

УДК 57.087.1

В. Р. Третяк, асп., А. Г. Сіренко, канд. біол. наук., доц.
Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника,
Інститут природничих наук,
вул. Галицька, 201, м. Івано-Франківськ, 76000, Україна

ПОРІВНЯЛЬНИЙ ФЕНОТИПОВИЙ АНАЛІЗ РІЗНИХ ПОПУЛЯЦІЙ *ERISTALIS TENAX* L. ІВАНО-ФРАНКІВСЬКОЇ ОБЛАСТІ

Метою роботи було дослідження мікроеволюційних процесів в популяціях сирфід Прикарпаття. Проведено популяційно-фенотиповий аналіз двох популяцій дзюрчалки *Eristalis tenax* L., зібраних на території Івано-Франківської області з використанням методів фенетики. Виділено 14 основних фенотипів (морф) та 19 фенотипових ознак, які мають різну відносну частоту стривальності в популяціях і серед особин різних статей. Проведений порівняльний аналіз внутрішньопопуляційної і міжпопуляційної фенотипової мінливості.

Ключові слова: *Syrphidae*, *Eristalis*, популяція.

Бейтсовий міміст бджоли медоносної (*Apis mellifera*) — *Eristalis tenax* Linnaeus, 1758 (поширений вид з триваючими мікроеволюційними процесами) характеризується значним ступенем поліморфізму та широкою екологічною пластичністю. Одним з рушійних чинників цих процесів (як і в будь-якого іншого Бейтсового міміста) є його коеволуційна імітація моделі [1, 2]. Крім того, очевидний вплив має синантропізація виду і прив'язка його до людських поселень [3, 4]. Питання поліморфності популяцій сирфід цікавило генетиків, популяційних біологів та еволюціоністів ще з початку минулого століття, і з цього питання було опубліковано ряд фундаментальних праць [5–8]. Для досліджень поліморфізму популяцій сирфід ми обрали космополітичний вид *Eristalis tenax*, імаго якого є полінектарофагом і характеризується досить високою чисельністю в період масового лету.

Об'єкт та методи дослідження

Збір матеріалу проводили з 2001 по 2006 рік (для популяції північної частини міста Івано-Франківська) та в 2001–2002, 2004–2006 роках (для популяції урочища Ільми — гірський масив Горгани, Українські Карпати). Відлов імаго проводили на рослинах *Tagetes signata*, *Arnika montana*, *Bellis perennis* та *Senecio squalidus*.

Досліджуваний вид характеризується значним ступенем статевого диморфізму — у самців і самок частота розподілу фенотипових зразків була різною (самці в основному представлені більш

світлими зразками, тоді як самки більш темні). Саме тому дані відносно кожної статі подаються окремо.

Для визначення фенотипових ознак використовували стандартну методику [9, 10]: спочатку розглядали повний малюнок на черевці мухи, потім відбирали форми, що відрізнялись декількома елементами малюнка, ці форми замальовували і класифікували. Ознаки другого тергіту були об'єднані в групу А, а ознаки третього — в групу В. Кожна ознака в групі мала свій індекс (рис. 1). Для характеристики мінливості популяції використовували показник внутрішньопуляційної різноманітності μ (середня кількість морф популяції) та частки рідкісних морф h . За порівняння між собою частот фенотипів в різних популяціях використовували показник подібності популяцій r , на його основі для оцінки ступеня подібності використовувався критерій ідентичності I [11].

