изменчивость верхнего края выступающей части, меняющейся от вогнутой к выпуклой, на что указывает изменение позиций точек 3-6 (рис. 2.5.5, 1).

Виды в кластере «*zachvatkini*» разделяют две компоненты (приложение 1, рис. 40). I компонента (вклад 71,1%) описывает изменение верхнего края в месте присоединения выступающей части к основной и образующего менее тупой угол из-за поднятия края выступающей части вверх. Данную изменчивость отражает смещение точек А, В, К, 1-8 (рис. 2.5.5, 2). Она разделяет виды *M. zachvatkini* и *M. triangulina*. II компонента (28,9%) отделяет вид *M. palposa* от остальных. Она описывает изменчивость нижнего края, меняющую его контур от выпуклого к вогнутому. Этот процесс описывается изменением положения точек Н, 9-16 (рис. 2.5.5, 2).

В кластере «*meigeni*» (приложение 1, рис. 41, 42) I компонента (68% общей изменчивости) описывает изменение нижнего края от выпуклого к более прямому, о чем свидетельствует изменение положения точек Н, К, 5, 9-12, 16 (рис. 2.5.5, 3). Благодаря этому виды *M. meigeni* и *M. femorata* отделяются от видов *M. variegata* и *M. mosquensis*. II и III компоненты позволяют разделить виды, перекрывающиеся между собой по I компоненте. Так, II компонента (23%), связанная с изменчивостью верхнего края, разделяет виды *M. femorata* и *M. meigeni* (точки В, 1 - 8) (рис. 2.5.5, 3). III компонента (9%) показывает общее изменение длины выступающей части, происходящее за счет сближения точек В-16 (рис. 2.5.5, 3). По ней вид *M. variegata* отделяется от *M. mosquensis*.

В кластере «*saltatrix*» (приложение 1, рис. 43, 44) I компонента (73% изменчивости) описывает изменение нижнего края, меняющегося от выпуклого к вогнутому вследствие того, что конец выступающей части загибается вниз. Это демонстрируется смещением точек Н, К, 9-16 (рис. 2.5.5, 4). По данной компоненте виды *M. pallida*, *M. nigrofasciata*, *M. acuminata*, *M. stackelbergi* и *M. sibirica* отделяются от *M. tshernovae* и *M. saltatrix* и разде-

ляются между собой. II компонента (15%) вносит дополнительный вклад в разделение видов. Она описывает изменчивость верхнего края выступающей части в точках К, 2-8, который из плавно вогнутого становится выпуклым с небольшим углом (рис. 2.5.5, 4). Благодаря этому виды *M. tshernovae* и *M. saltatrix* отделяются друг от друга, а виды *M. acuminata* и *M. stackelbergi* отделяются от всех остальных. Результаты анализа показали, что вид *M. acuminata* наиболее хорошо отделен от остальных видов этого кластера. Эти данные коррелируют с результатами генетического анализа (рис. 2.2.12), свидетельствующими о раннем отделении его от других видов.

В кластере «*pratorum*» (приложение 1, рис. 44, 45) I компонента (73,5%) описывает увеличение выступающей части, происходящее из-за уменьшения скученности точек нижнего края. Эти процессы затрагивают и линию прикрепления постгонита, смещая ее вниз. Результат изменения формы описывается точками А, В, Н, 1, 2, 9, 10 (рис. 2.5.5, 5). По этой изменчивости виды *M. ornata* и *M. pratorum* отделяются друг от друга и от остальных, а виды *M. brevifasciata*, *M. jacutica* и *M. conifera* находятся в пограничном положении. II компонента (16%) описывает изменение контура нижнего края. Для видов этого кластера одной из характерных черт является несклеротизованная часть, создающая изгиб нижнего края. При изменении контура меняется его выраженность, которую можно охарактеризовать шириной и длиной. Изменение положения точек Н, 9-11, 13-16 (рис. 2.5.5, 5) демонстрирует данную изменчивость. Таким образом, виды *M. jacutica* и *M. conifera* отделяются друг от друга, но остаются в пограничном положении, не перекрываясь благодаря изменчивости, описываемой компонентам I и II (приложение 1, рис. 44). III компонента (7%) показывает изменение верхнего края, загибающегося вниз, о чем говорит смещение точек В, 1-7 (рис. 2.5.5, 5). Благодаря этому вид *M. brevifasciata* отделяется от *M. jacutica* и *M. conifera*.

В кластере «*athletica*» виды *M. maculata* и *M. athletica* разделяет одна компонента (100%), которая описывает изменение верхнего края в точках А, В, 1-8. Смещение контура верхнего края меняет форму конца выступающей части от широкой у *M. athletica* к более узкой у *M. maculata* (рис. 2.5.5, 6). Так же она описывает изменение нижнего края в точках Н, 9-12 от выпуклого у *M. athletica* к вогнутому у *M. maculata* (рис. 2.5.5, 6).

Полученные результаты позволяют оценить значимость различных изменений морфологии постгонитов в аспекте эволюции меромиз.

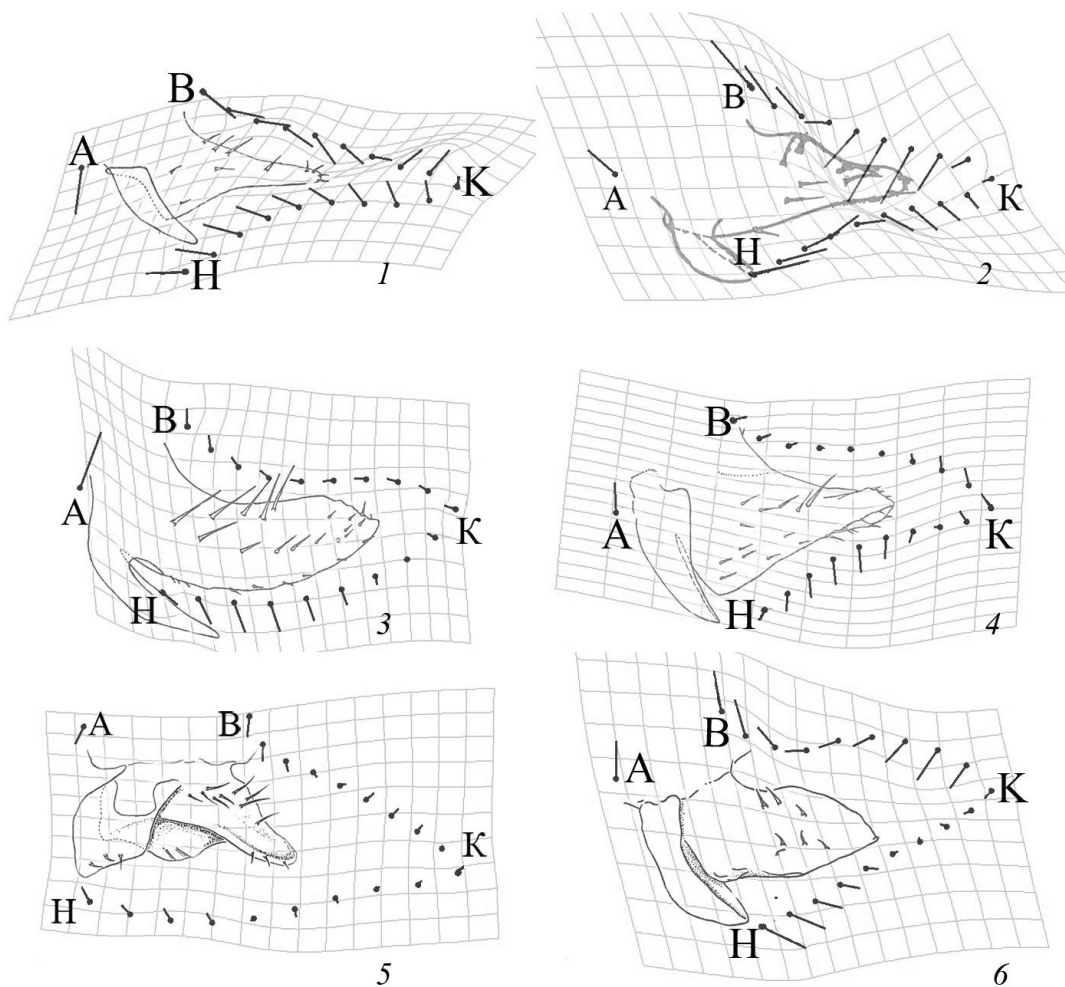


Рис. 2.5.5. Трансформационные решетки, отражающие общее изменение формы переднего отростка постгонита между видами в кластерах. А, В, К, Н – реперные точки, нумерация остальных точек дана на рис. 1. Вставлены контуры вида, по которому назван кластер. Кластеры: 1 – «plurisetа», 2 – «zachvatkini», 3 – «meigeni», 4 – «saltatrix», 5 – «pratorum», 6 – «athletica».

Растяжение контура, фиксируемое по раздвижению точек, ведущее к увеличению выступающей части постгонита при неизменности самой формы структуры, играет роль при разделении видов с одинаковой формой постгонита но разным соотношением размеров основной и выступающей частей. Это происходит, например, происходит внутри кластеров «plurisetа» и «pratorum». Из-за однотипности контура переднего отростка постгонита виды из группы Pratorum считаются наиболее трудноразличимыми между собой (Нарчук, Федосеева, 2010). В кластере «meigeni», виды которого также характеризуются однотипностью постгонитов, изменение формы конца постгонита определяется ролью контура нижнего или верхнего краев.

На уровне межкластерного взаимодействия более важной является изменчивость нижнего края постгонита. Изменчивость верхнего края постгонита начинает играть ведущую роль при разделении близкородственных видов внутри кластеров. В группе кластеров «plurisetia» и «zachvatkini», близких к предковым гаплотипам меромиз, эта изменчивость играет большую роль, чем в группе кластеров «saltatrix» и «pratorum». В кластерах «athletica» и «zachvatkini» она играет ведущую роль, что объясняется близостью видов, входящих в эти кластеры, друг к другу ($D_m \leq 5$, $p < 0.0001$).

Таким образом, были выявлены типы преобразований в конкретных отрезках контура постгонитов, вносящие максимальный вклад в изменение формы. Кластеры разделяет 3 типа изменчивости: I тип – изменение формы нижнего края, II тип – увеличение выступающей части относительно основной, III тип – увеличение основной части из-за расширения линии прикрепления и высоты этой части постгонита. На внутрикластерном уровне кроме вышеназванных типов изменчивости виды разделяет VI тип, описывающий изменчивость верхнего края постгонита.

Тренды изменения формы в эволюции меромиз. На примере кластеров «meigeni», «saltatrix» и «zachvatkini» были исследованы общие пути изменения формы постгонитов от видов, близких к гипотетическим предкам кластеров, к более молодым видам. Данные кластеры были выбраны как модельные в связи с их различной удаленностью от предковых гаплотипов меромиз и разнообразием формы переднего отростка постгонита.

Анализ главных компонент выявил 3 компоненты, описывающие разнообразие формы переднего отростка постгонита. Как и по результатам анализа канонических переменных, I компонента (в данном случае описывает 51% общей изменчивости) показывает степень изгиба нижнего края переднего отростка постгонита. II компонента (17%) отражает растяжение контура, меняющее соотношение выступающей и основной частей переднего отростка, а III компонента (15%) демонстрирует изменение основной части из-за смещения точек по линии прикрепления постгонита к гипандрию и увеличения высоты основной части.

Результат наложения филогении на пространство форм подтверждает то, что форма постгонитов несет в себе филогенетический сигнал.

В пространстве I и II компонент (рис. 2.5.6.1) друг на друга накладываются филогенетические ветви видов *M. sibirica* и *M. acuminata*; *M. zachvatkini* и *M. triangulina*. В этих координатах рядом оказываются *M. stackelbergi* и *M. nigrofasciata*; *M. tshernovae* и *M. saltatrix*; *M. triangulina* и *M. pallida*. Кроме того, по I компоненте сближаются *M. palposa* и *M. acuminata*. В пространстве I и III компонент (рис. 2.5.7.2) происходит пересечение ветвей

филогенетического дерева у *M. palposa* с *M. acuminata*; у *M. triangulina* с *M. acuminata* и у *M. sibirica* с *M. nigrofasciata*. По III компоненте рядом располагаются *M. palposa* и *M. acuminata*; *M. triangulina*, *M. saltatrix*, *M. mosquensis* и *M. variegata*; *M. pallida*, *M. tshernovae*, *M. femorata* и *M. meigeni*; *M. stackelbergi* и *M. nigrofasciata*. По всем трем компонентам близко друг к другу располагаются *M. stackelbergi* и *M. nigrofasciata*.

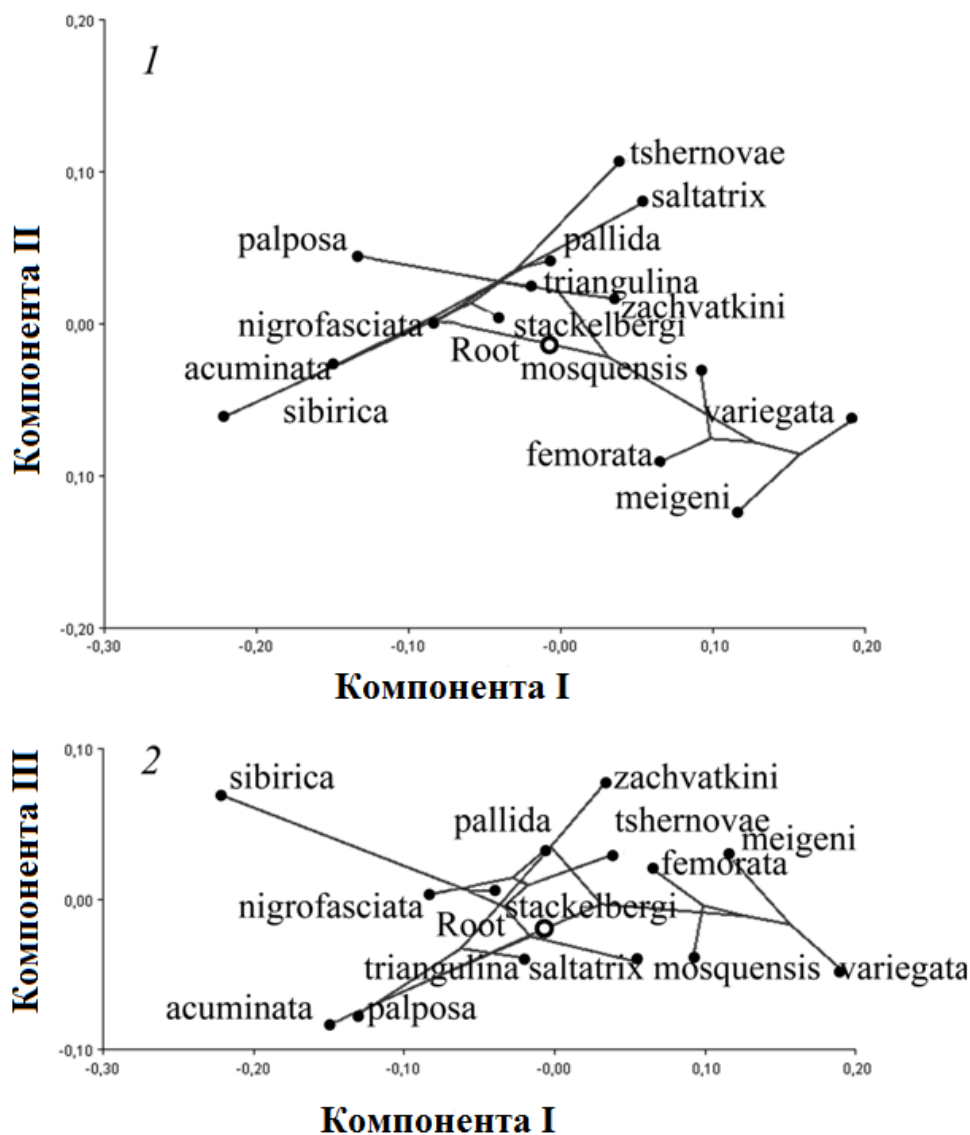


Рис. 2.5.6. Диаграмма наложения филогенетического дерева злаковых мух р. *Meromyza* на пространство форм. 1 – компоненты I и II, 2 – компоненты I и III. Root – внешняя группа. На графике отражены только кластеры «meigeni», «saltatrix» и «zachvatkini».

Дискриминантный анализ показал, что в кластере «zachvatkini» *M. palposa* отличается от вида *M. zachvatkini*, наиболее близкому к предковому гаплотипу (рис. 2.3.4), изменением нижнего и верхнего краев постгонита (все точки, кроме А, 15), изгибающихся вниз

его выступающую часть (рис. 2.5.7.1). *M. triangulina* отличается от *M. zachvatkini* за счет прогиба верхнего края, делающего выступающую часть переднего отростка постгонита более узкой, и смещения точек нижнего края, делающего его более вогнутым (все точки, кроме К). Таким образом, в пределах кластера «zachvatkini» у *M. triangulina* и *M. palposa* происходит сужение выступающей части, а у последнего она становится направленной вниз в результате изгиба нижнего края.

Медианная сеть (рис. 2.3.4) показывает, что в кластере «meigeni» (рис. 2.3.4) *M. meigeni* отделился от предкового гаплотипа раньше остальных видов. Дискриминантный анализ показал, что *M. meigeni* отличается от *M. variegata* в основном кривизной нижнего края выступающей части постгонита, что приводит к уменьшению ширины выступающей части. Это изменение описывается смещением всех точек, кроме Н, 4–8 (рис. 2.5.7.И). От *M. meigeni* *M. femorata* отличает изгибание верхнего края и раздвижения точек нижнего. В результате нижний край выступающей части постгонитов *M. femorata* становится более прямыми, а их верхний край - выпуклым. Из-за смещения точки прикрепления выступающая часть направлена немного вниз. *M. mosquensis* отделяется от *M. meigeni* не только смещением линии прикрепления, но и кривизной верхнего и нижнего краев, благодаря чему выступающая часть расширена. Форма переднего отростка в этом кластере меняется слабо.

По результатам анализа филогении злаковых мух (рис. 2.3.4) в кластере «saltatrix» наиболее близки к предковому гаплотипу *M. saltatrix* и *M. acuminata*, причем последний образует отдельную линию внутри кластера. Дискриминантный анализ показал, что *M. acuminata* отличается от *M. saltatrix* большей кривизной нижнего края, что приводит к сильному сужению выступающей части и ее отклонению вниз. Эти процессы затрагивают все точки, кроме 15 (рис. 2.5.7, Ша). Для *M. sibirica* выявлена сходная закономерность. *M. pallida* отличается от *M. saltatrix* большей кривизной верхнего края в интервале В, 1, 4–7 точек и вдавливанием нижнего края в области точек Н, 9, 14, с небольшим смещением линии прикрепления переднего отростка постгонита (рис. 2.5.7, III б). Вследствие этого конец выступающей части постгонита отклоняется вниз. *M. stackelbergi* и *M. saltatrix* различаются аналогичным образом, кроме участка нижнего контура (точки 14–16). Изгиб и отклонение вниз выступающей части переднего отростка постгонита у *M. nigrofasciata* обусловлены смещением всех точек, кроме 2, 7, 13 и 14 (рис. 2.5.7. III в). *M. tshernovae* отличается от *M. saltatrix* изменением формы верхнего края (точки К, 3–7), небольшим изменением нижнего края (точки Н, 8–16) и смещением точки по линии прикрепления переднего отростка постгонита (рис. 2.5.7, III в). В результате направленная вперед выступающая часть постгонита у *M. tshernovae* становится более широкой и тупой.

Обобщая результаты анализа главных компонент, канонических переменных и дискриминантного анализа, можно выделить несколько путей изменения формы постгонита в роде *Meromyza*:

Тренд 1. Выступающая часть становится узкой и направленной вниз.

Этот тренд хорошо просматривается в кластерах «*zachvatkini*» и «*saltatrix*». Форма постгонитов *M. zachvatkini* и *M. saltatrix* сходна. Данный тренд в кластере «*zachvatkini*» иллюстрирует изменение формы постгонитов у *M. palposa* (рис. 2.5.7, I) по сравнению с *M. zachvatkini*, а в кластере «*saltatrix*» – у *M. sibirica* и *M. acuminata* (рис. 2.5.7, III а) по сравнению с *M. saltatrix*. В пространстве главных компонент виды *M. palposa*, *M. acuminata* и *M. sibirica* (рис. 2.5.6.1) по первой компоненте располагаются рядом. Исключение составляет вид *M. triangulina*. В пространстве I и II компонент (рис. 2.5.6. I) происходит наложение ветвей как с *M. palposa*, так и с *M. zachvatkini*. Поэтому у *M. triangulina*, несмотря на узкую выступающую часть переднего отростка постгонита, ее наклон не выражен.

Тренд 2. Конец выступающей части направлен вниз. В кластере «*saltatrix*» такая тенденция отмечена у видов *M. nigrofasciata* и *M. stackelbergi* (рис. 2.5.7, III, б, в), поэтому в пространстве главных компонент эти 2 вида располагаются рядом (рис. 2.1, 2). Похожие пути преобразования формы отмечены внутри кластера «*meigeni*» у более молодых видов *M. femorata* и *M. mosquensis* (рис. 2.5.7, II).

Тренд 3. Выступающая часть расширяется и укорачивается. В кластере «*saltatrix*» данная тенденция отмечена у *M. pallida* и *M. tshernovae* (рис. 2.5.7, III, б, в), а внутри кластера «*meigeni*» - у вида *M. variegata* (рис. 2.5.7, II).

Выделение трех трендов по изменению формы переднего отростка постгонита злаковых мух р. *Meromyza* подтверждается тем, что в большинстве случаев таксономически близкие виды (например: *M. palposa* и *M. zachvatkini*; *M. saltatrix* и *M. sibirica*), различающиеся между собой по форме контура постгонитов, имеют однотипные пути преобразования формы с таксономически далекими видами (например, *M. palposa*, *M. acuminata*, *M. mosquensis* и *M. stackelbergi*).

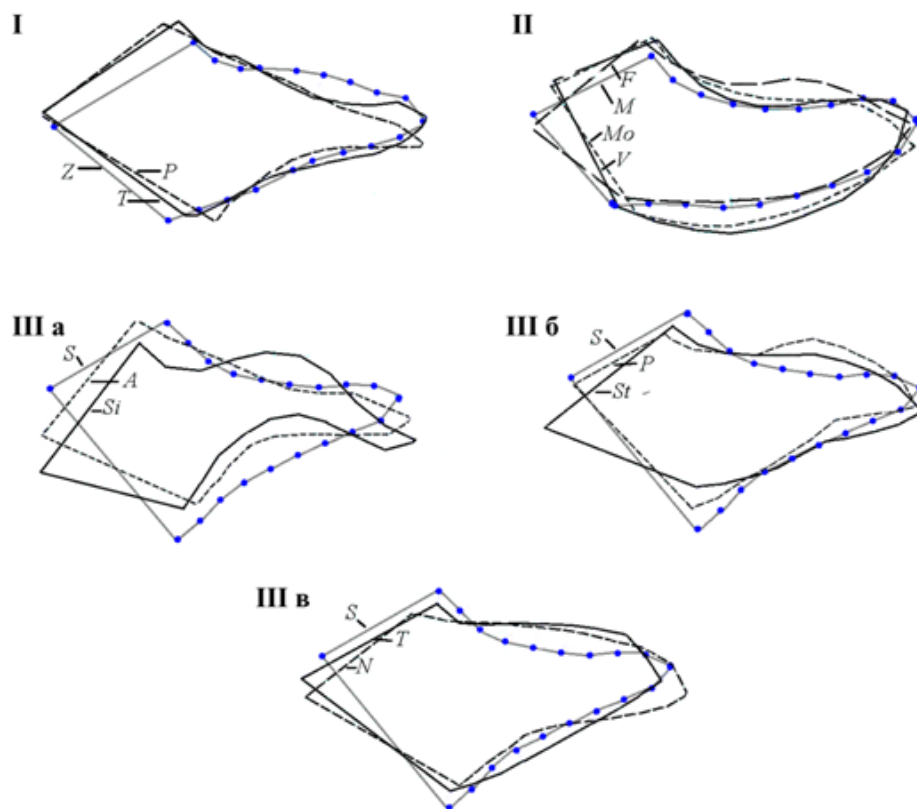


Рис. 2.5.7. Сопоставление контуров переднего отростка постгонита, полученных с помощью дискриминантного анализа и отражающих изменение его формы между более молодыми видами и видами, близкими к гипотетическим предкам в кластерах «zachvatkini» (I), «meigeni» (II), «saltatrix» (III). Виды. I: Z – *M. zachvatkini*, P – *M. palposa*, T – *M. triangulina*. II: M – *M. meigeni*, Mo – *M. mosquensis*, F – *M. femorata*, V – *M. variegata*. III: S – *M. saltatrix*; III а: A – *M. acuminata*, Si – *M. sibirica*; III б: P – *M. pallida*, St – *M. stackelbergi*; III в: N – *M. nigrofasciata*, T – *M. tshernovae*.

Таким образом проведенный анализ главных компонент в сопоставлении с филогенией рода на основе локуса CO1 и примененный дискриминантный анализ демонстрируют ограниченное количество стратегий, связанных с изменением формы постгонитов в процессе эволюции исследуемой группы злаковых мух. В изолирующих механизмах могут участвовать и другие структурные элементы полового аппарата, например, заворот на выступающей части переднего отростка постгонита, форма, размер и способ прикрепления заднего отростка и т.д. Однако эти признаки характерны не для всех кластеров. Поэтому микроэволюционные стратегии в формообразовании элементов полового аппарата определяются в основном четырьмя вариантами изменения контура переднего отростка постгонита, лежащих в основе трех направлений общего изменения его формы.

Метод геометрической морфометрии позволяет оценить общие закономерности и направления изменчивости формы передних отростков постгонитов в процессе эволюции злаковых мух как на исходной шкале их эволюции, так и между близкородственными видами. Результаты исследования подтвердили правильность выделения кластеров методом молекулярно-генетического анализа и разделения меромиз на группы по морфологии их постгонитов.

Кластеры разделяет 3 типа изменчивости контура: I тип – изменение контура нижнего края, II тип – увеличение выступающей части относительно основной, III тип – увеличение основной части из-за расширения линии прикрепления и высоты этой части постгонита. На внутрикластерном уровне кроме вышеназванных типов изменчивости виды разделяет VI тип, описывающий изменчивость верхнего края постгонита. Он играет ведущую роль при разделении близкородственных видов внутри кластеров.

4 типа изменчивости контура определяют 3 направления общего изменения формы передних отростков постгонитов в процессе эволюции полового аппарата самцов меромиз: выступающая часть становится узкой и направленной вниз; конец выступающей части направлен вниз; выступающая часть расширяется и укорачивается.

Глава 4.6 Общие закономерности изменений морфологии постгонитов в процессе эволюции рода.

Общие закономерности изменений морфологии постгонитов могут быть оценены с помощью комплекса анализов методами линейной и геометрической морфометрии.

Как указано выше (глава 4.4), исследование постгонитов с помощью методов линейной морфометрии показало, что по размеру $S_{\text{общ}}$ можно выделить 3 группы кластеров. Группу с небольшой $S_{\text{общ}}$ составляют «zachvatkini» и «pluriseta», а так же занимающий переходное положение «nigriseta». Со средней $S_{\text{общ}}$ – «meigeni» и «inornata». С большой $S_{\text{общ}}$ – «saltatrix», «athletica» и «pratorum». На аналогичные группы по размерам $S_{\text{общ}}$ постгонитов можно разделить и виды внутри кластеров.

Сопоставление результатов анализа морфологии постгонитов методами линейной и геометрической морфометрии выявило следующие закономерности:

I тип изменчивости контура постгонитов, отражающий изменение формы нижнего края, чья форма меняется от выпуклой к вогнутой, на внутрикластерном уровне отделяет от остальных виды с самой маленькой $S_{\text{общ}}$, у которых нижний край наиболее вогнут. Это происходит внутри кластеров «zachvatkini» и «athletica» и играет ведущую роль в разделении видов внутри кластеров «saltatrix» и «meigeni».

На более высоком уровне этот тип изменчивости играет ключевую роль в разделении кластеров. Однако из-за того, что самый маленький по размерным характеристикам

кластер - «zachvatkini» совпадает по форме с «pluriseta», от всех кластеров отделяется близкий к ним по размеру - «nigriseta».

II тип, описывающий изменение величины выступающей части относительно основной, внутри кластеров отделяет от остальных виды с самой большой $S_{\text{общ}}$ за счет большой выступающей части. Данная изменчивость играет основную роль в разделении видов внутри кластеров «pluriseta» и «pratorum» и менее значимую роль - при разделении видов внутри «meigeni».

На межкластерном уровне, как и в предыдущем случае, выделяется не кластер с самой большой $S_{\text{общ}}$ – «athletica», чья форма близка к соседствующему с ним «saltatrix», а кластер из той же размерной группы – «pratorum».

Виды и кластеры со средним размером $S_{\text{общ}}$ отделяются от остальных за счет разных типов изменчивости:

На межкластерном уровне в этом участвует III тип изменчивости, описывающий уменьшение высоты и длины основной части переднего отростка постгонита, что ведет к уменьшению линии прикрепления у кластеров со средними размерами $S_{\text{общ}}$. Он разделяет кластеры на 2 группы: 1 – «zachvatkini», «pratorum», «athletica» и «saltatrix»; 2 – «inornata», «meigeni» и «nigriseta», который по данному типу изменчивости занимает крайнее положение. Кластер «pluriseta» является переходным звеном между этими группами.

Форма контура постгонитов видов внутри кластеров ближе, чем на межкластерном уровне. Здесь IV тип изменчивости, описывающий изменчивость верхнего края постгонитов, принимает участие в разделении видов у всех кластеров. Однако у кластеров «zachvatkini» и «athletica» эта изменчивость играет ведущую роль, что может объясняться тем, что именно у видов из этих кластеров меняется толщина конца переднего отростка.

Отметим, что внутри кластера «saltatrix» по форме и по размерам выделяется вид *M. acuminata*, что опять подтверждает его раннее отделение от предкового гаплотипа.

Полученные данные позволяют провести анализ степени близости кластеров друг к другу. Как показано ранее, на филогенетическом дереве, построенном с помощью молекулярно-генетического анализа кластер «athletica» в большинстве случаев оказывается близок к кластеру «pratorum», а кластер «inornata» может быть близким как к кластерам «meigeni» и «athletica», так и к кластеру «saltatrix», и даже к «pratorum». При исследовании формы постгонитов наименьшая дистанция Махаланобиса у кластера «inornata» была с кластером «meigeni», а у «athletica» - с «saltatrix». По размеру постгонитов кластеры «inornata» и «meigeni» входят в среднюю размерную группу, а кластеры «athletica», «saltatrix» и «pratorum» – в большую. По общей морфологии постгонитов, кластер «athletica» по наличию заворота близок к «pratorum», а «inornata» - к «saltatrix» и «pratorum». Таким об-

разом, все использованные нами методы для установления свидетельствуют о близости кластера «inornata» к кластеру «meigeni». Однако положение кластера «athletica» требует уточнения.

Результаты проведенной геометрической и линейной морфометрии согласуются между собой.

Кластеры и виды с самыми большими и самыми маленькими размерами $S_{общ}$ постгонитов выделяются с помощью I и II типов изменчивости на межкластерном уровне и внутри кластеров. Типы изменения формы контуров, отделяющие виды и кластеры со средними вариантами $S_{общ}$ постгонитов от остальных, различные на межкластерном уровне (кластеры разделяются с помощью III типа изменчивости) и внутри кластеров (виды отделяются от остальных с помощью IV типа изменчивости). Это связано с усилением роли изменчивости верхнего края при увеличении схожести формы постгонитов.

Кластер «inornata» более близок к кластеру «meigeni», в то время как «athletica» - к «saltatrix» и/или к «pratorum».

Глава 4.7 Особенности изменчивости комплекса морфологических признаков у видов злаковых мух на уровне кластеров.

С помощью методов линейной морфометрии была уточнена возможность разделения выделенных кластеров по признакам внешней морфологии.

Дискриминантный анализ (приложение 1, табл. 93-95) показал, что в разделении кластеров участвуют все выделенные признаки (длина средней полосы среднеспинки, длина среднеспинки, длина полосы на щитке, длина щитка), однако общая вероятность верного определения кластеров составляет 52%. При этом было получено 4 значимые дискриминантные функции. Первая объясняет 72% общей дисперсии. Наибольший вклад в нее вносят длины средней полосы среднеспинки и полосы щитка. Они же вместе с длиной щитка вносят ощутимый вклад и во вторую, описывающую уже только 20% дисперсии. По данным признакам наиболее хорошо от остальных кластеров отличается кластер «saltatrix» (94% корректного отнесения экземпляров к нему). Другие кластеры определяются значительно хуже: «meigeni» (55%), «zachvatkini» (28%), «inornata» (12%), «plurisetata» (4%). Остальные кластеры невозможно отличить от других на основании признака длин полос.

Наиболее значимым признаком при разделении кластеров была длина полосы на щитке ($\lambda_r=0,85$, $F=17,8$, $P<0,000$, $R^2=0,3$), а наиболее уникальными признаками были длина среднеспинки ($R^2=0,76$) и длина полосы на среднеспинке ($R^2=0,77$) (табл. 2.7.1).

Таблица 2.7.1. Средние значения длин полос, среднеспинки, щитка (в микрометрах) и их соотношения по кластерам.

Кластер\Признак	Длина средней полосы среднеспинки	Длина среднеспинки	Длина полосы на щитке	Длина щитка	Длина средней полосы среднеспинки/ Длина среднеспинки	Длина полосы на щитке/ Длина щитка
Кластер "saltatrix"	711,2±68 ^a	713,6±66 ^a	199±47 ^{a,c}	229,2±35 ^a	0,99 ^a	0,89 ^a
Кластер "meigeni"	604,2±105 ^{b,c}	685,3±63 ^b	88,8±94 ^b	222,2±31 ^a	0,88 ^b	0,42 ^b
Кластер "inornata"	626,4±94 ^{c,d}	693,7±42 ^{a,b}	101±107,5 ^b	241,8±32 ^a	0,9 ^b	0,42 ^b
Кластер "nigriseta"	692±77 ^{a,g}	697,5±69 ^{a,b}	219,3±44 ^a	229,8±23 ^a	0,99 ^a	0,95 ^a
Кластер "zachvatkini"	583,6±30 ^{b,d}	583,6±30 ^c	165,1±41,5 ^c	189,7±19 ^b	1 ^a	0,87 ^a
Кластер "pluriseta"	666±49,5 ^{c,g}	667,6±45 ^b	215,5±30 ^a	226±22 ^a	0,99 ^a	0,95 ^a
Кластер "pratorum"	736,3±62 ^a	743,3±55 ^d	206±65 ^{a,c}	235,1±30 ^a	0,99 ^a	0,88 ^a

Примечание. Индексы a, b, c, d, g обозначают наличие различий между кластерами по каждому параметру. $X_{cp.} \pm X_{ст. откл.}$

Анализ ANOVA и пост-хок тест Тьюки (приложение 1, табл. 96-101) показали, что по длине среднеспинки только кластеры «zachvatkini», за счет самого маленького среднего размера среднеспинки, и «pratorum», за счет самого большого среднего размера среднеспинки, отличались от остальных кластеров. Кластер «saltatrix», у которого средняя длина среднеспинки (14324,4±104,3 мкм) больше, чем у большинства кластеров, отличался от кластеров «pluriseta» и «meigeni», поскольку у них средняя длина среднеспинки меньше и не превышает 685 мкм. (табл. 2.7.1).

По длине средней полосы среднеспинки отличия не обнаружены только у кластера «saltatrix» с кластерами «nigriseta» и «pratorum», между кластером «meigeni» и кластерами «inornata» и «zachvatkini», у кластера «pluriseta» с кластером «nigriseta», у «inornata» с «pluriseta» и «zachvatkini».

По соотношению длины полосы на среднеспинки к длине среднеспинки кластеры «inornata» и «meigeni» отличаются от всех остальных кластеров, но не отличаются друг от друга. Именно у этих кластеров среднее значение данного соотношения $\leq 0,9$. Для других кластеров по данному коэффициенту достоверных различий не было.

Оценка различий между кластерами по длине полосы на щитке показывает, что кластеры «*inornata*» и «*meigeni*» отличаются от всех остальных кластеров, но не отличаются друг от друга. Есть различия у кластера «*zachvatkini*» с кластерами «*nigriseta*» и «*pluriseta*». Это связано с тем, что средняя длина полосы на щитке у кластера «*zachvatkini*» одна из самых маленьких, а у кластеров «*nigriseta*» и «*pluriseta*» - самая большая. При этом, как показывает сравнение кластеров по длине самого щитка, у кластера «*zachvatkini*» щиток самый маленький.

Закономерности различий между кластерами по соотношению длины полосы на щитке к длине щитка аналогичны различиям по предыдущему соотношению. Различия начинают проявляться между кластерами с соотношением длины полосы на щитке и длины щитка $\leq 0,42$. По данному критерию «*inornata*» и «*meigeni*» отличаются от других за счет короткой полосы на щитке по сравнению с длиной самого щитка.

Анализ линейных характеристик признаков внешней морфологии позволяет так же, как и анализ размеров постгонитов, разделить кластеры на размерные группы:

По длине средней полосы среднеспинки кластеры делятся на три группы. Группу кластеров с короткими полосами составляют «*meigeni*» и «*zachvatkini*», с полосами средней длины – кластер «*pluriseta*», с длинными - «*saltatrix*» и «*pratorum*». Кластер «*inornata*» занимает пограничное положение между группами видов с маленькими и средними длинам средней полосы среднеспинки, поскольку у данного кластера нет отличий ни от «*pluriseta*», ни от «*meigeni*» и «*zachvatkini*». Кластер «*nigriseta*» так же находится в пограничном состоянии между группами с большой и средней длиной полосы среднеспинки, не отличаясь от кластеров «*saltatrix*» и «*pluriseta*». Отметим, что у кластеров из одной размерной группы нет различий друг от друга.

По длине полосы на щитке кластеры «*meigeni*» и «*inornata*» входят в группы с короткими полосами, «*zachvatkini*» и «*saltatrix*» - с полосами средней длины, «*pluriseta*» и «*nigriseta*» составляют группу кластеров с длинной полосой на щитке. Кластер «*pratorum*» занимает пограничное положение между группами со средней и большой длиной полосы на щитке.

По длине среднеспинки четко выделяются группы с маленьким размером признака, («*zachvatkini*»), и большим («*saltatrix*» и «*pratorum*»). По длине щитка выделяется только группа с маленьким размером («*zachvatkini*»).

Внутри кластеров, как и в случае с размерами постгонитов, виды можно разделить на несколько групп:

Внутри кластера «*saltatrix*» по длине полосы на среднеспинке у *M. saltatrix* есть различия с *M. acuminata* и *M. sibirica*; у *M. acuminata* – с *M. brevifasciata*, *M. tshernovae* и

M. nigrofasciata; у *M. sibirica* – с *M. brevifasciata*, *M. tshernovae* и *M. nigrofasciata*. У видов *M. acuminata* и *M. sibirica* самая длинная полоса на среднеспинке и они составляют группу с большим размером данного показателя. Самый маленький размер средней полосы среднеспинки у видов *M. brevifasciata*, *M. saltatrix*, *M. tshernovae* и *M. nigrofasciata*. Они составляют группу видов с маленькими размерами этого показателя. Различия между видами по длине среднеспинки очень похожи на предыдущие. Однако, у вида *M. brevifasciata* нет различий с *M. sibirica* и *M. acuminata*, но есть с видом *M. nigrofasciata*. В данном случае, группу видов с большим размером среднеспинки составляют *M. brevifasciata*, *M. sibirica* и *M. acuminata*, а с маленьким - *M. nigrofasciata*, *M. saltatrix* и *M. tshernovae*. По длине щитка *M. saltatrix* отличается от *M. acuminata*, *M. sibirica* и *M. brevifasciata*; *M. acuminata* – от *M. brevifasciata*, *M. tshernovae*; *M. nigrofasciata* – от *M. sibirica* и *M. brevifasciata*. У видов *M. tshernovae* и *M. nigrofasciata* данный показатель самый маленький, и они формируют соответствующую группу, а у *M. sibirica* и *M. brevifasciata* – самый большой и они составляют группу видов с большим размером щитка. Виды *M. saltatrix* и *M. acuminata* занимают пограничное положение у данных групп. По длине полосы на щитке и соотношению длин полосы на щитке и щитка от других видов отличаются только *M. sibirica* и *M. brevifasciata*, а по соотношению длин среднеспинки и средней полосы на ней – только *M. brevifasciata*. У данных видов размер всех этих показателей самый маленький. Выделить размерные группы на основе этих признаков нельзя.

Внутри кластера «*meigeni*» по длине средней полосы среднеспинки нет различий только между видами *M. mosquensis* и *M. variegata*, у которых самая большая длина данного параметра. По длине среднеспинки нет различий между *M. mosquensis* и *M. femorata* со средним размером длины среднеспинки. Вид *M. mosquensis*, внутри кластера характеризующийся самыми большими размерами средней полосы среднеспинки и полосы на щитке, отличается от других видов данного кластера по соотношению длин среднеспинки и полосы на ней и по длине полосы на щитке. По соотношению длин щитка и полосы на нем он отличается только от видов *M. femorata* и *M. variegata*. По минимальной длине щитка от остальных видов отличается *M. meigeni*.

Внутри кластера «*pluriseta*» различия по соотношению длины полосы на щитке и щитка есть между видами *M. nigriventris* и *M. pluriseta*.

Между видами внутри кластеров «*pratorum*» и «*zachvatkini*» различий найдено не было.

Сопоставление результатов деления меромиз на группы по размеру признаков внешней морфологии с результатами деления меромиз на группы по размеру общей площади постгонитов показало, что деление кластеров на группы по размеру полосы

на щитке не соответствует разделению меромиз по размеру постгонитов. В остальных случаях кластеры «saltatrix» и «pratorum» входят во все группы кластеров с большими размерами признаков внешней морфологии, а «zachvatkini» - с маленькими. Это соответствует их положению при выделении групп кластеров по размеру постгонитов. Кластер «meigeni» входит в группу кластеров с маленькой длинной средней полосы среднеспинки, а «pluriseta» - в группу со средней. При разделении кластеров по размерам генитального аппарата самцов ситуация противоположная. Кластер «inornata» занимает переходное положение между группами кластеров с маленькими и средними длинами средней полосы среднеспинки. Хотя по размеру переднего отростка постгонита он входит в группу кластеров со средними размерами. Кластер «nigriseta» находится в переходном положении между группами кластеров со средней и с большой длиной средней полосы среднеспинки. При разделении меромиз на группы по размеру постгонитов он занимал промежуточное положение между группами с маленькими и средними площадями постгонитов.

Корреляции между размерами постгонитов и признаков внешней морфологии у видов нами не было обнаружено (приложение 1, табл. 102). Так же мало совпадений по размерным группам у видов внутри кластеров.

Группы видов, выделенные в главе 3.2 по ширине диапазона окраски полос мезонотума, так же не соответствуют группам, на которые можно разделить меромиз по форме и размерным характеристикам постгонитов.

Проследить эволюционные тенденции у исследованных видов на основе признаков внешней морфологии, как это было сделано на постгонитах, не удастся. Вероятно, это связано с тем, что данные признаки хоть и несут информацию о видовой принадлежности особи напрямую с репродуктивным поведением и успехом копуляции не связаны.

Таким образом, достоверно различить все кластеры, как и виды, с помощью данного комплекса признаков внешней морфологии не удастся. По соотношениям длины полосы на среднеспинке к длине среднеспинки и длины полосы на щитке к длине щитка отличаются только кластеры, у которых данные соотношения в среднем $\leq 0,9$ и $\leq 0,42$.

Кластеры можно разделить на группы по длине среднеспинки и размеру средней полосы среднеспинки. Так группу с большими размерами показателей составляют кластеры «saltatrix» и «pratorum», с маленькими - «zachvatkini». Остальные формируют группу со средними размерами. По длине полосы на щитке кластеры «meigeni» и «inornata» входят в группы с короткими полосами, «zachvatkini» и «saltatrix» - с полосами средней длины, «pluriseta» и «nigriseta» - с большой длиной полосы на щитке. Кластер «pratorum» занимает пограничное положение между группами со средней и большой длинами полосы.

Виды внутри кластера «*saltatrix*» можно разделить на 2 группы по длине щитка: группу с самым большим размером этой характеристики составляют *M. sibirica* и *M. brevifasciata*, а с самым маленьким - *M. tshernovae* и *M. nigrofasciata*. По длине среднеспинки: группу видов с большим размером данного показателя составляют *M. brevifasciata*, *M. sibirica* и *M. acuminata*, а с маленьким - *M. nigrofasciata*, *M. saltatrix* и *M. tshernovae*.

