

УДК 595.733(477)

О. С. Дятлова, асп.

Одеський національний університет ім. І. І. Мечникова, кафедра зоології,
вул. Дворянська, 2, Одеса, 65026, Україна

ОСОБЛИВОСТІ ПОЛІМОРФНИХ ПОПУЛЯЦІЙ БАБОК ПІВДЕННОГО ЗАХОДУ УКРАЇНИ

Вперше вивчені популяційні характеристики двох модельних видів бабок південного заходу України: *Coenagrion pulchellum* (Vander Linden, 1825) та *Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820). Отримані дані про фенологію льоту бабок і статеву структуру їх популяцій. У двох популяціях *I. elegans* протягом усього періоду льоту постійно були присутні ювенільні особини. Вивчено співвідношення гіноморфних та андроморфних самиць в популяціях модельних видів бабок. Показано, що на південному заході України андроморфні самиці *C. pulchellum* склали 25%. У двох вивчених популяціях *I. elegans* андроморфні самиці склали відповідно 52 і 66%.

Ключові слова: бабки, поліморфізм самиць, південний захід України, Odonata.

Поліморфізм може бути визначений як наявність декількох дискретних фенотипів, які чітко відрізняються, в єдиній популяції з вільним схрещуванням особин. Термін "поліморфізм" використовується для позначення переривчастої генетичної мінливості. Поліморфні варіанти (морфи) іноді настільки сильно відрізняються від "нормального" типу популяції, що їх помилково описували як нові види [1].

Поліморфізм забарвлення самиць зустрічається у різних тварин, але він найбільш різноманітний у комах, особливо у рівнокрилих бабок (Zygoptera) [2–4].

Відомо, що поліморфізм самиць бабок може виявлятися різноманітним чином: у відмінах забарвлення крил і тіла у різних морф самиць одного виду та у андроморфному (тобто як у самців) забарвленні самиць. За наявністю (чи відсутністю) поліморфізму О. Фінке з співавт. [5] поділили вивчені родини бабок Голарктики на три категорії:

- відсутність поліморфізму самиць та статевого диморфізму: у представників родин Petaluridae, Gomphidae, Cordulegastridae, Macromiidae, Corduliidae;
- рідкісні випадки поліморфізму самиць та статевий диморфізм: у представників родин Calopterygidae, Lestidae, Platycnemidae;
- часті випадки поліморфізму самиць та статевий диморфізм: у представників родин Aeshnidae, Libellulidae, Coenagrionidae.

Дослідження щодо успадкування поліморфізму серед генерацій, які були проведені в лабораторних умовах на декількох видах рівнокрилих бабок (*Ischnura damula* Calvert, 1902, *I. demorsa*

(Hagen, 1861), *I. graellsii* (Rambur, 1842), *I. elegans* (Vander Linden, 1820) и *Ceriatagrion tenellum* (Villers, 1789)), довели, що у вивчених видів поліморфізм контролюється одним аутосомним локусом з кількістю алелей, яке дорівнює кількості морф і проявляється тільки у самиць. Цікаво, що у *I. damula*, *I. demorsa* и *C. tenellum* андроморфні самиці є рецесивними гомозиготами, а у *I. graellsii* та *I. elegans* рецесивними є гіноморфні самиці [6–9].

Відомості про поліморфізм бабок України є уривчастими та наведені в нечисленних роботах [10–13]. За попередніми даними, які потребують уточнення, в Україні мешкає 24 поліморфних види бабок [5]. На півночі України в популяціях *Coenagrion puella* (Linnaeus, 1758) та *I. elegans* відмічено відповідно 19 та 24% андроморфних самиць [10, 11].

Для рідкісної ізольованої популяції *Calopteryx splendens ancilla* Sélys, 1853 з пониззів р. Дунай описано дві морфи самиць: гіноморфа з прозорими крилами та андроморфа з крилами, що забарвлені як у самців. Через малу чисельність особин в цій популяції співвідношення двох морф ще тільки має бути встановлене [14].

Кожна морфа може бути найбільш пристосованою до різних умов довкілля в різний час. Вивчення поліморфізму популяцій відкриває шляхи до прогнозування її виживання в умовах мінливого довкілля та має велике наукове й практичне значення у вирішенні проблеми збереження біорізноманітності [15].

Метою цієї роботи було виявлення на південному заході України видів бабок, для яких є характерним поліморфізм забарвлення самиць, опис поліморфних популяцій, включаючи оцінку частоти зустрічальності різних морф. Першим кроком у даному дослідженні було вивчення поліморфних популяцій двох найбільш масових видів бабок *I. elegans* и *C. pulchellum*.

Матеріал і методи

Матеріалом даних досліджень слугували представники масових видів бабок (підряд Zygoptera, родина Coenagrionidae), які широко розповсюджені в Україні та у всій Європі: *I. elegans* та *C. pulchellum* [2, 16].

Дослідження проводили в Одеській області. Вивчення структури популяцій *I. elegans* було проведено у двох точках стаціонарних спостережень у 2003 р.: біля с. Усатове (46°31'N 30°40'E) Біляївського лиману (точка № 1) та в околицях с. Прилиманське (46°22'N 30°38'E) Овідіопольського району, у верхів'ї Сухого лиману на березі "Веслувальної бази" (точка № 2). Дослідження структури популяції *C. pulchellum* проведено в точці № 2 в 2004 р.

Для *I. elegans* щодавно з першої половини червня до першої половини вересня зажиттєво визначали вікову та статеву структуру локальних популяцій, співвідношення андроморфних та гіноморф-

них самиць, а також перехід вікових форм забарвлення самиць від молодих фіолетових до проміжних жовто-зелених, фіолетово-зелених та дорослих — бірюзово-блакитних й маслиново-зелених форм. Проаналізовано 675 особин *I. elegans* (451 ♂ і 224 ♀) в точці № 1 та 586 особин (399 ♂ і 187 ♀) в точці № 2.