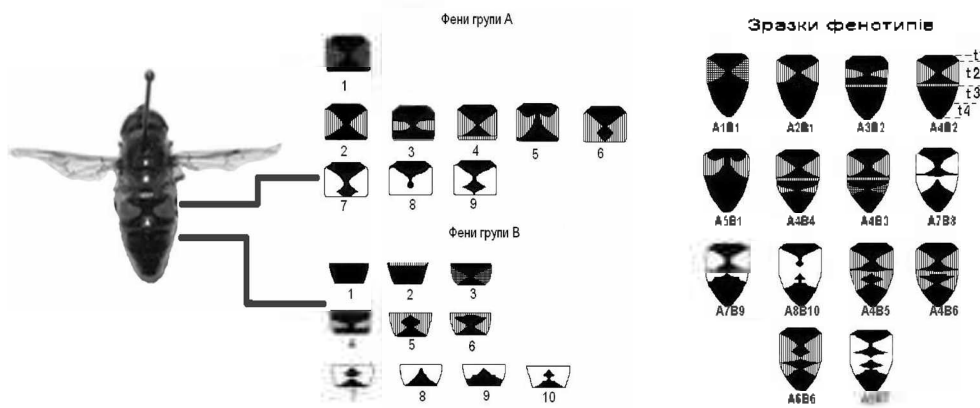


Рис. 1. Варіанти забарвлення другого та третього тергіту абдомену у *Eristalis tenax*. Густа штриховка — темно-коричневий, вертикальна — помаранчевий, біла частина — жовтий колір

Результати дослідження та їх обговорення

При описанні абдоминальних зразків забарвлення *Eristalis tenax* можна використовувати декілька підходів. Фенотипові ознаки у нашому випадку — це малюнок кожного з тергітів. Згідно сучасних уявлень забарвлення більшості міметичних видів сирфід визначається дією супергена, що впливає як на забарвлення абдомена, так і на забарвлення волосків тораксу [12], тому фенотип в цілому в нашому випадку буде являти собою дискретність другого порядку [13]. За наявності 19 зазначених фенотипових ознак теоретично можлива величезна кількість фенотипів, проте нами було виявлено лише 14. Кореляційний аналіз частот фенотипових ознак підтвердив гіпотезу про те, що на забарвлення в цілому впливає, крім супергена, певний фактор середовища (можливо, температура розви-

тку лялечки) [15]. Тому в даній статті описується порівняльний фенотиповий аналіз композицій ознак у особин природних популяцій *Eristalis tenax* як практично найбільш зручний і доцільний з точки зору вивчення еволюції захисного міметичного забарвлення.

Таблиця 1

Значення відносних частот фенотипів (морф) популяції *Eristalis tenax* м. Івано-Франківська

№	Морфи	2001		2002		2003		2004		2005		2006	
		♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
1	A1B1	0.151	0.090	0.071	0.071	0.088	0.043	0.156	0.010	0.106	0.090	0.092	0.062
2	A2B1	0.063	0.000	0.017	0.000	0.041	0.014	0.041	0.000	0.053	0.000	0.061	0.000
3	A3B2	0.025	0.000	0.005	0.000	0.005	0.000	0.020	0.000	0.035	0.000	0.092	0.000
4	A4B2	0.519	0.090	0.574	0.081	0.617	0.043	0.583	0.037	0.522	0.090	0.429	0.049
5	A5B1	0.063	0.000	0.017	0.030	0.041	0.014	0.041	0.000	0.000	0.014	0.041	0.000
6	A4B4	0.151	0.000	0.197	0.081	0.123	0.130	0.000	0.214	0.142	0.014	0.163	0.024
7	A4B3	0.000	0.212	0.059	0.112	0.047	0.123	0.135	0.000	0.080	0.117	0.061	0.074
8	A7B8	0.000	0.000	0.000	0.030	0.000	0.028	0.000	0.009	0.000	0.021	0.000	0.037
9	A7B9	0.000	0.015	0.000	0.010	0.000	0.021	0.000	0.046	0.000	0.021	0.000	0.037
10	A8B10	0.000	0.015	0.000	0.030	0.000	0.036	0.000	0.028	0.000	0.069	0.000	0.049
11	A4B5	0.000	0.136	0.000	0.030	0.000	0.079	0.000	0.046	0.000	0.159	0.000	0.198
12	A4B6	0.063	0.439	0.053	0.397	0.035	0.413	0.020	0.514	0.080	0.269	0.061	0.272
13	A6B6	0.000	0.000	0.000	0.010	0.000	0.007	0.000	0.000	0.000	0.007	0.000	0.000
14	A9B7	0.000	0.000	0.000	0.030	0.000	0.043	0.020	0.018	0.000	0.131	0.000	0.198

Загалом для самців виявлено повний спектр фенотипів, тоді як для самок у досліджених популяціях були виявлені тільки перші шість та дванадцятий фенотипи. Також плями на абдомені у самок були більш трикутними, а у самців мали більш прямокутну форму. Відносні частоти фенотипів подані у таблицях 1 і 2.