Виды из кластера «*teigeni*» делятся на 2 размерные группы по длине средней полосы среднеспинки: группу с маленькими размерами этого показателя составляют *M. teigeni* и *M. femorata*, а группа с большими размерами включает виды *M. mosquensis* и *M. variegata*. По длине среднеспинки их можно разделить на 3 группы: группу с маленькими размерами этого показателя составляет вид *M. teigeni*, группа со средними размерами включает виды *M. mosquensis* и *M. femorata*, группа с большими - *M. variegata*.

Группы видов, выделенные на основе ширины диапазона окраски полос мезонотума, не соответствуют группам, на которые можно разделить меромиз по форме и размерным характеристикам постгонитов.

Исследованные нами признаки внешней морфологии формируются независимо от изменений морфологии полового аппарата самцов.

Глава 5. Морфо-генетическое разнообразие в популяциях злаковых мух рода *Meromyza*.

Глава 5.1 Закономерности в изменчивости постгонитов и генетическое разнообразие в популяциях злаковых мух.

Микроэволюционные преобразования морфологических структур, определяющих межвидовую изоляцию, начинаются на уровне популяций, приводя к появлению групп с разным комплексом фенотипических признаков. К.В. Арнольди, изучая географическую изменчивость жукелиц родов *Discoptera* и *Hemidiscoptera* (Coleoptera, Carabidae), показал, что морфология этих жуков настолько различалась между популяциями, что их выделяли в разные виды (Арнольди, 1939). С тех пор у многих видов насекомых была обнаружена географическая изменчивость различных морфологических признаков различных, в том числе по элементам полового аппарата. Например, у самцов нескольких видов шашечниц рода *Mellicta* (Lepidoptera: Nymphalidae) была обнаружена высокая изменчивость каудального отростка вальвы в разных популяциях Европейской части России и сопредельных территорий. Был выделен 31 тип формы, причем, в разных популяциях была отмечена разная степень изменчивости (Буш, 2011). Выявление закономерностей изменчивости признаков на уровне популяций позволяет обнаружить общие эволюционные тенденции внутри рода. Так, например, для голарктического *Harpalus laevipes* Zetterstedt 1828 (Coleoptera, Carabidae) была показана географическая изменчивость по форме эдегуса и было предположено, что предковая форма *H. laevipes* в течение какого-то времени была изолирована в горных лесах юга США и уже впоследствии дала начало особям с современной формой исследуемой структуры (Катаев, 2012). Исследование линейных морфометрических характеристик передних отростков постгонитов у разных популяций меромиз представляется актуальным для выявления границ их изменчивости и микроэволюционных закономерностей.

Морфометрические характеристики передних отростков постгонитов и границы их изменчивости в разных популяциях исследованы для трех модельных видов: голарктического *M. saltatrix*, широко распространенного палеарктического евро-сибирского *M. nigriseta* и восточнопалеарктического дауро-монгольского степного *M. acuminata*.

Результаты исследования популяций *M. saltatrix* мы сравнили с данными по анализу участка гена COI мтДНК, чтобы выявить микроэволюционные тенденции.

Популяции вида *M. saltatrix*.

Как говорилось выше (глава 2), было исследовано 7 популяций у вида *M. saltatrix* из Москвы (З), Польши, Петрозаводска, Вологды (В), Уфы, Крыма (Кр) и Монголии (О). Экземпляры из Польши дополнительно разделены на мух с черными щетинками (Л_ш) и

без них ($L_{\text{бш}}$). Экземпляры из Карелии - на континентальную (П) и островную (К) популяции, а экземпляры из Башкирии – на городскую (У) и горную (Ю). Для уточнения некоторых генетических особенностей популяций этого вида нами добавлены в работу наши молекулярные данные по *M. saltatrix* из Калининграда.

Проведенный дискриминантный анализ (приложение 1, табл. 103-105) показал, что популяции можно различить по таким критериям как: S_1 , S_2 , H_2/L_2 с 42,9% вероятностью верного отнесения особей. При этом наибольший вклад в различие вносила S_1 ($F=7,9$, $P<0,000$), а наиболее уникальным признаком было соотношение H_2/L_2 ($R^2=0,46$). Было получено 4 значимые дискриминантные функции. Первая объясняет 56% общей дисперсии. Наибольший вклад в нее вносит H_2/L_2 , а S_1 - во вторую, описывающую 35% дисперсии. В третью, описывающую только 8% дисперсии, вклад вносят H_2/L_2 и S_2 , а в четвертую, которая описывает 1% дисперсии, - S_2 и L_1/L_2 . Самый большой процент верно отнесенных особей (83%) у популяции из Крыма. У московской популяции – 73% верно отнесенных к ней особей, а у уральской – 47,8%. Плохо от остальных популяций отличаются монгольская популяция (26%), польская популяция с черными щетинками (25%), петрозаводская популяция (21%), вологодская популяция (21%), уфимская (10%) и польская популяция мух без черных щетинок (5%). С помощью этого анализа не удастся отличить популяцию из Кижей.

Были отмечены различия в деталях строения переднего отростка постгонита при сравнении различий исследованных признаков между популяциями. Так, по $S_{\text{общ}}$ выделяется 4 группы (a,b,c,d) популяций *M. saltatrix*: наименьшую площадь имели особи островных и приречных популяций (З, У, К), максимальную – Кр и $L_{\text{ш}}$. Остальные 2 группы включали популяции со средними размерами $S_{\text{общ}}$ (Ю, П, В, О, $L_{\text{бш}}$) (табл. 3.1.1). По S_1 также выделяются 4 группы, близкие к распределению по общей площади, но отличающиеся некоторым увеличением площади основной части у особей О и $L_{\text{бш}}$ популяций. По признаку S_2 также нами было выделено 4 группы, но с иной закономерностью, поскольку корреляция по соотношению $S_{\text{общ}}/S_2$ отмечена только для популяции Ю ($r=0.9578$, $p<0.05$). Отношения $S_{\text{общ}}/S_2$ и S_1/S_2 разделяют популяции *M. saltatrix* иначе. Минимальные значения были отмечены для З, П, В, близкие к ним - для К и Ю, максимальные для остальных (табл. 3.1.2).

Таблица 3.1.1. Межпопуляционное разнообразие *M. saltatrix* по площадям переднего от-
ростка постгонитов.

Попу- ляции (Экз.)	$S_{общ}$	Популя- ции	S_1	Популя- ции	S_2
I.З (52)	13215.07±190.38 ^a	I.З	9364.31±177.01 ^a	I.У	3614.57±92.43 ^{a,b}
I-П.У (10)	13851.70±339.44 ^{a,b}	I.К	10082.54±247.65 ^{a,b}	I.З	3850.76±62.62 ^{b,c}
I-П.К (8)	14036.10±275.40 ^{b,c}	П.У	10273.93±372.65 ^b	I.О	3855.37±83.23 ^{b,c}
П.Ю (23)	14384.50±190.81 ^{b,c}	П.Ю	10410.38±176.11 ^b	П.Л _{общ}	3919.64±137.73 ^{b,c}
П.О (23)	14549.72±222.82 ^{b,c}	П.П	10444.57±231.36 ^b	П.К	3953.56±154.57 ^{b,c}
П.Л _{общ} (18)	14627.84±273.08 ^{b,c}	П.В	10685.18±277.77 ^{b,c}	П.Ю	3974.12±103.44 ^{c,d}
П.П (14)	14659.52±150.12 ^{b,c}	П.О	10694.35±183.41 ^{b,c}	Ш.В	4199.85±89.51 ^d
П.В (14)	14885.03±295.69 ^c	П-Ш.Л _{общ}	10708.20±225.70 ^{b,c}	Ш.Кр	4212.41±47.97 ^d
Ш.Кр (18)	15905.51±123.66 ^d	Ш.Л _щ	11680.25±374.93 ^{b,c,d}	Ш.П	4214.96±138.20 ^d
Ш.Л _щ (4)	16065.81±666.15 ^d	Ш.Кр	11693.10±116.28 ^d	Ш.Л _щ	4385.56±587.99 ^d
$X_{cp.} \pm X_{ст.}$ откл	14298.72±100.47	$X_{cp.} \pm X_{ст.}$ откл	10334.31±90.27	$X_{cp.} \pm X_{ст.}$ откл	3966.41±35.61
ANOVA	F=11,42; P≤0,001	ANOVA	F=9,17; P≤0,001	ANOVA	F=4,16; P≤0,001

Примечание. Индексы а, б, с, d обозначают наличие различий между популяциями по
каждому параметру, а так же группы популяций. MANOVA: $\lambda_w=0,39$, F=6,4, P≤0,01;
V=0,77, F=5,95, P≤0,01; U=1,186 F=6,7 P≤0,01; $\Theta=0,7$, F=14,78, P≤0,01.

Таблица 3.1.2. Межпопуляционное разнообразие *M. saltatrix* по соотношению площадей переднего отростка постгонита.

Популяции	S_1/S_2	Популяции	$S_{общ}/S_2$
I.З	2.46±0.06 ^a	I.З	3.46±0.06 ^a
I.П	2.53±0.13 ^{a,b}	I. П	3.53±0.13 ^{a,b}
I.В	2.56±0.08 ^{a,b}	I. В	3.56±0.08 ^{a,b}
I-П.К	2.58±0.12 ^{a,b}	I-П.К	3.58±0.12 ^{a,b}
I-П.Ю	2.66±0.09 ^{a,b}	I-П.Ю	3.67±0.09 ^{a,b}
П.Кр	2.78±0.04 ^b	П.Кр	3.78±0.04 ^b
П.Л _{общ}	2.79±0.12 ^b	П.Л _{общ}	3.79±0.12 ^b
П.О	2.80±0.06 ^b	П.Л _щ	3.80±0.38 ^{a,b}
П.Л _щ	2.80±0.38 ^{a,b}	П.О	3.80±0.06 ^b
П.У	2.87±0.16 ^b	П.У	3.87±0.16 ^b
ANOVA	F=4,31; P≤0,001	ANOVA	F=5,83; P≤0,001

Примечание. Индексы а и б обозначают наличие различий между популяциями по каждому параметру. $X_{cp} \pm X_{ст. откл.}$. MANOVA: $\lambda_w=0,62$, F=4,68, P≤0,01; V=0,42, F=4,6, P≤0,01; U=0,55, F=4,75, P≤0,01; O=0,4, F=7,6, P≤0,01.

Различия в популяциях связаны с некоторым изменением формы переднего отростка, которую можно охарактеризовать соотношениями длин основания (L_1/L_2), т.е. вытянутости этой части структуры, и высоты выступающей части к ее длине (H_2/L_2), т.е. ее узости (табл. 3.1.3). По критерию L_1/L_2 популяции делятся на 5 групп: вытянутая выступающая часть – Ю, П, с примыкающей к ним К, укороченная выступающая часть – З, О и Кр, остальные показывают средние значения. Аналогично, но с вариациями внутри группы со средними значениями, можно разделить популяции по критерию H_2/L_2 . Высота заднего отростка постгонита коррелирует с высотой основной части переднего отростка ($r=0.4355$, $p<0.05$), поэтому как признак, разделяющий популяции, она не играет значительной роли.

Таким образом, несмотря на то, что все исследованные размерные характеристики постгонитов, в том числе $S_{общ}$, как обобщающий критерий для S_1 и S_2 , играют роль в разделении популяций *M. saltatrix*, основные различия описываются показателями S_1 , S_2 , H_2/L_2 .

Анализ изменения $S_{общ}$ по ареалу показал, что площадь переднего отростка постгонита закономерно уменьшается с запада на восток палеарктической части ареала. Иные группы популяций выделяются при анализе выступающей части переднего отростка постгонита, поскольку восточно-европейские (Л_{общ}, В), южную (Кр) и часть польской популяции (Л_щ) характеризуют более массивные S_2 . Выявленные различия могут быть связаны с различиями в размерах тела, зависящих от географических и биотопических особенностей мест обитания, в частности с расположением популяций ближе к северной или южной

границе ареала *M. saltatrix*, распространением в горах или пойме и т.д. Однако каждая географическая популяция имеет некоторые отличия по размеру и форме переднего отростка постгонита, и анализ соотношения его элементов показывает наличие более сложных закономерностей. Так, близкие популяции, имеющие естественные барьеры для свободного перемещения, могут иметь различные морфометрические характеристики. К примеру, это наблюдается у популяций *M. saltatrix* Республики Карелия. Группа мух с острова Кижы достоверно отличается от материковой популяции по общей площади переднего отростка постгонита (табл. 3.1.1). Аналогичная закономерность выявлена для популяций из Башкирии (табл. 3.1.1). Так же эти популяции сильно различаются по соотношению H_2/L_2 (табл. 3.1.3).

Таблица 3.1.3. Межпопуляционное разнообразие *M. saltatrix* по соотношению высот и длин частей переднего отростка постгонитов

Популяции	H_2/L_2	Популяции	L_1/L_2
I. Ю	0.80 ± 0.02^a	I. Ю	0.79 ± 0.02^a
I. П	$0.82 \pm 0.02^{a,b}$	I. П	$0.81 \pm 0.03^{a,b}$
I. В	$0.84 \pm 0.01^{a,b,c}$	I–II. К	$0.87 \pm 0.07^{a,b,c}$
II. У	$0.85 \pm 0.04^{a,b,c,d}$	II. В	$0.89 \pm 0.01^{b,c}$
II. Л _щ	$0.85 \pm 0.05^{a,b,c,d}$	II. Л _{общ}	0.89 ± 0.02^c
II. К	$0.86 \pm 0.05^{a,b,c,d}$	II. Л _щ	$0.91 \pm 0.10^{a,b,c,d,e}$
II. Л _{общ}	$0.86 \pm 0.02^{b,c,d}$	II. У	$0.91 \pm 0.04^{c,d}$
III. О	$0.90 \pm 0.01^{d,e}$	II. З	$0.94 \pm 0.02^{c,d}$
III. Кр	0.92 ± 0.01^e	III. О	$0.98 \pm 0.01^{d,e}$
III. З	0.93 ± 0.01^e	III. Кр	1.03 ± 0.01^e
ANOVA	$F=6,61; P \leq 0,001$	ANOVA	$F=5,69; P \leq 0,001$

Примечание. Индексы a, b, c, d, e обозначают наличие различий между параметрами. $X_{cp.} \pm X_{ст. откл.}$. MANOVA: $\lambda_w=0,62$, $F=4,68$, $P \leq 0,01$; $V=0,42$, $F=4,6$, $P \leq 0,01$; $U=0,55$, $F=4,75$, $P \leq 0,01$; $O=0,4$, $F=7,6$, $P \leq 0,01$.

Внутрипопуляционное разнообразие выявлено для особей, составляющих популяцию из Польши. Имаго этой популяции были собраны в одно и то же время из одного биотопа. Несмотря на это, особи этих групп имеют значительные различия по $S_{общ}$, что подтвердил анализ с использованием критерия Стьюдента ($t_{st}=2.19$, $df=20$, $p=0.04$). Различия отмечены и по признакам S_1 , $S_{общ}/S_2$, S_1/S_2 , L_1/L_2 , H_2/L_2 (табл. 3.1.1, 3.1.2, 3.1.3). Такие значительные размерные характеристики переднего отростка постгонита, структуры, во многом определяющей возможность спаривания с самкой, могут ограничивать панмиксию в единой популяции.

Из результатов молекулярно-генетических исследований следует, что вид *M. saltatrix* был представлен 2-мя гаплогруппами. Было обнаружено 57 вариабельных сайтов, из них 47 были парсимониально-информативными. Общее число замен – 14 транзиций, 7 трансверсий. Нуклеотидный состав данного фрагмента включал 13.0% цитозина, 39.8% тимина, 33.2% аденина, 14.0% гуанина. Нуклеотидная изменчивость всей выборки была равна 2% (S.E. = 0.045) Всего по данному участку было описано 20 гаплотипов, из которых 16 уникальны, 4 гаплотипа встречаются в нескольких образцах с частотой от 2 до 11 (приложение 1, табл. 106).

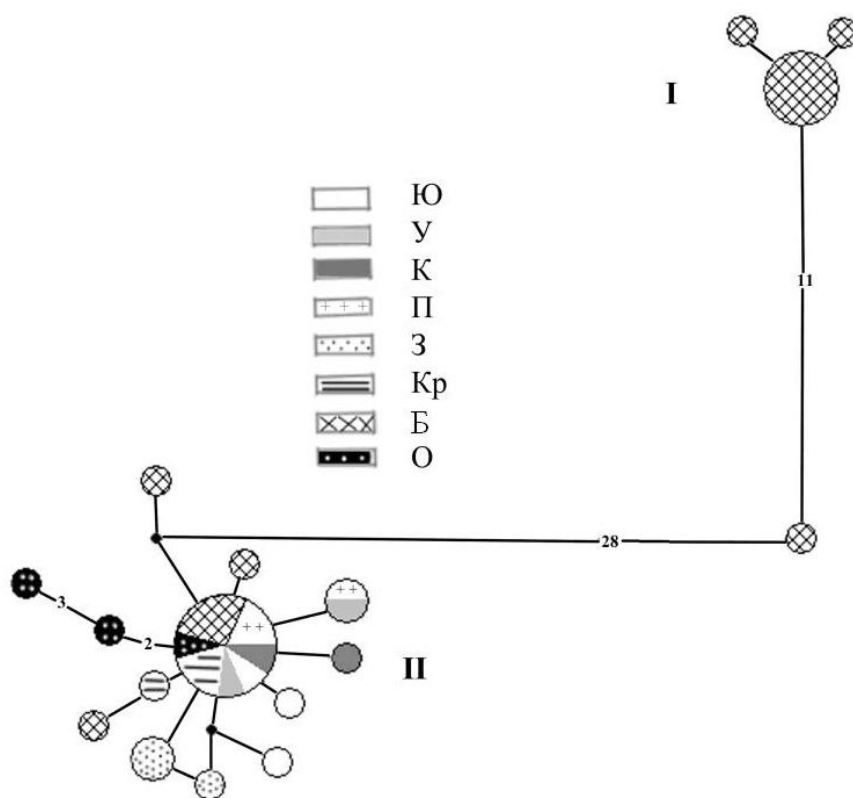


Рис. 3.1.1. Медианная сеть гаплотипов злаковых мух *Meromyza saltatrix*, построенная на основании фрагмента гена COI мтДНК. Цифры на ветвях – количество нуклеотидных замен, без цифр – одна замена. Круги – гаплотипы видов, черными точками отмечены предковые гаплотипы. Гаплотипы: О – пойма р. Орхон, Монголия, З – Звенигородская биостанция МГУ, П – окрестности г. Петрозаводска, К – о. Кизи, Ю – Южно-уральский природный заповедник, У – пойма р. Белая, г. Уфа, Кр – Крым, Б – Балтийский регион, включающий экземпляры из Польши и Калининграда. I и II – гаплогруппы.

Филогенетические взаимоотношения, проиллюстрированные с помощью медианной сети, показаны на рис 3.1.1.. В гаплогруппу I входят экземпляры, собранные из всех регионов, кроме части особей из Балтийского региона, входящих в гаплогруппу II.

Показатель гаплотипического разнообразия ниже в гаплогруппе II. Как показано в работе Avise (Avise, 2000), это может говорить о длительном периоде низкой численности данной группировки. Генетическая дистанция между двумя гаплогруппами составляет $D = 0.053 \pm 0.009$, что соответствует значениям на уровне популяций или рас (Кимура, 1985).

Средние попарные различия между гаплогруппами достаточно высокие и составляют 38,4793, гаплотипические различия внутри каждой из групп относительно невелики и составляют для гаплогруппы I – 2,0735 и для гаплогруппы II – 1,7867. При этом значение индекса F_{st} близко к 1 (0,9529), что означает высокий уровень гетерозиготности между гаплогруппами. Каждая гаплогруппа характеризуется звездчатой структурой (рис. 3.1.1). Известно, что наличие звездчатообразных структур в филогеографических паттернах, как правило, связано с продолжительной изоляцией сравнительно небольшой группы животных (Avise, 2000). Эти данные свидетельствуют о длительном периоде изоляции между анализируемыми популяциями *M. saltatrix* и незначительной численности злаковых мух, по крайней мере, гаплогруппы II.

Наличие как общих, так и отличающихся гаплотипов в пределах каждой проанализированной географической популяции *M. saltatrix* из гаплогруппы I свидетельствует о возникновении групп злаковых мух, адаптированных к условиям среды в конкретной точке ареала. Обращает на себя внимание различие между гаплогруппами в количестве транзаций и трансверсий при сопоставимом общем количестве переменных сайтов. Поскольку известно, что трансверсиями являются мутации, индуцируемые УФ, а их возникновение возможно заключается в механизме репарации (Айала, Кайгер, 1988). Этим можно объяснить то, что 6 трансверсий из 11, представленных в гаплогруппе I, приходится на два гаплотипа из монгольской популяции злаковых мух, степного региона, расположенного на высоте от 700 м над уровнем моря с повышенной солнечной радиацией.

Наличие возможных предковых гаплотипов в гаплогруппе I для гаплотипов популяций из Звенигорода, Польши ($L_{6ш}$) и Южно-уральского заповедника (рис. 2) предполагает большую степень изолированности злаковых мух в этих популяциях от исходной. Отдельные гаплотипы характерны для материковой и островной популяций в Республике Карелия. Большая степень удаленности популяции из Монголии от европейских объясняет наличие от 2 до 5 мутаций исследуемого локуса, в отличие от остальных гаплотипов, имеющих одну мутацию.

Особенно выделяется линия, характеризующая популяцию *M. saltatrix* из Балтийского региона. Наличие как общих гаплотипов с гаплогруппой I, так и промежуточных, предковых гаплотипов, через которые шла эволюция в сторону возникновения новой гап-

логруппы II, отличающейся не только генетическими, но и морфологическими особенностями, подтверждает наличие длительной изоляции и существование в рефугиуме.

Одним из признаков, характерных для *M. saltatrix*, является наличие белых щетинок по нижнему краю щек иногда с примесью черных в переднем углу (Федосеева, 1969, Hubicka, 1970). Признак “большое количество черных щетинок” при описании вида *M. saltatrix* не отмечался. Все имаго *M. saltatrix* гаплогруппы II несут по всему нижнему краю щек несколько или много черных щетинок. Особи гаплогруппы I имеют только 1-3 щетинки в вибриссальном углу щеки. Передние отростки постгонитов у самцов этих групп, несмотря на близкие характеристики по форме, сильно различаются по площади. Особи группы L_ц по данному признаку приближаются к самцам южной популяции из Крыма.

В определительной таблице рода *Meromyza* (Федосеева, 2003) в качестве признака, выделяющего группу западноевропейских видов меромиз, приводится наличие того или иного количества черных щетинок, расположенных по нижнему краю щек или в беспорядке на щеках. Наличие черных щетинок на щеках *M. saltatrix* у представителей части западно-европейской популяции из Польши, различия в размерах переднего отростка постгонита позволяют выделить таких самцов в особый фенотип. Размерные характеристики исследованной половой структуры самцов – передних отростков постгонитов – сближают их с особями из южной, Крымской, популяции *M. saltatrix*.

Считается, что разделение Chlogoripidae на подсемейства закончилось к олигоцену (Нарчук, 1987). Для видов мух рода *Meromyza* выделяют три центра происхождения: Западную, Восточную Палеарктику и Северную Америку. Предполагается, что палеарктические меромизы произошли из западно-европейского центра, расселяясь в период межледниковой эпохи с запада на восток (Бешовски, 1986).

Степи, как считается, возникли в Центральной Азии в нижнетретичном возрасте. В середине миоцена кустарниковая степь распространилась в Монголию, Среднюю Азию, Восточную Европу (на Украину, в Молдавию). В Европе до конца олигодена свободной от Тетиса преобладала субтропическая растительность. (Авдеев, 2009). Комплекс Poacites возник в олигоцене (Авдеев, 2009), а эволюция злаков шла от луговых корневищных (пырей ползучий *Elytrigia repens* (L.) Nevski., овсяница луговая *Festuca pratensis* Huds.) к рыхлокустовым (мятлики *Poa* и т.д.) и дерновинным (типчак *Festuca valesiaca* Schleich ex Gaudin) злакам (Проханов, 1965). *M. saltatrix* мог сформироваться как вид в олигоцене - миоцене, поскольку его кормовыми растениями являются *Poa pratensis* L. (мятлик луговой), *Festuca rubra* L. (овсяница красная), пырей ползучий (Нарчук, Федосеева, 2011), а широкое распространение получить в четвертичном периоде, как предполагал Бешовски (1986). Известно, что виды рода *Meromyza* распространены по территории Северного по-

лушария, в основном, выше 40° северной широты. В Западной Европе, где 1,5-1,2 и 0,9-0,8 млн лет назад были отмечены оледенения, которые распространялись на юг до 40-х широт (Еськов, 1999), могли сохраняться только рефугиумы в южных регионах (Von Reumont et al., 2012; Homburg et al., 2013; Kühne et al., 2017), в которых условия существования не препятствовали развитию мух данного рода. В условиях такого рефугиума, возможно, и сформировалась популяция *M. saltatrix* с особым фенотипом, отличающаяся рядом морфологических характеристик постгонитов, являющихся фактором видовой изоляции. Происхождение от единого гипотетического предка либо экологические особенности рефугиумов Западной Европы могли повлиять на формирование морфологического признака, характерного для западно-европейских видов злаковых мух: наличие большего количества кутикулированных щетинок, в том числе, по нижнему краю щек. Освобождение территории Западной Европы от ледника привело к воссоединению изолированных популяций злаковых мух, в частности, в Балтийском регионе, но формирование морфологических признаков, таких как увеличенный размер переднего отростка постгонитов и, возможно, особых поведенческих признаков, ограничивают панмиксию в польской популяции *M. saltatrix*.

Таким образом, наибольшие различия популяций M. saltatrix описывают такие размерные характеристики постгонитов как S_1 , S_2 , H_2/L_2 .

Размер постгонитов M. saltatrix закономерно уменьшается с запада на восток палеарктической части ареала данного вида.

Внутри каждой географической популяции при наличии естественных барьеров для перемещения есть свои особенности. Так у островных карельских популяций и горных уральских популяций наблюдается достоверные различия размеров постгонитов с соседними популяциями.

Морфо-генетический анализ популяций голарктического вида M. saltatrix выявил различия, связанные с их изолированностью. Внутри каждой исследованной популяции формируется свой комплекс признаков репродуктивного аппарата, в том числе по размеру и форме переднего отростка постгонита, что может быть одной из причин межпопуляционного разнообразия исследованного вида по локусу COI. Данный комплекс признаков так же определяет выявленное на уровне популяций фенотипическое разнообразие M. saltatrix. Оледенения привели к продолжительной изолированности популяций M. saltatrix на юге ареала с последующим возвращением в Балтийский регион.

Популяции вида *M. nigriseta*.

Мы исследовали популяции *M. nigriseta* из Москвы, Уфы и Вологды.

Дискриминантный анализ (приложение 1, табл. 107-109) показал, что в разделении популяций *M. nigriseta* принимает участие только соотношение L_1/L_2 . Было получено 2 значимые дискриминантные функции. Первая объясняет 91% общей дисперсии. Наибольший вклад в нее вносит $S_{общ}$, а S_1 – во вторую, описывающую 9% общей дисперсии. Дискриминантный анализ различает популяции *M. nigriseta* с 65,75% вероятностью верного отнесения особей (у московской популяции – 77% правильно определенных особей, у вологодской – 76%, а у популяции из Уфы - 38%).

Как подтвердил анализ ANOVA, различия отмечены в деталях строения переднего отростка постгонита (приложение 1, табл. 113-119). Изменение формы переднего отростка, которое описывают соотношения длин основания (L_1/L_2), (вытянутости этой части структуры), и высоты выступающей части к ее длине (H_2/L_2), (ее узости), демонстрирует достоверные различия между всеми популяциями. По критерию L_1/L_2 самая короткая выступающая часть у московской популяции, а самая длинная – у вологодской (табл. 3.1.4). Аналогичный результат показывает и критерий H_2/L_2 , по которому наиболее узкие постгониты у московской популяции, а широкие – у вологодской.

Таблица 3.1.4. Межпопуляционное разнообразие *M. nigriseta* по площадям переднего отростка постгонитов, их соотношению и соотношению высот и длин частей переднего отростка постгонитов ($\bar{X}_{ср.} \pm X_{ст. откл.}$). Индексы a, b, c обозначают достоверность различий между параметрами ($p \leq 0,05$).

Популяции (экз.)	$S_{общ}$	S_1	S_2	S_1/S_2	$S_{общ}/S_2$	H_2/L_2	L_1/L_2
Москва (31)	6541±403 ^b	4355±844 ^b	2026±164 ^a	2,17±0,47 ^b	3,24±0,3 ^b	0,52±0,04 ^a	0,84±0,11 ^a
Вологда (21)	7029±318 ^a	5029±347 ^a	2000±168 ^a	2,54±0,35 ^a	3,54±0,35 ^a	0,46±0,03 ^b	0,67±0,1 ^b
Уфа (21)	7003±227 ^a	4902±234 ^a	2101±105 ^a	2,34±0,18 ^{a,b}	3,34±0,18 ^{a,b}	0,5±0,04 ^c	0,75±0,07 ^c

При этом, по $S_{общ}$ выделяется популяция *M. nigriseta* из Москвы из-за минимальной площади переднего отростка постгонита. Аналогичные различия в популяциях и по S_1 . По признаку S_2 исследованные популяции не различаются. Поэтому по соотношениям $S_{общ}/S_2$ и S_1/S_2 разделяются только популяции из Москвы и Вологды, характеризующиеся максимально различными размерами постгонитов (табл. 3.1.4).

Таким образом, морфологический анализ популяций вида *M. nigriseta* выявил небольшие различия между ними. Основные из них описываются вытянутостью (L_1/L_2) и

узостью (H_2/L_2) выступающей части постгонита. Постгониты у экземпляров из московской популяции самые маленькие, а из вологодской – самые большие.

Популяции вида *M. acuminata*.

У вида *M. acuminata* было исследовано 2 популяции, собранные в сомонах Орхон и Салхит.

Дискриминантный анализ (приложение 1, табл. 110-112) показал, что в разделении популяций принимает участие только соотношение L_1/L_2 ($F=4,64$, $P<0,000$). Была получена 1 значимая дискриминантная функция. Наибольший вклад в нее вносят S_2 и S_1 . Дискриминантный анализ разделил популяции *M. acuminata* в среднем с 60% вероятностью верного определения особей (у орхонской популяции – 83% правильно отнесенных особей, а у салхитской - 14%).

Ни с помощью анализа ANOVA, ни по критерию Стьюдента не удалось выявить статистически значимых различий между популяциями (табл. 3.1.5).

Таблица 3.1.5. Межпопуляционное разнообразие *M. acuminata* по площадям переднего отростка постгонитов, их соотношению и соотношению высот и длин частей переднего отростка постгонитов ($X_{cp} \pm X_{ст. откл}$). Индексы а, б обозначают достоверность различий между параметрами ($p \leq 0,05$).

Популяции (экз.)	$S_{общ}$	S_1	S_2	S_1/S_2	$S_{общ}/S_2$	H_2/L_2	L_1/L_2
Орхон (42)	5826 ± 453 ^а	4620 ± 436 ^а	1205 ± 80 ^а	$3,85 \pm 0,4$ ^а	$4,85 \pm 0,4$ ^а	$0,51 \pm 0,06$ ^а	$1,1 \pm 0,21$ ^а
Салхит (21)	5694 ± 291 ^а	4525 ± 282 ^а	1169 ± 85 ^а	$3,9 \pm 0,38$ ^а	$4,9 \pm 0,38$ ^а	$0,53 \pm 0,06$ ^а	$1,18 \pm 0,16$ ^б

Таким образом, морфологический анализ популяций вида *M. acuminata* выявил незначительные различия между разными монгольскими популяциями и выборками, которые описываются вытянутостью выступающей части постгонита (L_1/L_2).

Общие особенности в изменчивости морфологии постгонитов у видов *Meromyza* на уровне популяций.

В предыдущем разделе показано, что внутри каждой исследованной популяции формируется свой комплекс признаков репродуктивного аппарата самцов по размеру и форме переднего отростка постгонита. В тоже время эти данные указывают на то, что существуют общие закономерности изменчивости данной структуры по ареалу.

Вытянутость выступающей части постгонита (L_1/L_2) по нижнему краю определяет различия между популяциями у видов *M. nigriseta* и *M. acuminata*. Можно предположить, что данный показатель играет роль в разделении популяций у видов с небольшой общей

площадью постгонитов. Как говорилось в главе 4.6, виды с небольшой общей площадью отделяются от других за счет изменчивости I типа, связанной с изменением формы нижнего края постгонита. Показатель H_2/L_2 , разделяющий популяции у *M. nigriseta* так же связан с изменчивостью нижнего края, поскольку различия по площади выступающей части постгонитов у имаго в данных популяциях отсутствуют. Площади основной (S_1) и выступающей (S_2) частей постгонита и показатель узости выступающей части (H_2/L_2) разделяют популяции у вида *M. saltatrix*, который характеризуется большим размером постгонитов. Эти показатели связаны с растяжением контура выступающей части. Как говорилось в главе 4.6, виды с большой общей площадью отделяются от других за счет изменчивости II типа, связанной с изменением размера выступающей части постгонита.

Таким образом, как и виды, популяции разделяются с помощью тех же (I или II) типов изменчивости.

Выявленные большие различия у популяций голарктического вида *M. saltatrix* могут быть связаны с удаленностью популяций друг от друга. Подобная ситуация отмечена для палеарктического евро-сибирского вида *M. nigriseta*. Между популяциями восточно-палеарктического дауро-монгольского вида *M. acuminata* различия только намечаются из-за отсутствия серьезных географических преград между ними.

Таким образом, можно сказать, что чем больше расстояния между популяциями, тем заметнее различия по типам изменчивости, характерным для вида.

Таким образом, популяции, как и виды, разделяются с помощью тех же (I или II) типов изменчивости. В зависимости от размера общей площади переднего отростка постгонита для каждого вида характерен определенный тип изменчивости. Достоверность различий по типам изменчивости между популяциями во многом зависит от расстояния между ними.

Глава 5.2. Изменчивость признаков внешней морфологии в популяциях злаковых мух.

Известно, что меромизы отличаются значительной сезонной и географической изменчивостью окраски (Нарчук, Федосеева, 2010). Популяции видов *M. saltatrix*, *M. nigriseta* и *M. acuminata* были исследованы для уточнения возможных различий по длине и окраске полос у меромиз на популяционном уровне.

Популяции *M. saltatrix*.

Проведенный дискриминантный анализ длин полос (приложение 1, табл. 120-122) показал возможность различения популяций по признакам длины полосы на щитке и длины самого щитка. Наиболее значимым и уникальным признаком при этом была длина щитка ($\lambda_p=64$, $F=13.4$, $R^2=0.35$, $P<0.000$). Было получено 4 значимые дискриминантные

функции. Первая объясняет 77% общей дисперсии. Наибольший вклад в нее вносят длины щитка и среднеспинки. Длина среднеспинки вносит вклад во вторую функцию, описывающую 20% дисперсии. Общая вероятность верного определения популяций составила 47%. Корректность отнесения особей из петрозаводской (96%) и монгольской (93%) популяций была самая высокая. У уфимской она составила 52%, у московской – 28%, а у польской – 8%. Все особи из вологодской популяции, почти все из польской, а так же многие из московской были причислены к петрозаводской популяции. Экземпляры из Уфы причислялись иногда к московским и петрозаводским популяциям.

С помощью анализа ANOVA (приложение 1, табл. 123-128) установлено, что только особи из монгольской популяции отличаются от особей из других популяций за счет самых маленьких длин среднеспинки, средней полосы среднеспинки, полосы на щитке и щитка. По длине полосы на щитке помимо мух из монгольской популяции есть различия между особями из вологодской и петрозаводской популяций. Данная полоса у особей из уфимской популяции самая короткая, а у особей из петрозаводской – наоборот, самая длинная (табл. 3.2.1). Длины средней полосы среднеспинки и самой среднеспинки являются самыми вариабельными показателями. Их изменчивость в процентном отношении составляет 47%. Изменчивость полосы на щитке составляет 34%, а самого щитка – 13%. Уровень изменчивости размера длины среднеспинки и длины средней полосы на ней на уровне популяций у *M. saltatrix* выше, чем на уровне видов ($p < 0,001$).

Таблица 3.2.1. Средние значения длин полос (м.к.м., $X_{\text{ср.}} \pm X_{\text{ст. откл.}}$). Индексы а, b, с обозначают достоверность различий между параметрами ($p \leq 0,05$).

Популяция (Экз.)	Длина средней полосы среднеспинки	Длина среднеспинки	Длина полосы на щитке	Длина щитка	Длина средней полосы среднеспинки / Длина среднеспинки	Длина полосы на щитке / Длина щитка
Московская (25)	706±61 ^a	706±61 ^a	202,5±37 ^{a,b}	239,7±30 ^a	1 ^a	0,85 ^{a,b}
Петрозаводская (25)	698,5±45 ^a	698,5±45 ^a	229,3±23 ^a	229,3±23 ^a	1 ^a	1 ^c
Польская (25)	704,7±43 ^a	704,7±43 ^a	202,9±33 ^{a,b}	229,7±23 ^a	1 ^a	0,89 ^{a,c}
Уфимская (25)	721,8±60 ^a	729,1±53 ^a	178,2±38 ^{a,b}	230,4±21 ^a	0,99 ^a	0,77 ^{a,b}
Вологодская (13)	695,1±47 ^a	695,1±47 ^a	216,3±39 ^b	228,2±24 ^a	1 ^a	0,95 ^{a,c}
Монгольская (16)	583±68 ^b	583±68 ^b	139,6±28 ^c	139,6±28 ^a	1 ^a	1 ^c

Как и на видовом уровне, наиболее часто на уровне популяций встречалось два типа окраски: полностью черные переходящие на щиток полосы (333333) и черные полосы

среднеспинки с коричневой полосой на щитке (333223) (приложение 1, табл. 129). При этом соотношение экземпляров с данными вариантами окраски полос у самок и самцов меняется сходным образом в каждой популяции. Например, экземпляров самцов с черной полосой на щитке в московской (55%) и польской (62%) популяциях было больше, чем с коричневой (35% и 26% соответственно). Аналогично у самок - в московской 70%, в польской 52% с черной полосой на щитке; и в московской 27%, в польской 38% с коричневой (приложение 1, табл. 129).

У самок и самцов из вологодской, польской, монгольской, петрозаводской и московской популяций преобладает черная окраска полос, а у мух из уфимской - с коричневой полосой на щитке.

У обоих полов из всех популяций встречался вариант недостижения полосой конца щитка. У самцов из всех популяций был вариант окраски, при котором на средней полосе среднеспинки появлялось коричневое пятно. Как и у самцов, у самок из уфимской, московской и польской популяций был найден вариант черной окраски боковых полос среднеспинки и коричневой всех остальных (приложение 1, табл. 129).

Наибольшее разнообразие единичных вариантов окраски полос отмечено у самцов из польской популяции (16 вариантов), а наименьшее – у особей из петрозаводской (3), вологодской (4) и монгольской (4) популяций. У самок из польской (12) и уфимской (11) популяций наибольшее разнообразие вариантов окраски полос, а наименьшее – у особей из московской (4) и петрозаводской (3) (приложение 1, табл. 129).

Разнообразие окраски у самцов из московской популяции в два раза выше, чем у самок. Самки из данной популяции в основном имели полностью черные полосы. В то время, как у самцов был так же сильно распространен вариант с коричневой полосой на щитке и несколько других единичных вариантов окраски. У самцов и самок из остальных популяций частота встречаемости разных цветов полос была очень близка (приложение 1, табл. 129).

Таким образом, общая вероятность правильного отнесения особей к популяциям составила 47%. Наиболее значимыми характеристиками при этом были длина средней полосы среднеспинки и длина щитка.

Длины средней полосы среднеспинки и самой среднеспинки - наиболее переменные признаки.

У самок и самцов из вологодской, польской, монгольской, петрозаводской и московской популяций преобладает полностью черная окраска полос, а у особей из уфимской - с коричневой полосой на щитке.

Разнообразие окраски у самцов из московской популяции выше, чем у самок. У самок и самцов из остальных популяций частота встречаемости разных цветов полос была сопоставима.

Популяции *M. nigriseta*.

Проведенный дискриминантный анализ (приложение 1, табл. 130-132) показал невозможность разделения этих популяций с помощью предложенных показателей. Общая вероятность правильного определения популяций составила 50%. Корректность отнесения особей из вологодской популяции составляет 48%, из московской – 60%, из уфимской – 44%.

С помощью анализа ANOVA (приложение 1, табл. 133-138) установлено, что небольшие различия есть только между особями из московской и вологодской популяций по длине среднеспинки. У особей из московской популяции среднеспинка в среднем наиболее маленькая, а у особей из вологодской – наоборот, наиболее длинная (табл. 3.2.2). В процентном отношении изменчивость длины средней полосы среднеспинки составляет 11%, длины среднеспинки – 6%, полосы на щитке, как самого варибельного признака, – 17%, а самого щитка - 10%.

Таблица 3.2.2. Средние значения длин полос (м.к.м., $X_{cp} \pm X_{ст. откл}$). Индексы а, б обозначают достоверность различий между параметрами ($p \leq 0,05$).

Популяция (Экз.)	Длина средней полосы среднеспинки	Длина среднеспинки	Длина полосы на щитке	Длина щитка	Длина средней полосы среднеспинки / Длина среднеспинки	Длина полосы на щитке / Длина щитка
Московская (25)	664±78 ^а	664±78 ^а	227±20 ^а	227±20 ^а	1 ^а	1 ^а
Уфимская (25)	697,2±69 ^а	697,2±69 ^{а, б}	225,7±21 ^а	225,7±21 ^а	1 ^а	1 ^а
Вологодская (25)	696±86 ^а	712,1±62 ^б	202,5±67 ^а	226,7±27 ^а	0,98 ^а	0,9 ^а

Как и на видовом уровне, на уровне популяций у *M. nigriseta* выделяются 2 наиболее распространенных варианта окраски. Полностью черные, переходящие на щиток полосы, (333333) и черные полосы с коричневым пятном в начале средней полосы (233333). У самцов и самок из московской популяции чаще встречается вариант полностью черных полос, а у особей из вологодской и уфимской популяций – вариант с коричневым пятном в начале средней полосы.

Соотношение экземпляров с данными вариантами окраски полос у самок и самцов меняется схожим образом в каждой популяции. Экземпляров самцов с полностью черны-

ми полосами в московской популяции (64%) больше, чем с коричневым пятном в начале средней полосы (36%). У самок из этих популяций была схожая ситуация (с черными полосами 42%, с коричневым пятном 33%). Экземпляров самцов с коричневым пятном в начале средней полосы в уфимской (68%) и вологодской (52%) популяциях было больше, чем с полностью черными полосами (32% и 36% соответственно). Экземпляров самок - с коричневым пятном в уфимской популяции 61%, в вологодской 44%; с полностью черными полосами в уфимской 29%, в вологодской 36% (приложение 1, табл. 139). Частота встречаемости полностью черной окраски полос совпадает у самок и самцов из вологодской и уфимской популяций ($p < 0,05$), а частота встречаемости варианта с коричневым пятном на средней полосе – у самок и самцов из московской популяции ($p < 0,05$).

У самок из уфимской (4 варианта) и московской (5) популяций разнообразие окраски выше, чем у самцов (2 варианта в каждой популяции), а у особей из вологодской – наоборот (у самок 3 варианта окраски, у самцов – 5). Разнообразие окраски полос у самцов было наиболее высоким у экземпляров из вологодской популяции, а у самок – у особей из московской популяции (приложение 1, табл. 139).

Таким образом, общая вероятность правильного определения популяций составила 50%.

Полоса на щитке - наиболее переменный признак.

У самок и самцов из московской популяции преобладает полностью черная окраска полос, в то время как у особей из уфимской и вологодской популяций чаще встречается вариант окраски с коричневым пятном в начале средней полосы среднеспинки.

Наиболее высоко разнообразие окраски полос у самцов из вологодской популяции, а у самок – у особей из московской популяции.

Популяции *M. acuminata*.

Дискриминантный анализ (приложение 1, табл. 140-142) показал, что различить популяции можно только с помощью длины средней полосы среднеспинки ($\lambda_p = 0,89$; $F = 4,2, R^2 = 0,9, p < 0,018$). При этом было получено 2 значимые дискриминантные функции. Первая объясняет 60% общей дисперсии. Наибольший вклад в нее вносит длина среднеспинки, а длина средней полосы на среднеспинке – во вторую, описывающую 40% дисперсии. Общая вероятность корректного определения популяций составила 54%. Корректность отнесения особей из популяции «Салхит 2011» составляет 72%, выборки «Орхон 2011» – 48%, а «Орхон 2012» - 44%.

С помощью анализа ANOVA (приложение 1, табл. 143-148) установлено, что особи из популяции «Салхит 2011» отличаются от экземпляров из орхонских выборок большей

длиной щитка, а от особей из выборки «Орхон 2012» - по наибольшей длине средней полосы среднеспинки (табл. 3.2.3).