Таблиця 2

Значення відносних частот фенотипів (морф) популяції *Eristalis tenax* урочища Ільми (гірський масив Ґоргани)

№	Морфи	2001		2002		2004		2005		2006	
		♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
1	A1B1	0.075	0.063	0.067	0.014	0.046	0.038	0.051	0.017	0.095	0.021
2	A2B1	0.094	0.016	0.027	0.000	0.037	0.005	0.038	0.000	0.031	0.000
3	A3B2	0.038	0.000	0.013	0.000	0.009	0.000	0.051	0.000	0.031	0.000
4	A4B2	0.509	0.063	0.560	0.041	0.648	0.052	0.679	0.098	0.365	0.072
5	A5B1	0.018	0.016	0.000	0.000	0.000	0.009	0.013	0.000	0.019	0.000
6	A4B4	0.170	0.110	0.160	0.021	0.157	0.062	0.102	0.046	0.222	0.052

Закінчення таблиці 2

№	Морфи	2001		2002		2004		2005		2006	
		♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
7	A4B3	0.057	0.087	0.053	0.048	0.046	0.047	0.038	0.029	0.111	0.062
8	A7B8	0.000	0.047	0.000	0.014	0.000	0.024	0.000	0.012	0.000	0.021
9	A7B9	0.000	0.008	0.000	0.021	0.000	0.009	0.000	0.012	0.000	0.021
10	A8B10	0.000	0.063	0.000	0.130	0.000	0.128	0.000	0.052	0.000	0.113
11	A4B5	0.000	0.039	0.000	0.144	0.000	0.090	0.000	0.081	0.000	0.114
12	A4B6	0.038	0.394	0.120	0.349	0.055	0.355	0.026	0.410	0.126	0.299
13	A6B6	0.000	0.016	0.000	0.007	0.000	0.009	0.000	0.052	0.000	0.021
14	A9B7	0.000	0.079	0.000	0.212	0.000	0.171	0.000	0.191	0.000	0.175

Проаналізовані популяції *Eristalis tenax* візуально є досить подібними між собою, незважаючи на те, що популяція Ільми знаходиться на висоті 960 м. над рівнем моря і відрізняється від популяції м. Івано-Франківська (256 м. н. р. м.) як часом масового лету, так і більш стислим життєвим циклом в чергуванні поколінь. Тоді як перші імаго в популяції міста Івано-Франківська спостерігалися уже наприкінці березня, перші екземпляри дорослих мух популяції Ільма з'являлися тільки наприкінці квітня. Період масового лету у рівнинній популяції припадає на кінець вересня — середину жовтня, а у монтанної починається з кінця липня і тільки при достатньо високих температурах триває до кінця вересня.

Таблиця 3

Різноманітність фенотипів *Eristalis tenax* популяції міста Івано-Франківська протягом досліджених років

Роки	Кількість проаналізованих екземплярів імаго		Середня кількість морф μ		Частка рідкісних фенотипів h	
	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀
2001	79	66	7.07±0.79	4.84±0.82	0.50±0.06	0.65±0.06
2002	167	90	6.36±0.54	7.59±0.74	0.55±0.04	0.46±0.05
2003	170	138	6.54±0.54	8.24±0.59	0.53±0.04	0.41±0.04
2004	96	99	6.78±0.71	4.75±0.66	0.52±0.05	0.66±0.05
2005	113	145	7.06±0.66	7.79±0.58	0.50±0.05	0.44±0.04
2006	98	81	7.85±0.70	6.67±0.78	0.44±0.05	0.52±0.06

Якщо проаналізувати популяції за показником середньої кількості морф, то треба відзначити досить високий рівень внутрішньо-популяційної різноманітності (табл. 3, 4). Середнє значення μ для

популяції Івано-Франківська становить 6,94 для самок і 6,64 для самців, для популяції Ільми — 6,7 і 7,06 відповідно.