Таблица 3.2.3. Средние значения длин полос (м.к.м., $X_{cp} \pm X_{ст. откл}$). Индексы а, б обозначают достоверность различий между параметрами ($p \leq 0,05$).

Популяция (Экз.)	Длина средней полосы среднеспинки	Длина среднеспинки	Длина полосы на щитке	Длина щитка	Длина средней полосы среднеспинки / Длина среднеспинки	Длина полосы на щитке / Длина щитка
«Орхон 2011» (25)	744,4±66 ^{а, б}	744,4±66 ^а	198,2±29 ^а	230,1±25 ^а	1 ^а	0,87 ^а
«Салхит 2011» (25)	765,3±53 ^б	765,3±53 ^а	221±32 ^а	249,7±22 ^б	1 ^а	0,89 ^а
«Орхон 2012» (25)	718,7±52 ^а	718,7±52 ^а	209,8±40 ^а	229,4±33 ^а	0,98 ^а	0,92 ^а

В процентном отношении изменчивость длины средней полосы среднеспинки составляет 8%, длины среднеспинки – 8%, полосы на щитке, самого вариабельного признака, – 48%, а самого щитка - 34%. Уровень изменчивости длины щитка у популяций *M. acuminata* выше, чем на уровне видов ($p < 0,001$).

У особей из исследованных популяций *M. acuminata* выделено два наиболее часто встречающихся типа окраски: полностью черные переходящие на щиток полосы (333333) и черные полосы среднеспинки с коричневой полосой на щитке (333223) (приложение 1, табл. 149). У самцов во всех популяциях преобладает полностью черная окраска полос, кроме особей из выборки «Орхон 2011», у которых распространен вариант окраски с коричневой полосой на щитке (52,6% экземпляров с полностью черными полосами, 40,5% с коричневой полосой на щитке). Самое больше разнообразие вариантов окраски полос у самцов из орхонской выборки «Орхон 2012» (7 вариантов), а самое низкое – у экземпляров из популяции «Салхит 2011» (1 вариант). Единичные варианты окраски полос совпадают у особей из орхонских выборок. Однако в выборке «Орхон 2012» есть экземпляр с коричневой средней полосой среднеспинки с черным пятном в середине, коричневой полосой на щитке и черными боковыми полосами среднеспинки (232223).

У самок из орхонской популяции незначительно преобладает черная окраска полос. Только у самок из выборки «Орхон 2011» есть экземпляр с коричневыми боковыми полосами на среднеспинке, а у меромиз из выборки «Орхон 2012» – с полосой на щитке, не достигающей до его конца. Остальная изменчивость заключается в разном расположении коричневых участков на средней полосе среднеспинки и полосе на щитке.

Разнообразие окраски у самок из выборки «Орхон» в 2011 году было выше, чем у самцов (9 к 5 вариантам окраски полос). В то время как, в 2012 – наоборот: 4 к 7 вариантам. При этом самцов в 2011 году было собрано 117 экземпляров, а самок – 111, а в 2012 – самцов 61, а самок – 87. Различия в количестве вариантов окраски могут объясняться влиянием внешних условий на развитие личинок. Таким образом, самое большое разнообразие вариантов окраски полос у самок из выборки «Орхон 2011».

Корреляции между изменчивостью окраски полос и щупиков на популяционном уровне отсутствуют.

Таким образом, общая вероятность правильного определения популяций составила 54%. Наиболее значимой характеристикой при разделении популяций была длина средней полосы среднеспинки. Полоса на щитке - наиболее вариабельный признак. У самцов во всех популяциях преобладает полностью черная окраска полос. Разнообразие окраски у самок из орхонской популяции в 2011, в отличие от 2012 года, было выше, чем у самцов.

*У вида *M. acuminata* корреляции между изменчивостью окраски полос и щупиков на популяционном уровне отсутствуют.*

Общие закономерности в изменчивости комплекса морфологических признаков у видов *Meromyza* на уровне популяций.

Как было показано выше, меромизы отличаются высокой изменчивостью признаков внешней морфологии. Исследование изменчивости признаков внешней морфологии на уровне видов (глава 3.1) и кластеров (глава 4.7) показало, что размеры длин и полос на них среднеспинки и щитка и варианты окраски полос сильно перекрываются и отличить от других удастся лишь единичные виды и кластеры. При исследовании изменчивости внешних признаков мезонотума на уровне популяций были выявлены похожие закономерности: общая вероятность правильного определения популяций составила в среднем 50%. Это подтверждает вывод, что популяции нельзя достоверно различить с помощью выбранных признаков мезонотума.

Как и на уровне видов, сравнение уровня изменчивости размерных характеристик полос мезонотума внутри популяций показало, что уровень изменчивости полосы на щитке высокий во всех группах.

В литературе неоднократно отмечалась зависимость размеров и окраски различных частей тела насекомых от конкретных условий жизни популяции (Чурсина, Негроров, 2016, AYTEKIN et al., 2007, DEMARI-SILVA et al., 2014). Вероятно, на наличие пигмента у меромиз влияет температура, при которой происходило развитие личинок (HORBER, 1955).

На примере особей из орхонской популяции вида *M. acuminata* было показано изменение соотношения вариантов окраски у самок и самцов в зависимости от года. Так, в

2011 году соотношения вариантов окраски у обоих полов были близки к 1. В 2012 году, однако, если у самок соотношение вариантов окраски осталось близким к 1, то у самцов двукратно преобладала полностью черная окраска полос (60% экземпляров с черными полосами, 28% экземпляров с коричневыми). Разнообразие окраски у самок в 2011 году было выше, чем у самцов. В 2012 году отмечена обратная тенденция. Эти факты могут говорить о различном уровне влияния условий окружающей среды на развивающихся личинок разного пола. На примере видов *M. saltatrix* и *M. nigriseta* было показано, что разница в преобладающей окраске полос между самцами и самками в каждой популяции, в целом, была незначительная, что говорит об отсутствии зависимости окраски полос от пола в целом.

Эти данные подтверждают известные факты о модифицирующем влиянии факторов внешней среды на признаки, определяемые генетически. В данном случае, на признаки внешней морфологии у вида с широким диапазоном окраски.

При сопоставлении результатов исследования методами линейной морфометрии полос мезонотума с исследованием постгонитов у особей из всех популяций трех видов корреляционный анализ показал отсутствие корреляций между исследованными признаками внешней морфологии и размерными характеристиками постгонитов (приложение 1, табл. 150-161). Окраска полос среднеспинки так же не была связана с ними.

Таким образом, по размерным характеристикам исследованных признаков внешней морфологии не удастся достоверно различить все популяции внутри каждого вида, поскольку размеры полос и их окраска перекрываются. При этом общая вероятность правильного определения популяций составила в среднем 50%. Наиболее значимыми признаками при разделении популяций были длина средней полосы среднеспинки и длина щитка.

Уровень изменчивости полосы на щитке высокий во всех популяциях.

Как и на уровне видов, корреляции между изменчивостью постгонитов и признаков внешней морфологии на уровне популяций не обнаружено.

Заключение.

У насекомых особое внимание традиционно уделяется изучению морфологических признаков полового аппарата (Sirota, 2003). Особенности его строения играют основную роль в межвидовой изоляции в процессе копуляции, поскольку существует связь между формой внутренних гениталий и успехом оплодотворения (Arnqvist, Danielsson, 1999). Микроэволюционные процессы, приводящие к дивергенции видов, могут быть связаны с изменчивостью формы и размеров половых органов самцов. Отмечено, что различные направления изменений морфологии полового аппарата самцов имеют разную значимость в процессе дивергенции видов (Kulikov et al., 2004).

В качестве модельного объекта для изучения связи изменчивости полового аппарата с эволюцией группы были выбраны мухи рода *Meromyza*, так как их видовые различия в основном определяются хорошо выраженными элементами генитального аппарата самцов. Род *Meromyza* относится к подсемейству Chloropinae, которое считается эволюционно продвинутой группой семейства Chloropidae по комплексу признаков: фитофагии, строению антенн и морфологии полового аппарата, отличающейся склеротизованностью постгонитов, крупными размерами и особым расположением их передних и задних отростков (Нарчук, 1987). Постгониты у меромиз являются одной из структур полового аппарата самцов, входящих внутрь копулятивной сумки самки при спаривании, формируя трубку, поддерживающую фаллос. Эти факты подчеркивают важную роль постгонитов в процессе эволюции.

Использованный нами комплекс методов исследования позволил выявить ряд общих эволюционных закономерностей для рода *Meromyza*.

Разные исследователи разделяли меромиз на 3-4 группы (Федосеева, 2003б, Нарчук, Федосеева, 2010, Hubicka, 1970), основываясь на форме постгонита, способе присоединения заднего отростка постгонита к переднему, наличию заворота и уровне склеротизованности. Тщательный анализ с применением комплексного подхода к кластеризации рода позволил разделить виды на 8 групп на основе морфологии их постгонитов. С помощью молекулярно-генетического анализа было выделено 8 кластеров («saltatrix», «pratorum», «inornata», «meigeni»; «zachvatkini», «nigriseta», «pluriseta» и «athletica»), соответствующих кластеризации рода по морфологии постгонитов и не противоречащих результатам анализа их размерных характеристик. Соответствие морфологических и молекулярно-генетических данных фактологически подтверждает то, что данные группы действительно сформировались в результате естественного отбора в процессе эволюции группы.

Дискриминантный анализ позволяет различить выделенные кластеры, и предсказать к какому из них будет относиться анализируемый вид. Достоверные различия между видами в установленных нами пределах изменчивости постгонитов подтверждают, что успех спаривания и ограничение межвидового скрещивания во многом определяется структурой полового аппарата самцов.

По общей площади передних отростков постгонитов можно выделить 3 группы кластеров (с небольшой общей площадью: «*pluriseta*», «*nigriseta*», «*zachvatkini*», со средней: «*meigeni*» и «*inornata*», с большой: «*saltatrix*», «*pratorum*», «*athletica*»). Анализ кластеризации выявил, что виды *M. zachvatkini*, *M. nigriseta*, *M. pluriseta*, *M. nigriventris*, лежащие в основе эволюционного дерева меромиз, обладают небольшими по размеру, узкими, слабо склеротизованными передними отростками постгонитов. Это позволяет предположить, что эволюция размеров передних отростков постгонитов внутри рода *Meromyza* вначале шла в направлении увеличения их площади. Происходило усиление склеротизованности постгонитов и увеличение заворота при достижении максимальных размеров постгонитов в одной плоскости.

Виды внутри каждого кластера так же хорошо различаются по размерам постгонитов, но, в отличие от вышеуказанной межкластерной стратегии, внутри каждого кластера наблюдается уменьшение размеров переднего отростка постгонита у более молодых видов по сравнению с видами, близкими к предковым гаплотипам кластеров (за исключением кластера «*meigeni*»). Так, например, внутри кластера «*zachvatkini*» именно *M. zachvatkini*, близкий к предковому гаплотипу, характеризуется самой большой площадью постгонитов.

С помощью методов геометрической морфометрии было показано, что форма постгонитов несет в себе филогенетический сигнал. Были выявлены типы преобразований в конкретных участках передних отростков постгонитов. При сопоставлении результатов исследования постгонитов меромиз с помощью линейной и геометрической морфометрии были установлены направления изменчивости контура передних отростков постгонитов в процессе их эволюции. Первый этап микроэволюционных преобразований постгонитов, по-видимому, связан с изменением нижнего края (изменчивость I типа), определяя размер площади всего постгонита и разделяя самые далекие по форме виды и кластеры. В частности, с помощью данного типа изменчивости виды и кластеры с самой маленькой площадью переднего отростка отделяются от всех остальных. В дальнейшем происходило увеличение площади передних отростков постгонитов до максимально возможных размеров за счет растяжения верхнего и нижнего краев. Так, виды и кластеры с самой большой площадью переднего отростка отделяются от остальных за счет увеличения выступающей

части (изменчивость II типа). Кластеры, характеризующиеся средними вариантами общей площади постгонитов, разделяются за счет увеличения основной части постгонита (изменчивость III типа). Виды внутри кластеров с трудноразличимой формой постгонитов и средними вариантами их общей площади отделяются от остальных за счет изменения формы верхнего края (изменчивость IV типа). Эти 4 типа изменчивости контура определяют 3 направления общего изменения формы передних отростков постгонитов в процессе эволюции меромиз: выступающая часть становится узкой и направленной вниз; конец выступающей части направлен вниз; выступающая часть расширяется и укорачивается.

В изолирующих механизмах могут участвовать и другие структурные элементы полового аппарата, например, заворот на выступающей части переднего отростка постгонита, форма, размер и способ прикрепления заднего отростка и т.д. Однако эти признаки характерны не для всех кластеров. Поэтому микроэволюционные стратегии в формировании элементов полового аппарата определяются в первую очередь изменениями формы и размеров переднего отростка постгонита.

Исследование изменчивости постгонитов меромиз на уровне популяций у трех модельных видов показало, что популяции, как и виды, разделяются с помощью I или II типов изменчивости. Так показатель вытянутости постгонита играет роль в разделении популяций у видов с небольшой общей площадью, отражая изменчивость нижнего края, то есть изменчивость I типа. Популяции видов с максимальным размером постгонитов разделяются по размеру основной и выступающей частей постгонита, отражающих растяжение контура выступающей части, то есть изменчивость II типа. Стоит отметить, что чем больше расстояния между популяциями, тем заметнее различия по типам изменчивости, характерным для вида.

Размер площади постгонитов *M. saltatrix* закономерно уменьшается с запада на восток палеарктической части ареала, но при этом остается в диапазоне изменчивости, характерном для данного вида. Морфо-генетический анализ популяций *M. saltatrix* показал, что особи данного вида разделяются на 2 гаплогруппы, в первую из которых входят некоторые экземпляры из Балтийского региона, а во вторую – все остальные. Вероятно, у мух из балтийской гаплогруппы был длительный период низкой численности и изоляции, что может быть связано с периодами оледенений и сохранением данной группы на юге ареала с последующим распространением в балтийский регион. Экземпляры из балтийской гаплогруппы отличаются большим количеством черных щетинок по нижнему краю щек и большой площадью постгонитов, что сближает их с самцами из южной части ареала и подтверждает изоляцию данной популяции.

Комплексный подход по изучению закономерностей изменения постгонитов показал, что эволюция на видовом уровне шла за счет изменений, как формы, так и линейных размеров постгонитов, приводя к возникновению внутривидовых группировок. При этом микроэволюционные изменения полового аппарата самцов начинаются на популяционном уровне.

Сравнительная характеристика видов рода *Meromyza* основывается не только на строении половых придатков самцов, но и на признаках внешней морфологии, хотя их высокая изменчивость между видами (Федосеева, 1960а, Нарчук, Федосеева, 2010), между самцами и самками, а так же между отдельными особями (например, цвет щупиков у вида *M. acuminata*) (Нарчук, Федосеева 1982), отмечалась многими авторами.

Исследование изменчивости признаков внешней морфологии на уровне видов и кластеров выявило, что большинство из них нельзя отличить друг от друга с помощью данных признаков. Более того группы видов, выделенные на основе размера и окраски полос мезонотума, не соответствовали группам, выделенным на основе размерных характеристик постгонитов. Как и на уровне видов, на уровне популяций не было обнаружено корреляции между изменчивостью размеров постгонитов и признаков внешней морфологии, что позволяет предположить их независимое формирование. Выявленная большая изменчивость признаков внешней морфологии, как на уровне видов, так и на уровне популяций, показывает их второстепенную роль при половом поведении и для межвидовой изоляции.

Подводя итоги работы, хочется отметить, что полученные результаты раскрывают общие закономерности изменения формы физиологически активных элементов генитального аппарата самцов, корреляционные связи между изменениями формы полового аппарата и дивергенцией видов. Результаты работы позволяют сформулировать новые задачи для дальнейшего исследования, в том числе, вопросы о широте внутривидового разнообразия и скорости эволюции рода в западно-палеарктическом, восточно-палеарктическом и неарктическом центрах его разнообразия.

Выводы.

1) Комплексный подход на основе методов классической линейной и геометрической морфометрии и молекулярно-генетического анализа показал роль значимого элемента полового аппарата самцов (постгонитов) в микроэволюционных процессах формирования структуры внутри и межвидовых отношений рода *Meromyza* в аспекте репродукции.

2) На 26-ти видах злаковых мух рода *Meromyza* установлены диапазоны изменчивости постгонитов по 8 размерным характеристикам, различающим виды с вероятностью 98%. Корреляция между размерными показателями постгонитов и мезонотума отсутствует. По форме постгонитов, уровню их склеротизованности, способу присоединения заднего отростка к переднему, наличию заворота род разделен на 8 групп («*inornata*», «*athletica*», «*pratorum*», «*saltatrix*», «*meigeni*», «*nigriseta*», «*pluriseta*» и «*zachvatkini*»).

3) На основе анализа локуса COI мтДНК выделено 8 кластеров, согласующихся с выделенными на основе морфологии постгонитов группами. Внутри каждого кластера (за исключением кластера «*meigeni*») наблюдается уменьшение размеров переднего отростка постгонита у эволюционно более молодых видов по сравнению с видами, близкими к предковым гаплотипам.

4) Микроэволюционные преобразования репродуктивного аппарата самцов меромиз определяются 4 типами изменчивости контура постгонитов: 1 – контура нижнего края, 2 – выступающей части, 3 – основной части, 4 – контура верхнего края. Преобразование постгонитов в популяциях происходит по 1 или 2 типу изменчивости. Изменения контура определяют 3 направления эволюции формы передних отростков постгонитов: выступающая часть становится узкой и направленной вниз; конец выступающей части направлен вниз; выступающая часть расширяется и укорачивается.

5) Для 18-ти видов злаковых мух рода *Meromyza* установлены диапазоны изменчивости окраски полос среднеспинки и диапазоны изменчивости длин среднеспинки, щитка, средней полосы среднеспинки, полосы на щитке. Данные показатели перекрываются у большинства видов и популяций, что не позволяет их использовать как самостоятельные определительные признаки. Степень окраски щупиков связана с полом, но соотношение вариантов окраски различается в агро- и биоценозах.

6) В популяциях широко распространенного в Евразии вида *M. saltatrix* размер постгонитов закономерно уменьшается с запада на восток ареала, но при этом остается в диапазоне изменчивости, характерном для данного вида. На основе анализа локуса COI мтДНК у *M. saltatrix* выделено 2 гаплогруппы, скоррелированных с 2 фенотипами: узкорегionalная балтийская и общая для всего остального ареала.

Список Литературы.

1. Авдеев В.И., 2009. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Геофлорогенетические аспекты // Известия Оренбургского государственного аграрного университета. Т.1. Вып. 21. С. 252 – 256.
2. Акентьева Н.А., Триселёва Т.А., Сафонкин А.Ф., 2012б. Злаковые мухи рода *Meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae) поймы р.еки Орхон (Монголия) // XIV съезд Русского энтомологического общества. Россия, СПб.: 27 августа -1 сентября 2012 г. Материалы съезда. С. 11.
3. Акентьева Н.А., Триселёва Т.А., Сафонкин А.Ф., 2014б. Распределение злаковых мух рода *Meromyza* Mg. (Diptera: Chloropidae) на территории Монголии // Тезисы конф. Молодых сотрудников и аспирантов ИПЭЭ РАН «Актуальные проблемы экологии и эволюции в исследованиях молодых ученых» М.: Изд-во КМК. С.4.
4. Андрианов Б. В., 2010. Молекулярно-генетическая изменчивость, связанная с полуавтономными генетическими элементами дрозофилы: Автореф. дис. д. биол. наук. М.: 34 с.
5. Арнольди К. В., 1939. К вопросу о непрерывной географической изменчивости в ее общем и таксономическом значении // Зоол. журн. Т. 18. Вып. 4. С. 685 – 710.
6. Айала Ф., Кайгер Дж., 1988. Современная генетика: В 3-х т. Т. 3. // Пер. с англ.: М.: Мир. 336 с.
7. Багачанова А.К., Нарчук Э.П., 2003. Двукрылые насекомые как индикатор динамичности экосистем луговых аласов Центральной Якутии // Энтومол. обозр. Т. 82, Вып. 2. С. 300 – 309.
8. Буш М. Г., 2011. Шашечницы рода *Mellicta* (Lepidoptera, Nymphalidae) Европейской России: изменчивость гениталий и молекулярная диагностика // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. Т. 116. Вып. 5. С. 21 – 31.
9. Волцит О.В., Павлинов И. Я., 1995. Изменчивость формы гнатосомы самцов и самок трех видов рода *Dermacentor* // Паразитология. Т. 29. Вып. 4. С. 233 – 239.
10. Воронина Н. В., Бута С. В., Курченко В. П., 2012. Последовательность гена субъединицы 1 цитохромоксидазы С в молекулярной таксономии животных: принципы, результаты и проблемы использования // Тр. БГУ. Т. 7. Часть 1. – С. 22 – 42.
11. Гапонов С. П., 2000. Морфология яиц двукрылых из семейства Chloropidae (Diptera) // Зоол.журн. Т. 79, № 6. С. 704 – 711.
12. Галинская Т. В., 2012. Палеарктические двукрылые (Diptera) семейства Ulididae: систематика, морфология, филогения и распространение: Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: 23 с.

13. Гилев А. В., Зиновьев Е. В., Васильев А. Г., 2010. Анализ изменений головной капсулы муравьев *Formica lemni* Bomdriot, 1917 в Западной Сибири за последнюю тысячу лет методами геометрической морфометрии // Сиб. экол. журн. Т. 5. С. 739 – 744.
14. Еськов К.Ю., 1999. История земли и жизни на ней // М.: МИРОС. 266 с.
15. Катаев Б.М., 2012. Генезис видовой группы *Narpalus laevipes* (Coleoptera, Carabidae) // СПб. XIV съезд Русского энтомологического общества. Сборник материалов. С. 175.
16. Карпова А. И., 1965. К познанию фауны злаковых мух (Diptera, Chloropidae) на посевах пшеницы и невозделанной степи в областях Северного Казахстана // М.- Л.: Тр. Всесоюзного энтомологического общества. Защита зерновых культур от вредных насекомых в районах освоения целинной степи. Т. 50. С.73 – 88.
17. Карпс А. Э., 1981. Злаковые мухи (Diptera; Chloropidae) Латвии (Фауна, стациальное распределение): Афтореф. дис. канд. биол. наук. Киев.: 23с.
18. Картавцев Ю. Ф., 2013. Генетическая дивергенция видов и других таксонов. Географическое видообразование и генетическая парадигма неodarвинизма в действии // Успехи современной биологии. Т. 133, № 5. С. 419 – 451.
19. Кимура. М., 1985. Молекулярная эволюция: теория нейтральности // М.: Мир. 398 с.
20. Коровкина А. В., 1945. Труды Башкирской научно-исследовательской полеводческой станции. Уфа. Т. 4. С. 205 – 240.
21. Куликов А.М., 2012. Особенности эволюции морфологических и молекулярных признаков на примере близкородственных видов дрозофил.:Афтореф. дис. д. биол. наук. М.: 42с.
22. Куликов А.М., Мельников А.И., Горностаев Н.Г., Митрофанов В.Г., 2001. Дивергенция видов дрозофил группы *virilis* по форме фаллоса // Докл. Акад. Наук. Т. 376, № 6. С. 841 – 843.
23. Куликов А.М., Мельников А.И., Горностаев Н.Г., Лазебный О.Е., Митрофанов В.Г., 2004. Морфометрический анализ половых органов самцов видов-двойников *Drosophila virilis* Sturt // Генетика. Т.40, №2. С. 180 – 194.
24. Куликова Н. А., 2004. Сравнительная морфология ротового аппарата имаго Мух семейств калиптратного комплекса (Diptera, Calyptrata). Эколого-эволюционные аспекты. Афтореф. дис. д. биол. наук. СПб.: Зоологический институт. 45 с.
25. Лескова А. Я., 1952. Разработка системы агротехнических и химических методов борьбы с меромизой – вредителем ячменей и пшениц.: Афтореф. дис. канд. биол. наук. – Л.: 17с.
26. Лескова А. Я., 1953. Некоторые биологические особенности злаковой мухи меромизы – *Meromyza saltatrix* L. // Тр. Белорус.с.-х. академии. Т. 19. С. 44 – 53.

27. Лукашев В. В., 2009. Молекулярная эволюция и филогенетический анализ // М.: Бинном. 256 с.
28. Москаев А. В., 2012. Экологическая специализация видов-двойников малярийных комаров Европейской части России. Автореф. дис. канд. биол. наук. М.: Мос. гос. обл. ун-т. 13 с.
29. Нанова О. Г., 2008. Анализ изменчивости щечных зубов трех видов псовых (Mammalia: Canidae) методами стандартной и геометрической морфометрии // Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 49. С. 413 – 427.
30. Нарчук Э. П., 1956. Материалы к фауне и экологии злаковых мушек (Diptera; Chloropidae) окрестностей г. Кургана // Энтومол. обозр. Т. 35, № 1. С. 134 – 138.
31. Нарчук Э. П., 1962. К фауне и экологии злаковых мух (Diptera; Chloropidae) Ленинградской области // М.- Л.: Изд.-во АН СССР. Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Фауна Ленинградской области и Карелии. Т. 31. С.250 – 317.
32. Нарчук Э. П., 1968. К характеристике комплекса вредных для сельского хозяйства злаковых мух (Diptera, Chloropidae) // Зоол. журн. Т. 47, № 9. С. 1343 – 1353.
33. Нарчук Э. П., 1970а. Фитофагия у злаковых мух (Diptera, Chloropidae) и пути ее развития // Док. на двадцать третьем ежегодном чтении памяти Н. А. Холодковского. 2 апреля 1970 г. 49 с.
34. Нарчук Э. П., 1970б. Ревизия типов злаковых мух (Diptera, Chloropidae), описанных Т. Беккером и О. Дуда по коллекции зоологического института АН СССР // Энтомологическое обозрение. Т. 49, № 2. С. 459 – 470.
35. Нарчук Э. П., 1972. Злаковые мухи (Diptera, Chloropidae) Монгольской Народной Республики // Ленинград. Издательство Наука. Насекомые Монголии. Вып. 1. С. 905 – 932.
36. Нарчук Э. П., 1974. Новые данные по фауне злаковых мух (Diptera, Chloropidae) Монгольской Народной Республики // Л.: Наука. Биологические ресурсы и природные условия Монголии. Т. 4. Насекомые Монголии. Вып. 2. 439 с.
37. Нарчук Э. П., 1977а. Сравнительно-морфологическое исследование брюшка и генитального аппарата у злаковых мух (Diptera; Chloropidae) // Тр. Всесоюзного энтомологического общества. Т. 58. С. 87 – 118.
38. Нарчук Э. П., 1977б. К фауне злаковых мух заповедника Беловежская Пуща (Diptera; Chloropidae) // Л.: Новые и малоизвестные виды насекомых Европейской части СССР. Сборник научных работ. Академия наук СССР. С. 61 – 65.
39. Нарчук Э. П., 1984. Злаковые мухи (Надсемейство Chloropidea, Diptera), их система, эволюция и связи с растениями.: Автореф. дис. д. биол. наук – Л.: 44 с.

40. Нарчук Э. П., 1987. Злаковые мухи (Diptera: Chloropidae), их система, эволюция и связи с растениями // Л.: Наука. Тр. Зоол. Ин-та АН СССР. Т. 136. 280 с.
41. Нарчук Э. П., 1988. Злаковые мухи рода *Meromyza* Mg. (Diptera: Chloropidae) Финляндии // Л.: Связи энтомофаун Северной Европы и Сибири. С. 112 – 117.
42. Нарчук Э. П., 1991. Злаковые мухи Московской области // Биологические науки. № 7. С. 22 – 43.
43. Нарчук Э. П., 1997. Сравнительная морфология внутреннего полового аппарата самцов злаковых мух (Diptera; Chloropidae) и перспективы использования его признаков в систематике и филогенетике // Энтномол. обзор. Т. 76, № 1. С. 36 – 50.
44. Нарчук Э. П., 1999. Злаковые мухи (Diptera, Chloropidae) лугов и алясов Центральной Якутии // Энтномол. обзор. Т. 77, № 2. С. 363 – 376.
45. Нарчук Э. П., 2003. Определитель семейств двукрылых насекомых (Insecta: Diptera) фауны России и сопредельных стран (с кратким обзором семейств мировой фауны) // СПб.: Тр. Зоол. Ин-та РАН. Т. 294. 248 с.
46. Нарчук Э. П., 2005. Злаковые мухи (Diptera: Chloropidae) Южного Поволжья // Поволжский экологический журнал. № 3. С. 218 – 226.
47. Нарчук Э. П., 2006. К познанию злаковых мух (Diptera: Chloropidae) Восточной Сибири // Евразийский энтномол. журнал. Т. 5., № 4. С. 337 – 340.
48. Нарчук Э. П., 2007. Обзор злаковых мух (Diptera: Chloropidae) Горного Алтая с описанием новых видов. Сообщение 2. Chloropinae // Евразийский энтномол. журнал. Т. 6., № 4. С. 450 – 458.
49. Нарчук Э. П., Багогомова А. К., Евдокарлова Т. Г., Потапова Н. К., 2008. Злаковые мухи (Diptera, Chloropidae) долины средней Лены (Центральная Якутия) // Энтномол. обзор. Т. 87, № 3. С. 567 – 574.
50. Нарчук Э. П., Пржиборо А. А., 2017. Злаковые мухи (Diptera: Chloropidae) Крымского Полуострова // Энтномол. обзор. Т.96, № 4. С. 798 – 824.
51. Нарчук Э. П., Смирнов Е. С., Федосеева Л. И., 1970. Семейство Chloropidae – Злаковые мухи // Определитель насекомых Европейской части СССР в пяти томах. Л.: Наука (АН СССР Зоол. Ин-т). Т.5. Двукрылые, блохи. Вторая часть. С. 399 – 439.
52. Нарчук Э. П., Федосеева Л. И., 1980. К фауне степей Якутии - злаковые мухи рода *Meromyza* Mg. 1830 (Diptera: Chloropidae) // Биологические науки. №. 9. С. 46 – 52.
53. Нарчук Э. П., Федосеева Л. И., 1981. Анализ ареалов злаковых мух Монголии на примере рода *Meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae) // Иркутск: Тезисы докладов. Международная конференция по результатам работы Советско-Монгольской комплексной Хуб-

сугульской экспедиции. 13-18 апреля. Природные условия и ресурсы некоторых районов Монгольской Народной Республики. С. 103 – 105.

54. Нарчук Э. П., Федосеева Л. И., 1982. Злаковые мухи рода *Meromyza* Mg. (Chloropidae, Diptera) в фауне Монгольской народной республике // Л.: «Наука». Насекомые Монголии. Вып. 8. С. 78 – 85.

55. Нарчук Э. П., Федосеева Л. И., 1983. Злаковые мухи рода *Meromyza* Mg. (Chloropidae, Diptera) юга Дальнего Востока // Систематика и эколого-фаунистический обзор отдельных отрядов насекомых Дальнего Востока. С. 78 – 85.

56. Нарчук Э. П., Федосеева Л. И., 1987. Злаковые мухи рода *Meromyza* Meigen. (Chloropidae, Diptera) Казахстана и Средней Азии // Л.: Тр. Зоол. Ин-та А Н СССР. Двукрылые насекомые: систематика, морфология, экология. С. 88 – 91.

57. Нарчук Э. П., Федосеева Л. И., 2010. Обзор злаковых мух рода *Meromyza* Meigen. 1830 (Diptera: Chloropidae) фауны Палеарктики с определительной таблицей, анализом синонимии, пищевой специализации и географического распространения. Часть 1 // Энтومол. обзор. Т. 89, № 4. С. 890 – 911.

58. Нарчук Э. П., Федосеева Л. И., 2011. Обзор злаковых мух рода *Meromyza* Meigen. 1830 (Diptera: Chloropidae) фауны Палеарктики с определительной таблицей, анализом синонимии, пищевой специализации и географического распространения. Часть 2 // Энтومол. обзор. Т. 90, № 2. С. 442 – 463.

59. Нарчук Э. П., Эльберг К., 1979. К фауне Chloropidae (Diptera) Литвы. // Известия академии наук эстонской ССР. Биология. Т.28, № 1. С. 25 – 34.

60. Негроров О.П., Чурсина М.А., Селиванова О.В., 2014. Признаки родового уровня в морфометрии габитуса семейства Dolichopodidae (Diptera) // Вестник Воронежского государственного университета. Серия: Химия. Биология. Фармация. № 1. Январь – Март. С. 78 – 82.

61. Негроров О.П., Чурсина М.А., Селиванова О.В., 2016. Морфометрические признаки гипогиния Dolichopodidae (Diptera) и их значение для разработки систематики семейства // Зоологический журнал. Т. 95, № 3. С. 314 – 326.

62. Нефедов Н. И., 1958. Влияние полива яровой пшеницы на динамику численности мезомизы *Meromyza saltatrix* L. // Ульяновск: Ученые записки. Т. 12, Вып. 2. С. 405 – 414.

63. Озеров А. Л., 2009. К познанию европейских видов рода *Meromyza* (Diptera, Chloropidae) // Зоол. журн. Т. 88, № 1. С. 127 – 128.

64. Павлинов И. Я., 2000. Геометрическая морфометрия формы черепа мышевидных грызунов (Mammalia: Rodentia): связь формы черепа с пищевой специализацией // Журн. общ. биол. Т. 61, вып. 6. С. 583 – 600.

65. Павлинов И. Я., 2001. Геометрическая морфометрия - новый аналитический подход к сравнению компьютерных образов // СПб.: Информационные и телекоммуникационные ресурсы в зоологии и ботанике. С. 65 – 90.
66. Павлинов И. Я., Микешина Н. Г., 2002. Принципы и методы геометрической морфометрии // Журн. общ. биол. Т. 63, Вып. 6. С. 473 – 493.
67. Павлинов И. Я., Нанова О. Г., 2008. Геометрическая морфометрия верхних зубных рядов песцов (*Alopex lagopus*) Евразии // Зоол. журн. Т. 87, Вып. 3. - С. 344 – 347.
68. Пантелеева Н. Ю., 1989. Злаковые мухи (Diptera; Chloropidae) Центрального Черноземья (фауна, некоторые экологические особенности): Афтореф. дис. канд. биол. наук. Л. 20 с.
69. Пантелеева Н. Ю., 1989. Злаковые мухи (Diptera; Chloropidae) Центрального Черноземья (фауна, некоторые экологические особенности): Дис. канд. биол. наук. Л. 266 с.
70. Перфильева К. С., 2007. Эволюция жилкования крыльев муравьев (Hymenoptera, Formicidae). Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. М.: МГУ. 23 с.
71. Проханов Я.И., 1965. Травянистые равнины и новейшие пустыни, их природа и происхождение // Проблемы филогении растений: тр. МОИП. Отд. биол. Т. 13. С. 124 – 154.
72. Сафонкин А.Ф., Триселёва Т.А., Акентьева Н.А., 2012а. К экологии злаковых мух рода *Meromyza* Mg. (Diptera:Chloropidae) центральной части Монголии // Экосистемы Центральной Азии: Исследования, сохранение, рациональное использование: Материалы XI Убсунурского Международного симпозиума (03-08 июля 2012а., г. Кызыл) Кызыл: РИО Тувинского государственного Университета. С. 114 – 17.
73. Сафонкин А.Ф., Триселёва Т.А., Акентьева Н.А., 2013б. Распределение злаковых мух (Chloropidae: *Meromyza* Mg.) в Вологодской области и Восточной Польше // Известия РАН. Серия Биологическая. № 5. С. 614 – 623.
74. Сафонкин А.Ф., Триселёва Т.А., Акентьева Н.А., 2013в. Биотопическое распределение злаковых мух рода *Meromyza* (Diptera: Chloropidae) в лесостепной зоне Саратовской области // Материалы III межд. интернет-конф. «Зоологические исследования в регионах России и сопредельных стран» Нижний Новгород. 2013 г. С. 167 – 170.
75. Сафонкин А.Ф., Триселёва Т.А., Акентьева Н.А., , Дежидмаа Т., 2015. Видовое разнообразие злаковых мух (Diptera:Chloropidae:*Meromyza* Mg.) как отражение состояния экосистем Монголии // Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития: Материалы Международной конференции. Том 1. Улан-Батор (Монголия), 8-11 сентября 2015 г. – Улан-Батор, 2015. С. 345-348.

76. Сафонкин А. Ф., 2010. Гипотеза «ключ-замок» в свете влияния ионизирующего излучения на кутикулярные структуры гениталий всеядной листовертки (*Archips podana*, Lepidoptera, Tortricidae) // Зоол. журн. Т. 89, Вып. 11. С. 1331 – 1339.
77. Сафонкин А.Ф., 2011. Полигамные стратегии у насекомых // Успехи соврем. биол. Т. 131, № 3. С. 292 – 299.
78. Сафонкин А.Ф., 2012. Разнообразие сообщества листоверток: вклад репродуктивного поведения. Отв. ред. Н.А. Тамарина. Ин-т проблем экологии и эволюции РАН. М.: Т-во научных изданий КМК. 136 с.
79. Синецына Л.П., 1960. Биологические особенности мухи-зеленоглазки *Clorops pumilionis* Vjerk. И условия, регулирующие ее распространение и вредоносность в разных частях ареала // Автореф. канд. биол. наук.Л.: 23 с.
80. Смирнов Е. С., Федосеева Л. И., 1967. Таксономическая структура рода *Meromyza* Meig. // Журнал общей биологии. Т.28. № 5. С. 604 – 611.
81. Триселева Т. А., Акентьева Н. А., Сафонкин А. Ф., 2013а. Распределение мух рода *Meromyza* Mg. (Diptera; Chloropidae) на зерновых культурах Монголии // Российский журнал биологических инвазий. № 4. С. 70 – 76.
82. Триселева Т. А., Акентьева Н. А., Сафонкин А. Ф., 2014а. Филогенетические отношения между группами злаковых мух рода *Meromyza* на основ генетического и морфологического анализа // Известия РАН. Серия биологическая. № 3. С. 213 – 218.
83. Триселева Т. А., Акентьева Н. А., Сафонкин А. Ф., 2016. Морфология антенно-максиллярного комплекса личинок и антенн имаго *Meromyza saltatrix* (L.) и *Meromyza nigriseta* Fed. (Diptera; Chloropidae) // Бюллетень московского общества испытателей природы. Отд. биол. Т.121. Вып. 3. С. 32 – 38.
84. Федосеева Л. И., Озеров А. Л., 2008. Два новых вида *Meromyza* Meigen, 1830 (Diptera, Chloropidae) из Казахстана и Монголии // J. Russian Entomol. Т. 17, № 2. С. 243 – 246.
85. Федосеева Л. И., Перфильева А. Н., 1988. Новые данные о характере повреждения ярового ячменя хлебной меромизой (*Meromyza nigriventris* Macq.) // Биологические науки. № 2. С. 26 – 28.
86. Федосеева Л. И., 1960а. Подмосковная фауна *Meromyza* Meig. (Diptera, Chloropidae) // Энтотомол. обзор. Т. 39. № 2. С. 450 – 461.
87. Федосеева Л. И., 1960б. К фауне *Meromyza* Mg.(Diptera, Chloropidae) СССР // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 4. С. 46 – 51.
88. Федосеева Л. И., 1961а. К экологии злаковых мух *Meromyza* (Diptera, Chloropidae) в Московской области // Зоол. журн. Т. 40. № 8. С. 1205 – 1213.

89. Федосеева Л. И., 1961б. Новые палеарктические виды злаковых мух *Meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae) // Энтотомол. обзор. Т. 46. № 3. С. 704 – 709.
90. Федосеева Л. И., 1962а. К познанию европейской фауны злаковых мух *Meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae) // Энтотомол. обзор. Т. 41. № 2. С. 470 – 474.
91. Федосеева Л. И., 1962б. Экология и систематика злаковых мух рода *Meromyza* Mg. // Киев: Вопросы экологии. Т. 7. С. 191 – 192.
92. Федосеева Л. И., 1964. Обзор фауны злаковых мух рода *Meromyza* MG. (Diptera, Chloropidae) Азиатской части СССР // Энтотомол. обзор. Т. 43. № 2. С. 466 – 477.
93. Федосеева Л. И., 1966а. Злаковые мухи меромизы на Агробиологической станции в Чашниково // М.: Биология и возделывание сельскохозяйственных культур. С. 259 – 262.
94. Федосеева Л. И., 1966б. К диагностике личинок злаковых мух рода *Meromyza* MG. (Diptera, Chloropidae) // Энтотомол. обзор. Т. 65. № 1. С. 197 – 209.
95. Федосеева Л. И., 1966в. Географическое распространение видов *Meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae) // Зоол. журн. Т. 45. № 11. С. 1666 – 1672.
96. Федосеева Л. И., 1967. Новые виды *Meromyza* MG. (Diptera, Chloropidae) из Забайкалья // Энтотомол. обзор. Т. 46. № 2. С. 439 – 441.
97. Федосеева Л. И., 1968. О сезонной изменчивости злаковой мухи *Meromyza cephalata* Fed. (Diptera, Chloropidae) // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 3. С. 23 – 24.
98. Федосеева Л. И., 1969. *Meromyza nigriventris* (Diptera: Chloropidae) – ее систематическое положение и вредоносность // Зоол. журн. Т. 48. № 5. С. 701 – 708.
99. Федосеева Л.И., 1971а. Ревизия неарктических видов злаковых мух рода *Meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae) // Энтотомол. обзор. Т. 50. № 4. С. 911 – 930.
100. Федосеева Л. И., 1971б. О фауне злаковых мух рода *Meromyza* (Diptera: Chloropidae) Монголии // Л.: Зоол. журн. Т. 50, № 6. С. 945 – 947.
101. Федосеева Л. И., 1971в. Новые находки злаковых мух *Meromyza* (Diptera, Chloropidae) в Палеарктике // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 4. С. 18 – 22.
102. Федосеева Л.И., 1974. К систематике злаковых мух рода *Meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae) Северной Америки // Энтотомол. обзор. Т. 53. № 4. С. 916 – 924.
103. Федосеева Л.И., 1978. Новые сведения о фауне злаковых мух рода *Meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae) Северной Америки // Энтотомол. обзор. Т. 57. № 4. С. 910 – 914.
104. Федосеева Л. И., 1982. Новый вид злаковых мух рода *Meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae) из Монголии // Биол. науки. № 1. С. 38 – 40.
105. Федосеева Л. И., 1974. К систематике злаковых мух рода *Meromyza* Mg. (Diptera: Chloropidae) // Энтотомол. обзор. Т. 53. № 4. С. 916 – 924.

106. Федосеева Л. И., 1978. Новый вид злаковых мух *Meromyza* Mg.(Diptera, Chloropidae) из Восточной Сибири // Научные доклады высшей школы. Биологические науки. № 7. С. 72 – 73.
107. Федосеева Л. И., 1979а. Новый вид *Meromyza* (Diptera: Chloropidae) из Якутии // Тр. Воронежского энтомологического общества. Т. 61. С. 208 – 209.
108. Федосеева Л. И., 1979б. Новый вид злаковых мух рода *Meromyza* Mg.(Diptera, Chloropidae) из Эстонии // Tartu. Didteroloogilist Uurimusi. С. 118 – 120.
109. Федосеева Л. И., 1986. Злаковые мухи *Meromyza* MG. (Diptera: Chloropidae) фауны СССР // Биол. науки. № 1. С. 42 – 50.
110. Федосеева Л. И., 1987. Два новых вида злаковых мух рода *Meromyza* MG. (Diptera, Chloropidae) из Казахстана и Средней Азии // Энтотомл. обозр. Т. 46. № 2. С. 416 – 418.
111. Федосеева Л. И., 1988. Фауна злаковых мух родов *Meromyza* и MG. Chlorops MG. (Diptera, Chloropidae) Московской области // Насекомые Московской области. Проблемы кадастра и охраны. М.: Наука. С 72 – 78.
112. Федосеева Л. И., 2003а. Злаковые мухи рода *Meromyza* Meigen. 1830 (Diptera: Chloropidae) фауны Северной Америки // J. Russian Entomol. Т. 12, № 4. С. 425 – 430.
113. Федосеева Л. И., 2003б. Определитель злаковых мух рода *Meromyza* Meigen. 1830 (Diptera, Chloropidae) фауны России и сопредельных стран // J. Russian Entomol. Т. 2. № 2. С. 145 – 154.
114. Храброва Н. В., Андреева Ю. В., Ваулин О. В., Алексеева С. С., Сибатаев А. К., 2013. Изменчивость нуклеотидной последовательности митохондриального гена субъединицы I цитохромоксидазы с у видов родов *Aedes* и *Ochlerota*Atus (Diptera: Culicidae) // Вавиловский журнал генетики и селекции. Т. 17. № 1. С. 114 – 122.
115. Царев И. Л., Волкова П. А., Глаголев С. М., 2011. Изучение морфологической изменчивости *Daphnia longispina* (Cladocera, Crustacea) на острове Асафий (Кандалакшский залив Белого моря) методами классической и геометрической морфометрии // Зоол. журн. Т. 90. Вып. 1. С. 109 – 114.
116. Цыганков С. К., 1929. К биологии мух, вредящих хлебным злакам (*Chlorops taeniorus* Mieg., *Meromyza saltatrix*L., *Lasiosina cinctipes* Mieg.) // Полтава: Труды полтавской с.-х. опытной станции. Энтотомологический отдел. Т. 16. № 90. 53с.
117. Чурсина М.А., Негроров О.П., Селиванова О.В., 2015. Признаки морфологии головы двукрылых семейства Dolichopodidae (Diptera) // Алтайский зоологический журнал. Беспозвоночные. Вып. 9. С. 5 – 11.

118. Чурсина М. А., Негрбов О. П., 2016. Изменчивость морфометрических признаков рода *Poecilobothrus* Mik, 1878 (Diptera, Dolichopodidae) // Краснодар. X всероссийский диpterологический симпозиум. Сборник материалов. С. 317 – 321.
119. Чурсина М. А., Негрбов О. П., 2018. Филогенетический сигнал формы крыла в подсемействе Dolichopodinae (Diptera, Dolichopodidae) и их значение для разработки систематики семейства. // Зоологический Журнал. Т. 97. № 4. С. 1–13.
120. Шнеер В. С., 2009. ДНК-штрихкодирование видов животных и растений – способ их молекулярной идентификации и изучения биоразнообразия // Журнал общей биологии. Т. 70. №. 4. С. 296 – 315.
121. Бешовски В. Л., 1986. Рецентният ареала на род *Meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae) и неговото историко-географско значение // Acta zoologica Bulgarica. V. 32. P. 11 –18.
122. Бешовски В., Кръстева Х., 1997. Видовете от род *Meromyza* в пашите житни посеви // Acta zoologica Bulgarica. V. 38. № 8. P. 9 –11.
123. Arnqvist G., Danielsson I., 1999. Copulatory courtship, genital morphology and male fertilization success in water striders // Evolution. V. 53. Iss. 1. P. 147 – 156.
124. Arnqvist G., Rowe L., 2002. Correlated evolution of male and female morphologies in water striders // Evolution. V. 56. № 5. P. 936 – 947.
125. Avise, J.C., 2000. Phylogeography: The History and Formation of Species. Harvard University Press, Cambridge. 464 p.
126. Aytakin A. M., Terzo M., Rasmont P., Çagatay N., 2007. Landmark based geometric morphometric analysis of wing shape in *Sibiricobombus* Vogt (Hymenoptera: Apidae: *Bombus* Latreille) // Ann. soc. entomol. Fr. (n.s.). V. 43. Pt.1. - P. 95 – 102.
127. Bandelt H. J., Foster P., Röhl A., 1999. Median-joining networks for inferring intraspecific phylogenies // Mol. Biol. Evol. V. 16. № 1. P. 37 – 48.
128. Bazyar Z., Dousti A. F., von Tschirnhaus M., Fallahzadeh M., 2015. A first overview of the fauna of Chloropidae of Iran (Diptera, Acalyptratae) // Turkish Journal of Zoology. V. 39. P. 1041 – 1049. URL: <http://journals.tubitak.gov.tr/zoology/>
129. Becker Th., 1910. Chloropidae // Arch. Zool. H. 10, Bd. 1. - 174 s. (*Meromyza*: S. 40–44).
130. Bomfim Z. V., Lima K. M., Silva J. G., Costa M. A., Zucchi R. A., 2014. Morphometric and Molecular Characterization of *Anastrepha* Species in the spatulata Group (Diptera, Tephritidae) // Entomological Society of America. V. 107. № 5. P. 893 – 901.
131. Calnaido D., French R.A., Taylor L.R., 1965. Low altitude flight of *Oscinella frit* L. (Diptera: Chloropidae) // J. Appl. Ecol. V. 34. P. 45 – 61.

132. Cavalcanti M. J., Monteiro L. R., Duarte Lopes P. R., 1999. Landmark-based Morphometric Analysis in Selected Species of Serranid Fishes (Perciformes: Teleostei) // Zoological Studies. V. 38. № 3. P. 287 – 294.
133. Chapman T., Arnqvist G., Bangham J., Rowe L., 2003. Sexual conflict // Trends Ecol. Evol. V. 18. № 1. P. 41 – 47
134. Chursina M. A., Negrobov O. P., Selivanova O.V., 2014. Morphology of Dolichopodidae (Diptera) wings // Амурский зоологический журнал. Т. 6. № 1. С. 51 – 54.
135. Chursina M. A., Negrobov O. P., 2015. Comparative morphology of pretarsus of the family Dolichopodidae (Diptera) // Journal of Insect Biodiversity. V. 3. № 16. - P. 1 – 9.
136. Chursina M. A., Negrobov O. P., Selivanova O.V., 2015. Antennal morphology in the family Dolichopodidae (Diptera) // Journal of Insect Biodiversity. V. 3. № 8. P. 1 – 10.
137. Chursina M. A., Negrobov O. P., 2016. Intraspecific variation in wing shape of *Poecilobothrus regalis* (Meigen, 1824) (Diptera, Dolichopodidae) // Journal of Insect Biodiversity. V. 4. № 16. P. 1 – 11.
138. Dabrowska-Prot E., 1985. Structural and functional characteristics of chloropid community in an industrial landscape // Polish ecol. Stud. Warsawa. V. 10. № 1/2. P. 111 – 140.
139. Demari-Silva B., Suesdek L., Sallumand M. A. M., Marrelli M. T., 2014. Wing geometry of *Culex coronator* (Diptera: Culicidae) from South and Southeast Brazil // BioMedCentral. Parasites & Vectors. URL: <https://parasitesandvectors.biomedcentral.com/articles/10.1186/1756-3305-7-174>
140. El-Wakeil N., Volkmar Ch., 2011. Effect of weather conditions on frit fly (*Oscinella frit*, Diptera: Chloropidae) activity and infestation levels in spring wheat in Central Germany // Gesunde pflanzen. Bd. 63. S. 159 – 165.
141. Excoffier L., Lischer H.E. L., 2010. Arlequin suite ver 3.5: A new series of programs to perform population genetics analyses under Linux and Windows // Mol. Ecol. Resour. V.10. P. 564 – 567.
142. Florin D. A., 2006. Morphometric and molecular analyses of the sand fly species *Lutzomyia shannoni* (Dyar 1929) (Diptera: Psychodidae: Phlebotiminae) collected from seven different geographical areas in the southeastern United States // Bethesda. Uniformed Services University of the Health Sciences, F. Edward Hebert School of Medicine. Dissertation. 293 p.
143. Gatehouse A.G., 1997. Behaviour and ecological genetics of wind-borne migration by insects // Ann. Rev. Entomol. V. 42. P. 475 – 502.
144. Godoy R. E., Galati Eunice A. B., Cordeiro-estrela P., De Souza N. A., Santos Thiago V. D., De Sousa Lindemberg C. , Rangel E. F., 2014. Comparative study of the phlebotomine sand fly species (Diptera: Psychodidae: Phlebotiminae) of the genera *Nyssomyia* Barretto, 1962, Bi-

- chromomyia Artemiev, 1991, and Mignonemyia Galati, 1995, vectors of American cutaneous leishmaniasis in Brazil // Zootaxa. V. 3838. № 5. P. 501 – 517.
145. Hebert P.D., Cywinska A., Ball S.L., de Waard J. R., 2003. Biological identifications through DNA barcodes // Proc. R. Soc. Lond. B. V. 270. № 1512. P. 313 – 321.
146. Homburg K., Drees C., Gossner M.M., Rakosy L., Vrezec A., Assmann Th., 2013. Multiple glacial refugia of the low-dispersal ground beetle *Carabus irregularis*: molecular data support predictions of species distribution models // PLoS One. V. 8, № 4. P. 1 – 12.
147. Horber E., 1955. Seasonal dichromatism in *Meromyza americana* Fitch (Diptera: Chloropidae) in relation to variable length of preoviposition period // Journal of the Kansas Entom. Society. V. 28, № 3. P. 99 – 100.
148. House Cl. M., Lewis Z., 2007. Genital Evolution: Blurring the Battle Lines between the Sexes // Current Biol. V. 17, № 23. P. R1013 – R1014.
149. Hubicka J., 1966. New species of the genus *Meromyza* Mg. (Diptera-Chloropidae) from Poland. Lublin: Uniwersytet Marii Curi-Skłodowskiej. Section C. V. 21, 2. P. 13 – 26.
150. Hubicka J., 1969. New species of the genus *Meromyza* Mg. (Diptera-Chloropidae) from Poland. Lublin: Uniwersytet Marii Curi-Skłodowskiej. Section C. V. 24, 16. P. 255 – 257.
151. Hubicka J., 1970. Krajowe gatunki rodzaju *meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae). Lublin: Uniwersytet Marii Curi-Skłodowskiej. 186 str.
152. Hughes R. D., 1955. The influence of the prevailing weather on the numbers of *Meromyza variegata* Meigen (Diptera, Chloropidae) caught with a sweepnet // J. Anim. Ecol. V. 24. № 2. P. 324 – 335.
153. Ismay J. W., 1980. British *Meromyza* (Dipt. Chloropidae). Entomology Monthly Magazine. V. 116. P. 177 – 197.
154. Johnson C. G., 1969. Migration and dispersal of insects by flight // UK., Methuen, London & Co Ltd. 763 p.
155. Kamimura Y., 2010. Copulation anatomy of *Drosophila melanogaster* (Diptera: Drosophilidae): wound-making organs and their possible roles // Zoomorphology. V. 129. P. 163 – 174. Doi: 10.1007/s00435-010-0109-5
156. Karpa A., 2001. Revision of Chloropidae of the collection of B. A. Gimmerthal and a check-list of Latvian Chloropidae (Diptera) // Latv. Entonol. V. 38. P. 21 – 26.
157. Kataev B., 2012. Genesis of the species group *Harpalus laevipes* (Coleoptera, Carabidae) // M.: XIV Congress of Russian Entomological Society. 175. St. Petersburg. (In Russian.). P. 175.
158. Klingenberg C. P., 2011. MorphoJ: an integrated software package for geometric morphometric // Mol. Ecol. Res. V. 11. P. 353 – 357.

159. Kruse J. J., Sperling F. A. H., 2001. Molecular Phylogeny Within and Between Species of the *Archips argyrospila* Complex (Lepidoptera, Tortricidae) // *Annals of the Entomological Society of America*. T. 94 V. 2. P. 166 – 173.
160. Kruse J. J., Sperling F. A. H., 2002. Phylogeny of nearctic species of the *Xylosteana* group of *Archips* Hübner (Lepidoptera: Tortricidae) based on combined analysis of morphological and mitochondrial DNA data sets // *Annals of the Entomological Society of America*. V. 95. P. 288 – 301.
161. Kühne G., Kosuch J., Hochkirch A., Schmitt T., 2017. Extra-Mediterranean glacial refugia in a Mediterranean faunal element: the phylogeography of the chalkhill blue *Polyommatus coridon* (Lepidoptera, Lycaenidae) // *Sci. Rep.* |7:43533| DOI: 10.1038/srep43533 1.
162. Kulikov A. M., Melnikov A. L., Gornostaev N. G., Lazebny O. E., Mitrofanov V. G., 2004. Morphological analysis of male mating organ in the *Drosophila virilis* species group multivariate approach // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* V. 42, № 2. P. 135 – 144.
163. Lachmann A.D., 1997. Sperm transfer during copulation in five *Coproica* species (Diptera: Sphaeroceridae) // *Eur. J. Entomol.* V. 94. P. 271 – 286.
164. Lindblad M., 1997. Dynamics and forecasting of frit fly populations in Sweden. Doctoral thesis. Uppsala: Acta universitatis agriculturae sueciae. 71 p.
165. Lindblad M., Solbreck C., 1998. Predicting *Oscinella* frit population densities from suction trap catches and weather data // *J. Appl. Ecol.* V. 35. P. 871 – 881.
166. Linnaei C., 1761. 2319. *Musca saltatrix* // *Fauna svecica: sistems animalia sveciae regni: mamalia, aves, amphibian, pisces, insect, vermes, distributa per classes, ordines, gener, species.* Stockholm. P. 555.
167. Logan J.A., Jesse A., 1988. Toward an expert system for development of pest simulation models // *Environ. Entomol.* V. 17, № 2. P. 359 – 376.
168. Marinho C. F., Cônsoli F. L., Zucchi R. A., 2014. Geometric morphometry and molecular analysis clarified the identity of *Opius* sp. aff. *bellus* (Hymenoptera, Braconidae), a fruit fly parasitoid in Brazil // *Zootaxa*. V. 3760, № 3. P. 409 – 419.
169. Meigen J., 1830. Systematische Beschreibung der zweiflügeligen Insekten. V. 6. 404 S. (*Meromyza* : S. 163 – 165).
170. Meigen J., 1838. Systematische Beschreibung der zweiflügeligen Insekten. V. 7. 434 S. (*Meromyza* : S. 395 – 396).
171. Mikkola K., 2008. Lock-and-key mechanisms of the internal genitalia of the Noctuidae (Lepidoptera): How are they selected for? // *Eur. J. Entomol.* V. 105. P. 13 – 25.

172. Milankov V., Stamenkovi J., Ludoski J., Stahls G., Vuji A., 2005. Diagnostic molecular markers and the genetic relationships among three species of the *Cheilosia canicularis* group (Diptera: Syrphidae) // *Eur. J. Entomol.* V. 102. P. 125 –131.
173. Nartshuk E. P., 1992. Revision of the species of *Meromyza* Meigen (Diptera, Chloropidae) from Finland // *Entomologica Fennica.* V. 3. P. 122 – 138.
174. Nartshuk E. P., 2003. A new species of the genus *Meromyza* Meigen from Kashmir, India (Diptera, Chloropidae) // *St. Petersburg. Zoosyst.Russica.* V. 12. P. 345 – 346.
175. Nartshuk E. P., 2006. A revision of Meigen's Chloropidae collection in the Museum National d'Histoire Naturelle, Paris (Diptera) // *St.Petersburg. Zoological Institute.* V. 15. P. 173 – 184.
176. Nartshuk E.P., 2011. Grassflies of the family Chloropidae (Diptera) of A.P. Fedchenko's Turkestan collection with description of new taxa // *Zoosystematica Rossica.* V. 20. № 2. P. 340 – 349.
177. Nartshuk E.P., 2012. Chloropidae (Diptera) of Turkey with descriptions of new species and new records // *Israel Journal of Entomology.* V. 41 – 42. P. 115 – 144.
178. Nishijima Y., 1960. Studies of the barley stem maggot, *Meromyza saltatrix* (Linné), with special reference to the ecological aspects // *J. faculty agricult. Hokkaido univers.* V. 51, Pt. 2. P. 382 – 449.
179. Peterfi F., 1962. Contributii la cunoa stepea speciilor de *Meromyza* (Diptera, Chloropidae) din fauna Republicii Populare Romine // *Studia Universitatis Babes-Bolyai. Series Biologia.* V. 1, Pt.7. P. 101 – 109.
180. Petersen J. D., 2010. Revisionary systematics and evolutionary ecology of Neophylidorea (Diptera: Tipuloidea) // Iowa State University. Dissertation. 173 p.
181. Petrosyan V.G., 2014. The integrated management system of biological databases and statistical analysis // Biosystem office. The Federal Service for Intellectual Property in Russia, Certificate 2014663194, Registration date – 18.12.2014. URL: http://www1.fips.ru/fips_servl/fips_servlet?DB=EVM&DocNumber=2014663194&TypeFile=html
182. Rangel E. F., Lainson R., Souza A. A., Ready P., Azevedo A. CR., 1996. Variation between geographical populations of *Lutzomyia* (*Nyssomyia*) *whitmani* (Antunes & Coutinho, 1939) sensulato (Diptera:Psychodidae: Phlebotominae) in Brazil.// *Rio de Janeiro Jan. Mem. Inst. Oswaldo Cruz.* V. 91, № 1. URL: <http://dx.doi.org/10.1590/S0074-02761996000100007>
183. Rockwood L. P., Zimmerman S. K., Chamberlin T. R., 1947. The wheat stem maggots of the genus *Meromyza* in the Pacific Northwest // *Technical Bulletin.* №. 928. P. 1 – 18.

184. Rohlf F. J., 2001a. TPSrelw: relative warps, version 1.23. N.Y.: State Univ. at Stony Brook. URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
185. Rohlf F. J., 2001b. TPSdig, version 1.31. N. Y.: State University at Stony Brook. URL: <http://life.bio.sunysb.edu/morph/>
186. Ronquist F., Huelsenbeck G. P., 2003. MrBayes 3: Bayesian phylogenetic inference under mixed models.// *Bioinformatics*. V. 19. P. 1575 – 1574.
187. Scheffer, S.J., Winkler, I.S. 2008. The first confirmed record of the leafminer *Phytomyza rufipes* (Diptera: Agromyzidae) in the United States // *Proceedings of the Entomological Society of Washington*. V. 110. P. 674 – 678.
188. Shapiro A.M., Porter A.H., 1989. The lock-and-key hypothesis: evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia // *Ann. Rev. Entomol.* V. 34. P. 231 – 245.
189. Shpringer T. L., Arnold D. C., 2008. Occurrence of the Wheat Stem Maggot, *Meromyza americana* Fitch (Diptera: Chloropidae) in Intermediate Wheatgrass, *Thinopyrum intermedium* (Host) Barkworth and D. R. Dewey (Poaceae) in Oklahoma.// *Journal of the Kansas Entomological society*. V. 81. Pt.3. P. 309 – 310.
190. Simon C., Frati A., Beckenbach B., Crespi H., Flook P., 1994. Evolution, weighting, and phylogenetic utility of mitochondrial gene sequences and a compilation of conserved polymerase chain reaction primers // *Ann. Entomol. Soc. Am.* V. 87. P. 651 – 701.
191. Sirot L.K., 2003. The evolution of insect mating structures through sexual selection // *Florida Entomol.* V. 86. № 2. P. 124 – 133.
192. Smith-Caldas M. R. B., McPherson B. A., Silva J. G., Zucchi R. A., 2001. Phylogenetic Relationships Among Species of the fraterculus Group (Anastrepha: Diptera: Tephritidae) Inferred from DNA Sequences of Mitochondrial Cytochrome Oxidase I // *Neotropical Entomology*. V. 30. № 4. P. 565 – 573.
193. Southwood T.R.E., Jepson W.F., van Emden H.F., 1961. Studies on the behaviour of *Oscinella frit* L. (Diptera) adults of the panicle generation // *Entomol. Experimental. et appl.* V. 4. P. 196 – 210.
194. Tamura K., Peterson D., Peterson N., Stecher G., Nei M., Kumar S., 2011. MEGA5: molecular evolutionary genetics analysis using maximum likelihood, evolutionary distance, and maximum parsimony methods // *Mol. Biol. Evol.* V. 28. P. 2731 – 2739.
195. Taylor L.R., 1963. Analysis of the effect of temperature on insects in flight // *J. Anim. Ecol.* V. 32. P. 99 – 117.
196. Tolley M.P., Niemezyk H.D., 1988. Seasonal abundance, oviposition activity, and degree-day prediction of adult frit fly (Diptera, Chloropidae) occurrence on turfgrass in Ohio // *Environ. Entomol.* V. 17. P. 855 – 862.

197. Von Reumont B.M., Struwe J.F., Schwarzer J., Misof B., 2012. Phylogeography of the burnet moth *Zygaena transalpina* complex: molecular and morphometric differentiation suggests glacial refugia in Southern France, Western France and micro-refugia within the Alps // *J. Zool. Syst. Evol. Res.* V. 50. № 1. P. 38 – 50.
198. Williams N. M., Goodell K., 2000. Association of Mandible Shape and Nesting Material in *Osmia* Panzer (Hymenoptera: Megachilidae): A Morphometric Analysis.// *Annals of the Entomological Society of America.* V. 93. Pt.2. P. 318 – 325.
199. Yassin A., Orgogozo V., 2013. Coevolution between male and female genitalia in the *Drosophila melanogaster* species subgroup // *PLoS ONE.* V. 8. № 2. e57158. Doi:10.1371/journal.pone.0057158
200. Zelditch M. L., Swiderski D. L., Sheets H. D., Fink W. L., 2004. *Geometric Morphometrics for Biologists: A Primer.* USA; Elsevier Academ. Press. 443 p.
201. Zuykova E.I., Bochkarev N.A., Semenova A. S., Katokhin A.V., 2010. Morphological differentiation, mitochondrial and nuclear DNA variability between geographically distant populations of *Daphnia galeata* and *Daphnia cucullata* (Anomopoda, Daphniidae // *Journal of Siberian Federal University. Biology.* V. 4. №. 3. P. 434 – 453.

Приложение 1. Дополнительные материалы для глав 3, 4, 5.

Таблицы 1-6. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий между полами по признакам внешней морфологии.

Таблица 1. Результат апостериорного сравнения средних для длины средней полосы среднеспинки.

Post Hoc Test Tukey HSD для 1							
df = 258,00							
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		7227,2	7418,2	7977,3	7428,3	6910,0	6845,9
1	nigriseta самка		0,960219	0,100825	0,956490	0,435979	0,272947
2	saltatrix самка	0,960219		0,385500	1,000000	0,036605	0,017666
3	sibirica самка	0,100825	0,385500		0,429136	0,000272	0,000138
4	sibirica самец	0,956490	1,000000	0,429136		0,048096	0,023974
5	saltatrix самец	0,435979	0,036605	0,000272	0,048096		0,987399
6	nigriseta самец	0,272947	0,017666	0,000138	0,023974	0,987399	

Таблица 2. Результат апостериорного сравнения средних для длины среднеспинки.

Post Hoc Test Tukey HSD для 2							
df = 258,00							
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		7241,1	7418,2	7977,3	7461,7	6924,1	6911,3
1	nigriseta самка		0,964272	0,081523	0,921524	0,377058	0,379911
2	saltatrix самка	0,964272		0,326776	0,999961	0,029935	0,034741
3	sibirica самка	0,081523	0,326776		0,443621	0,000139	0,000162
4	sibirica самец	0,921524	0,999961	0,443621		0,021974	0,025308
5	saltatrix самец	0,377058	0,029935	0,000139	0,021974		0,999993
6	nigriseta самец	0,379911	0,034741	0,000162	0,025308	0,999993	

Таблица 3. Результат апостериорного сравнения средних для длины полосы на щитке.

Post Hoc Test Tukey HSD для 3							
df = 258,00							
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		2370,2	2236,4	1814,6	1244,8	1966,6	2151,1
1	nigriseta самка		0,947390	0,040682	0,000020	0,004579	0,423360
2	saltatrix самка	0,947390		0,229160	0,000020	0,157421	0,978691
3	sibirica самка	0,040682	0,229160		0,038517	0,938260	0,330019
4	sibirica самец	0,000020	0,000020	0,038517		0,000020	0,000020
5	saltatrix самец	0,004579	0,157421	0,938260	0,000020		0,051671
6	nigriseta самец	0,423360	0,978691	0,330019	0,000020	0,051671	

Таблица 4. Результат апостериорного сравнения средних для длины щитка.

Post Hoc Test Tukey HSD для 4							
df = 258,00							
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		2436,9	2374,0	2906,4	2569,8	2203,6	2264,6
1	nigriseta самка		0,990846	0,005534	0,819115	0,035884	0,288062
2	saltatrix самка	0,990846		0,000886	0,451857	0,254061	0,767096
3	sibirica самка	0,005534	0,000886		0,128369	0,000020	0,000021
4	sibirica самец	0,819115	0,451857	0,128369		0,000161	0,005336
5	saltatrix самец	0,035884	0,254061	0,000020	0,000161		0,760257
6	nigriseta самец	0,288062	0,767096	0,000021	0,005336	0,760257	

Таблица 5. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин средней полосы среднеспинки и самой среднеспинки.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения 1/2							
df = 258,00							
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		,99787	1,0000	1,0000	,99549	,99803	,99027
1	nigriseta самка		0,999938	0,999981	0,999906	1,000000	0,925910
2	saltatrix самка	0,999938		1,000000	0,997889	0,999827	0,812994
3	sibirica самка	0,999981	1,000000		0,999309	0,999972	0,951208
4	sibirica самец	0,999906	0,997889	0,999309		0,999544	0,988109
5	saltatrix самец	1,000000	0,999827	0,999972	0,999544		0,466721
6	nigriseta самец	0,925910	0,812994	0,951208	0,988109	0,466721	

Таблица 6. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин полосы на щитке и самого щитка.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения 3/4							
df = 258,00							
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		,97341	,94264	,62832	,48652	,90035	,95087
1	nigriseta самка		0,993180	0,000029	0,000020	0,478520	0,995138
2	saltatrix самка	0,993180		0,000100	0,000020	0,907814	0,999964
3	sibirica самка	0,000029	0,000100		0,337647	0,000085	0,000022
4	sibirica самец	0,000020	0,000020	0,337647		0,000020	0,000020
5	saltatrix самец	0,478520	0,907814	0,000085	0,000020		0,270029
6	nigriseta самец	0,995138	0,999964	0,000022	0,000020	0,270029	

Примечания для табл. 1-6: результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,336711 при $p=0,000$. 1 – длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке. 4 – длина щитка.

Таблица 7. Средние значения длин ($X_{cp} \pm X_{ст. откл.}$ м.к.м) признаков внешней морфологии.

Вид	Длина средней полосы среднеспинки 1	Длина среднеспинки 2	Длина полосы на щитке 3	Длина щитка 4	1/2	3/4
Самцы <i>M. saltatrix</i>	691±65	692,4±67	196,6±42	220,3±39	0,99	0,89
Самки <i>M. saltatrix</i>	741,8±47	741,8±47	223,6±27	237,4±17	1	0,94
Самцы <i>M. sibirica</i>	742,8±35	746,2±33	124,5±76	257±13	0,99	0,49
Самки <i>M. sibirica</i>	797,7±59	797,7±59	181,5±30,5	290,6±14,5	1	0,63
Самцы <i>M. nigriseta</i>	684,6±80	691,1±71	215,1±46	226,4±23	0,99	0,95
Самки <i>M. nigriseta</i>	722,7±51	725,2±49	237±29	243,7±21	0,98	0,97

Таблицы 8- 10. Результаты исследования видов меромиз методом дискриминантного анализа.

Таблица 8. Итоговая таблица анализа данных.

Анализ дискриминантных функций. В модели 4 переменных и 18 групп. F (68,2199)=14,521 p<0,0000						
N=581	λ_w	λ_p	F (λ_p) 17,560	p	Toler.	R ²
1	0,300214	0,777453	9,42947	0,000000	0,260427	0,739573
2	0,292345	0,798379	8,31888	0,000000	0,265803	0,734197
3	0,326950	0,713875	13,20298	0,000000	0,714667	0,285333
4	0,263622	0,885368	4,26504	0,000000	0,705367	0,294633

Таблица 9. Дискриминантные функции (канонические корни).

Корни	Хи-квадрат критерий последовательности корней					
	Eigenval.	Канонические Корни	λ_w	χ^2	df	p
0	1,301003	0,751935	0,233402	827,8912	68	0,000000
1	0,506949	0,580006	0,537058	353,7179	48	0,000000
2	0,155923	0,367275	0,809320	120,3785	30	0,000000
3	0,068934	0,253946	0,935511	37,9306	14	0,000533

Таблица 10. Структурные коэффициенты.

Перемен-	Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций.			
	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4
1	-0,843891	-0,400513	-1,71294	0,18196
2	0,664460	-0,613812	1,65274	0,46083
3	-0,697325	0,163926	0,91731	-0,21135
4	0,339736	-0,119916	-0,36467	-1,07467
Eigenval.	1,301003	0,506949	0,15592	0,06893
Cum.Prop	0,640002	0,889386	0,96609	1,00000

Примечания для табл. 8-10. Toler.=1/коэффициент вздутия дисперсии. R²= 1 - Toler.

Eigenval. – собственные значения каждой дискриминантной функции. Cum.Prop – кумулятивная доля объясненной дисперсии. λ_w – Лямбда Вилкса. λ_p – частная лямбда. 1 – длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке. 4 – длина щитка.

Таблицы 11-16. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий между видами по признакам внешней морфологии.

Таблица 11. Результат апостериорного сравнения средних для длины средней полосы среднеспинки.

		Post Hoc Test Tukey HSD для 1																	
		df = 563,00																	
Cell No.	sp	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)	(16)	(17)	(18)
1	salatrix	1,000000	1,000000	0,000058	0,998102	0,973077	0,003926	0,969410	0,637779	0,002054	0,000036	0,078906	0,002004	0,844410	0,811434	0,273120	0,000159	1,000000	0,000036
2	nigriseta	1,000000	1,000000	0,000058	0,998102	0,973077	0,003926	0,969410	0,637779	0,002054	0,000036	0,078906	0,002004	0,844410	0,811434	0,273120	0,000159	1,000000	0,000036
3	acuminata	0,000058	0,000059	1,000000	0,000064	0,000195	0,000036	0,000179	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000058	0,133868	0,000036	0,000036	0,057750	0,000036
4	nigrofasciata	0,998102	0,999996	0,000058	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,133868	0,000036	0,000036	0,057750	0,000036
5	nigriventris	0,973077	0,999547	0,000195	0,000036	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036
6	palposa	0,003926	0,013575	0,000036	0,000064	0,000195	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036
7	plurisetata	0,969410	0,999429	0,000179	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036
8	pratorum	0,637779	0,440168	0,000036	0,000064	0,000195	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036
9	conifera	0,002054	0,001125	0,000036	0,000064	0,000195	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036
10	femorata	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036
11	variegata	0,078906	0,333823	0,000036	0,000064	0,000195	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036
12	inornata	0,002004	0,025070	0,000036	0,000064	0,000195	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036
13	mosquensis	0,844410	0,988330	0,000058	0,000064	0,000195	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036
14	brevifasciata	0,811434	0,885272	0,133868	0,000064	0,000195	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036
15	sibirica	0,273120	0,156434	0,000036	0,000064	0,000195	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036
16	zac hvalinki	0,000159	0,001022	0,000036	0,000064	0,000195	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036	0,000036
17	tshemovae	1,000000	1,000000	0,057750	0,000036	0,000195	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036
18	meigeni	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000195	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000

Таблица 12. Результат апостериорного сравнения средних для длины среднеспинки.

		Post Hoc Test Tukey HSD для 2																	
		df = 563,00																	
Cell No.	sp	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)	(16)	(17)	(18)
1	salatrix	6924,1	6911,3	7468,0	6779,9	6693,0	5804,0	6658,4	7325,9	7405,7	5690,1	6402,8	6263,6	6604,1	5884,0	7428,3	5857,1	6780,6	4647,1
2	nigriseta	1,000000	1,000000	0,000036	0,999551	0,922702	0,000080	0,786160	0,342948	0,000036	0,000036	0,095279	1,000000	0,095279	0,931403	0,345828	0,036124	0,000036	0,999970
3	acuminata	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036	0,999940	0,971884	0,000134	0,898136	0,356224	0,000054	1,000000	0,117426	1,000000	0,975748	0,334574	0,042944	0,000036	0,999996
4	nigrofasciata	0,999551	0,999940	0,000036	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,039857	0,999950	1,000000	0,000036	0,006146	0,000036	0,000036	0,000036	0,001401
5	nigriventris	0,922702	0,971884	0,000036	0,000036	1,000000	0,000036	0,006910	0,999999	0,167211	0,000179	0,997700	0,057900	0,999957	1,000000	0,193445	0,019273	0,000915	0,000019
6	palposa	0,000080	0,000134	0,000036	0,000036	0,006910	0,026587	1,000000	0,006910	0,039457	0,000040	0,911722	0,008590	0,988846	1,000000	0,111650	0,002896	0,005663	0,000067
7	plurisetata	0,786160	0,898136	0,000036	0,000036	0,006910	0,026587	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000145	0,000036	0,000416	0,025339	0,000157	0,000036	0,000000	0,016360
8	pratorum	0,342948	0,359224	0,000036	0,000036	0,006910	0,026587	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000145	0,000036	0,000416	0,025339	0,000157	0,000036	0,000000	0,016360
9	conifera	0,000036	0,000054	0,000036	0,000036	0,006910	0,026587	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000145	0,000036	0,000416	0,025339	0,000157	0,000036	0,000000	0,016360
10	femorata	1,000000	1,000000	0,000036	0,000036	0,006910	0,026587	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000145	0,000036	0,000416	0,025339	0,000157	0,000036	0,000000	0,016360
11	variegata	0,095279	0,117426	0,000036	0,000036	0,006910	0,026587	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000145	0,000036	0,000416	0,025339	0,000157	0,000036	0,000000	0,016360
12	inornata	1,000000	1,000000	0,006146	0,000036	0,999957	0,988846	0,000416	0,988347	0,762598	0,020512	1,000000	0,553907	0,990358	0,427283	0,253490	0,000036	0,999993	0,000037
13	mosquensis	0,931403	0,975748	0,000036	0,000036	0,006910	0,026587	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000145	0,000036	0,000416	0,025339	0,000157	0,000036	0,000000	0,016360
14	brevifasciata	0,345828	0,334574	0,000036	0,000036	0,006910	0,026587	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000145	0,000036	0,000416	0,025339	0,000157	0,000036	0,000000	0,016360
15	sibirica	0,036124	0,042944	0,000036	0,000036	0,006910	0,026587	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000145	0,000036	0,000416	0,025339	0,000157	0,000036	0,000000	0,016360
16	zac hvalinki	0,000036	0,000037	0,000036	0,000036	0,006910	0,026587	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000145	0,000036	0,000416	0,025339	0,000157	0,000036	0,000000	0,016360
17	tshemovae	0,999970	0,999996	0,000036	0,000036	0,006910	0,026587	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000145	0,000036	0,000416	0,025339	0,000157	0,000036	0,000000	0,016360
18	meigeni	0,000036	0,000036	0,000036	0,000119	0,000087	1,000000	0,001422	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000037	0,000641	0,000054	0,000036	1,000000

Таблица 13. Результат апостериорного сравнения средних для длины полосы на щитке.

		Post Hoc Test Tukey HSD для 3																	
		df = 563,00																	
Cell No.	sp	(1)	(2)	(3)	(4)	(5)	(6)	(7)	(8)	(9)	(10)	(11)	(12)	(13)	(14)	(15)	(16)	(17)	(18)
1	salatrix	1966,6	2151,1	2096,7	2062,4	2074,6	1192,6	2236,0	2020,9	2115,5	422,67	529,14	1010,1	1693,0	1000,0	1244,8	1942,6	2131,6	897,93
2	nigriseta	0,681894	0,681894	0,978859	0,999998	0,999989	0,032809	0,730618	1,000000	0,980882	0,000036	0,000036	0,000036	0,075268	0,000112	0,000143	1,000000	0,999713	0,000036
3	acuminata	0,978859	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,001519	1,000000	0,999992	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,035109	0,000042	0,000036	0,999536	1,000000	0,000036
4	nigrofasciata	0,999998	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,004395	0,999913	1,000000	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,129389	0,000050	0,000038	0,999993	1,000000	0,000036
5	nigriventris	0,999998	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,002597	0,999762	1,000000	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,632978	0,000084	0,000038	0,999993	1,000000	0,000038
6	palposa	0,032809	0,001519	0,004395	0,025597	0,021298	1,000000	0,001350	0,078601	0,004537	0,099362	0,312866	0,999999	0,804199					

Таблица 15. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин средней полосы среднеспинки и самой среднеспинки.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения 1/2																				
df = 563,00																				
Cell No	sp	(1) 99803	(2) 99027	(3) 99467	(4) 99020	(5) 99621	(6) 1,0000	(7) 1,0000	(8) 1,0000	(9) 99291	(10) 81105	(11) 87332	(12) 90440	(13) 98702	(14) 73257	(15) 99649	(16) 1,0000	(17) 1,0000	(18) 81364	
1	saltatrix																			
2	nigriseta	0,999979																		
3	acuminata	1,000000	1,000000																	
4	nigrofasciata	1,000000	1,000000	1,000000																
5	nigriventris	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000															
6	palposa	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000														
7	plurisetata	1,000000	0,999999	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000													
8	pratorum	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000												
9	conifera	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000											
10	femorata	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036										
11	variegata	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,016219									
12	inornata	0,000036	0,000036	0,000036	0,000050	0,000038	0,011155	0,000036	0,000049	0,000036	0,000036	0,910858								
13	mosquensis	0,999991	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,000036	0,000036	0,000078							
14	brevifasciata	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,923182	0,077676	0,005499	0,000036						
15	sibirica	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,000036	0,000036	0,000121	1,000000	0,000036					
16	zachtatkin	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,000036	0,000036	0,000548	1,000000	0,000036	1,000000				
17	tshemovae	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,000036	0,000036	0,000058	1,000000	0,000036	1,000000	1,000000			
18	meigeni	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	1,000000	0,328688	0,002907	0,000036	0,935220	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	

Таблица 16. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин полосы на щитке и самого щитка.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения 3/4																				
df = 563,00																				
Cell No	sp	(1) 90035	(2) 95087	(3) 89035	(4) 92831	(5) 90980	(6) 66278	(7) 1,0000	(8) 88658	(9) 90000	(10) 19113	(11) 24462	(12) 42460	(13) 78704	(14) 0,0000	(15) 48652	(16) 1,0000	(17) 1,0000	(18) 49282	
1	saltatrix																			
2	nigriseta	0,988073																		
3	acuminata	1,000000	0,977142																	
4	nigrofasciata	1,000000	1,000000	1,000000																
5	nigriventris	1,000000	0,999998	1,000000	1,000000															
6	palposa	0,377590	0,112652	0,496322	0,350695	0,490514														
7	plurisetata	0,863075	0,999977	0,818542	0,999742	0,985456	0,050953	0,740055	0,458784	0,945211										
8	pratorum	1,000000	0,999923	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000										
9	conifera	1,000000	0,999190	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000	0,000036	0,000036	0,000036	0,855082	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036
10	femorata	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,999997									
11	variegata	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,002316	0,000036	0,000036	0,000036	0,999997									
12	inornata	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,561465	0,000036	0,000036	0,000036	0,023610	0,324612								
13	mosquensis	0,690736	0,142542	0,881128	0,750017	0,905878	0,998502	0,082994	0,994734	0,855082	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036
14	brevifasciata	0,000036	0,000036	0,000041	0,000039	0,000041	0,029073	0,000036	0,000055	0,000040	0,999636	0,992741	0,490101	0,000343						
15	sibirica	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,000036	0,963598	0,000036	0,000036	0,000036	0,005918	0,086792	0,999994	0,004425	0,272573					
16	zachtatkin	0,995719	1,000000	0,990798	0,999992	0,999794	0,163587	1,000000	0,998652	0,997813	0,000036	0,000036	0,000036	0,453766	0,000037	0,000037				
17	tshemovae	0,973688	0,999998	0,954813	0,999953	0,998982	0,093024	1,000000	0,995291	0,988291	0,000036	0,000036	0,000036	0,231530	0,000036	0,000036	1,000000			
18	meigeni	0,000041	0,000036	0,000060	0,000072	0,000152	0,989138	0,000036	0,001591	0,000064	0,039447	0,245334	0,999998	0,052638	0,306340	1,000000	0,000075	0,000039		

Примечания для табл. 11-16. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,120966 при p=0,000. 1 – длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке. 4 – длина щитка.

Таблица 17. Средние значения длин (м.к.м) признаков внешней морфологии у всех видов (X_{ср.} ± X_{ст. откл.}).

Вид (Экз.)	Длина средней полосы среднеспинки 1	Длина среднеспинки 2	Длина полосы на щитке 3	Длина щитка 4	1/2	3/4
<i>M. saltatrix</i> (147)	691±65	692,4±67	196,6±42	220,3±39	0,99	0,89
<i>M. tshernovae</i> (16)	678,1±38	678,1±39	213,2±17	213,2±17	1	1
<i>M. sibirica</i> (24)	742,8±35	746,2±33	124,5±76	257±13	0,99	0,49
<i>M. acuminata</i> (75)	742,8±59	746,8±56	209,7±34	236,4±28	0,99	0,89
<i>M. nigrofasciata</i> (25)	671,5±56	678±49	206,2±57	219,6±27,5	0,99	0,94
<i>M. meigeni</i> (10)	464,7±70	572,5±37	89,8±64	183±16	0,81	0,49
<i>M. mosquensis</i> (25)	660,4±43	669,6±40	169,3±83	230±20,5	0,99	0,77
<i>M. femorata</i> (25)	569±115	699,7±50	42,3±59	229,8±27	0,81	0,19
<i>M. variegata</i> (24)	640,3±81	733,6±29	52,9±86	233±34	0,87	0,23
<i>M. inornata</i> (25)	626,4±94	693,7±42	101±107,5	241,8±32	0,9	0,42

<i>M. nigriseta</i> (93)	684,6±80	691,1±71	215,1±46	226,4±23	0,99	0,95
<i>M. palposa</i> (7)	580,4±20	580,4±20	119,3±9	182,5±13,5	1	0,65
<i>M. zachvatkini</i> (11)	585,7±35	585,7±35	194,3±20	194,3±20	1	1
<i>M. nigriventris</i> (25)	666,2±49	669,3±46	207,5±34	228,5±21	0,99	0,9
<i>M. pluriseta</i> (25)	665,8±49	665,8±49	223,6±22	223,6±22	1	1
<i>M. pratorum</i> (17)	732,6±52	732,6±52	202,1±40	228,6±32,5	1	0,88
<i>M. conifera</i> (49)	740,6±62	745,8±55	211,6±66	235,8±26	0,99	0,9
<i>M. brevifasciata</i> (2)	588,4±82	803,2±42	0	314,5±32	0,73	0

Таблица 18. Варианты окраски полос среднеспинки и щитка в зависимости от пола в процентном отношении.