Таблиця 4

Різноманітність фенотипів *Eristalis tenax* популяції урочища Ільми протягом досліджених років

Роки	Кількість проаналізованих екземплярів імаго		Середня кількість морф. ц		Частка рідкісних фенотипів h	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
2001	53	127	7.37±0.96	8.85±0.60	0.47±0.07	0.37±0.04
2002	75	146	6.27±0.80	5.95±0.57	0.55±0.06	0.58±0.04
2004	108	211	5.77±0.66	7.58±0.48	0.59±0.05	0.46±0.03
2005	78	173	6.25±0.79	6.02±0.53	0.55±0.06	0.57±0.04
2006	63	97	7.85±0.88	6.88±0.71	0.44±0.06	0.51±0.05

Ці дані дозволяють говорити про те, що виду властива висока екологічна пластичність, що дає можливість заселяти будь-які фітоценози, в тому числі і повністю штучні, про що свідчить розповсюдженість особин для популяції Івано-Франківська. Більша варіабельність морфологічних ознак самок популяції Івано-Франківська вказує на кращу адаптивність популяції.

На основі показника h можна говорити про стабільність популяції (табл. 3, 4). Середні значення цього показника для популяції Івано-Франківська становлять 0,51 для самок і 0,52 для самців, для Ільми — 0,52 і 0,5 відповідно. Загальні показники h свідчать про відсутність очевидної різниці у стабільності двох популяцій, хоча ці показники значно коливались із року в рік.

Таблиця 5

Попарне порівняння вибірок *Eristalis tenax* за показником подібності фенотипових груп (r) у самок

Вибірки	2001	2002	2004	2005	2006
Подібність фенотипових груп (r)	0.97±0.016	0.97±0.012	0.86±0.026	0.98±0.014	0.97±0.018
Критерій ідентичності (I)	3.749	7.092	33.264	7.257	7.921

Таблиця 6

Попарне порівняння вибірок *Eristalis tenax* за показником подібності фенотипових груп (r) у самців

Вибірки	2001	2002	2004	2005	2006
Подібність фенотипових груп (r)	0.81±0.037	0.82±0.037	0.82±0.034	0.93±0.020	0.95±0.022
Критерій ідентичності (I)	52.699	73.617	93.695	41.24	15.707

Порівняльний аналіз досліджених популяцій по вибіркам різних років показав, що в загальному за фенотиповими ознаками самки є більш подібними між собою, ніж самці. Тільки у 2004 році популяції самок статистично відрізнялися між собою за частотою фенотипових ознак ($d. f. = 13, P > 0,005$; критерій ідентичності розподіляється як χ^2). Самці досліджуваних популяцій за кількістю виявлених морф відрізнялися у всі досліджувані роки, крім 2006 р. ($P > 0,1, d. f. = 13$, табл. 5–6). Те, що статистично фенотипи самок практично не відрізняються між собою, незважаючи на значну географічну віддаленість популяцій, неоднаковий вплив абіотичних та біотичних факторів та антропогенне навантаження, свідчить про більшу пристосованість самиць до умов середовища.

Висновки

1. Популяції виду *Eristalis tenax* є поліморфними по забарвленню 2-го та 3-го тергітів абдомену. Виділено 14 фенотипів та 19 фенотипових ознак щодо забарвлення та форми плям тергітів.
2. Показники середньої кількості морф та частки рідкісних морф популяції вказують на високий рівень фенотипової мінливості досліджених популяцій та на значну екологічну пластичність виду.
3. Як і для решти видів-мімістів, для самок *Eristalis tenax* характерна більша фенотипова подібність і менша кількість фенотипових форм.