Вид	Цвет	Самец экз.	%	Самка экз.	%
<i>M. acuminata</i>	223333	0	0	1	0,5
<i>M. acuminata</i>	233203	0	0	1	0,5
<i>M. acuminata</i>	233223	6	3	8	4
<i>M. acuminata</i>	233333	4	2	5	2,5
<i>M. acuminata</i>	332223	4	2	5	2,5
<i>M. acuminata</i>	333223	56	28	79	39,5
<i>M. acuminata</i>	333233	1	0,5	0	0
<i>M. acuminata</i>	333323	0	0	2	1
<i>M. acuminata</i>	333333	121	64,5	97	49,5
<i>M. brevifasciata</i>	121003	2	40	0	0
<i>M. brevifasciata</i>	220003	2	40	0	0
<i>M. brevifasciata</i>	222203	1	20	1	100
<i>M. cognata</i>	232223	1	10	1	16,7
<i>M. cognata</i>	322113	1	10	0	0
<i>M. cognata</i>	322223	6	60	0	0
<i>M. cognata</i>	333223	1	10	2	33,3
<i>M. cognata</i>	333333	1	10	3	50
<i>M. conifera</i>	122223	2	8	0	0
<i>M. conifera</i>	131113	1	4	0	0
<i>M. conifera</i>	220001	2	8	0	0
<i>M. conifera</i>	220013	1	4	1	2,2
<i>M. conifera</i>	222223	6	24	5	11,1
<i>M. conifera</i>	223223	1	4	4	8,8
<i>M. conifera</i>	233333	1	4	3	6,6
<i>M. conifera</i>	322023	2	8	0	0
<i>M. conifera</i>	333113	3	12	0	0
<i>M. conifera</i>	333223	4	16	17	37,8
<i>M. conifera</i>	333333	2	8	15	33,3
<i>M. femorata</i>	110001	9	36	17	65,4
<i>M. femorata</i>	110101	0	0	3	11,5
<i>M. femorata</i>	111001	5	20	3	11,5
<i>M. femorata</i>	111101	11	44	0	0
<i>M. femorata</i>	222222	0	0	3	11,5

M. inornata	30003	1	0,83	0	0
M. inornata	110001	5	4,15	3	4,41
M. inornata	110002	1	0,83	0	0
M. inornata	110222	1	0,83	0	0
M. inornata	112113	1	0,83	0	0
M. inornata	120003	1	0,83	1	1,47
M. inornata	122103	2	1,66	0	0
M. inornata	130003	1	0,83	2	2,94
M. inornata	131113	2	1,66	0	0
M. inornata	132203	0	0	1	1,47
M. inornata	133333	1	0,83	0	0
M. inornata	220003	10	8,3	5	7,35
M. inornata	221202	0	0	0	0
M. inornata	222003	7	5,81	9	13,23
M. inornata	222222	0	0	1	1,47
M. inornata	230003	17	14,51	17	25,03
M. inornata	230103	3	2,49	0	0
M. inornata	230113	3	2,49	0	0
M. inornata	230223	2	1,66	0	0
M. inornata	230223	2	1,66	1	1,47
M. inornata	231003	3	2,49	1	1,47
M. inornata	231113	2	1,66	1	1,47
M. inornata	233113	1	0,83	0	0
M. inornata	233203	1	0,83	0	0
M. inornata	300003	1	0,83	0	0
M. inornata	303203	0	0	1	1,47
M. inornata	330003	9	7,47	12	17,64
M. inornata	330203	1	0,83	2	2,94
M. inornata	330213	2	1,66	0	0
M. inornata	330223	2	1,66	0	0
M. inornata	330223	14	11,62	1	1,47
M. inornata	330333	2	1,66	0	0
M. inornata	331003	3	2,49	1	1,47
M. inornata	331113	1	0,83	0	0
M. inornata	331223	6	4,98	1	1,47
M. inornata	332003	1	0,83	2	2,94
M. inornata	332113	1	0,83	0	0
M. inornata	332203	0	0	1	1,47
M. inornata	332223	2	1,66	0	0
M. inornata	333103	1	0,83	0	0
M. inornata	333123	2	1,66	1	1,47
M. inornata	333223	5	4,15	3	4,41
M. jacutica	333322	1	50	-	-
M. jacutica	333333	1	50	-	-
M. maculata	330003	1	100	2	100
M. meigeni	101213	1	8,33	0	0

M. meigeni	110103	5	41,69	6	19,35
M. meigeni	120003	1	8,33	3	9,6
M. meigeni	222112	0	0	4	12,9
M. meigeni	223333	0	0	1	3,2
M. meigeni	233223	0	0	9	29
M. meigeni	233333	2	16,66	7	22,6
M. meigeni	333223	2	16,66	0	0
M. meigeni	333333	1	8,33	1	3,2
M. mosquensis	222002	3	12	1	2,4
M. mosquensis	222222	4	16	9	21,95
M. mosquensis	222223	0	0	10	24
M. mosquensis	233223	1	4	0	0
M. mosquensis	233333	0	0	13	31,7
M. mosquensis	322223	1	4	0	0
M. mosquensis	333003	2	8	2	4,8
M. mosquensis	333223	8	32	2	4,8
M. mosquensis	333333	6	24	4	9,6
M. nigriseta	133333	0	0	12	9,67
M. nigriseta	223333	1	10,33	0	0
M. nigriseta	230333	0	0	1	0,8
M. nigriseta	233223	0	0	2	1,6
M. nigriseta	233333	39	52	60	48,39
M. nigriseta	330003	1	10,33	0	0
M. nigriseta	331003	1	10,33	0	0
M. nigriseta	333333	33	44	49	39,51
M. nigriventris	222022	2	10	2	6,9
M. nigriventris	222222	13	65	2	6,9
M. nigriventris	233223	0	0	2	6,9
M. nigriventris	233333	5	25	11	37,9
M. nigriventris	333333	0	0	12	41,4
M. nigrofasciata	233223	1	0,67	1	0,87
M. nigrofasciata	332223	1	0,67	1	0,87
M. nigrofasciata	333223	7	4,7	11	9,6
M. nigrofasciata	333303	1	0,67	2	1,74
M. nigrofasciata	333333	139	93,3	98	86,92
M. pallida	110001	3	15	13	61,9
M. pallida	122113	2	10	0	0
M. pallida	130003	4	20	0	0
M. pallida	220222	3	15	1	4,8
M. pallida	222003	1	5	4	19,2
M. pallida	222202	3	15	1	4,8
M. pallida	222222	4	20	2	9,6
M. palposa	233303	3	50	1	33,3
M. palposa	333203	3	50	2	66,7
M. pluriseta	223333	3	5,7	3	5,35
M. pluriseta	333223	4	7,54	1	1,8

M. pluriseta	333333	46	86,7	52	92,85
M. pratorum	233333	0	0	1	4,35
M. pratorum	332203	1	6,5	2	8,7
M. pratorum	332223	1	6,5	1	4,35
M. pratorum	333223	0	0	7	30
M. pratorum	333333	13	87	12	52,2
M. saltatrix	222223	6	0,96	4	0,68
M. saltatrix	232003	5	0,8	0	0
M. saltatrix	233103	2	0,32	1	0,17
M. saltatrix	233223	12	1,92	16	2,72
M. saltatrix	233333	8	1,28	7	1,19
M. saltatrix	303223	1	0,16	0	0
M. saltatrix	330003	35	5,6	26	4,42
M. saltatrix	330203	1	0,16	1	0,17
M. saltatrix	332203	4	0,64	3	0,51
M. saltatrix	332223	21	3,36	16	2,42
M. saltatrix	333103	3	0,48	0	0
M. saltatrix	333203	2	0,32	13	2,27
M. saltatrix	333223	214	34,24	199	33,83
M. saltatrix	333323	2	0,32	1	0,17
M. saltatrix	333333	318	49,44	291	51,15
M. sibirica	332003	5	18,5	3	21
M. sibirica	332223	1	3,7	0	0
M. sibirica	333003	6	22,2	1	7
M. sibirica	333103	3	14,9	8	56
M. sibirica	333223	11	40,7	2	14
M. stackelbergi	233333	3	75	4	100
M. stackelbergi	333333	1	25	0	0
M. triangulina	233333	0	0	2	50
M. triangulina	333333	1	50	2	50
M. triangulina	333332	1	50	0	0
M. tshernovae	333333	1	100	2	100
M. variegata	110001	1	4,2	20	48
M. variegata	220003	0	0	1	2,4
M. variegata	221103	4	16	0	0
M. variegata	222002	5	21	2	4,8
M. variegata	222222	0	0	1	2,4
M. variegata	232113	1	4,2	0	0
M. variegata	233333	1	4,2	1	2,4
M. variegata	320003	3	12,6	0	0
M. variegata	330003	5	21	0	0
M. variegata	332003	1	4,2	0	0
M. variegata	333003	1	4,2	16	39
M. variegata	333223	1	4,2	0	0
M. variegata	333333	1	4,2	0	0
M. zachvatkini	233223	2	29	1	11,1

<i>M. zachvatkini</i>	233333	1	14	6	66,7
<i>M. zachvatkini</i>	333223	1	14	0	0
<i>M. zachvatkini</i>	333333	3	43	2	22,2

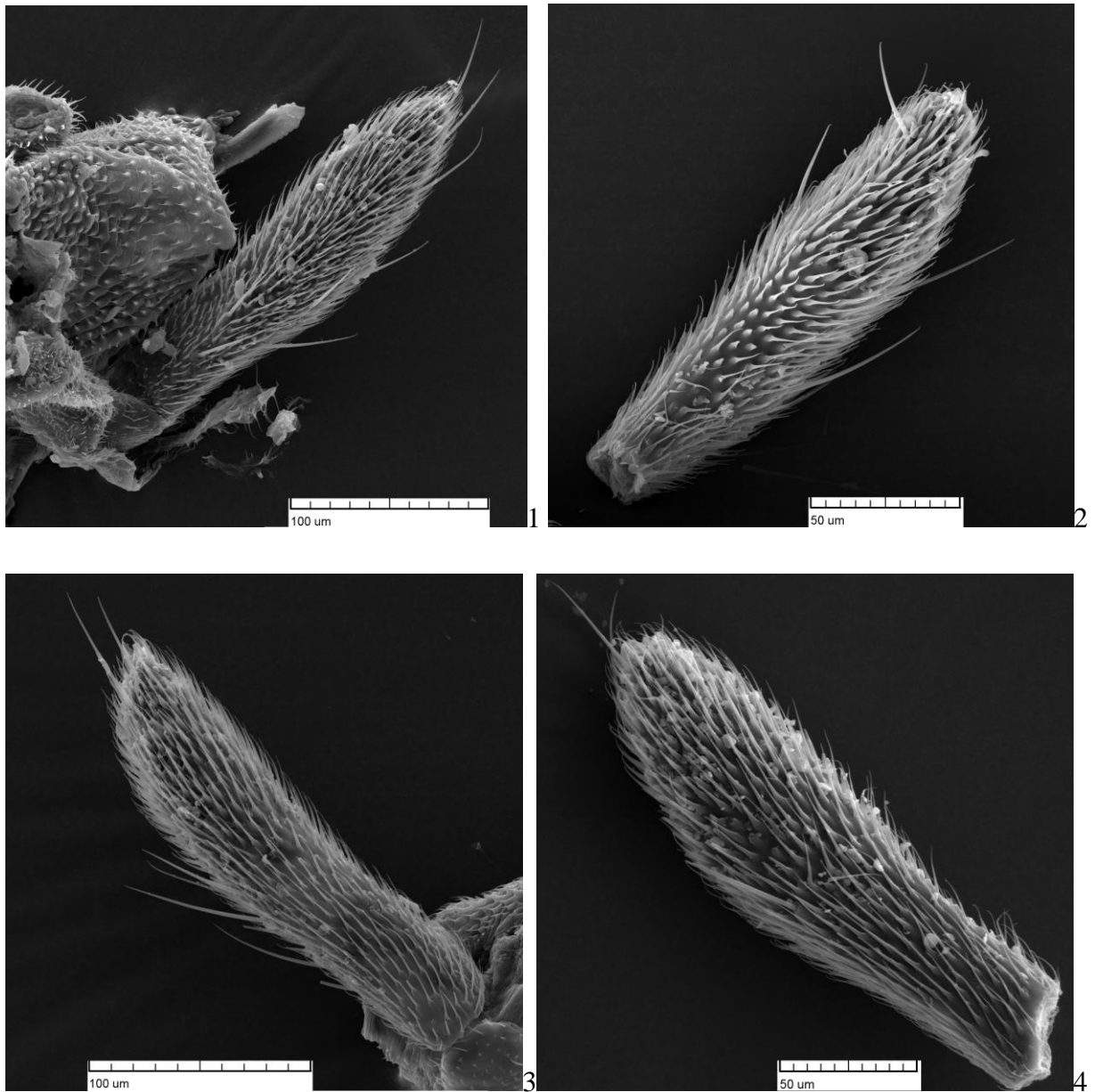
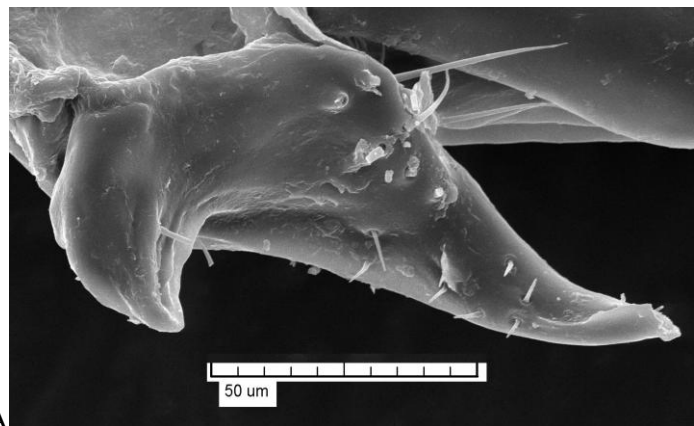
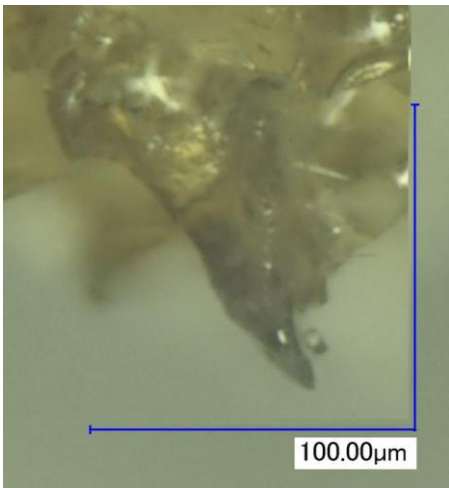
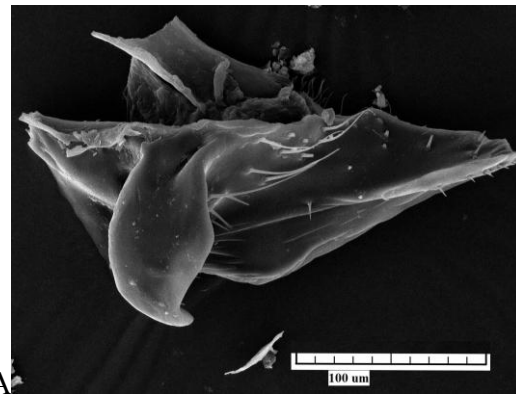
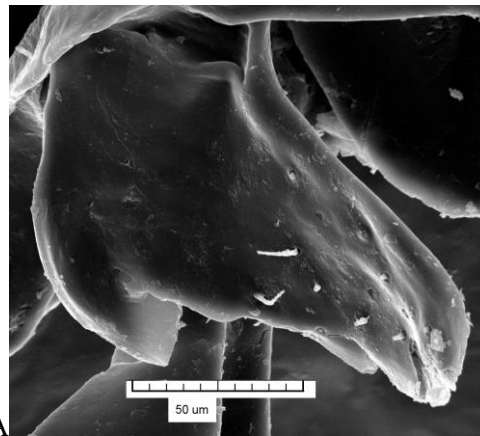
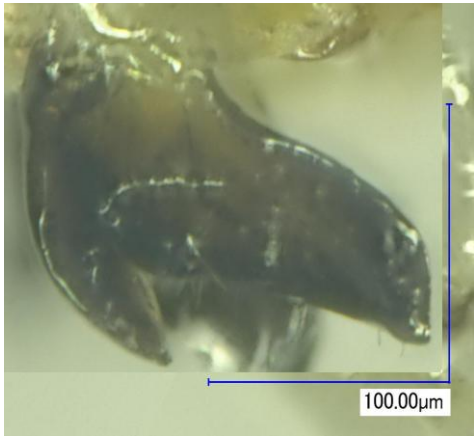
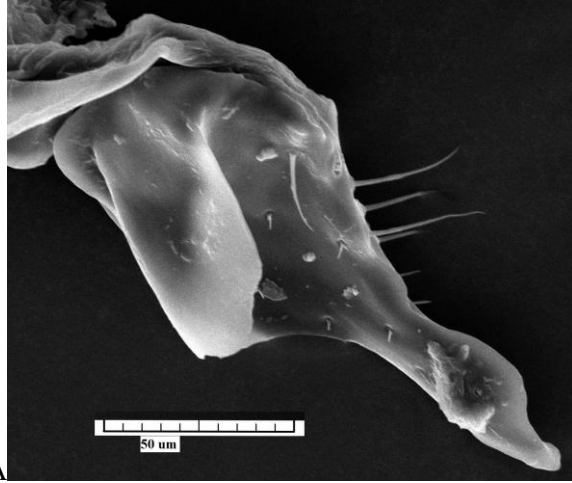
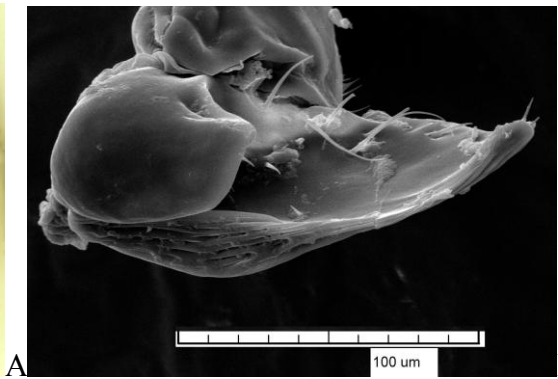
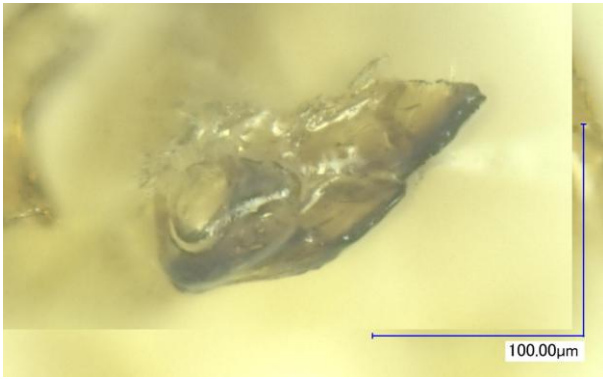
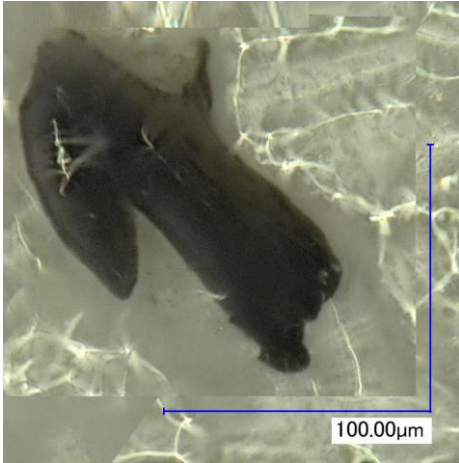


Рис. 1-4. Фотографии, полученные методами электронной микроскопии. 1- Самец с полностью темными щупиками, 2 – Самец с полностью светлыми щупиками, 3 – Самка с полностью темными щупиками, 4 - Самка с полностью светлыми щупиками.

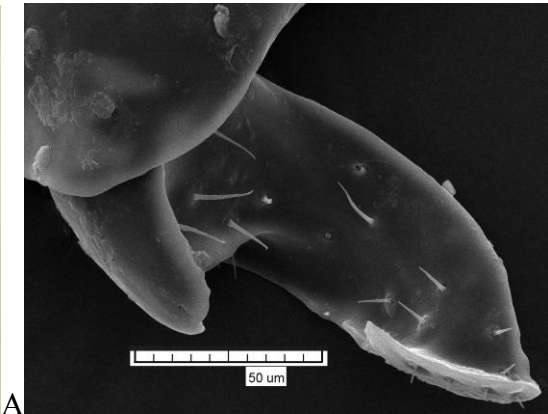
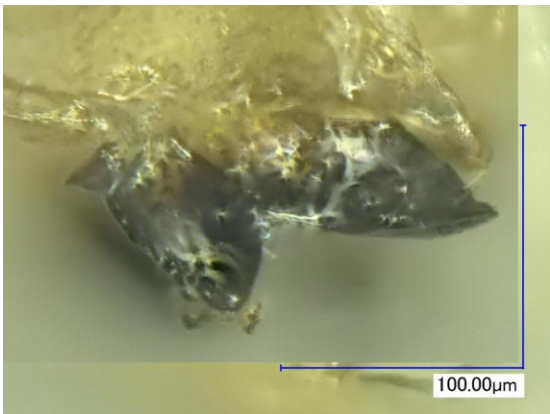




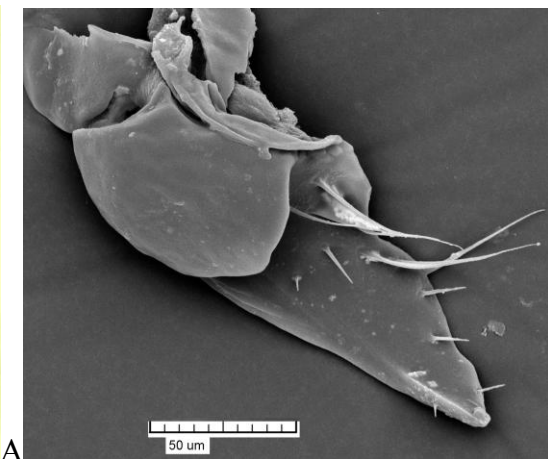
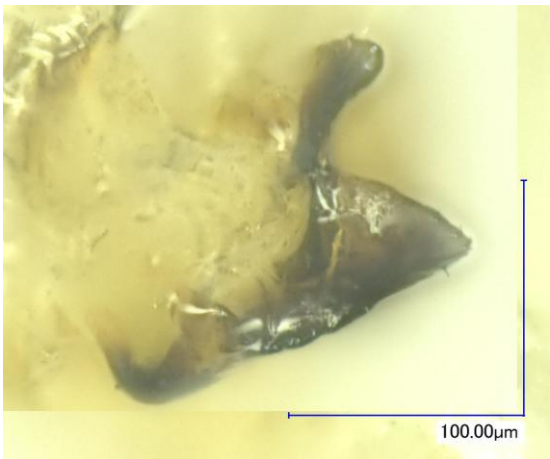
А Б 9



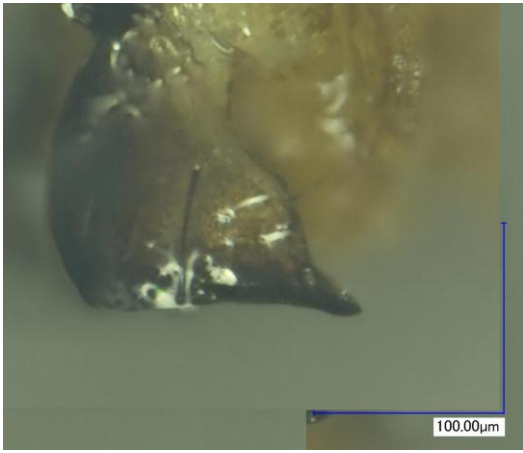
А Б 10



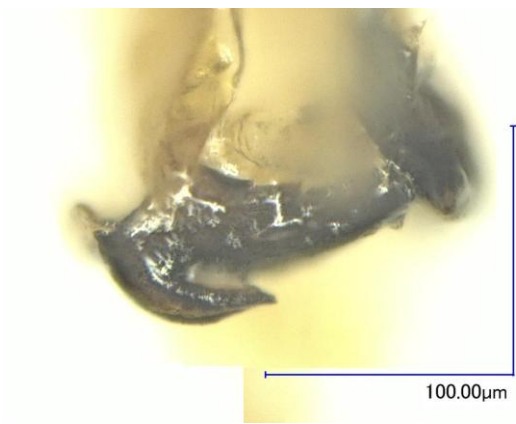
А Б 11



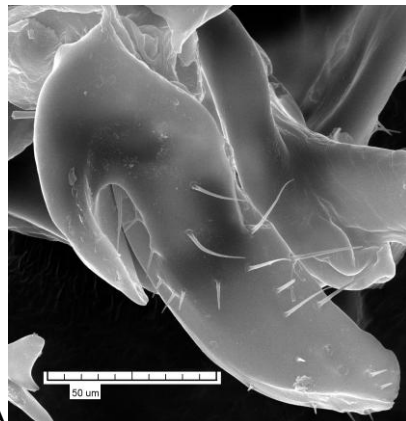
А Б 12



A 13



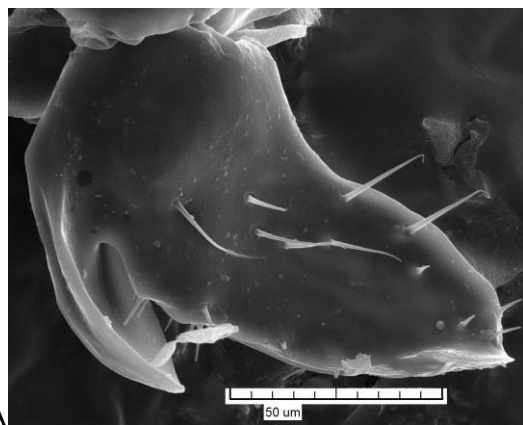
A



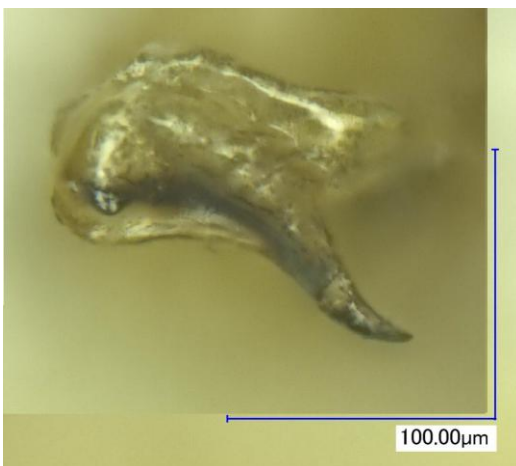
Б 14



A



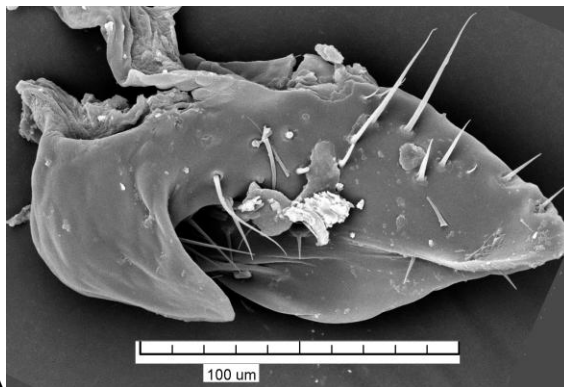
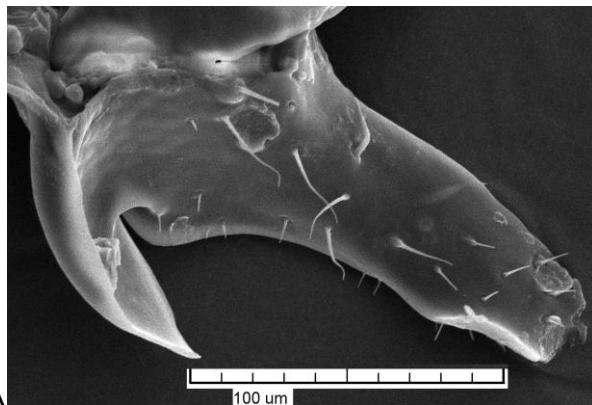
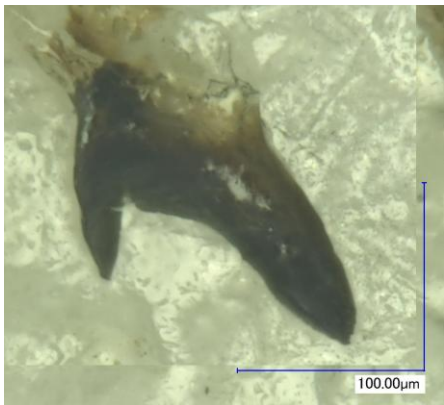
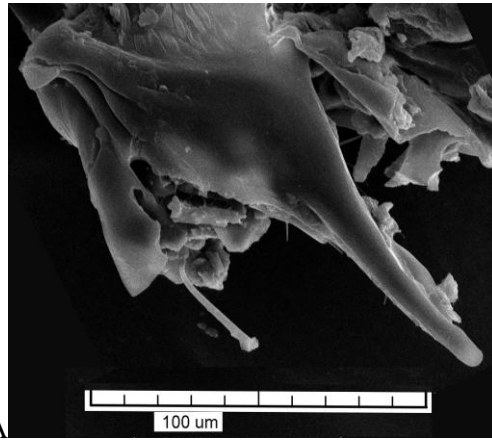
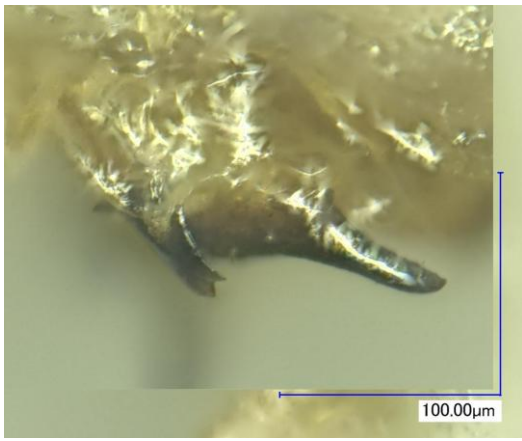
Б 15

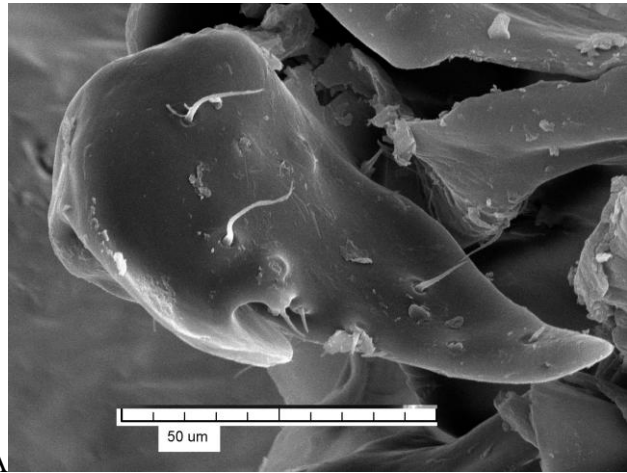
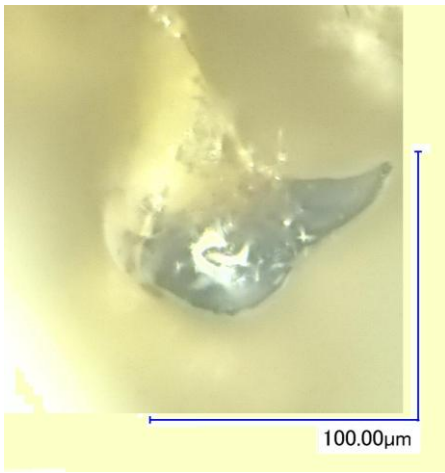


A



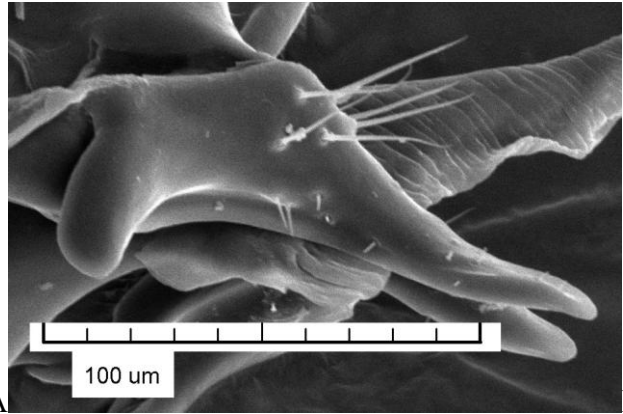
Б 16





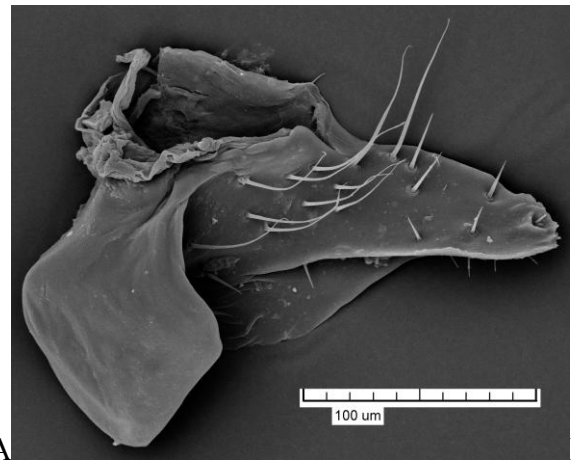
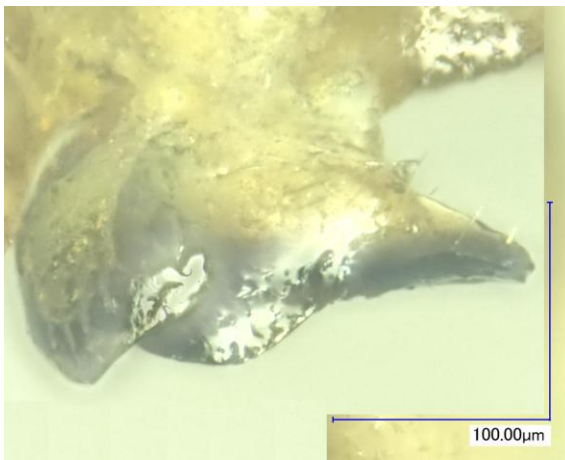
A

Б 21



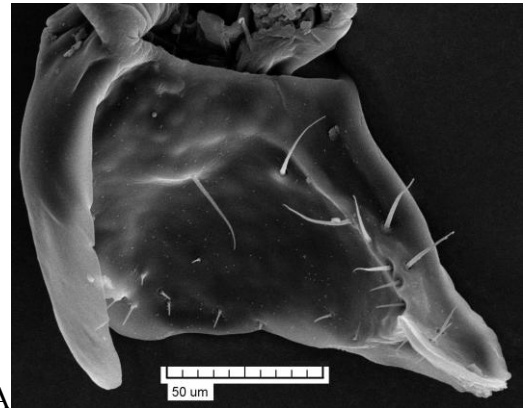
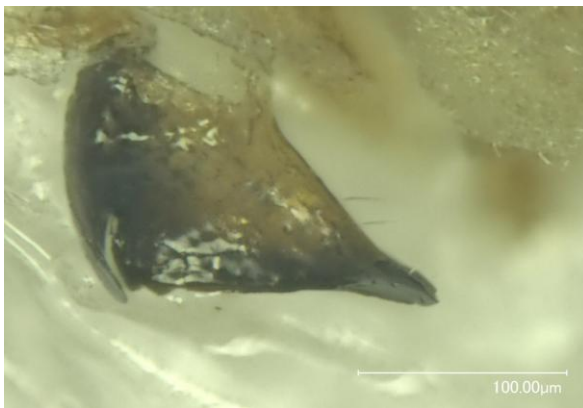
A

Б 22



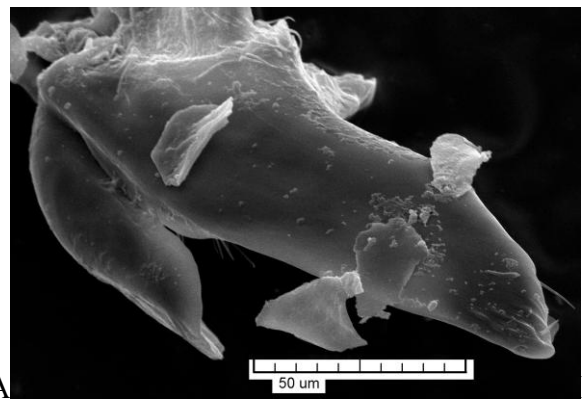
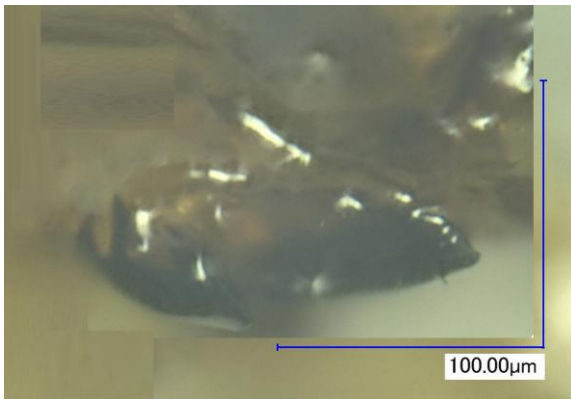
A

Б 23

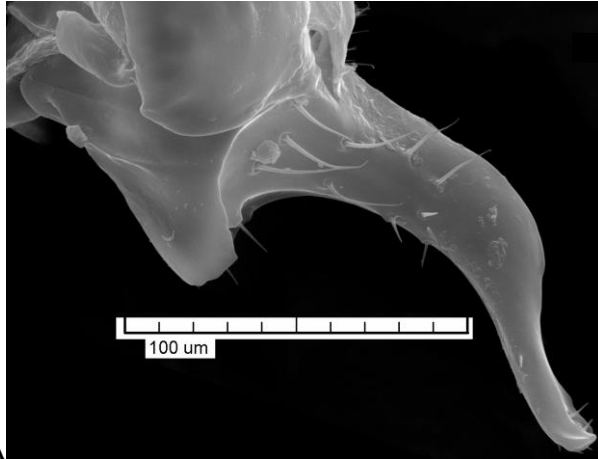
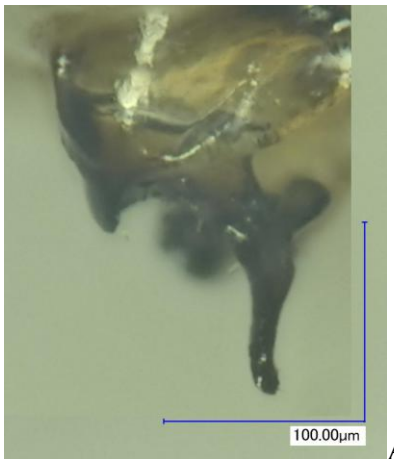


A

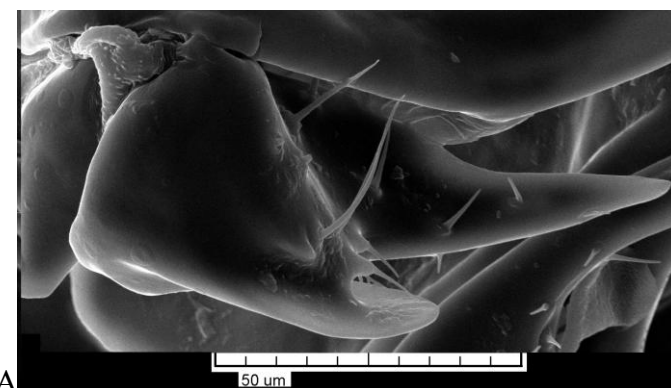
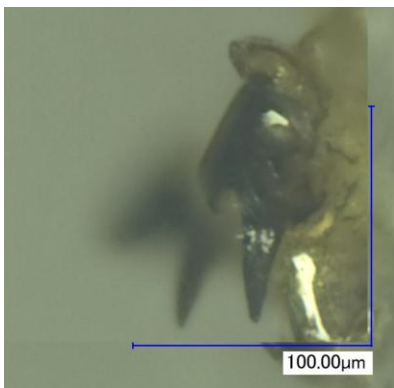
Б 24



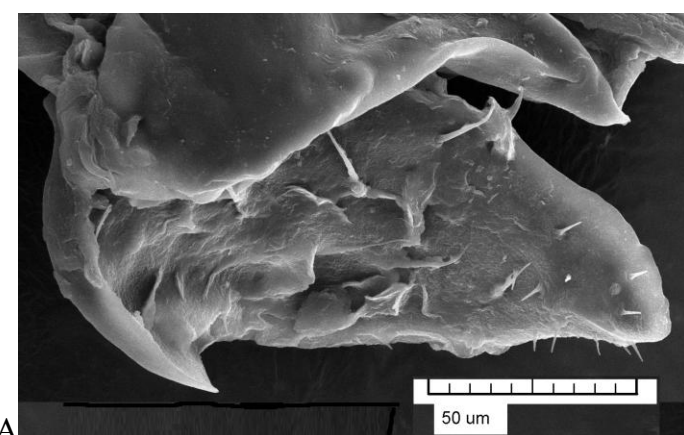
Б 25



Б 26



Б 27



Б 28

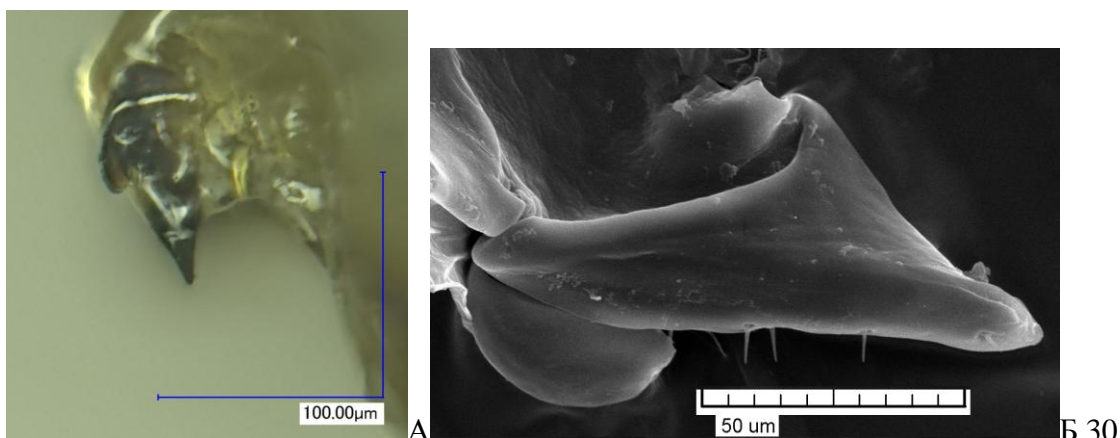
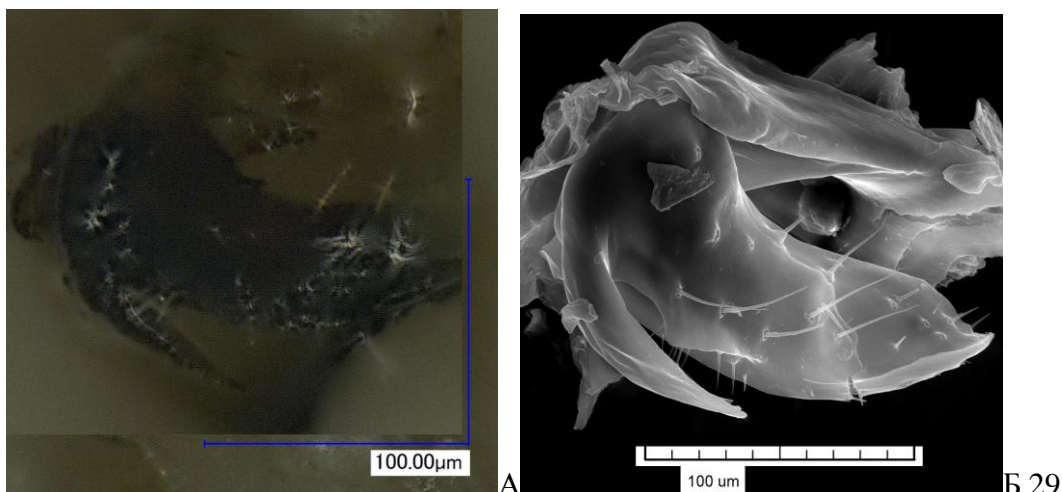


Рис. 5-30. Фотографии постгонитов. *M. acuminata* Fedoseeva, 1964. – 5, *M. athletica* Fedoseeva, 1974. – 6, *M. brevifasciata* Fedoseeva, 1974. – 7, *M. cognata* Fedoseeva, 1964. – 8, *M. conifera* Fedoseeva, 1971. – 9, *M. femorata* Macquart, 1835. – 10, *M. inornata* Becker, 1910. – 11, *M. jacutica* Fedoseeva, 1979. – 12, *M. maculata* Fedoseeva, 1964. – 13, *M. meigeni* Nartshuk, 2006. – 14, *M. mosquensis* Fedoseeva, 1960. – 15, *M. nigriseta* Fedoseeva, 1960. – 16, *M. nigriventris* Macquart, 1835. – 17, *M. nigrofasciata* Hendel, 1938. – 18, *M. ornata* Wiedmann, 1817. – 19, *M. pallida* Fedoseeva, 1964. – 20, *M. palposa* Fedoseeva, 1960. – 21, *M. pluriseta* Pet, 1961. – 22, *M. pratorum* Meigen, 1830. – 23, *M. saltatrix* Linnaeus, 1761. – 24, *M. stackelbergi* Fedoseeva, 1967. – 25, *M. sibirica* Fedoseeva, 1961. – 26, *M. triangulina* Fedoseeva, 1960. – 27, *M. tshernovae* Fedoseeva, 1971. – 28, *M. variegata* Meigen, 1830. – 29, *M. zachvatkini* Fedoseeva, 1960. – 30. А – фотографии, полученные с помощью светового микроскопа Keyence VHX-1000. Б – фотографии, полученные методом сканирующей электронной микроскопии.

Таблицы 19-21. Результаты исследования линейных размеров постгонитов у видов методом дискриминантного анализа.

Таблица 19. Итоговая таблица анализа данных.

Анализ дискриминантных функций. В модели 9 переменных и 26 групп.						
F (225,4736)=69,948 p<0,0000						
N=589	λ_w	λ_p	F (λ_p) 25,555	p	Toler.	R ²
H1	0,000009	0,425532	29,9700	0,000000	0,774707	0,225295
L1	0,000009	0,450055	27,1273	0,000000	0,981362	0,138838
L2	0,000008	0,483109	23,7523	0,000000	0,772048	0,227951
H3	0,000022	0,180568	100,7484	0,000000	0,807838	0,192188
S общ	0,000004	0,887038	2,8271	0,000008	0,084584	0,915416
S1	0,000004	0,990613	0,2104	0,999989	0,110778	0,889222
S2	0,000005	0,784848	6,0858	0,000000	0,293503	0,706497
H2	0,000028	0,138354	138,2578	0,000000	0,978810	0,023190
P общ	0,000011	0,359895	39,4847	0,000000	0,508408	0,493592

Таблица 20. Дискриминантные функции (канонические корни).

Корни	Хи-квадрат критерий последовательности корней					
	Eigenval.	Канонические Корни	λ_w	χ^2	df	p
0	79,68399	0,993784	0,000004	7096,981	225	0,000000
1	7,39721	0,938570	0,000319	4592,177	192	0,000000
2	6,12575	0,927181	0,002681	3378,211	161	0,000000
3	4,36917	0,902082	0,019106	2257,911	132	0,000000
4	1,87334	0,807448	0,102581	1299,087	105	0,000000
5	1,03373	0,712946	0,294750	696,939	80	0,000000
6	0,37928	0,524388	0,599440	291,959	57	0,000000
7	0,20396	0,411594	0,826795	108,508	36	0,000000
8	0,00459	0,067601	0,995430	2,613	17	0,999975

Таблица 21. Структурные коэффициенты.

Переменные	Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций.								
	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4	Корень 5	Корень 6	Корень 7	Корень 8	Корень 9
H1	-0,11165	0,467003	-0,615899	0,139151	-0,305774	0,032825	-0,597476	0,458255	0,00295
L1	-0,09858	-0,060502	0,408545	-0,395149	-0,128769	0,774744	-0,194802	0,411971	0,00651
L2	0,02378	0,093378	0,568340	-0,466635	-0,077090	-0,211257	-0,769116	-0,318272	0,04245
H3	-0,39320	-0,678439	-0,439055	-0,509278	0,313816	-0,068312	-0,116466	-0,231932	0,01870
P общ	0,04142	0,657301	0,076185	0,406675	0,940930	0,453405	0,354178	-0,391364	0,01494
S общ	-0,43114	0,169492	-0,027054	-0,637112	-0,806542	-0,612595	0,647679	0,355683	3,10314
S1	0,09240	0,034540	0,121626	0,031748	0,031936	-0,093566	-0,046801	-0,300795	-2,98313
S2	-0,05314	-0,302501	0,322915	0,460029	0,684504	-0,113238	-0,022427	0,623962	-1,45797
H2	-0,76566	-0,157332	0,145335	0,494848	-0,251583	0,157210	0,033428	-0,240031	-0,00287
Eigenval.	79,68399	7,397211	6,125754	4,369170	1,873336	1,033726	0,379279	0,203962	0,00459
Cum.Prop	0,78840	0,861584	0,922193	0,965421	0,983956	0,994184	0,997937	0,999955	1,00000

Примечания для табл. 19-21: Toler.=1/коэффициент вздутия дисперсии. R²= 1 - Toler.

Eigenval. – собственные значения каждой дискриминантной функции. Cum.Prop –

кумулятивная доля объясненной дисперсии. λ_w – Лямбда Вилкса. λ_p – частная лямбда. H1 –

высота основной части постгонита, H2 – высота выступающей части постгонита, L1 –

длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, H3 - высота

заднего отростка постгонита, P_{общ} – периметр постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1

площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 22-24. Результаты исследования линейных размеров постгонитов у видов методом дискриминантного анализа.

Таблица 22. Итоговая таблица анализа данных.

Анализ дискриминантных функций. В модели 9 переменных и 8 групп. F (63,3233)=66,917 p<0,0000						
N=589	λ_w	λ_p	F (λ_p) (7,573)	p	Toler.	R ²
H1	0,02154	0,69411	36,074	0,00000	0,17881	0,82118
L1	0,02149	0,69580	35,786	0,00000	0,36803	0,63196
L2	0,02025	0,73819	29,030	0,00000	0,26197	0,73802
H3	0,04294	0,34825	153,192	0,00000	0,17868	0,82131
P общ	0,02188	0,68338	37,924	0,00000	0,10156	0,89843
S общ	0,01526	0,97946	1,716	0,10256	0,00719	0,99280
S1	0,01499	0,99761	0,195	0,98639	0,01307	0,98692
S2	0,01578	0,94742	4,542	0,00006	0,06000	0,93999
H2	0,01661	0,90000	9,095	0,00000	0,23308	0,76691

Таблица 23. Дискриминантные функции (канонические корни).

Корни	Хи-квадрат критерий последовательности корней					
	Eigenval.	Канонические Корни	λ_w	χ^2	df	p
0	4,03896	0,89529	0,01495	2435,51	63	0,00000
1	3,44532	0,88036	0,07535	1498,34	48	0,00000
2	0,73422	0,65067	0,33496	633,81	35	0,00000
3	0,39171	0,53053	0,58090	314,76	24	0,00000
4	0,16940	0,38061	0,80845	123,21	15	0,00000
5	0,03632	0,18722	0,94541	32,52	8	0,00007
6	0,02066	0,14227	0,97975	11,85	3	0,00791

Таблица 24. Структурные коэффициенты.

Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций.								
Переменные	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4	Корень 5	Корень 6	Корень 7	
H1	0,9539	-1,0620	0,0802	0,3207	-0,1284	-1,2843	0,8650	
L1	-0,8259	0,2859	-0,2498	0,2029	-1,0853	-0,0877	0,6033	
L2	-1,0504	0,1424	0,0047	-0,1971	-0,1350	-1,4790	-0,6617	
H3	1,0503	1,8471	0,4764	0,1457	-0,2136	-0,4230	-0,4368	
P общ	1,1158	-1,2308	0,8012	-1,1175	-1,2480	1,4276	-1,1110	
S общ	-0,4104	-0,2979	-2,1767	1,0688	1,3916	0,5819	1,1858	
S1	-0,4023	0,0165	-0,0131	-0,0099	0,5805	0,0481	-0,3965	
S2	0,1130	0,3644	0,7819	-1,2766	0,1751	0,2370	1,3893	
H2	-0,5308	0,2142	-0,4513	0,2173	0,2514	0,6307	-1,4897	
Eigenval	4,0389	3,4453	0,7342	0,3917	0,1694	0,0363	0,0206	
Cum.Prop	0,4570	0,8469	0,9300	0,9743	0,9935	0,9976	1,0000	

Примечания для табл. 22 – 24: Toler.=1/коэффициент вздутия дисперсии. R²= 1 - Toler.
Eigenval. – собственные значения каждой дискриминантной функции. Cum.Prop – кумулятивная доля объясненной дисперсии. λ_w – Лямбда Вилкса. λ_p – частная лямбда. H1 – высота основной части постгонита, H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, H3 - высота заднего отростка постгонита, P_{общ} – периметр постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

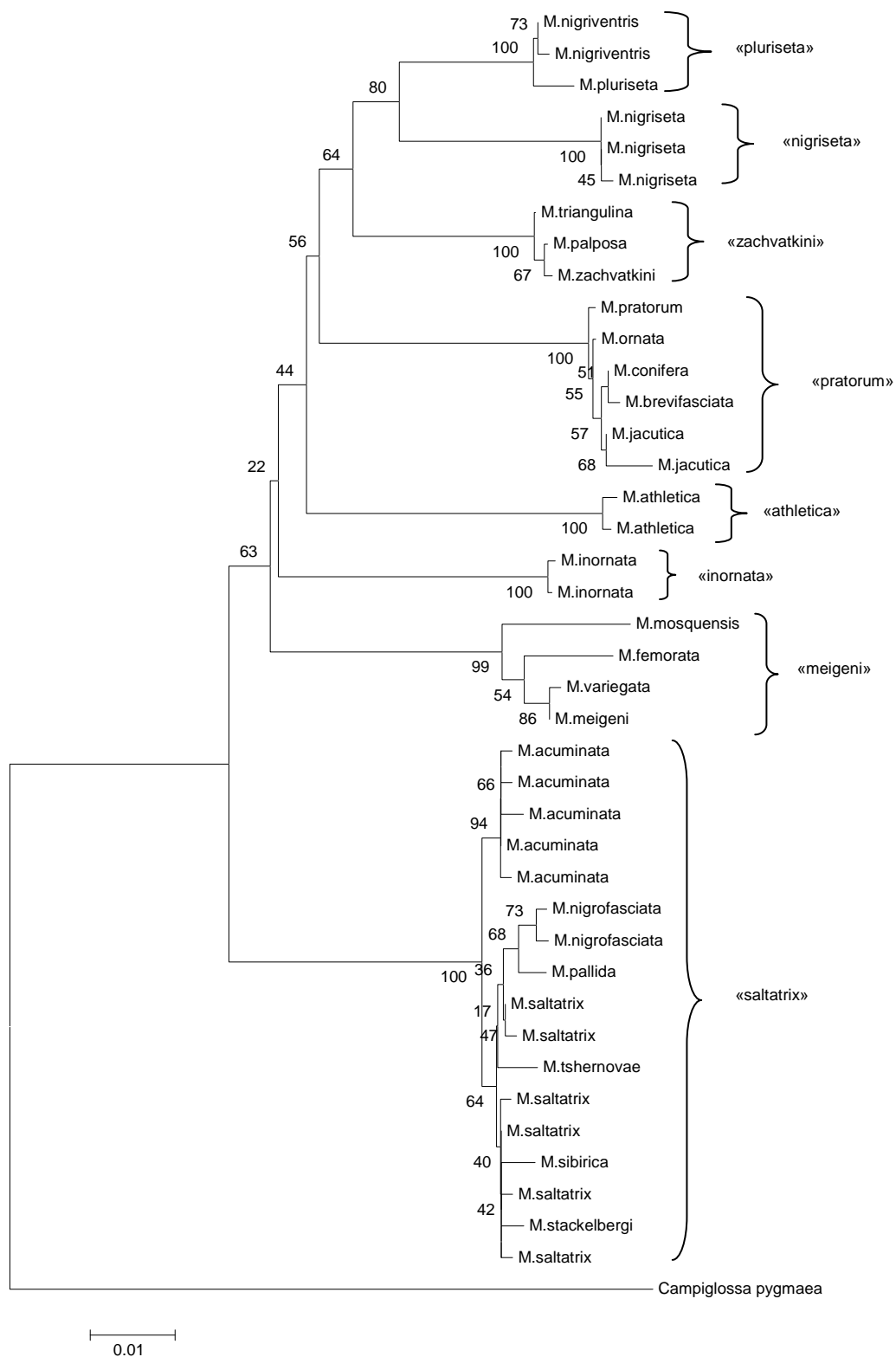


Рис. 31. Дендрограмма, построенная с помощью метода NJ. В качестве внешней группы взят вид *Campiglossa pygmaea*. Фигурными скобками выделены кластеры. Цифры в узлах – результаты бутстреп-анализа. Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами.

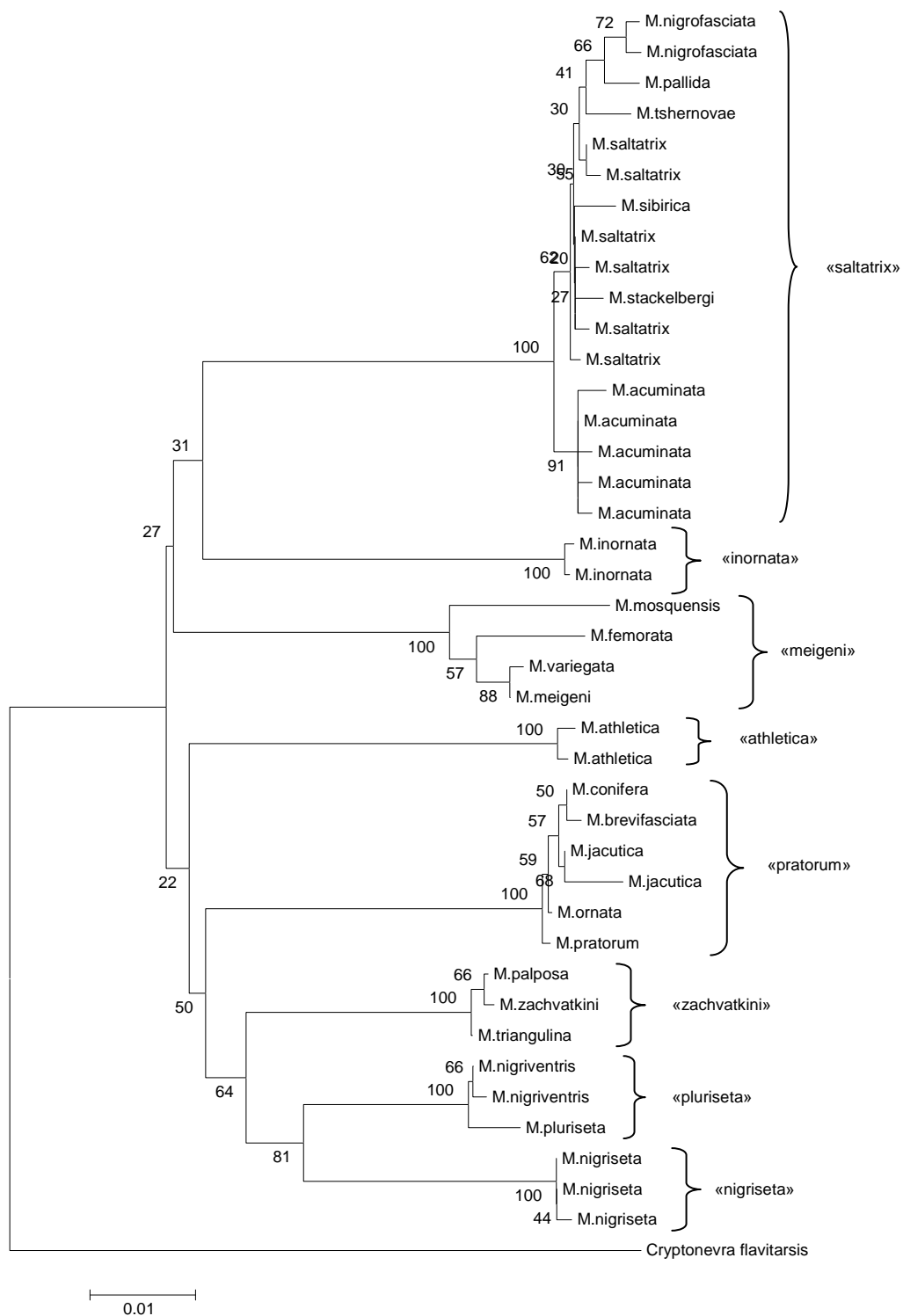


Рис. 32. Дендрограмма, построенная с помощью метода NJ. В качестве внешней группы взят вид *Cryptonevra flavitarsis*. Фигурными скобками выделены кластеры. Цифры в узлах – результаты бутстреп-анализа. Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами.

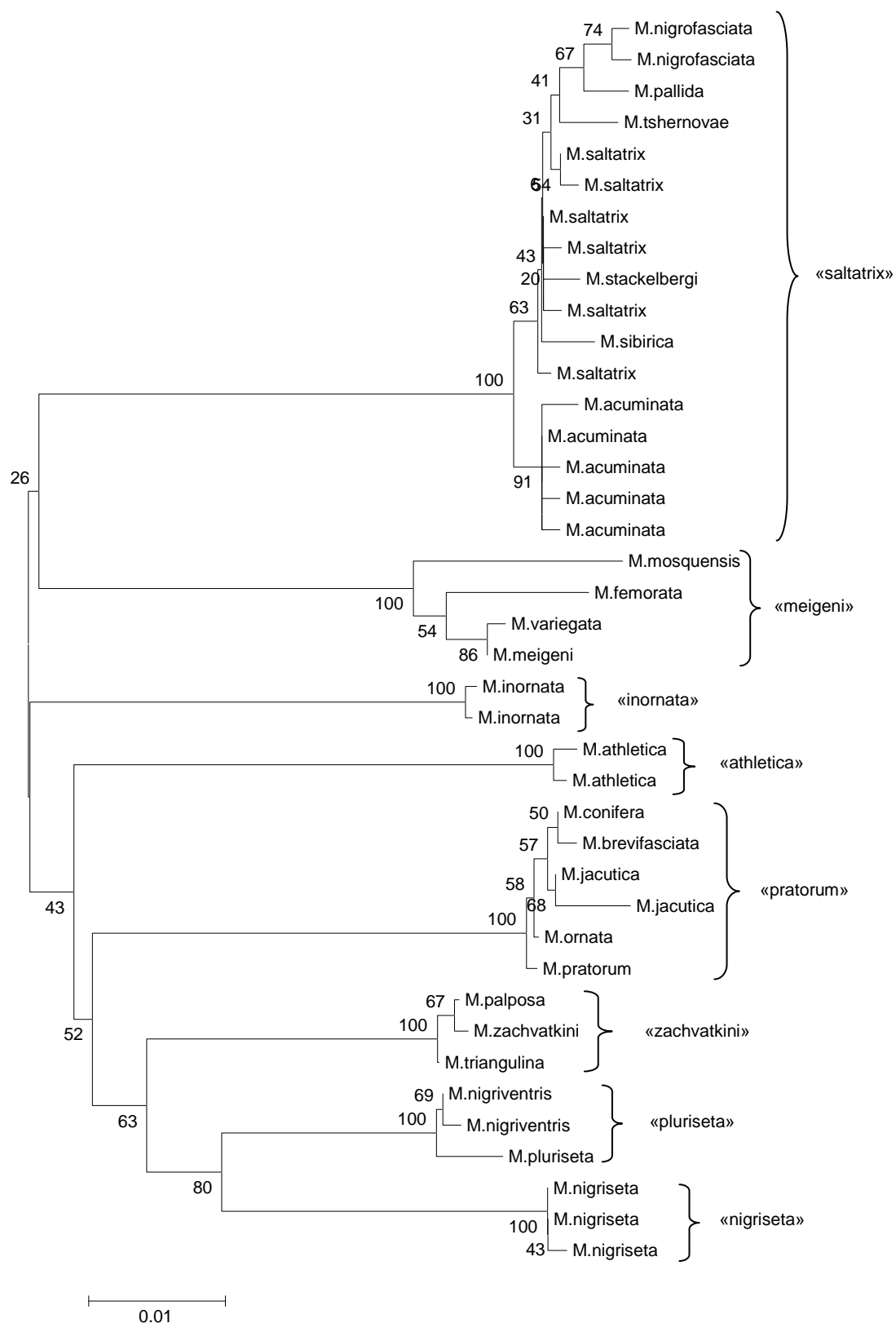


Рис. 33. Дендрограмма, построенная с помощью метода NJ. Без внешней группы. Фигурными скобками выделены кластеры. Цифры в узлах – результаты бутстреп-анализа. Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами.

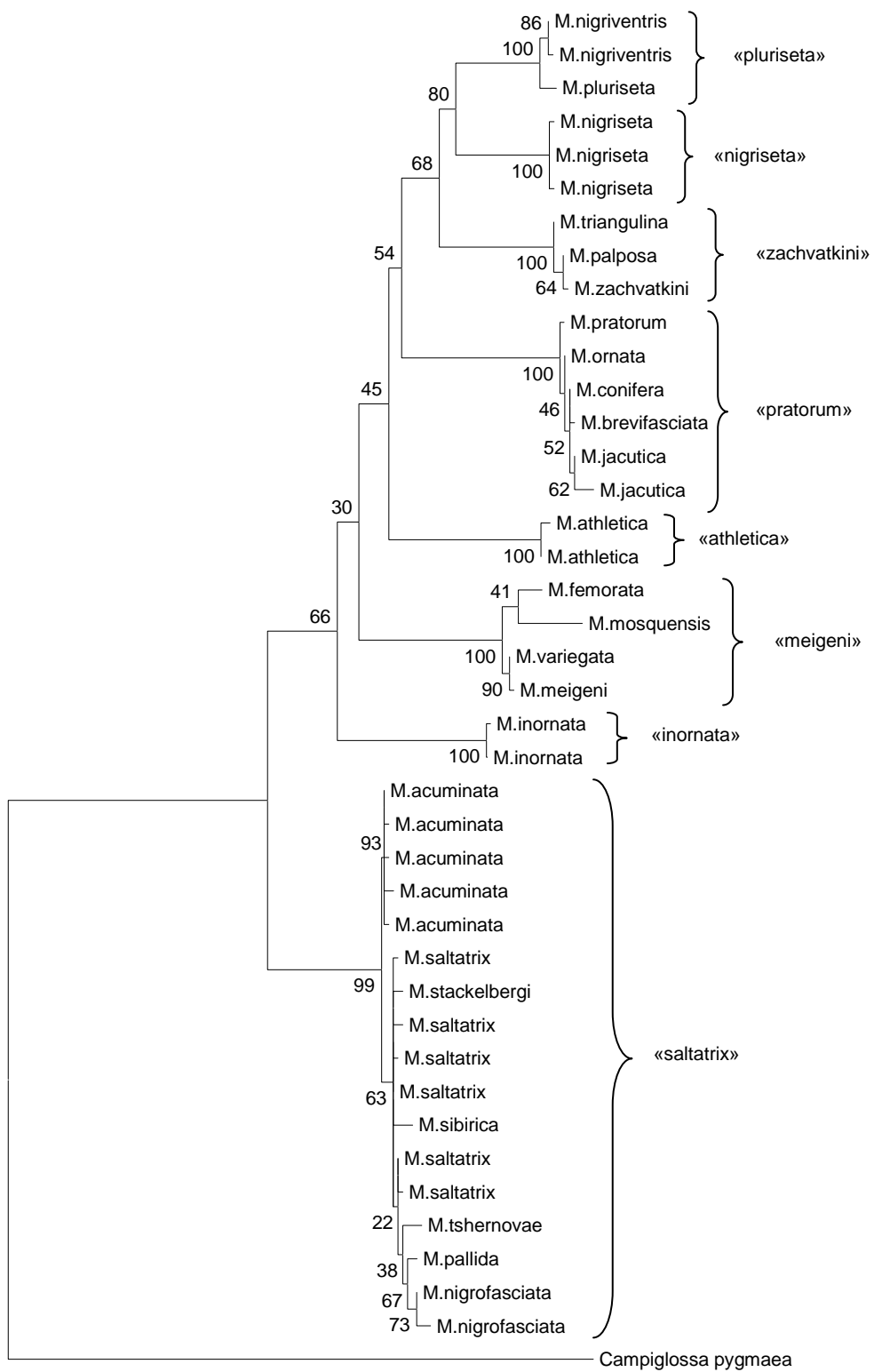


Рис. 34. Дендрограмма, построенная с помощью метода ML. В качестве внешней группы взят вид *Cryptonevra flavitarsis*. Фигурными скобками выделены кластеры. Цифры в узлах – результаты бутстреп-анализа. Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами.

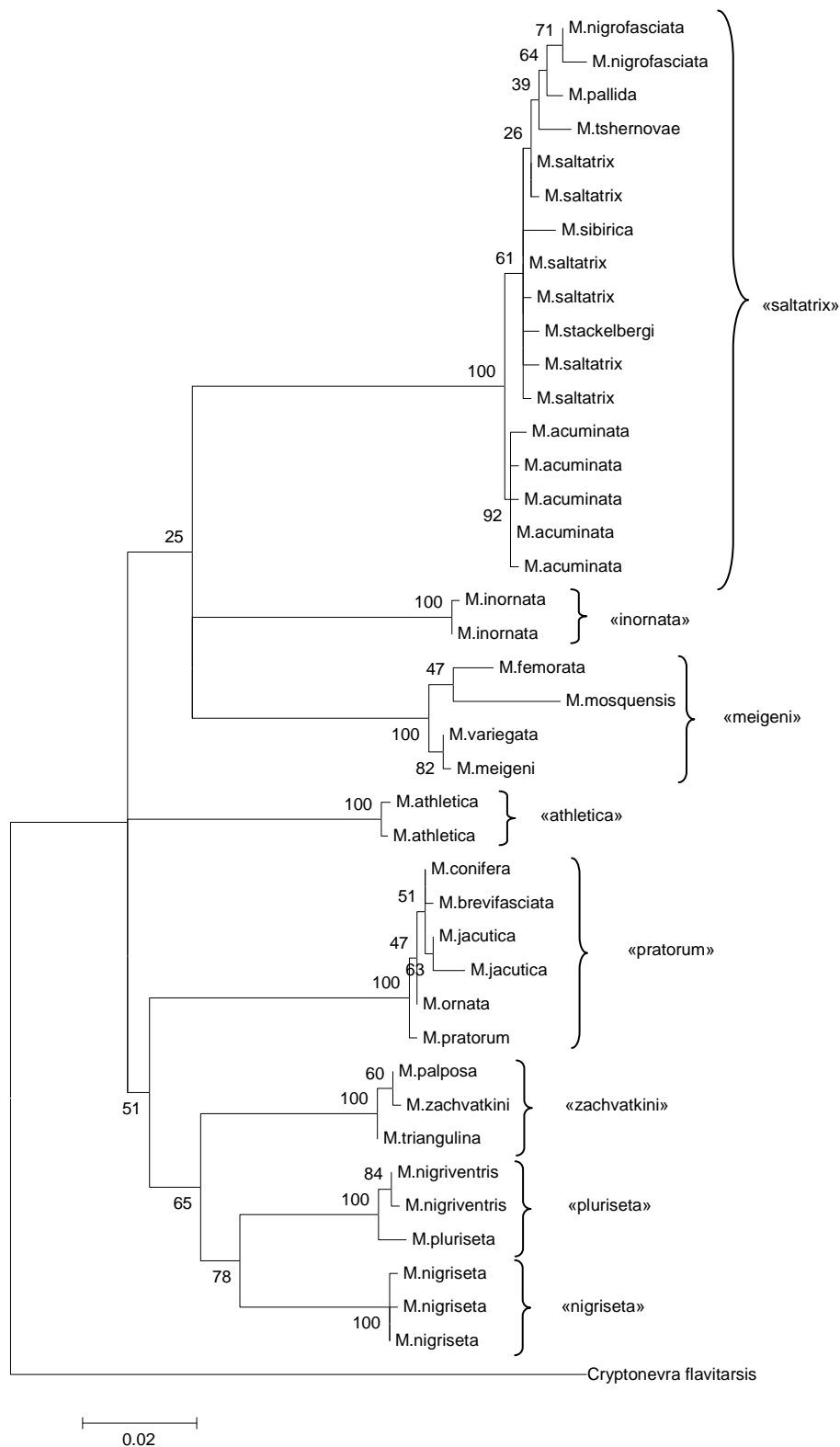


Рис. 35. Дендрограмма, построенная с помощью метода ML. В качестве внешней группы взят вид *Cryptonevra flavitarsis*. Фигурными скобками выделены кластеры. Цифры в узлах – результаты бутстреп-анализа. Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами.

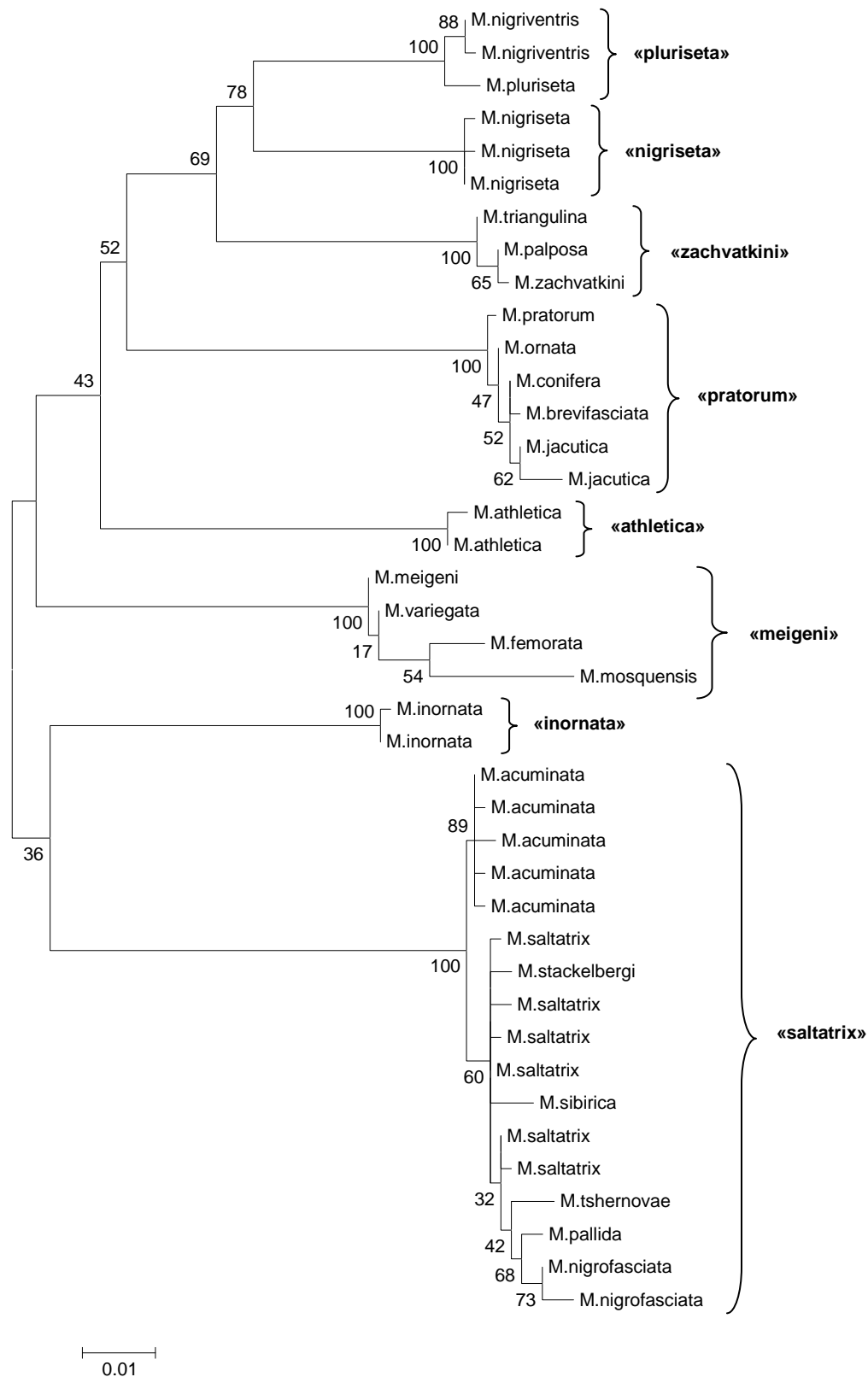


Рис. 36. Дендрограмма, построенная с помощью метода ML. Без внешней группы.
 Фигурными скобками выделены кластеры. Цифры в узлах – результаты бутстреп-анализа.
 Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами.

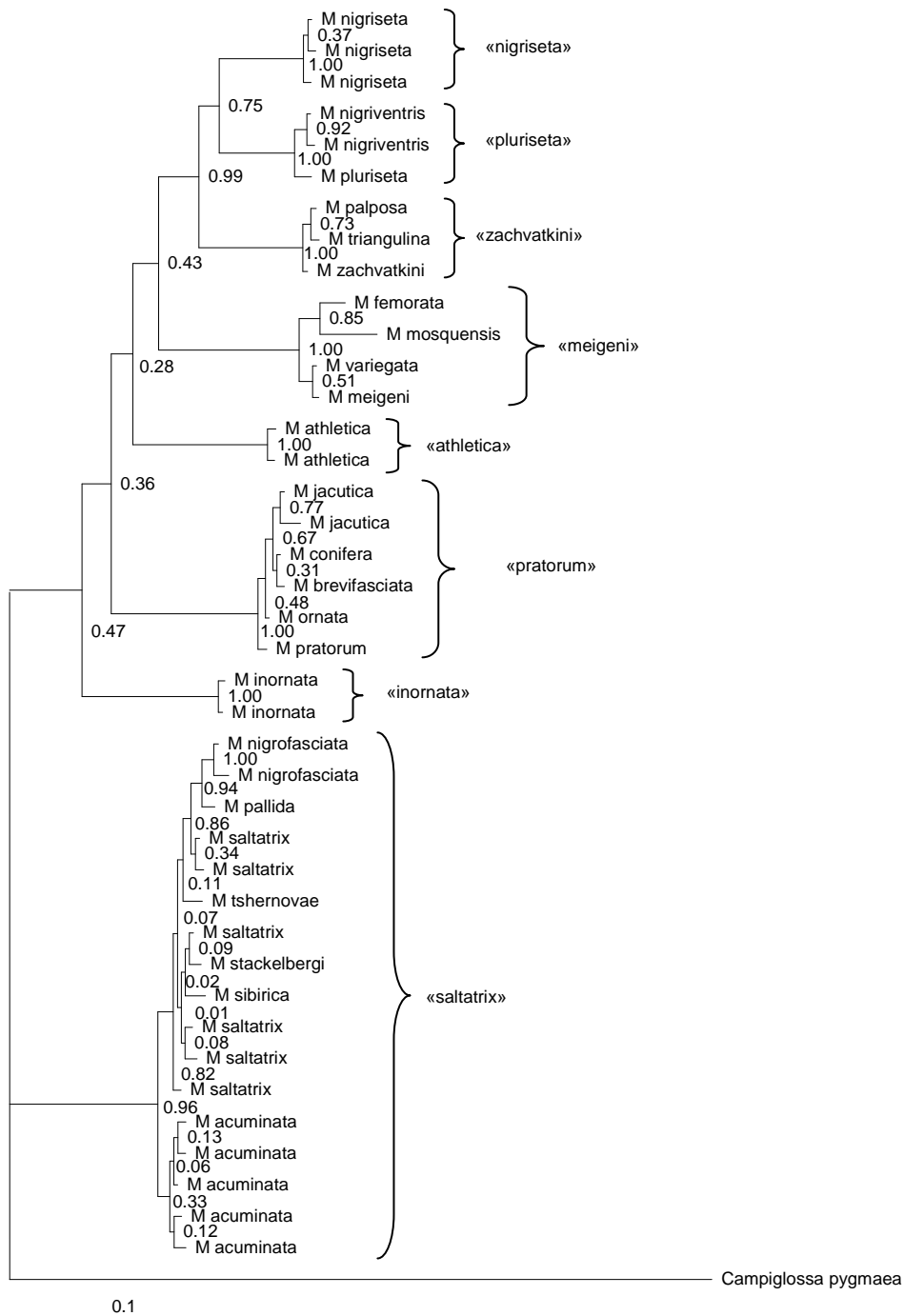


Рис. 37. Дендрогамма, построенная с помощью программы MrBayes. В качестве внешней группы взят вид *Campiglossa rugmaea*. Фигурными скобками выделены кластеры. Цифры в основании ветвей – апостериорные вероятности. Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами.

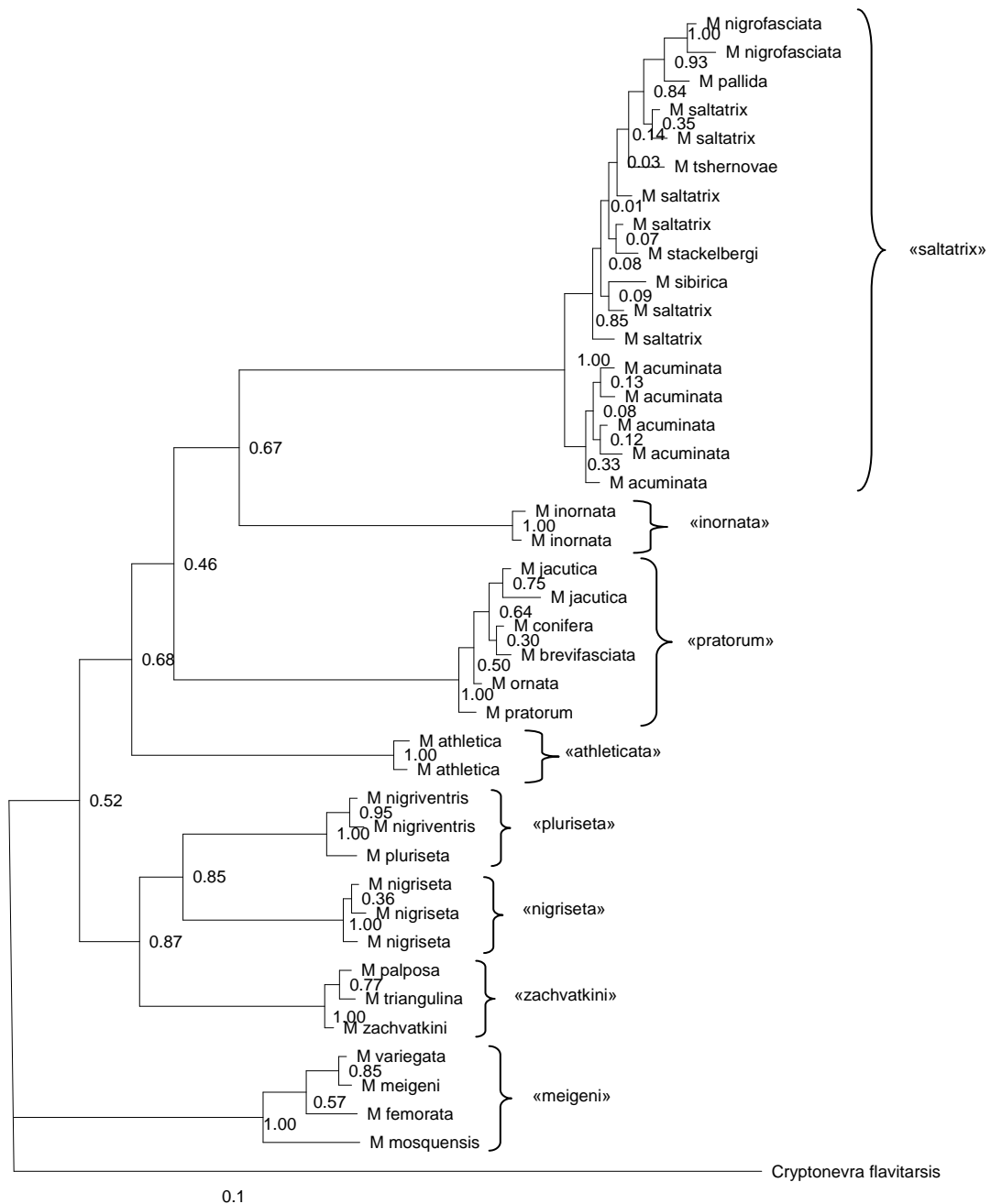


Рис. 38. Дендрогамма, построенная с помощью программы MrBayes. В качестве внешней группы взят вид *Cryptonevra flavitarsis*. Фигурными скобками выделены кластеры. Цифры

в основании ветвей – апостериорные вероятности. Шкала – генетическая дистанция между гаплотипами.

Таблицы 25-27. Результаты исследования видов методом дискриминантного анализа.

Таблица 25. Итоговая таблица анализа данных.

N=588	Анализ дискриминантных функций. В модели 8 переменных и 10 групп. F (72,3480)=53,759 p<0,0000					
	λ_w	λ_p	F (λ_p) (9,571)	p	Toler.	R ²
H1	0,015279	0,693257	28,0721	0,000000	0,181925	0,818075
L1	0,015506	0,683116	29,4306	0,000000	0,366966	0,633034
L2	0,014748	0,718205	24,8931	0,000000	0,271148	0,728852
H3	0,038577	0,274576	167,6186	0,000000	0,139288	0,860712
P общ	0,016866	0,628030	37,5770	0,000000	0,098979	0,901021
S общ	0,013962	0,758654	20,1832	0,000000	0,075839	0,924161
S2	0,012797	0,827713	13,2058	0,000000	0,201427	0,798573
H2	0,011570	0,915483	5,8571	0,000000	0,241924	0,758076

Таблица 26. Дискриминантные функции (канонические корни).

Корни	Хи-квадрат критерий последовательности корней					
	Eigenval.	Канонические Корни	λ_w	χ^2	df	p
0	4,960343	0,912263	0,010592	2628,527	72	0,000000
1	3,831872	0,890528	0,063134	1596,723	56	0,000000
2	0,765365	0,658441	0,305055	686,238	42	0,000000
3	0,479102	0,569134	0,538534	357,727	30	0,000000
4	0,178194	0,388900	0,796547	131,477	20	0,000000
5	0,032115	0,176397	0,938486	36,696	12	0,000250
6	0,022673	0,148896	0,968626	18,425	6	0,005254
7	0,009502	0,097020	0,990587	5,466	2	0,065009

Таблица 27. Структурные коэффициенты.

Переменные	Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций.							
	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4	Корень 5	Корень 6	Корень 7	Корень 8
H1	-0,70064	1,21255	0,15037	-0,36045	-0,14120	0,868132	-0,82372	1,38959
L1	-0,18174	-0,88868	-0,31901	-0,11760	0,99672	-0,003315	-0,51766	0,72474
L2	-0,31821	-1,04375	-0,06664	0,17865	-0,15065	1,542710	0,24126	0,01146
H3	2,47290	0,15744	0,40817	0,06052	0,24349	0,641053	0,14034	-0,61575
P общ	-1,11294	1,42724	0,51936	1,41499	1,40104	-0,734266	1,02243	-1,00405
S общ	-0,33869	-0,52848	-1,68260	-1,77916	-1,92108	-0,963548	-0,63339	-1,33237
S2	0,29142	0,07728	0,50874	1,37069	-0,11271	-0,670324	-1,30802	0,75040
H2	-0,00033	-0,46679	-0,43667	-0,20879	-0,04891	-0,338177	1,82073	0,49956
Eigenval.	4,96034	3,83187	0,76537	0,47910	0,17819	0,032115	0,02267	0,00950
Cum.Prop	0,48256	0,85534	0,92980	0,97641	0,99375	0,996870	0,99908	1,00000

Примечания для табл. 25 – 27: Toler.=1/коэффициент вздутия дисперсии. R²= 1 - Toler.

Eigenval. – собственные значения каждой дискриминантной функции. Cum.Prop –

кумулятивная доля объясненной дисперсии. λ_w – Лямбда Вилкса. λ_p – частная лямбда. H1 –

высота основной части постгонита, H_2 – высота выступающей части постгонита, L_1 – длина основной части постгонита, L_2 – длина выступающей части постгонита, H_3 – высота заднего отростка постгонита, $P_{\text{общ}}$ – периметр постгонита, $S_{\text{общ}}$ – площадь постгонита, S_1 – площадь основной части постгонита, S_2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 27-34. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий между группами кластеров по линейным размерам постгонитов.

Таблица 27. Результат апостериорного сравнения средних для площади основной части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S_1				
df = 586,00				
No.	г	{1}	{2}	{3}
		8461,0	3933,0	4219,8
1	б		0,000022	0,000022
2	м	0,000022		0,651859
3	с	0,000022	0,651859	

Таблица 28. Результат апостериорного сравнения средних для площади выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S_2				
df = 586,00				
No.	г	{1}	{2}	{3}
		3376,5	1670,6	3146,3
1	б		0,000022	0,122115
2	м	0,000022		0,000022
3	с	0,122115	0,000022	

Таблица 29. Результат апостериорного сравнения средних для периметра постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для $P_{\text{общ}}$				
df = 586,00				
No.	г	{1}	{2}	{3}
		493,77	378,34	386,65
1	б		0,000022	0,000022
2	м	0,000022		0,641962
3	с	0,000022	0,641962	

Таблица 30. Результат апостериорного сравнения средних для длины выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для H_2				
df = 586,00				
No.	г	{1}	{2}	{3}
		64,004	34,862	53,316
1	б		0,000022	0,000022
2	м	0,000022		0,000022
3	с	0,000022	0,000022	

Таблица 31. Результат апостериорного сравнения средних для высоты заднего отростка постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для H_3				
df = 586,00				
No.	г	{1}	{2}	{3}
		109,56	49,856	96,127
1	б		0,000022	0,000022
2	м	0,000022		0,000022
3	с	0,000022	0,000022	

Таблица 32. Результат апостериорного сравнения средних для общей площади постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для $S_{\text{общ}}$				
df = 586,00				
No.	г	{1}	{2}	{3}
		11843,	5606,6	7366,1
1	б		0,000022	0,000022
2	м	0,000022		0,000119
3	с	0,000022	0,000119	

Таблица 33. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин основной части и выступающей части постгонита.

Таблица 34. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения высоты основной и высоты выступающей частей постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения H2/L2. df = 586,00				
No.	г	{1}	{2}	{3}
1	б	,79173	,53618	,74721
2	м	0,000022	0,000022	0,054430
3	с	0,054430	0,000022	

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения L1/L2. df = 586,00				
No.	г	{1}	{2}	{3}
1	б	,91727	,83907	,91329
2	м	0,000781	0,000781	0,986328
3	с	0,986328	0,028192	

Примечания для табл. 27-34. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,19476 при $p=0,000$. б – группа кластеров с большим общим размером постгонитов, с – со средним, м – с маленьким. Н1 – высота основной части постгонита, Н2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2 – длина выступающей части постгонита, Н3 – высота заднего отростка постгонита, $P_{\text{общ}}$ – периметр постгонита, $S_{\text{общ}}$ – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 35-42. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий между кластерами из группы со средними размерами постгонитов по их линейным размерам.

Таблица 35. Результат апостериорного сравнения средних для площади основной части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S1			
df = 88,000			
No.	кластер	{1}	{2}
1	«meigeni»	4132,9	4505,2
2	«inornata»	0,077737	0,077737

Таблица 36. Результат апостериорного сравнения средних для площади выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S2			
df = 88,000			
No.	кластер	{1}	{2}
1	«meigeni»	2906,0	3935,7
2	«inornata»	0,000114	0,000114

Таблица 37. Результат апостериорного сравнения средних для периметра постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для P общ			
df = 88,000			
No.	кластер	{1}	{2}
1	«meigeni»	369,67	442,43
2	«inornata»	0,000113	

Таблица 38. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин основной части и выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения L1/L2			
df = 88,000			
No.	кластер	{1}	{2}
1	«meigeni»	1,0251	,54609
2	«inornata»	0,000113	0,000113

Таблица 39. Результат апостериорного сравнения средних для общей площади постгонита.