Література

1. Joron M., Mallet J. L. B. Diversity in mimicry: paradox or paradigm? // TREE. — 1998. — Vol. 13, N 11. — P. 461–466.
2. Johnstone R. A. The evolution of inaccurate mimics // Nature. — 2002. — Vol. 418. — P. 524–526.
3. Atkins E. L. Mimicry between the drone fly, *Eristalis tenax* and the honeybee, *Apis mellifera*. Its significance in ancient mythology and present-day thought // Annls Entomol. — 1948. — Vol. 41. — P. 387–392.
4. Штакельберг А. А. Отряд *Diptera* — двукрылые. Введение // Определитель насекомых европейской части СССР. — Л.: Наука, 1969. — Т. 5, ч. 1. — С. 7–34.
5. Brower J. Z., Brower, L. P. Experimental studies of mimicry. 6. The reaction of toads (*Bufo terrestris*) to honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis vinetorum*) // American Naturalist — 1962. — Vol. 96. — P. 297–307.
6. Brower J. Z., Brower, L. P. Experimental studies of mimicry. 8. Further investigations of honeybees (*Apis mellifera*) and their dronefly mimics (*Eristalis spp.*) // American Naturalist. — 1965 — Vol. 99. — P. 173–187.
7. Mostler G. Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry // Zeitschrift fur Morphologie und Okologie der Tiere. — 1935. — N 29. — P. 381–454.
8. Conn D. L. T. The genetics of mimetic colour polymorphism in the large narcissus bulb fly, *Merodon equestris* Fab. (*Diptera, Syrphidae*) // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. — 1972. — Vol. 264 — P. 353–402.
9. Климец Е. П. Дискретные вариации рисунка на дорзальной стороне тела колорадского жука // Популяционная фенетика. — М.: Наука, 1997. — С. 45–58.

10. Ларина Н. И. Общие проблемы и методы фенетических исследований // Физиология и популяционная экология животных. — Саратов: Из-тво Сарат. ун-та. — 1978. — С. 12–22.
11. Животовский Л. А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. — М.: Наука. — 1982. — С. 38–44.
12. Heal J. R. Colour patterns of *Syrphidae*. 4. Mimicry and variation in natural populations of *Eristalis tenax* // Heredity. — 1982. — N 49. — P. 95–110.
13. Яблоков А. В., Ларина Н. И. Введение в фенетику популяций. — М.: Высшая школа, 1985. — С. 236–249.
14. Сиренко А. Г., Третяк В. Р. *Eristalis tenax* Linnaeus, 1758 (*Syrphidae*, *Diptera*, *Insecta*) як новий модельний об'єкт дослідження стабільності та гомеостазу популяцій // Науковий вісник Волинського державного університету імені Лесі Українки. — 2007. — № 5. — С. 138–141.

В. Р. Третяк, А. Г. Сиренко

Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника, Інститут естественних наук,
ул. Галицкая, 201, г. Ивано-Франковск, 76000, Украина

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ ФЕНОТИПИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ РАЗЛИЧНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ *ERISTALIS TENAX* L. ИВАНО-ФРАНКОВСКОЙ ОБЛАСТИ

Резюме

Целью работы было исследование микроэволюционных процессов в популяциях сирфид Прикарпатья. Произведен популяционно-фенотипический анализ двух популяций журчалки *Eristalis tenax* L. 1758, собранных на территории Ивано-Франковской области с применением методов фенетики. Выделено 14 базовых фенотипов (морф) и 19 фенотипических признаков, которые имеют различную частоту встречаемости в популяциях и среди особей разного пола. Проведен сравнительный анализ внутривидовой и межвидовой фенотипической изменчивости.

Ключевые слова: *Syrphidae*, *Eristalis*, популяция.

V. R. Tretiak, A. G. Sirenko

PreCarpathian national university named Vasyl Stefanyk, Natural department,
Galytska street, 201, Ivano-Frankivsk city, 76000, Ukraine

COMPARATIVE PHENETIC ANALYSIS OF DRONEFLY *ERISTALIS TENAX* L. POPULATIONS IN IVANO-FRANKIVSK REGION

Summary

The results of population-phenetic analysis of two *Eristalis tenax* populations, collected on territory of the Ivano-Frankivsk area are introduced in the article. It was selected 14 basic phenotypes (morph) and 19 phens which they are from and are inherent for this territory. The comparative analysis of intrapopulations and interpopulations phenotypical variability was conducted.

Keywords: *Syrphidae*, *Eristalis*, population.