Таблица 40. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения высоты основной и высоты выступающей частей постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S общ			
df = 88,000			
No.	кластер	{1}	{2}
1	«meigeni»	7039,0	8440,9
2	«inornata»	0,000226	0,000226

Таблица 41. Результат апостериорного сравнения средних для высоты заднего отростка постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения H2/L2			
df = 88,000			
No.	кластер	{1}	{2}
1	«meigeni»	,77809	,64574
2	«inornata»	0,000158	0,000158

Таблица 42. Результат апостериорного сравнения средних для высоты выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для H3			
df = 88,000			
No.	кластер	{1}	{2}
1	«meigeni»	99,089	86,39
2	«inornata»	0,000299	0,000299

Post Hoc Test Tukey HSD для H2			
df = 88,000			
No.	кластер	{1}	{2}
1	«meigeni»	52,478	56,067
2	«inornata»	0,002705	0,002705

Примечания для табл. 35-42. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,129576 при $p=0,000$. H1 – высота основной части постгонита, H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, H3 - высота заднего отростка постгонита, P_{общ} – периметр постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 43-50. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий между кластерами из группы с маленькими размерами постгонитов по их линейным размерам.

Таблица 43. Результат апостериорного сравнения средних для площади основной части постгонита.

Таблица 44. Результат апостериорного сравнения средних для площади выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S1					
df = 133,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
1	«nigriseta»	4768,6	3054,5	2434,9	3874,2
2	«pluriseta»	0,000008	0,000008	0,049239	0,105617
3	«zachvatkini»	0,000008	0,049239		0,005778
4	cognata	0,105617	0,170187	0,005778	

Post Hoc Test Tukey HSD для S2					
df = 133,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
1	«nigriseta»	2040,3	1322,2	1001,5	1193,9
2	«pluriseta»	0,000008	0,000008	0,000008	0,000008
3	«zachvatkini»	0,000008	0,000009		0,320883
4	cognata	0,000008	0,596499	0,320883	

Таблица 45. Результат апостериорного сравнения средних для высоты выступающей части постгонита.

Таблица 46. Результат апостериорного сравнения средних для общей площади постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для H2					
df = 133,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
1	«nigriseta»	38,747	0,000008	0,000013	0,000031
2	«pluriseta»	0,000008	29,416	0,000073	0,789712
3	«zachvatkini»	0,000013	0,000073		0,401519
4	cognata	0,000031	0,789712	0,401519	

Post Hoc Test Tukey HSD для S общ					
df = 133,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
1	«nigriseta»	6814,4	0,000008	0,000008	0,000008
2	«pluriseta»	0,000008	4376,7	0,000012	0,127183
3	«zachvatkini»	0,000008	0,000012		0,000022
4	cognata	0,000008	0,127183	0,000022	

Таблица 47. Результат апостериорного сравнения средних для высоты заднего отростка постгонита.

Таблица 48. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин основной части и выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для H3					
df = 133,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
1	«nigriseta»	44,915	0,000008	0,000008	0,978295
2	«pluriseta»	0,000008	54,580	0,026174	0,208237
3	«zachvatkini»	0,000008	0,026174		0,005177
4	cognata	0,978295	0,208237	0,005177	

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения L1/L2					
df = 133,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
1	«nigriseta»	,76521	0,000651	0,000031	0,001139
2	«pluriseta»	0,000651	,88792	0,149095	0,102075
3	«zachvatkini»	0,000031	0,149095		0,793352
4	cognata	0,001139	0,102075	0,793352	

Таблица 49. Результат апостериорного сравнения средних для периметра постгонита.

Таблица 50. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения высоты основной и высоты выступающей частей постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для P общ					
df = 133,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
1	«nigriseta»	418,82	0,000008	0,000008	0,038184
2	«pluriseta»	0,000008	345,35	0,000008	0,002433
3	«zachvatkini»	0,000008	0,000008		0,000008
4	cognata	0,038184	0,002433	0,000008	

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения H2/L2					
df = 133,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
1	«nigriseta»	,49792	,50528	,84800	,58429
2	«pluriseta»	0,964912	0,964912	0,000008	0,178699
3	«zachvatkini»	0,000008	0,000008		0,260755
4	cognata	0,178699	0,260755	0,000008	

Примечания для табл. 43-50. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,009733 при $p=0,000$. H1 – высота основной части постгонита, H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, H3 - высота заднего отростка постгонита, P_{общ} – периметр постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 51-58. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий между кластерами из группы с большими размерами постгонитов по их линейным размерам.

Таблица 51. Результат апостериорного сравнения средних для площади основной части постгонита.

Таблица 52. Результат апостериорного сравнения средних для площади выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S1					
df = 358,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
		8331,2	8992,7	6863,6	10132,
1	«saltatrix»		0,326663	0,894782	0,822330
2	«pratorum»	0,326663		0,741642	0,948669
3	«athletica»	0,894782	0,741642		0,679956
4	maquilata	0,822330	0,948669	0,679956	

Post Hoc Test Tukey HSD для S2					
df = 358,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
		3265,3	3743,7	5963,3	3942,9
1	«saltatrix»		0,008597	0,004547	0,835092
2	«pratorum»	0,008597		0,032656	0,994863
3	«athletica»	0,004547	0,032656		0,283721
4	maquilata	0,835092	0,994863	0,283721	

Таблица 53. Результат апостериорного сравнения средних для периметра постгонита.

Таблица 54. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин основной и выступающей частей постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для P общ					
df = 358,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
		497,96	475,33	496,88	531,69
1	«saltatrix»		0,113507	0,999997	0,923844
2	«pratorum»	0,113507		0,979021	0,729035
3	«athletica»	0,999997	0,979021		0,968029
4	maquilata	0,923844	0,729035	0,968029	

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения L1/L2					
df = 358,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
		,92859	,87360	,75736	,97597
1	«saltatrix»		0,151315	0,606866	0,986401
2	«pratorum»	0,151315		0,841654	0,885780
3	«athletica»	0,606866	0,841654		0,679998
4	maquilata	0,986401	0,885780	0,679998	

Таблица 55. Результат апостериорного сравнения средних для общей площади постгонита.

Таблица 56. Результат апостериорного сравнения средних для высоты выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S общ					
df = 358,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
		11604,	12736,	12827,	14075,
1	«saltatrix»		0,113167	0,968904	0,795748
2	«pratorum»	0,113167		0,999987	0,961009
3	«athletica»	0,968904	0,999987		0,987756
4	maquilata	0,795748	0,961009	0,987756	

Post Hoc Test Tukey HSD для H2					
df = 358,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
		62,918	67,641	72,500	84,500
1	«saltatrix»		0,205196	0,878811	0,335276
2	«pratorum»	0,205196		0,982192	0,564795
3	«athletica»	0,878811	0,982192		0,911319
4	maquilata	0,335276	0,564795	0,911319	

Таблица 57. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения высоты основной и высоты выступающей частей постгонита.

Таблица 58. Результат апостериорного сравнения средних для высоты заднего отростка постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения H2/L2					
df = 358,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
		,80400	,72696	,83770	1,2464
1	«saltatrix»		0,005260	0,993008	0,002078
2	«pratorum»	0,005260		0,813816	0,000207
3	«athletica»	0,993008	0,813816		0,089860
4	maquilata	0,002078	0,000207	0,089860	

Post Hoc Test Tukey HSD для H3					
df = 358,00					
No.	кластер	{1}	{2}	{3}	{4}
		111,57	99,708	125,14	149,62
1	«saltatrix»		0,000874	0,847416	0,101571
2	«pratorum»	0,000874		0,430631	0,015993
3	«athletica»	0,847416	0,430631		0,724221
4	maquilata	0,101571	0,015993	0,724221	

Примечания для табл. 51-58. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,26252 при $p=0,000$. H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, H3 - высота заднего отростка постгонита, P_{общ} – периметр постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 59-64. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий между видами внутри кластера «saltatrix» по линейным размерам постгонитов.

Таблица 59. Результат апостериорного сравнения средних для высоты заднего отростка постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для H3								
df = 281,00								
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}
		78,871	129,10	96,628	156,57	77,100	71,202	93,227
1	acuminata		0,000026	0,000026	0,000026	0,999818	0,015480	0,000026
2	saltatrix	0,000026		0,000026	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026
3	nigrofasciata	0,000026	0,000026		0,000026	0,001909	0,000026	0,737387
4	pallida	0,000026	0,000026	0,000026		0,000026	0,000026	0,000026
5	stackelbergi	0,999818	0,000026	0,001909	0,000026		0,921048	0,025335
6	sibirica	0,015480	0,000026	0,000026	0,000026	0,921048		0,000026
7	tshernovae	0,000026	0,000026	0,737387	0,000026	0,025335	0,000026	

Таблица 60. Результат апостериорного сравнения средних для общей площади постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S общ								
df = 281,00								
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}
		5781,8	14324,	10229,	12347,	8490,4	7834,3	9403,5
1	acuminata		0,000026	0,000026	0,000026	0,012144	0,000027	0,000026
2	saltatrix	0,000026		0,000026	0,157719	0,000026	0,000026	0,000026
3	nigrofasciata	0,000026	0,000026		0,132639	0,343119	0,000026	0,273848
4	pallida	0,000026	0,157719	0,132639		0,009291	0,000028	0,007471
5	stackelbergi	0,012144	0,000026	0,343119	0,009291		0,988350	0,929399
6	sibirica	0,000027	0,000026	0,000026	0,000028	0,988350		0,008293
7	tshernovae	0,000026	0,000026	0,273848	0,007471	0,929399	0,008293	

Таблица 61. Результат апостериорного сравнения средних для периметра постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для P общ								
df = 281,00								
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}
		383,22	553,52	468,36	521,48	388,42	480,79	405,96
1	acuminata		0,000026	0,000026	0,000026	0,999952	0,000026	0,019865
2	saltatrix	0,000026		0,000026	0,546660	0,000026	0,000026	0,000026
3	nigrofasciata	0,000026	0,000026		0,062204	0,000328	0,855125	0,000026
4	pallida	0,000026	0,546660	0,062204		0,000027	0,351763	0,000026
5	stackelbergi	0,999952	0,000026	0,000328	0,000027		0,000060	0,966909
6	sibirica	0,000026	0,000026	0,855125	0,351763	0,000060		0,000026
7	tshernovae	0,019865	0,000026	0,000026	0,000026	0,966909	0,000026	

Таблица 62. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин основной части и выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения L1/L2								
df = 281,00								
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}
		1,1295	,91347	,55430	,83225	,93497	,73205	,92736
1	acuminata		0,000026	0,000026	0,079893	0,535300	0,000026	0,000049
2	saltatrix	0,000026		0,000026	0,988008	0,999994	0,003398	0,999837
3	nigrofasciata	0,000026	0,000026		0,151148	0,009928	0,031171	0,000026
4	pallida	0,079893	0,988008	0,151148		0,993195	0,977142	0,979346
5	stackelbergi	0,535300	0,999994	0,009928	0,993195		0,575777	1,000000
6	sibirica	0,000026	0,003398	0,031171	0,977142	0,575777		0,019567
7	tshernovae	0,000049	0,999837	0,000026	0,979346	1,000000	0,019567	

Таблица 63. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения высоты основной и высоты выступающей частей постгонита.

		Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения H2/L2						
		df = 281,00						
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}
		,57811	,87999	,69145	1,1499	,87565	,51673	1,1421
1	acuminata		0,000026	0,000027	0,000026	0,000036	0,309877	0,000026
2	saltatrix	0,000026		0,000026	0,000117	1,000000	0,000026	0,000026
3	nigrofasciata	0,000027	0,000026		0,000026	0,042927	0,000026	0,000026
4	pallida	0,000026	0,000117	0,000026		0,016456	0,000026	1,000000
5	stackelbergi	0,000036	1,000000	0,042927	0,016456		0,000026	0,000386
6	sibirica	0,309877	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026		0,000026
7	tshernovae	0,000026	0,000026	0,000026	1,000000	0,000386	0,000026	

Таблица 64. Результат апостериорного сравнения средних для площади выступающей части постгонита.

		Post Hoc Test Tukey HSD для S2						
		df = 281,00						
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}
		1193,4	3986,6	3821,2	3500,2	3838,2	2478,6	3240,9
1	acuminata		0,000026	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026
2	saltatrix	0,000026		0,559982	0,614300	0,998590	0,000026	0,000026
3	nigrofasciata	0,000026	0,559982		0,934188	1,000000	0,000026	0,000287
4	pallida	0,000026	0,614300	0,934188		0,980574	0,017799	0,978216
5	stackelbergi	0,000026	0,998590	1,000000	0,980574		0,000269	0,425782
6	sibirica	0,000026	0,000026	0,000026	0,017799	0,000269		0,000074
7	tshernovae	0,000026	0,000026	0,000287	0,978216	0,425782	0,000074	

Примечания для табл. 59-64. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,001636 при $p=0,000$. H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, H3 - высота заднего отростка постгонита, P_{общ} – периметр постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 65-70. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий между видами внутри кластера «pratorum» по линейным размерам постгонитов.

Таблица 65. Результат апостериорного сравнения средних для общей площади постгонита. Таблица 66. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин основной и выступающей частей постгонита.

		Post Hoc Test Tukey HSD для S общ				
		df = 65,000				
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		18070,	9806,1	9655,5	9673,3	13482,
1	pratorum		0,000127	0,000127	0,000127	0,000127
2	conifera	0,000127		0,999178	0,999528	0,000128
3	jacutica	0,000127	0,999178		1,000000	0,000312
4	ornata	0,000127	0,999528	1,000000		0,000327
5	brevifasciata	0,000127	0,000128	0,000312	0,000327	

		Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения L1/L2				
		df = 65,000				
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
		,81673	,88579	,94481	,90116	1,2137
1	pratorum		0,318120	0,723320	0,922690	0,002431
2	conifera	0,318120		0,977023	0,999890	0,015483
3	jacutica	0,723320	0,977023		0,997907	0,313047
4	ornata	0,922690	0,999890	0,997907		0,177852
5	brevifasciata	0,002431	0,015483	0,313047	0,177852	

Таблица 67. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения высоты основной и высоты выступающей частей постгонита.

Таблица 68. Результат апостериорного сравнения средних для периметра постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения H2/L2						
df = 65,000						
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	pratorum	55324	81197	84168	74623	97745
2	conifera	0,000127	0,000127	0,000259	0,021563	0,000127
3	jacutica	0,000259	0,988198	0,988198	0,815172	0,061389
4	ornata	0,021563	0,815172	0,785784	0,785784	0,490967
5	brevifasciata	0,000127	0,061389	0,490967	0,056512	0,056512

Таблица 69. Результат апостериорного сравнения средних для высоты выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для P общ						
df = 65,000						
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	pratorum	562,31	425,48	406,89	427,93	544,17
2	conifera	0,000127	0,000127	0,000127	0,000127	0,839982
3	jacutica	0,000127	0,819609	0,819609	0,999918	0,000127
4	ornata	0,000127	0,999918	0,903393	0,903393	0,000129
5	brevifasciata	0,839982	0,000127	0,000129	0,000191	0,000191

Таблица 70. Результат апостериорного сравнения средних для высоты заднего отростка постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S2						
df = 65,000						
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	pratorum	4237,1	3395,8	5241,2	3990,0	3034,9
2	conifera	0,000143	0,000143	0,199761	0,983226	0,080033
3	jacutica	0,199761	0,001282	0,001282	0,685300	0,930775
4	ornata	0,983226	0,685300	0,277368	0,277368	0,006819
5	brevifasciata	0,080033	0,930775	0,006819	0,548922	0,548922

Post Hoc Test Tukey HSD для H3						
df = 65,000						
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}
1	pratorum	126,70	84,405	83,640	98,500	99,178
2	conifera	0,000127	0,000127	0,000127	0,000130	0,000133
3	jacutica	0,000127	0,999884	0,999884	0,045835	0,032183
4	ornata	0,000130	0,045835	0,204043	0,204043	0,168237
5	brevifasciata	0,000133	0,032183	0,168237	0,999980	0,999980

Примечания для табл. 65-70. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,007884 при p = 0,000. H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2 – длина выступающей части постгонита, H3 – высота заднего отростка постгонита, P_{общ} – периметр постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1 – площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 71-76. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий между видами внутри кластера «meigeni» по линейным размерам постгонитов.

Таблица 71. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин основной и выступающей частей постгонита.

Таблица 72. Результат апостериорного сравнения средних для высоты заднего отростка постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения L1/L2					
df = 65,000					
No.	sp	{1}	{2}	{4}	
1	meigeni	1,2730	83291	1,2936	87392
2	variegata	0,000153	0,988741	0,000153	0,683193
3	femorata	0,988741	0,000153	0,000153	0,000153
4	mosquensis	0,000153	0,683193	0,000153	0,000153

Post Hoc Test Tukey HSD для H3					
df = 65,000					
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}
1	meigeni	94,086	113,20	102,48	83,623
2	variegata	0,000167	0,000167	0,117376	0,032184
3	femorata	0,117376	0,000166	0,000166	0,000153
4	mosquensis	0,032184	0,000153	0,000153	0,000153

Таблица 73. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения высоты основной и высоты выступающей частей постгонита.

Таблица 74. Результат апостериорного сравнения средних для периметра постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения H2/L2					
df = 65,000					
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}
1	meigeni	87382	62022	77820	90410
2	variegata	0,000153	0,000153	0,106516	0,885308
3	femorata	0,106516	0,000153	0,000153	0,000155
4	mosquensis	0,885308	0,000153	0,000155	0,000155

Post Hoc Test Tukey HSD для P общ					
df = 65,000					
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}
1	meigeni	313,40	419,01	387,27	316,64
2	variegata	0,000153	0,000153	0,000153	0,930496
3	femorata	0,000153	0,000153	0,000153	0,000153
4	mosquensis	0,930496	0,000153	0,000153	0,000153

Таблица 75. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин основной и выступающей частей постгонита.

Таблица 76. Результат апостериорного сравнения средних для периметра постгонита.

сравнения средних для площади выступающей части постгонита. сравнения средних для общей площади постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S2					
df = 65,000					
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}
		2015,4	3939,3	2744,7	2297,3
1	meigeni		0,000153	0,011924	0,613540
2	variegata	0,000153		0,000153	0,000153
3	femorata	0,011924	0,000153		0,004122
4	mosquensis	0,613540	0,000153	0,004122	

Post Hoc Test Tukey HSD для S общ					
df = 65,000					
No.	sp	{1}	{2}	{3}	{4}
		4512,6	9010,2	7228,7	5507,9
1	meigeni		0,000153	0,000153	0,001722
2	variegata	0,000153		0,000153	0,000153
3	femorata	0,000153	0,000153		0,000153
4	mosquensis	0,001722	0,000153	0,000153	

Примечания для табл. 71-76. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,005479 при $p=0,000$. H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, H3 - высота заднего отростка постгонита, P_{общ} – периметр постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблица 77-82. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий между видами внутри кластера «pluriseta» по линейным размерам постгонитов.

Таблица 77. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин основной и выступающей частей постгонита.

Таблица 78. Результат апостериорного сравнения средних для высоты заднего отростка постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения L1/L2			
df = 45,000			
No.	sp	{1}	{2}
		,92391	,85343
1	nigriventris		0,213152
2	pluriseta	0,213152	

Post Hoc Test Tukey HSD для H3			
df = 45,000			
No.	sp	{1}	{2}
		64,792	44,794
1	nigriventris		0,000120
2	pluriseta	0,000120	

Таблица 79. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения высоты основной и высоты выступающей частей постгонита.

Таблица 80. Результат апостериорного сравнения средних для периметра постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения H2/L2			
df = 45,000			
No.	sp	{1}	{2}
		,53972	,47227
1	nigriventris		0,001666
2	pluriseta	0,001666	

Post Hoc Test Tukey HSD для P общ			
df = 45,000			
No.	sp	{1}	{2}
		371,61	320,19
1	nigriventris		0,000120
2	pluriseta	0,000120	

Таблица 81. Результат апостериорного сравнения средних для площади выступающей части постгонита. Таблица 82. Результат апостериорного сравнения средних для общей площади постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S2				
df = 45,000				
No.	sp	{1}	{2}	
1	nigriventris	1447,2	1202,3	
2	pluriseta	0,000126		0,000126

Post Hoc Test Tukey HSD для S общ				
df = 45,000				
No.	sp	{1}	{2}	
1	nigriventris	4949,3	3828,0	
2	pluriseta	0,000120		0,000120

Примечания для табл. 77-82. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,14049 при $p=0,000$. H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, H3 - высота заднего отростка постгонита, P_{общ} – периметр постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 83-88. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий между видами внутри кластера «zachvatkini» по линейным размерам постгонитов.

Таблица 83. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин основной и выступающей частей постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения L1/L2				
df = 10,000				
No.	sp	{1}	{2}	{3}
1	palposa	,80482	1,3473	,89717
2	zachvatkini	0,000968	0,000968	0,642462
3	triangulina	0,642462	0,004565	0,004565

Таблица 84. Результат апостериорного сравнения средних для высоты заднего отростка постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для H3				
df = 10,000				
No.	sp	{1}	{2}	{3}
1	palposa	57,436	66,734	61,461
2	zachvatkini	0,031648		0,422506
3	triangulina	0,422506	0,279970	0,279970

Таблица 85. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения высоты основной и высоты выступающей частей постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения H2/L2				
df = 10,000				
No.	sp	{1}	{2}	{3}
1	palposa	,67766	1,0723	,83662
2	zachvatkini	0,002245		0,187634
3	triangulina	0,187634	0,055430	0,055430

Таблица 86. Результат апостериорного сравнения средних для периметра постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для P общ				
df = 10,000				
No.	sp	{1}	{2}	{3}
1	palposa	249,94	306,00	251,07
2	zachvatkini	0,005814		0,996335
3	triangulina	0,996335	0,009080	0,009080

Таблица 87. Результат апостериорного сравнения средних для площади выступающей части постгонита.

Таблица 88. Результат апостериорного сравнения средних для общей площади постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S2				
df = 10,000				
No.	sp	{1}	{2}	{3}
		892,21	1450,5	688,99
1	palposa		0,000262	0,060465
2	zachvatkini	0,000262		0,000202
3	triangulina	0,060465	0,000202	

Post Hoc Test Tukey HSD для S общ				
df = 10,000				
No.	sp	{1}	{2}	{3}
		2518,9	5083,5	2935,9
1	palposa		0,000200	0,252945
2	zachvatkini	0,000200		0,000211
3	triangulina	0,252945	0,000211	

Примечания для табл. 83-88. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса =0,003145 при $p=0,00011$. H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, H3 - высота заднего отростка постгонита, P_{общ} – периметр постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 89-91. Результаты исследования кластеров меромиз методом дискриминантного анализа.

Таблица 89. Итоговая таблица анализа данных.

Анализ дискриминантных функций. В модели 8 переменных и 8 групп. F (56,3091)=69,872 $p<0,0000$						
N=588	λ	λ	F (λ_p) (7,573)	p	Toler.	R ²
H1	0,017104	0,714337	32,7347	0,000000	0,184180	0,815820
L1	0,017742	0,688646	37,0097	0,000000	0,369332	0,630668
L2	0,016808	0,726881	30,7571	0,000000	0,273483	0,726517
H3	0,043353	0,281821	208,6012	0,000000	0,142418	0,857582
P общ	0,019006	0,642837	45,4801	0,000000	0,100971	0,899029
S общ	0,016103	0,758715	26,0321	0,000000	0,075798	0,924202
S2	0,014398	0,848567	14,6080	0,000000	0,204857	0,795143
H2	0,013313	0,917707	7,3403	0,000000	0,242203	0,757797

Таблица 90. Дискриминантные функции (канонические корни).

Корни	Хи-квадрат критерий последовательности корней					
	Eigenval.	Канонические Корни	λ_w	χ^2	df	p
0	4,817736	0,910006	0,012218	2550,422	56	0,000000
1	3,594941	0,884516	0,071079	1530,854	42	0,000000
2	0,761734	0,657554	0,326604	647,905	30	0,000000
3	0,433844	0,550067	0,575390	320,018	20	0,000000
4	0,171801	0,382901	0,825019	111,370	12	0,000000
5	0,018466	0,134651	0,966758	19,574	6	0,003296
6	0,015630	0,124055	0,984610	8,980	2	0,011221

Таблица 91. Структурные коэффициенты.

Переменные	Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций						
	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4	Корень 5	Корень 6	Корень 7
H1	-0,655803	1,19661	0,14925	-0,32004	0,07400	1,18807	-0,70159
L1	-0,217371	-0,87756	-0,30428	-0,09945	-1,00485	0,36909	-0,71395
L2	-0,404282	-1,01667	-0,07125	0,28240	0,08235	0,73907	1,06395
H3	2,443185	0,04589	0,41097	0,08963	-0,26375	0,26885	0,84637
P общ	-0,977394	1,50833	0,48607	1,36993	-1,33047	-1,31610	0,58853
S общ	-0,366374	-0,55318	-1,64849	-1,92219	1,91872	-0,00563	0,00608
S2	0,298571	0,17091	0,46302	1,28961	0,13174	0,65756	-1,53474
H2	-0,011619	-0,51610	-0,41244	-0,12595	0,10772	-1,65075	0,34214
Eigenval	4,817736	3,59494	0,76173	0,43384	0,17180	0,01847	0,01563
Cum.Prop	0,490897	0,85720	0,93481	0,97902	0,99653	0,99841	1,00000

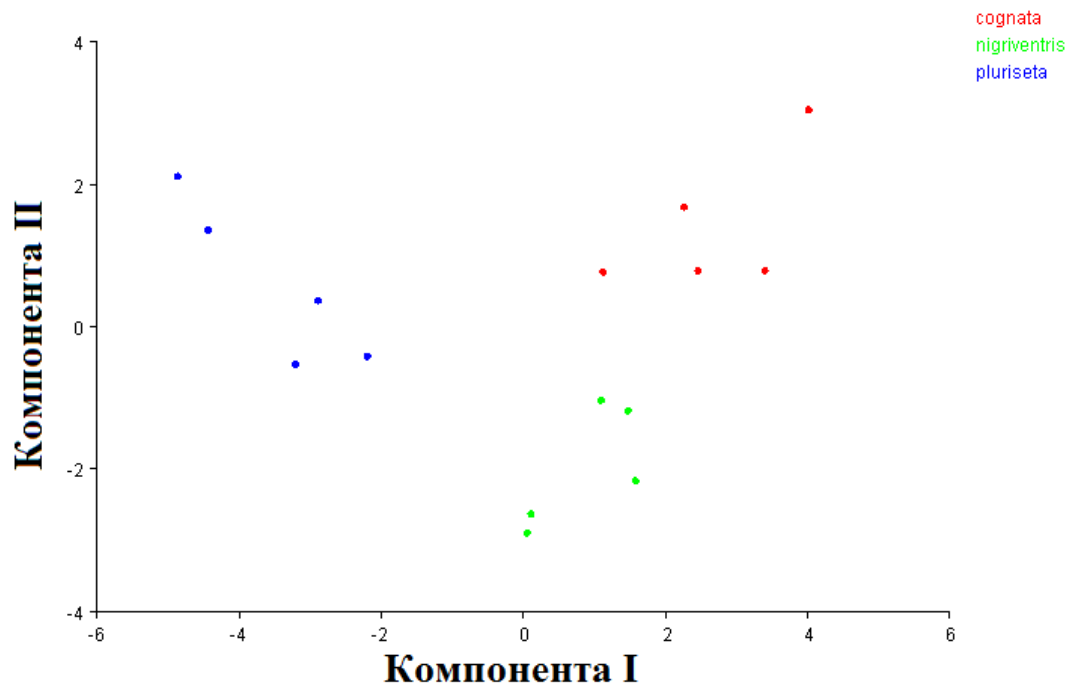
Примечания для табл. 89 – 91: Toler.=1/коэффициент вздутия дисперсии. $R^2=1 - Toler.$
Eigenval. – собственные значения каждой дискриминантной функции. Cum.Prop –
кумулятивная доля объясненной дисперсии. λ_w – Лямбда Вилкса. λ_p – частная лямбда.

Таблица 92. Внутрикластерные различия между видами по расстоянию Махаланобиса (D_m).

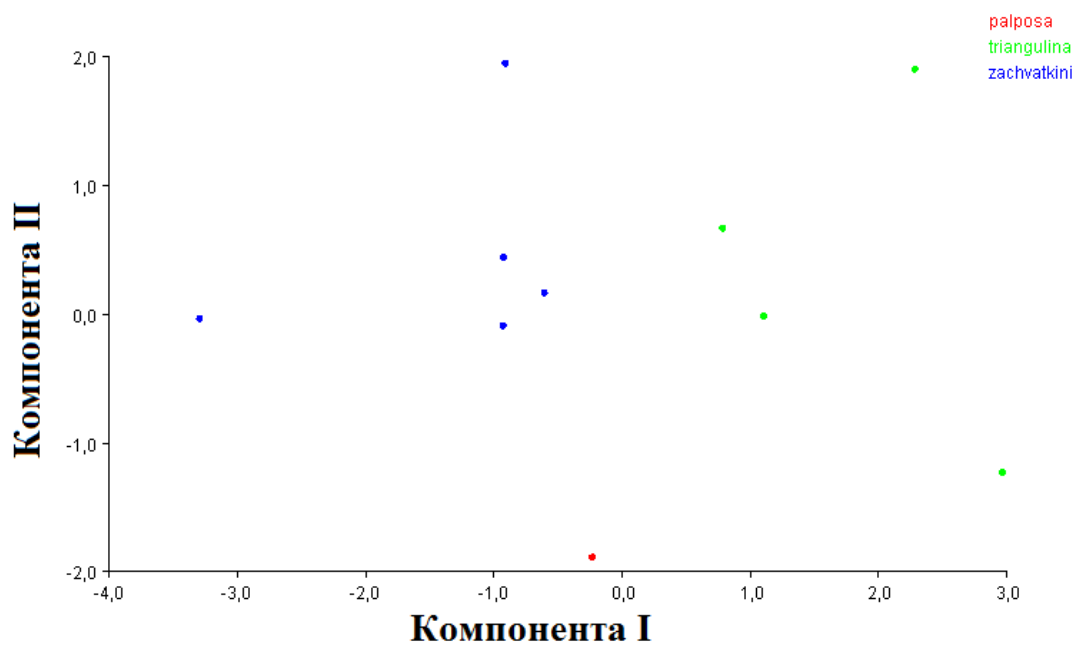
Кластер	Сравниваемые виды	Дистанция Махаланобиса	Кластер	Сравниваемые виды	Дистанция Махаланобиса
«pluriseta»	M. nigriventris M. cognata	3,8	«saltatrix»	M. stackelbergi M. nigrofasciata	19,3
	M. pluriseta M. cognata	6,2		M. tshernovae M. nigrofasciata	16,6
	M. pluriseta M. nigriventris	5,1		M. tshernovae M. saltatrix	12,4
«zachvatkini»	M. triangulina M. palposa **	3,0		M. stackelbergi M. acuminata	15,8
	M. zachvatkini M. palposa ***	2,6		M. saltatrix M. pallida	24,3
	M. zachvatkini M. triangulina	3,1		M. tshernovae M. stackelbergi	22,0
«meigeni»	M. femorata M. meigeni	7,7		M. tshernovae M. pallida	23,0
	M. mosquensis M. variegata	4,7		M. nigrofasciata M. acuminata	21,6
	M. femorata M. variegata	7,7		M. saltatrix M. nigrofasciata	22,6

	M. femorata M. mosquensis	9,3		M. pallida M. nigrofasciata	20,4
	M. meigeni M. variegata	9,2		M. stackelbergi M. saltatrix	24,2
	M. meigeni M. mosquensis	11,4		M. sibirica M. nigrofasciata	43,0
«pratorum»	M. jacutica M. conifera	6,3		M. sibirica M. pallida	38,6
	M. brevifasciata M. conifera	8,0		M. stackelbergi M. pallida	22,8
	M. brevifasciata M. jacutica *	10,5		M. stackelbergi M. sibirica	30,3
	M. brevifasciata M. pratorum	10,3		M. tshernovae M. acuminata	29,8
	M. conifera M. ornata	12,3		M. sibirica M. saltatrix	45,6
	M. conifera M. pratorum	11,0		M. tshernovae M. sibirica	47,2
	M. jacutica M. ornata *	12,5		M. saltatrix M. acuminata	31,5
	M. jacutica M. pratorum	15,3		M. sibirica M. acuminata	30,7
	M. brevifasciata M. ornata *	17,5		M. pallida M. acuminata	31,0
	M. ornata M. pratorum	20,7	«athletica»	M. athletica M. maculata **	12,9

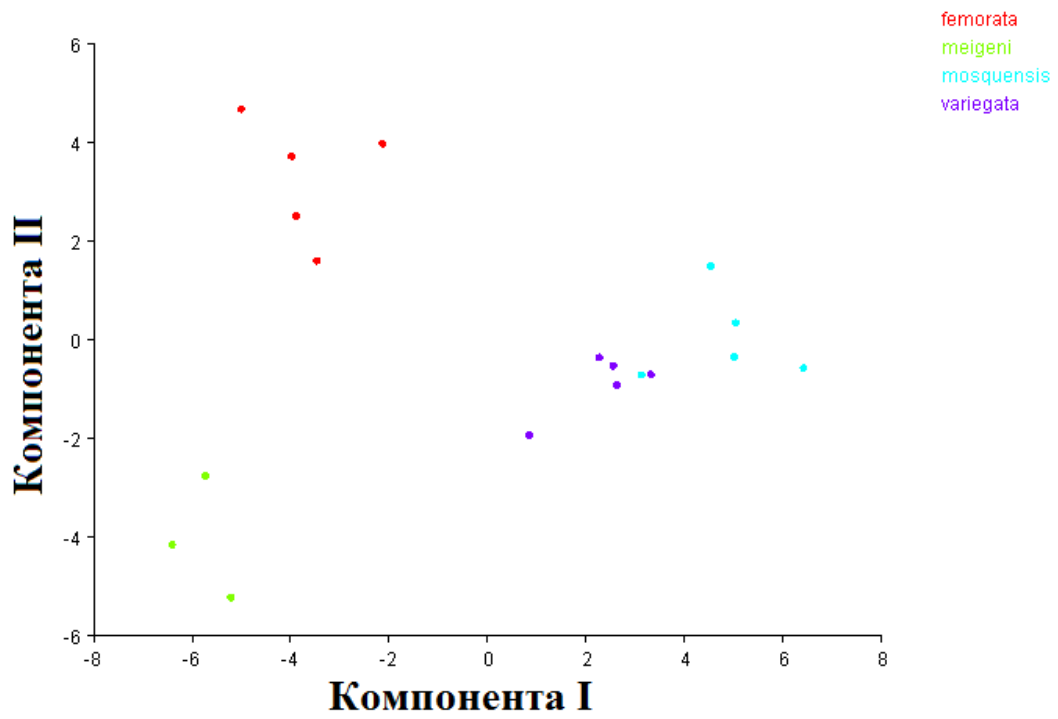
Примечания для табл. 92: $p < 0.05$; * - $p = 0.3$; ** - $p = 0.1$; *** - $p = 0.16$.



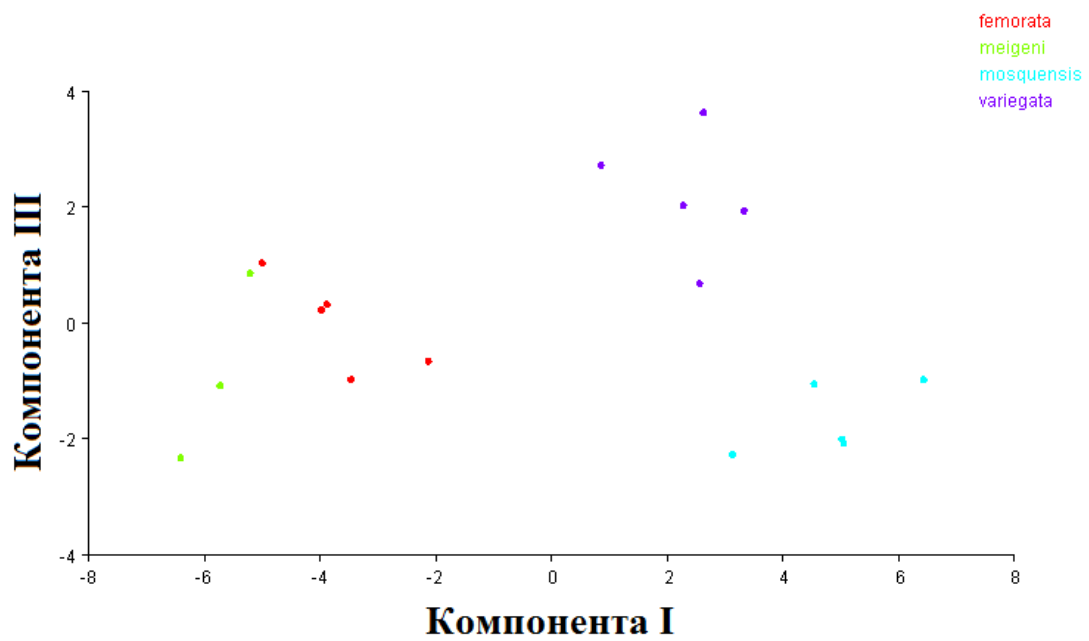
39



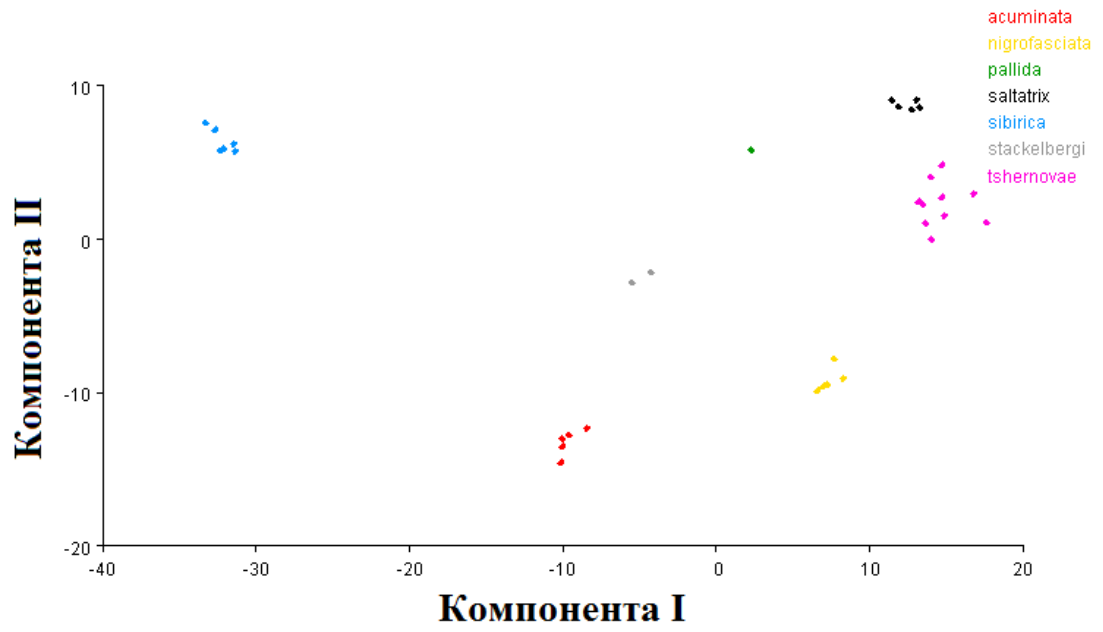
40



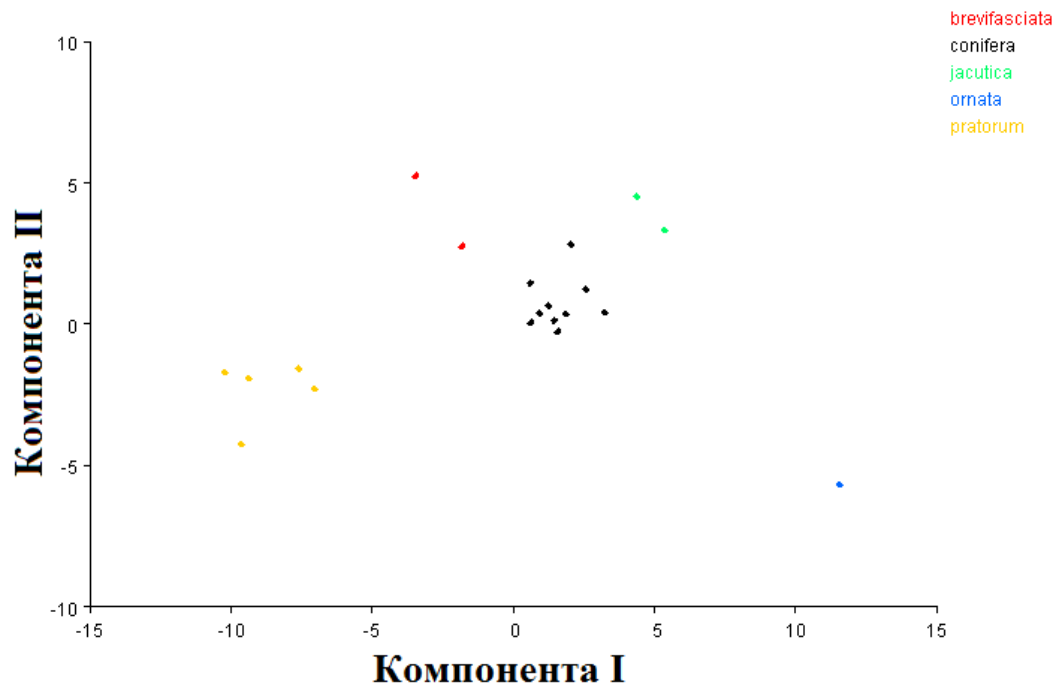
41



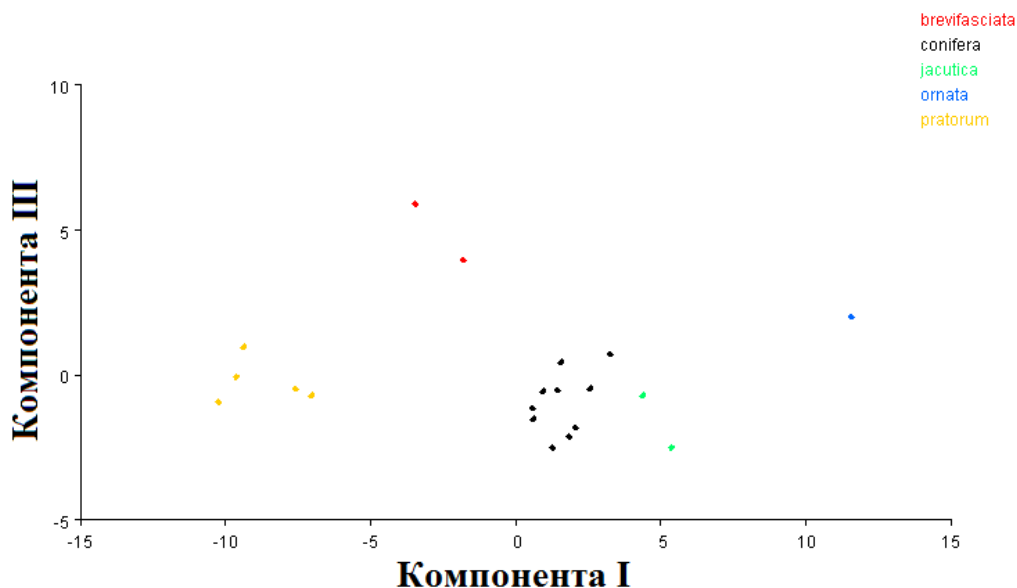
42



43



44



45

Рисунки 39-46. Распределение видов внутри кластеров по I, II и III компонентам: 39 – внутри кластера «pluriseta», 40 – «zachvatkini», 41, 42 – «meigeni», 43 «saltatrix», 44, 45 – «pratorum».

Таблицы 93-95. Результаты исследования кластеров методом дискриминантного анализа.

Таблица 93. Итоговая таблица анализа данных.

Анализ дискриминантных функций. В модели 4 переменных и 7 групп. F (24,2143)=21,438 p<0,0000						
N=624	λ_w	λ_p	F (λ_p) (6,614)	p	Toler.	R ²
1	0,517593	0,912042	9,86912	0,000000	0,238038	0,761962
2	0,515239	0,916208	9,35888	0,000000	0,232319	0,767682
3	0,554357	0,851555	17,83893	0,000000	0,694420	0,305580
4	0,490323	0,962765	3,95776	0,000680	0,665351	0,334649

Таблица 94. Дискриминантные функции (канонические корни).

Корни	Хи-квадрат критерий последовательности корней					
	Eigenval.	Канонические Корни	λ_w	χ^2	df	p
0	0,690436	0,639091	0,464887	472,5983	28	0,000000
1	0,186333	0,396316	0,785861	148,6816	18	0,000000
2	0,051907	0,222139	0,932293	43,2565	10	0,000004
3	0,019694	0,138975	0,980686	12,0334	4	0,017105

Таблица 95. Структурные коэффициенты.

Перемен-	Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций.			
	Корень	Корень	Корень	Корень
1	-0,759996	-0,252843	-1,54313	1,09322
2	0,351303	1,242959	0,93063	-1,33390
3	-0,685139	-0,094434	0,81527	-0,54914
4	0,206978	-0,104328	0,54392	1,07334
Eigenval.	0,690436	0,186333	0,05191	0,01969
Cum.Prop	0,728023	0,924501	0,97923	1,00000

Примечания для табл. 93 - 95: Toler.=1/коэффициент вздутия дисперсии. $R^2=1 - \text{Toler.}$
 Eigenval. – собственные значения каждой дискриминантной функции. Cum.Prop –
 кумулятивная доля объясненной дисперсии. λ_w – Лямбда Вилкса. λ_p – частная лямбда. 1 –
 длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке.
 4 – длина щитка.

Таблицы 96-101. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий
 между кластерами по признакам внешней морфологии.

Таблица 96. Результат апостериорного сравнения средних для длины средней полосы
 среднеспинки.

Post Hoc Test Tukey HSD для 1								
df = 617,00								
No.	klaster	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}
		7111,7	6919,7	6660,1	7362,8	6041,6	6263,6	5836,5
1	saltatrix		0,312562	0,001397	0,161151	0,000026	0,000026	0,000026
2	nigriseta	0,312562		0,417479	0,003663	0,000026	0,001688	0,000026
3	pluriseta	0,001397	0,417479		0,000033	0,000084	0,305511	0,001065
4	pratorum	0,161151	0,003663	0,000033		0,000026	0,000026	0,000026
5	meigeni	0,000026	0,000026	0,000084	0,000026		0,845854	0,938389
6	inornata	0,000026	0,001688	0,305511	0,000026	0,845854		0,505405
7	zachvatkini	0,000026	0,000026	0,001065	0,000026	0,938389	0,505405	

Таблица 97. Результат апостериорного сравнения средних для длины среднеспинки.

Post Hoc Test Tukey HSD для 2								
df = 617,00								
No.	klaster	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}
		7136,0	6975,1	6675,7	7433,2	6853,0	6937,2	5836,5
1	saltatrix		0,318235	0,000054	0,008272	0,004862	0,728830	0,000026
2	nigriseta	0,318235		0,090113	0,000117	0,852989	0,999969	0,000026
3	pluriseta	0,000054	0,090113		0,000026	0,689304	0,610118	0,000045
4	pratorum	0,008272	0,000117	0,000026		0,000026	0,012483	0,000026
5	meigeni	0,004862	0,852989	0,689304	0,000026		0,997083	0,000026
6	inornata	0,728830	0,999969	0,610118	0,012483	0,997083		0,000026
7	zachvatkini	0,000026	0,000026	0,000045	0,000026	0,000026	0,000026	

Таблица 98. Результат апостериорного сравнения средних для длины полосы на щитке.

Post Hoc Test Tukey HSD для 3								
df = 617,00								
No.	klaster	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}
		1990,6	2193,5	2155,3	2059,9	887,73	1010,1	1650,9
1	saltatrix		0,065335	0,545765	0,978645	0,000026	0,000026	0,222086
2	nigriseta	0,065335		0,999813	0,802727	0,000026	0,000026	0,007444
3	pluriseta	0,545765	0,999813		0,978752	0,000026	0,000026	0,033923
4	pratorum	0,978645	0,802727	0,978752		0,000026	0,000026	0,130350
5	meigeni	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026		0,972418	0,000041
6	inornata	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026	0,972418		0,009110
7	zachvatkini	0,222086	0,007444	0,033923	0,130350	0,000041	0,009110	

Таблица 99. Результат апостериорного сравнения средних для длины щитка.

Post Hoc Test Tukey HSD для 4								
df = 617,00								
No.	klaster	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}
		2291,6	2298,0	2260,4	2351,5	2222,2	2417,9	1896,9
1	saltatrix		0,999998	0,994885	0,790400	0,549634	0,447765	0,000029
2	nigriseta	0,999998		0,993212	0,935529	0,670406	0,607646	0,000036
3	pluriseta	0,994885	0,993212		0,702436	0,993351	0,371515	0,000437
4	pratorum	0,790400	0,935529	0,702436		0,145484	0,970950	0,000026
5	meigeni	0,549634	0,670406	0,993351	0,145484		0,083456	0,001111
6	inornata	0,447765	0,607646	0,371515	0,970950	0,083456		0,000027
7	zachvatkini	0,000029	0,000036	0,000437	0,000026	0,001111	0,000027	

Таблица 100. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин средней полосы среднеспинки и самой среднеспинки.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения 1/2								
df = 617,00								
No.	klaster	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}
		,99662	,99174	,99761	,99082	,88152	,90440	1,0000
1	saltatrix		0,994634	1,000000	0,993165	0,000026	0,000026	0,999989
2	nigriseta	0,994634		0,998232	1,000000	0,000026	0,000026	0,998604
3	pluriseta	1,000000	0,998232		0,997198	0,000026	0,000026	0,999999
4	pratorum	0,993165	1,000000	0,997198		0,000026	0,000026	0,997867
5	meigeni	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026		0,667023	0,000026
6	inornata	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026	0,667023		0,000036
7	zachvatkini	0,999989	0,998604	0,999999	0,997867	0,000026	0,000036	

Таблица 101. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин полосы на щитке и самого щитка.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения 3/4								
df = 617,00								
No.	klaster	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}
		,87773	,95523	,95490	,88367	,41968	,42460	,86886
1	saltatrix		0,136792	0,421809	0,999998	0,000026	0,000026	0,999999
2	nigriseta	0,136792		1,000000	0,572860	0,000026	0,000026	0,840607
3	pluriseta	0,421809	1,000000		0,741874	0,000026	0,000026	0,880130
4	pratorum	0,999998	0,572860	0,741874		0,000026	0,000026	0,999991
5	meigeni	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026		1,000000	0,000026
6	inornata	0,000026	0,000026	0,000026	0,000026	1,000000		0,000026
7	zachvatkini	0,999999	0,840607	0,880130	0,999991	0,000026	0,000026	

Примечания для табл. 96-101. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,455965 при $p=0,000$. 1 – длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке. 4 – длина щитка.

Таблица 102. Данные корреляционного анализа признаков внешней морфологии для каждого из исследованных видов меромиз.

		1	2	3	4	1/2	3/4
Все вместе		0,12	0,07	0,05	-0,04	0,1	0,07
sp	acuminata	0,06	0,03	0,06	0,18	0,1	-0,09
	conifera	-0,1	-0,23	0,32	-0,00	0,27	0,31
	femorata	0,01	0,12	-0,02	-0,00	-0,05	-0,02
	inornata	0,14	-0,22	0,09	0,22	0,26	0,1
	meigeni	-0,85	0,63	-0,69	0,85	-0,82	-0,86
	saltatrix	0,04	0,03	-0,09	-0,00	0,02	-0,1

mosquensis	-0,32	-0,09	-0,21	0,13	-0,32	-0,21
nigriseta	0,2	0,23	-0,07	-0,04	-0,02	-0,06
nigrofasciata	-0,25	-0,23	-0,04	-0,27	-0,11	0,11
niriventris	-0,04	-0,09	0,33	-0,04	0,16	0,04
palposa	0,31	0,31	-0,65	0,35	—	-0,6
pluriseta	0,29	0,29	0,03	0,03	—	—
pratorum	0,3	0,3	0,1	0,14	—	-0,01
sibirica	0,11	0,05	-0,34	0,08	0,21	-0,35
tshernovae	-0,24	-0,24	-0,3	-0,3	—	—
variegata	0,19	-0,2	0,15	0,01	0,25	0,1
zachvatkini	0,95	0,95	0,84	0,84	—	—

Примечания для табл.102. $S_{\text{общ}}$ при $p < 0,05$. Красным выделены значения, указывающие на наличие корреляции. 1 – длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке. 4 – длина щитка.

Таблицы 103-105. Результаты исследования популяций *M. saltatrix* методом дискриминантного анализа.

Таблица 103. Итоговая таблица анализа данных.

N=184	Анализ дискриминантных функций. В модели 4 переменных и 10 групп. F (36,642)=5,5090 p<0,0000					
	λ_w	λ_p	F (λ_p) (9,171)	p	Toler.	R ²
S ₁	0,518015	0,704471	7,970579	0,000000	0,903109	0,096891
S ₂	0,420293	0,868267	2,882665	0,003395	0,898071	0,101929
H ₂ /L ₂	0,405116	0,900797	2,092444	0,032641	0,535473	0,464527
L ₁ /L ₂	0,398999	0,914606	1,773982	0,076368	0,508558	0,491442

Таблица 104. Дискриминантные функции (канонические корни).

Корни	Хи-квадрат критерий последовательности корней					
	Eigenval.	Канонические Корни	λ_w	χ^2	df	p
0	0,709233	0,644160	0,364927	177,4183	36	0,000000
1	0,443259	0,554188	0,623745	83,0744	24	0,000000
2	0,098237	0,299082	0,900226	18,4993	14	0,184976
3	0,011468	0,106482	0,988662	2,0070	6	0,919057

Таблица 105. Структурные коэффициенты.

Переменные	Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций.			
	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4
S ₁	0,865562	0,195851	0,110563	0,55453
S ₂	0,218077	0,425699	-0,885604	-0,31690
H ₂ /L ₂	-0,453658	0,435354	-0,565322	1,07358
L ₁ /L ₂	-0,016302	0,642676	0,546666	-1,11991
Eigenval.	0,709233	0,443259	0,098237	0,01147
Cum.Prop	0,561903	0,913083	0,990914	1,00000

Примечания для табл. 103 - 105: Toler.=1/коэффициент вздутия дисперсии. $R^2=1 - Toler.$
 Eigenval. – собственные значения каждой дискриминантной функции. Cum.Prop –
 кумулятивная доля объясненной дисперсии. λ_w – Лямбда Вилкса. λ_p – частная лямбда. H2 –
 высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина
 выступающей части постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь
 выступающей части постгонита.

Таблица 106. Разнообразие популяций *M. saltatrix* по локусу CO1 мтДНК ($X_{cp.} \pm X_{ст. откл.}$).

Индекс	Гаплогруппа 1 (n=17)	Гаплогруппа 2 (n=25)
Количество гаплотипов/уникальные	17/7	13/10
Количество переменных сайтов	16 (11 транзиций, 5 трансверсии)	16 (5 транзиций, 11 трансверсий)
Гаплотипическое разнообразие, H	0.5956±0.1387	0.8100±0.0794
Среднее число попарных различий между гаплотипами, P_i	2.0735±1.3649	1.7867±1.0683
Нуклеотидная изменчивость, μ	0.0026±0.0017	0.0023±0.0015
Theta S	2.0735 ±1.3649	4.2373±1.6806

Таблицы 107-109. Результаты исследования популяций *M. nigriseta* методом дискриминантного анализа.

Таблица 107. Итоговая таблица анализа данных.

N=73	Анализ дискриминантных функций. В модели 5 переменных и 3 группы. F (10,132)=8,0347 p< ,0000					
	λ_w	λ_p	F (λ_p) (2,66)	p	Toler.	R^2
L1/L2	0,477874	0,808614	7,810559	0,000903	0,722176	0,277824
S общ	0,411842	0,938260	2,171473	0,122088	0,428454	0,571546
S1	0,396138	0,975457	0,830310	0,440416	0,416231	0,583770
S2	0,420879	0,918115	2,943199	0,059650	0,809454	0,190546
H2/L2	0,407029	0,949355	1,760459	0,179945	0,794748	0,205252

Таблица 108. Дискриминантные функции (канонические корни).

Корни	Хи-квадрат критерий последовательности корней					
	Eigenval.	Канонические Корни	λ_w	χ^2	df	p
0	1,296704	0,751394	0,386415	64,65729	10	0,000000
1	0,126784	0,335438	0,887481	8,11700	4	0,087385

Таблица 109. Структурные коэффициенты.

Переменные	Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций.	
	Корень 1	Корень 2
L1/L2	0,677177	0,232981
S общ	-0,432740	0,583964
S1	-0,321341	-0,076930
S2	0,272507	0,725558
H2/L2	0,316198	0,254299
Eigenval.	1,296704	0,126784
Cum.Prop	0,910934	1,000000

Примечания для табл. 107 – 109: Toler.=1/коэффициент вздутия дисперсии. $R^2=1 - \text{Toler.}$
 Eigenval. – собственные значения каждой дискриминантной функции. Cum.Prop – кумулятивная доля объясненной дисперсии. λ_w – Лямбда Вилкса. λ_p – частная лямбда. H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 110-112. Результаты исследования популяций *M. acuminata* методом дискриминантного анализа.

Таблица 110. Итоговая таблица анализа данных.

N=63	Анализ дискриминантных функций. В модели 4 переменных и 2 группы F (4,58)=2,1878 p< ,0816					
	λ_w	λ_p	F (λ_p) (1,58)	p	Toler.	R^2
L1/L2	0,938495	0,925840	4,645803	0,035292	0,495893	0,504107
H2/L2	0,927211	0,937108	3,892556	0,053273	0,501631	0,498369
S1	0,870680	0,997951	0,119062	0,731303	0,919149	0,080851
S2	0,882134	0,984994	0,883634	0,351107	0,904694	0,095306

Таблица 111. Дискриминантные функции (канонические корни).

Корни	Хи-квадрат критерий последовательности корней					
	Eigenval.	Канонические корни	λ_w	χ^2	df	p
0	0,150885	0,362082	0,868897	8,291331	4	0,081471

Таблица 112. Структурные коэффициенты.

Переменные	Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций.
	Корень 1
L1/L2	1,068030
H2/L2	0,977911
S1	-0,130385
S2	-0,355698
Eigenval	0,150885
Cum.Prop	1,000000

Примечания для табл. 110 – 112: Toler.=1/коэффициент вздутия дисперсии. $R^2 = 1 - \text{Toler.}$
Eigenval. – собственные значения каждой дискриминантной функции. Cum.Prop – кумулятивная доля объясненной дисперсии. λ_w – Лямбда Вилкса. λ_p – частная лямбда. H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 113-119. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий между популяциями вида *M. nigriseta*.

Таблица 113. Результат апостериорного сравнения средних для общей площади постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S общ				
df = 70,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
1	Москва	6541,4	7028,9	7002,8
2	Вологда	0,000120	0,000120	0,967202
3	Уфа	0,000137	0,967202	

Таблица 114. Результат апостериорного сравнения средних для площади основной части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S1				
df = 70,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
1	Москва	4355,2	5028,9	4901,8
2	Вологда	0,000680	0,000680	0,776846
3	Уфа	0,006128	0,776846	

Таблица 115. Результат апостериорного сравнения средних для площади выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для S2				
df = 70,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
1	Москва	2026,5	2000,0	2101,0
2	Вологда	0,815487	0,815487	0,091958
3	Уфа	0,207954	0,091958	

Таблица 116. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения общей площади и площади выступающей части постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения Sобщ/S2. df = 70,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
1	Москва	3,2458	3,5401	3,3406
2	Вологда	0,002148	0,002148	0,493258
3	Уфа	0,493258	0,078834	

Таблица 117. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения площадей основной и выступающей частей постгонита.

Таблица 118. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения высоты основной и высоты выступающей частей постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения S1/S2 df = 70,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
		2,1655	2,5401	2,3406
1	Москва		0,002574	0,241670
2	Вологда	0,002574		0,213898
3	Уфа	0,241670	0,213898	

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения H2/L2 df = 70,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
		,52242	,46420	,49548
1	Москва		0,000113	0,040323
2	Вологда	0,000113		0,027166
3	уфа	0,040323	0,027166	

Таблица 119. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения высоты основной и высоты выступающей частей постгонита.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения L1/L2 df = 70,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
		,84014	,66663	,75316
1	Москва		0,000111	0,010456
2	Вологда	0,000111		0,021558
3	Уфа	0,010456	0,021558	

Примечания для табл. 113-119. Результаты многомерного дисперсионного анализа:

Лямбда Вилкса = 0,364742 при $p=0,000$. H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, $S_{\text{общ}}$ – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.

Таблицы 120-122. Результаты исследования популяций *M. saltatrix* методом дискриминантного анализа по признакам внешней морфологии.

Таблица 120. Итоговая таблица анализа данных.

Анализ дискриминантных функций. В модели 4 переменных и 6 групп. F (20,398)=10,848 $p<0,0000$						
N=129	λ_w	λ_p	F (λ_p) (5, 120)	p	Toler.	R ²
1	0,250296	0,946260	1,36302	0,243062	0,046656	0,953345
2	0,257071	0,921320	2,04957	0,076515	0,046352	0,953648
3	0,322820	0,733675	8,71204	0,000000	0,723196	0,276804
4	0,368662	0,642445	13,35731	0,000000	0,654751	0,345249

Таблица 121. Дискриминантные функции (канонические корни).

Корни	Хи-квадрат критерий последовательности корней					
	Eigenval.	Канонические Корни	λ_w	χ^2	df	p
0	1,768711	0,799263	0,236845	177,1631	20	0,000000
1	0,449497	0,556871	0,655754	51,9022	12	0,000001
2	0,049552	0,217285	0,950514	6,2426	6	0,396574
3	0,002392	0,048849	0,997614	0,2939	2	0,863356

Таблица 122. Структурные коэффициенты.

Переменные	Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций.			
	Корень 1	Корень 2	Корень 3	Корень 4
1	0,266904	1,51743	2,78154	-3,36495
2	-0,575206	-1,72388	-3,40899	2,57885
3	0,056732	1,07033	-0,48139	0,04675
4	-0,872778	-0,33753	0,70993	0,38422
Eigenval.	1,768711	0,44950	0,04955	0,00239
Cum.Prop	0,779116	0,97712	0,99895	1,00000

Примечания для табл. 120 – 122: Toler.=1/коэффициент вздутия дисперсии. $R^2=1 - \text{Toler.}$
Eigenval. – собственные значения каждой дискриминантной функции. Cum.Prop – кумулятивная доля объясненной дисперсии. λ_w – Лямбда Вилкса. λ_p – частная лямбда. 1 – длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке. 4 – длина щитка.

Таблицы 123-128. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий у популяций вида *M. saltatrix* по признакам внешней морфологии.

Таблица 123. Результат апостериорного сравнения средних для длины средней полосы среднеспинки.

Post Hoc Test Tukey HSD для 1							
df = 123,00							
No.	Популяция	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		7060,2	7218,4	6951,0	6984,6	7046,9	5829,6
1	Московская		0,908810	0,991897	0,996483	0,999999	0,000020
2	Уфимская	0,908810		0,704042	0,651848	0,875754	0,000020
3	Вологодская	0,991897	0,704042		0,999973	0,995582	0,000021
4	Петрозводская	0,996483	0,651848	0,999973		0,998606	0,000020
5	Польская	0,999999	0,875754	0,995582	0,998606		0,000020
6	Монгольская	0,000020	0,000020	0,000021	0,000020	0,000020	

Таблица 124. Результат апостериорного сравнения средних для длины среднеспинки.

Post Hoc Test Tukey HSD для 2							
df = 123,00							
No.	Популяция	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		7060,2	7291,3	6951,0	6984,6	7046,9	5829,6
1	Московская		0,634791	0,990748	0,995972	0,999999	0,000020
2	Уфимская	0,634791		0,412790	0,313395	0,575671	0,000020
3	Вологодская	0,990748	0,412790		0,999969	0,994943	0,000020
4	Петрозводская	0,995972	0,313395	0,999969		0,998399	0,000020
5	Польская	0,999999	0,575671	0,994943	0,998399		0,000020
6	Монгольская	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	

Таблица 125. Результат апостериорного сравнения средних для длины полосы на щитке.

Post Hoc Test Tukey HSD для 3							
df = 123,00							
No.	Популяция	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		2025,5	1782,2	2163,0	2293,0	2029,1	1395,8
1	Московская		0,100709	0,833065	0,051091	1,000000	0,000020
2	Уфимская	0,100709		0,010598	0,000021	0,091574	0,003901
3	Вологодская	0,833065	0,010598		0,863545	0,848052	0,000020
4	Петрозводская	0,051091	0,000021	0,863545		0,056783	0,000020
5	Польская	1,000000	0,091574	0,848052	0,056783		0,000020
6	Монгольская	0,000020	0,003901	0,000020	0,000020	0,000020	

Таблица 126. Результат апостериорного сравнения средних для длины щитка.

Post Hoc Test Tukey HSD для 4							
df = 123,00							
No.	Популяция	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		2396,7	2304,0	2282,3	2293,0	2296,6	1395,8
1	Московская		0,770008	0,753976	0,674357	0,706612	0,000020
2	Уфимская	0,770008		0,999848	0,999987	0,999998	0,000020
3	Вологодская	0,753976	0,999848		0,999995	0,999981	0,000020
4	Петрозводская	0,674357	0,999987	0,999995		1,000000	0,000020
5	Польская	0,706612	0,999998	0,999981	1,000000		0,000020
6	Монгольская	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	0,000020	

Таблица 127. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин средней полосы среднеспинки и самой среднеспинки.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения 1/2							
df = 123,00							
No.	Популяция	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		1,0000	,98982	1,0000	1,0000	1,0000	1,0000
1	Московская		0,265790	1,000000	1,000000	1,000000	1,000000
2	Уфимская	0,265790		0,484290	0,265790	0,265790	0,406954
3	Вологодская	1,000000	0,484290		1,000000	1,000000	1,000000
4	Петрозводская	1,000000	0,265790	1,000000		1,000000	1,000000
5	Польская	1,000000	0,265790	1,000000	1,000000		1,000000
6	Монгольская	1,000000	0,406954	1,000000	1,000000	1,000000	

Таблица 128. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин полосы на щитке и самого щитка.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения 3/4							
df = 123,00							
No.	Популяция	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}
		,85111	,77134	,94753	1,0000	,89066	1,0000
1	Московская		0,177930	0,178074	0,000196	0,855680	0,001595
2	Уфимская	0,177930		0,000288	0,000020	0,006197	0,000020
3	Вологодская	0,178074	0,000288		0,799679	0,739006	0,853015
4	Петрозводская	0,000196	0,000020	0,799679		0,016834	1,000000
5	Польская	0,855680	0,006197	0,739006	0,016834		0,052231
6	Монгольская	0,001595	0,000020	0,853015	1,000000	0,052231	

Примечания для табл. 123 – 128. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,174725 при $p=0,000$. 1 – длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке. 4 – длина щитка.

Таблица 129. Варианты окраски полос у популяций вида *M. saltatrix*.

Популяция <i>M. saltatrix</i>	Цвет	Самец экз.	%	Самка экз.	%
Польская	333333	188	61,6	128	52,4
Польская	333223	85	25,5	95	38
Польская	333303	10	3	9	3,6
Польская	333003	9	2,7	3	1,2
Польская	233333	5	1,5	1	0,4
Польская	333103	1	0,3	1	0,4
Польская	233103	2	0,6	0	0
Польская	333323	0	0	1	0,4
Польская	333103	1	0,3	1	0,4
Польская	332003	2	0,6	2	0,8
Польская	222222	1	0,3	0	0
Польская	303223	1	0,3	0	0
Польская	332223	1	0,3	3	1,2
Польская	233223	5	1,5	2	0,8
Польская	222223	2	0,6	1	0,4
Польская	233003	2	0,6	0	0
Польская	333113	1	0,3	0	0
Уфимская	333333	18	16,2	26	19,5
Уфимская	333223	53	48,7	57	40
Уфимская	332223	9	8,1	13	9,75
Уфимская	333003	7	6,3	8	7,5
Уфимская	332223	9	8,1	11	8,25
Уфимская	233223	3	2,7	3	2,25
Уфимская	233333	2	1,8	6	5,25
Уфимская	232003	3	2,7	0	0
Уфимская	232223	3	2,7	3	2,25
Уфимская	330003	3	2,7	4	3
Уфимская	222223	0	0	2	1,5
Уфимская	330203	1	0,9	1	0,75
Петрозаводская	333333	31	54,5	29	74
Петрозаводская	333223	24	42	9	23,4
Петрозаводская	233203	0	0	1	2,6
Петрозаводская	332223	2	3,5	0	0
Московская	333333	63	54,8	108	70,6
Московская	333223	43	34,4	38	26,6
Московская	332203	4	3,2	3	2,1
Московская	333003	4	3,2	0	0
Московская	233223	1	0,8	0	0
Московская	333323	1	0,8	0	0
Московская	222223	1	0,8	1	0,7
Московская	222222	2	1,6	0	0
Монгольская	333333	11	60,8	-	-

Монгольская	333323	1	5,6	-	-
Монгольская	333223	5	28	-	-
Монгольская	333203	1	5,6	-	-
Вологодская	333333	7	53,86	-	-
Вологодская	333223	4	30,76	-	-
Вологодская	333203	1	7,69	-	-
Вологодская	233333	1	7,69	-	-

Таблицы 130-132. Результаты исследования популяций *M. nigriseta* методом дискриминантного анализа по признакам внешней морфологии.

Таблица 130. Итоговая таблица анализа данных.

N=75	Анализ дискриминантных функций. В модели 4 переменных и 3 группы. F (8,138)=2,0935 p< ,0403					
	λ_w	λ_p	F (λ_p) (2,69)	p	Toler.	R ²
1	0,812773	0,978453	0,759743	0,471659	0,012825	0,987175
2	0,805880	0,986821	0,460744	0,632741	0,015701	0,984299
3	0,837400	0,949677	1,828121	0,168414	0,064685	0,935315
4	0,810660	0,981003	0,668103	0,515965	0,184365	0,815635

Таблица 131. Дискриминантные функции (канонические корни).

Корни	Хи-квадрат критерий последовательности корней					
	Eigenval.	Канонические Корни	λ_w	χ^2	df	p
0	0,222041	0,426259	0,795260	16,15061	8	0,040274
1	0,028976	0,167810	0,971840	2,01378	3	0,569551

Таблица 132. Структурные коэффициенты.

Переменные	Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций.	
	Корень 1	Корень 2
1	-2,77141	-3,17893
2	1,61930	3,59001
3	1,91844	1,96958
4	-0,49405	-1,44369
Eigenval.	0,22204	0,02898
Cum.Prop	0,88456	1,00000

Примечания для табл. 130 - 132: Toler.=1/коэффициент вздутия дисперсии. R²= 1 - Toler.
Eigenval. – собственные значения каждой дискриминантной функции. Cum.Prop –
кумулятивная доля объясненной дисперсии. λ_w – Лямбда Вилкса. λ_p – частная лямбда. 1 –
длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке.
4 – длина щитка.

Таблицы 133-138. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий у популяций вида *M. nigriseta* по признакам внешней морфологии.

Таблица 133. Результат апостериорного сравнения средних для длины средней полосы среднеспинки. Таблица 134. Результат апостериорного сравнения средних для длины среднеспинки.

Post Hoc Test Tukey HSD для 1				
df = 72,000				
No.	Популяция	{1}	{2}	{3}
		6640,4	6972,5	6959,7
1	Московская		0,293782	0,321914
2	Уфимская	0,293782		0,998214
3	Вологодская	0,321914	0,998214	

Post Hoc Test Tukey HSD для 2				
df = 72,000				
No.	Популяция	{1}	{2}	{3}
		6640,4	6972,5	7120,8
1	Московская		0,218007	0,045080
2	Уфимская	0,218007		0,733355
3	Вологодская	0,045080	0,733355	

Таблица 135. Результат апостериорного сравнения средних для длины полосы на щитке. Таблица 136. Результат апостериорного сравнения средних для длины щитка.

Post Hoc Test Tukey HSD для 3				
df = 72,000				
No.	Популяция	{1}	{2}	{3}
		2269,7	2257,1	2024,8
1	Московская		0,993927	0,109450
2	Уфимская	0,993927		0,135736
3	Вологодская	0,109450	0,135736	

Post Hoc Test Tukey HSD для 4				
df = 72,000				
No.	Популяция	{1}	{2}	{3}
		2269,7	2257,1	2267,1
1	Московская		0,979458	0,999186
2	Уфимская	0,979458		0,987108
3	Вологодская	0,999186	0,987108	

Таблица 137. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин средней полосы среднеспинки и самой среднеспинки.

Таблица 138. Результат апостериорного сравнения средних для соотношения длин полосы на щитке и самого щитка.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения 1/2				
df = 72,000				
No.	Популяция	{1}	{2}	{3}
		1,0000	1,0000	,97692
1	Московская		1,000000	0,195656
2	Уфимская	1,000000		0,195656
3	Вологодская	0,195656	0,195656	

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения 3/4				
df = 72,000				
No.	Популяция	{1}	{2}	{3}
		1,0000	1,0000	,90122
1	Московская		1,000000	0,082103
2	Уфимская	1,000000		0,082103
3	Вологодская	0,082103	0,082103	

Примечания для табл. 133-138. Результаты многомерного дисперсионного анализа: Лямбда Вилкса = 0,763587 при $p=0,000$. 1 – длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке. 4 – длина щитка.

Таблица 139. Варианты окраски полос у популяций вида *M. nigriseta*.

Популяция	Цвет	Самцы	%	Самки	%
-----------	------	-------	---	-------	---

<i>M. nigriseta</i>		экз.		экз.	
Московская	333333	16	64	20	41,6
Московская	233333	9	36	16	33,3
Московская	133333	0	0	9	18,8
Московская	233223	0	0	2	4,2
Московская	230333	0	0	1	2,1
Уфимская	333333	8	32	9	29
Уфимская	233333	17	68	19	61,3
Уфимская	133333	0	0	2	6,4
Уфимская	223333	0	0	1	3,2
Вологодская	333333	9	36	20	36
Вологодская	233333	13	52	24	43,6
Вологодская	133333	0	0	1	1,8
Вологодская	223333	1	4	0	0
Вологодская	331003	1	4	0	0
Вологодская	330003	1	4	0	0

Таблицы 140-142. Результаты исследования популяций *M. acuminata* методом дискриминантного анализа по признакам внешней морфологии.

Таблица 140. Итоговая таблица анализа данных.

N=75	Анализ дискриминантных функций. В модели 4 переменных и 3 группы. F (8,138)=2,7206 p< ,0082					
	λ_w	λ_p	F (λ_p) (2,69)	p	Toler.	R ²
1	0,836988	0,891410	4,202735	0,018953	0,096467	0,903533
2	0,803137	0,928981	2,637459	0,078748	0,103883	0,896118
3	0,795514	0,937883	2,284958	0,109430	0,723292	0,276708
4	0,777073	0,960140	1,432243	0,245782	0,688292	0,311708

Таблица 141. Дискриминантные функции (канонические корни).

Кор-ни	Хи-квадрат критерий последовательности корней					
	Eigenval.	Канонические Корни	λ_w	χ^2	df	p
0	0,189818	0,399419	0,746099	20,64921	8	0,008140
1	0,126478	0,335078	0,887723	8,39626	3	0,038494

Таблица 142. Структурные коэффициенты.

Переменные	Стандартизованные коэффициенты дискриминантных функций.	
	Корень 1	Корень 2
1	2,33931	-1,50004
2	-1,71983	1,37337
3	-0,43754	0,70205
4	0,39555	0,54172
Eigenval.	0,18982	0,12648
Cum.Prop	0,60013	1,00000

Примечания для табл. 140 – 142: $Toler.=1/\text{коэффициент вздутия дисперсии}$. $R^2=1 - Toler.$
 $Eigenval.$ – собственные значения каждой дискриминантной функции. $Cum.Prop$ –
 кумулятивная доля объясненной дисперсии. λ_w – Лямбда Вилкса. λ_p – частная лямбда. 1 –
 длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке.
 4 – длина щитка.

Таблица 143-148. Результаты анализа однофакторная ANOVA для исследования различий
 у популяций вида *M. acuminata* по признакам внешней морфологии.

Таблица 143. Результат апостериорного сравнения средних для длины средней
 полосы среднеспинки. Таблица 144. Результат апостериорного
 сравнения средних для длины среднеспинки.

Post Hoc Test Tukey HSD для 1				
df = 72,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
		7443,8	7186,9	7653,4
1	Орхон 2011		0,257608	0,402707
2	Орхон 2012	0,257608		0,014314
3	Салхит 2011	0,402707	0,014314	

Post Hoc Test Tukey HSD для 2				
df = 72,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
		7443,8	7306,9	7653,4
1	Орхон 2011		0,659526	0,380688
2	Орхон 2012	0,659526		0,076813
3	Салхит 2011	0,380688	0,076813	

Таблица 145. Результат апостериорного сравнения средних для длины полосы на щитке. Таблица 146. Результат апостериорного
 сравнения средних для длины щитка.

Post Hoc Test Tukey HSD для 3				
df = 72,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
		1982,3	2098,3	2209,5
1	Орхон 2011		0,446972	0,051172
2	Орхон 2012	0,446972		0,476890
3	Салхит 2011	0,051172	0,476890	

Post Hoc Test Tukey HSD для 4				
df = 72,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
		2301,4	2293,6	2497,5
1	Орхон 2011		0,994304	0,031833
2	Орхон 2012	0,994304		0,024498
3	Салхит 2011	0,031833	0,024498	

Таблица 147. Результат апостериорного
 сравнения средних для соотношения длин
 средней полосы среднеспинки
 и самой среднеспинки.

Таблица 148. Результат апостериорного
 сравнения средних для
 соотношения длин полосы на щитке
 и самого щитка.

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения 1/2				
df = 72,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
		1,0000	,98401	1,0000
1	Орхон 2011		0,075688	1,000000
2	Орхон 2012	0,075688		0,075688
3	Салхит 2011	1,000000	0,075688	

Post Hoc Test Tukey HSD для соотношения 3/4				
df = 72,000				
No.	Место	{1}	{2}	{3}
		,86647	,91734	,88723
1	Орхон 2011		0,344999	0,835293
2	Орхон 2012	0,344999		0,685632
3	Салхит 2011	0,835293	0,685632	

Примечания для табл. 143-148. Результаты многомерного дисперсионного анализа:

Лямбда Вилкса = 0,728986 при $p=0,000$. 1 – длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке. 4 – длина щитка.

Таблица 149. Варианты окраски полос у популяций вида *M. acuminata*.

Популяции <i>M. acuminata</i>	Цвет	Самец экз.	%	Самка экз.	%
«Орхон 2012»	333333	36	60	42	48,5
«Орхон 2012»	333223	18	28,8	38	43,8
«Орхон 2012»	233203	0	0	1	1,1
«Орхон 2012»	333233	1	1,6	0	0
«Орхон 2012»	223223	0	0	3	3,3
«Орхон 2012»	233223	2	3,2	3	3,3
«Орхон 2012»	232223	1	1,6	0	0
«Орхон 2012»	233333	1	1,6	0	0
«Орхон 2012»	332223	2	3,2	0	0
«Орхон 2011»	333333	61	52,6	55	49,5
«Орхон 2011»	333223	48	40,5	41	37
«Орхон 2011»	233323	0	0	1	0,9
«Орхон 2011»	333323	0	0	2	1,8
«Орхон 2011»	233333	3	2,58	5	4,5
«Орхон 2011»	223333	0	0	1	0,9
«Орхон 2011»	333222	0	0	1	0,9
«Орхон 2011»	332223	2	1,27	4	3,6
«Орхон 2011»	233223	3	2,58	1	0,9
«Салхит 2011»	333333	24	100	0	0

Таблицы 150- 161. Данные корреляционного анализа для каждой из исследованных популяций меромиз для выявления связи между признаками внешней морфологии и линейными размерами постгонитов.

Корреляционный анализ морфологических признаков группы <i>M.acuminata</i> «Орхон 2011»								
p < ,05000								
Переменные	Собщ	S1	S2	H2	H1	L1	L2	L1/L2
1	-0,08	-0,10	0,11	-0,03	0,10	-0,09	-0,02	-0,05
2	-0,08	-0,10	0,11	-0,03	0,10	-0,09	-0,02	-0,05
3	-0,04	-0,09	0,39	-0,05	-0,17	-0,02	-0,31	0,20
4	-0,37	-0,39	0,09	-0,12	0,24	-0,23	-0,34	0,08
1/2								
3/4	0,26	0,22	0,29	0,08	-0,36	0,15	0,00	0,10

150

Корреляционный анализ морфологических признаков группы <i>M.acuminata</i> «Салхит 2011»								
p < ,05000								
Переменные	Собщ	S1	S2	H2	H1	L1	L2	L1/L2
1	0,03	0,05	-0,07	-0,42	0,12	-0,04	0,16	-0,14
2	0,03	0,05	-0,07	-0,42	0,12	-0,04	0,16	-0,14
3	0,03	0,11	-0,26	-0,25	-0,19	0,08	0,28	-0,14
4	-0,17	-0,17	-0,05	-0,03	-0,16	0,07	-0,15	0,16
1/2								
3/4	0,13	0,22	-0,27	-0,30	-0,08	0,07	0,42	-0,26

151

Корреляционный анализ морфологических признаков группы <i>M.acuminata</i> «Орхон 2012»								
p < ,05000								
Переменные	Собщ	S1	S2	H2	H1	L1	L2	L1/L2
1	0,08	0,09	-0,01	0,01	0,12	0,05	0,22	-0,07
2	0,34	0,36	0,03	0,09	0,48	0,29	0,09	0,16
3	0,03	0,08	-0,14	-0,36	-0,31	-0,21	0,25	-0,23
4	0,21	0,22	0,03	-0,04	0,05	0,14	0,05	0,11
1/2	-0,34	-0,35	-0,04	-0,09	-0,45	-0,31	0,22	-0,32
3/4	-0,10	-0,04	-0,23	-0,48	-0,44	-0,30	0,24	-0,32

152

Корреляционный анализ морфологических признаков популяции <i>M.nigriseta</i> из Москвы								
p < ,05000								
Переменные	Собщ	S1	S2	H2	H1	L1	L2	L1/L2
1	0,23	-0,23	-0,16	0,18	-0,05	0,13	-0,03	0,11
2	0,23	-0,23	-0,16	0,18	-0,05	0,13	-0,03	0,11
3	-0,08	-0,18	-0,08	-0,06	0,28	-0,08	0,18	-0,14
4	-0,08	-0,18	-0,08	-0,06	0,28	-0,08	0,18	-0,14
1/2								
3/4								

153

Корреляционный анализ морфологических признаков популяции <i>M.nigriseta</i> из Уфы								
p < ,05000								
Переменные	Собщ	S1	S2	H2	H1	L1	L2	L1/L2
1	0,05	0,16	-0,24	0,21	0,27	0,02	0,32	-0,13
2	0,05	0,16	-0,24	0,21	0,27	0,02	0,32	-0,13
3	0,16	0,11	0,09	0,11	0,19	0,02	0,17	-0,06
4	0,16	0,11	0,09	0,11	0,19	0,02	0,17	-0,06
1/2								
3/4								

154

		Корреляционный анализ морфологических признаков популяций <i>M.nigriseta</i> из Вологды							
		$p < ,05000$							
Переменные	Собщ	S1	S2	H2	H1	L1	L2	L1/L2	
1	-0,14	-0,20	0,17	0,01	0,02	0,15	0,01	0,11	
2	-0,15	-0,16	0,04	-0,04	-0,03	0,12	-0,07	0,12	
3	0,08	-0,07	0,28	-0,21	-0,09	0,02	0,31	-0,09	
4	-0,12	-0,04	-0,15	-0,46	-0,15	0,01	-0,05	0,04	
1/2	0,03	-0,20	0,47	0,17	0,17	0,12	0,28	-0,02	
3/4	0,25	-0,05	0,58	0,18	0,04	0,02	0,49	-0,18	

155

		Корреляционный анализ морфологических признаков популяций <i>M.saltatrix</i> из Москвы							
		$p < ,05000$							
Переменные	Собщ	S1	S2	H2	H1	L1	L2	L1/L2	
1	-0,33	-0,30	-0,13	-0,03	-0,49	-0,03	0,03	-0,05	
2	-0,33	-0,30	-0,13	-0,03	-0,49	-0,03	0,03	-0,05	
3	-0,09	-0,12	0,11	-0,25	-0,14	0,09	0,17	-0,01	
4	0,01	0,02	-0,05	0,06	-0,08	-0,09	0,17	-0,14	
1/2									
3/4	-0,09	-0,13	0,10	-0,32	-0,08	0,16	0,06	0,09	

156

		Корреляционный анализ морфологических признаков популяций <i>M.saltatrix</i> из Петрозаводска							
		$p < ,05000$							
Переменные	Собщ	S1	S2	H2	H1	L1	L2	L1/L2	
1	-0,07	-0,15	0,15	-0,04	0,34	0,15	0,23	-0,09	
2	-0,07	-0,15	0,15	-0,04	0,34	0,15	0,23	-0,09	
3	-0,28	-0,21	-0,05	-0,13	-0,03	0,02	-0,21	0,13	
4	-0,28	-0,21	-0,05	-0,13	-0,03	0,02	-0,21	0,13	
1/2									
3/4									

157

		Корреляционный анализ морфологических признаков популяций <i>M.saltatrix</i> из Польши							
		$p < ,05000$							
Переменные	Собщ	S1	S2	H2	H1	L1	L2	L1/L2	
1	-0,07	-0,10	0,01	-0,01	-0,51	-0,29	0,10	-0,27	
2	-0,07	-0,10	0,01	-0,01	-0,51	-0,29	0,10	-0,27	
3	-0,05	-0,12	0,08	0,21	0,25	-0,17	0,01	-0,14	
4	-0,37	-0,35	-0,19	-0,13	0,10	-0,31	-0,04	-0,19	
1/2									
3/4	0,18	0,10	0,19	0,26	0,16	0,04	0,04	-0,01	

158

		Корреляционный анализ морфологических признаков популяции <i>M.saltatrix</i> из Уфы							
		$p < ,05000$							
Переменные	Собщ	S1	S2	H2	H1	L1	L2	L1/L2	
1	-0,11	-0,29	0,29	0,12	-0,19	0,02	0,06	-0,05	
2	-0,16	-0,29	0,21	0,10	-0,20	0,02	-0,01	0,00	
3	0,09	0,08	0,02	0,08	0,07	0,30	-0,06	0,23	
4	0,02	0,12	-0,18	0,47	-0,07	0,03	-0,14	0,13	
1/2	0,04	-0,10	0,25	0,04	-0,06	-0,00	0,14	-0,11	
3/4	0,12	0,07	0,11	-0,15	0,09	0,33	-0,03	0,22	

159

Корреляционный анализ морфологических признаков популяции <i>M. saltatrix</i> из Вологды								
p < ,05000								
Переменные	Собщ	S1	S2	H2	H1	L1	L2	L1/L2
1	-0,14	-0,08	-0,23	0,28	0,08	-0,34	0,40	-0,53
2	-0,14	-0,08	-0,23	0,28	0,08	-0,34	0,40	-0,53
3	-0,25	-0,17	-0,32	-0,06	0,39	0,17	-0,26	0,31
4	0,24	0,31	-0,19	0,02	0,64	0,02	-0,39	0,30
1/2								
3/4	-0,50	-0,45	-0,27	-0,07	0,00	0,18	-0,07	0,17

160

Корреляционный анализ морфологических признаков популяции <i>M. saltatrix</i>								
p < ,05000								
Переменные	Собщ	S1	S2	H2	H1	L1	L2	L1/L2
1	0,15	0,14	0,08	-0,07	-0,21	-0,02	0,03	-0,05
2	0,15	0,14	0,08	-0,07	-0,21	-0,02	0,03	-0,05
3	-0,04	-0,02	-0,06	-0,01	0,03	0,37	-0,21	0,33
4	-0,04	-0,02	-0,06	-0,01	0,03	0,37	-0,21	0,33
1/2								
3/4								

161

Применения для табл. 150-161: 150, 151, 152 – анализ групп вида *M. acuminata*, 153, 154, 155 - анализ популяций вида *M. nigriseta*, 156 - 161 - анализ популяций вида *M. saltatrix*. 1 – длина средней полосы среднеспинки. 2 – длина среднеспинки. 3 – длина полосы на щитке. 4 – длина щитка. H1 – высота основной части постгонита, H2 – высота выступающей части постгонита, L1 – длина основной части постгонита, L2- длина выступающей части постгонита, H3 - высота заднего отростка постгонита, P_{общ} – периметр постгонита, S_{общ} – площадь постгонита, S1 площадь основной части постгонита, S2 – площадь выступающей части постгонита.