Для *C. pulchellum* є характерним більш короткий період льоту — з першої половини травня до першої половини липня, впродовж якого фіксували андроморфних, гіноморфних самиць та співвідношення статей в популяції. Всього проаналізовано 229 особин *C. pulchellum* (142 ♂ і 87 ♀).

Дані, що були отримані, обробляли статистично з використанням традиційних статистичних методів [17].

Результати досліджень та їх обговорення

Морфи самиць бабок

Поліморфні популяції бабок є цікавими та маловивченими. В популяціях *I. elegans*, що мешкають в Центральній Європі зустрічаються три морфи самиць: андроморфа та дві гіноморфи — "*infuscans*" та "*rufescens-obsolata*" [2]. На південному заході України в популяціях *I. elegans* у теперішній час описані тільки дві морфи самиць: андроморфа та гіноморфа "*infuscans*" [12, 13].

Зажиттєва ідентифікація морф *I. elegans* зазвичай не викликає труднощів. Грудний відділ андроморфних самиць *I. elegans* забарвлений, як у самців, у блакитний колір. Гіноморфні самиці "*infuscans*" відрізняються від андроморфних тим, що грудний відділ "*infuscans*" забарвлений у жовтувато-коричневий чи маслинний колір. Восьмий сегмент черевця з дорзального боку коричневий, а з віком стає майже чорним. Гіноморфні самиці "*rufescens-obsolata*" мають рожеве забарвлення грудей у молодих особин та коричнювате у дорослих. Восьмий сегмент з дорзального боку у молодих особин забарвлений у блакитний колір, а у дорослих — у темно-коричневий чи практично чорний, як у "*infuscans*". Забарвлення грудей значно темніше, ніж у "*infuscans*".

Для європейських популяцій *C. pulchellum* розрізняють дві морфи: андроморфу та гіноморфу [2]. Дорослі андроморфні самиці *C. pulchellum* мають блакитне забарвлення грудного відділу, гіноморфні самиці забарвлені у зеленувато-жовтий колір. Андроморфні самиці *C. pulchellum* на дорзальному боці черевця мають характерні блакитні фрагменти, гіноморфні самиці мають темне забарвлення всього дорзального боку черевця. Таким чином, дві морфи самиць *C. pulchellum* можуть бути легко розпізнані в природі.

Характеристика поліморфних популяцій бабок

Вікова структура популяції *I. elegans* може бути встановлена за наявністю особин с перехідним забарвленням. За даними А. Кор-

дере [8], молоді самиці *I. elegans* послідовно проходять серію кольорових перетворень за 10 діб, а статевого дозрівання досягають через 5–6 діб, причому відмінності у забарвленні андроморфних та гіноморфних самиць добре відрізняються як у ювенільної молоді, так і у дорослих імаго. Молоді самці забарвлені у світло-зелений колір, статевозрілі — в яскраво-синій. Таким чином, вікові зміни забарвлення самиць та самців *I. elegans* дозволяють достатньо точно встановити співвідношення в популяції молоді, яка щойно вилетіла, та зрілих особин. Як правило переважають молоді особини.

Вивчення вікової структури двох популяцій показало, що протягом всього періоду льоту в популяціях *I. elegans* зустрічаються молоді нестатевозрілі особини. Це свідчить про те, що виліт імаго з личинок відбувається безперервно, хоч співвідношення дорослих й молодих особин значно коливається протягом всього періоду льоту бабок.

У зв'язку з дуже коротким періодом льоту *C. pulchellum* порівняно з *I. elegans*, питання про вивчення вікової структури популяції для цього виду у теперішній час залишається відкритим.

Аналіз статевої структури двох популяцій *I. elegans* та популяції *C. pulchellum* показав, що чисельність самців всіх віків з високим ступенем вірогідності переважала над чисельністю самиць протягом всього періоду льоту імаго (табл. 1).

Таблиця 1

Співвідношення самців і самиць в популяціях *I. elegans* та *C. pulchellum*

Популяція	Точка відбору	Самиці		Самці		t _{st}
		N	Частка у вибірці ± середня помилка	N	Частка у вибірці ± середня помилка	
<i>I. elegans</i>	1	224	0,33 ± 0,03	451	0,67 ± 0,02	8,85***
	2	187	0,32 ± 0,03	399	0,68 ± 0,02	8,71***
<i>C. pulchellum</i>	2	87	0,38 ± 0,05	142	0,62 ± 0,04	3,63***

Примітка: тут і далі *** — $p \leq 0,001$.

Аналіз співвідношення морф самиць *I. elegans* за весь період льоту імаго дозволив виявити розходження за цим показником у двох віддалених популяціях південного заходу. Для точки спостережень № 1 співвідношення андро- і гіноморфних самиць було однаковим. В точці № 2 чисельність андроморфних самиць перевищувала чисельність гіноморфних. На відміну від популяції *I. elegans*, в популяції *C. pulchellum* гіноморфні самиці вірогідно переважали над андроморфними (табл. 2).

В табл. 2 наведені узагальнені дані щодо співвідношення морф самиць протягом усього сезону спостережень. Такий метод аналізу було використано для порівняння наших даних з даними, які наведені в роботі О. Фінке та співавт. [5]. Зазначені автори вказали, що андроморфи є найбільш звичайними морфами для 17% видів бабок Голарктики, про які є дані.

Таблиця 2

Співвідношення андроморфних та гіноморфних самиць в популяціях *I. elegans* та *C. pulchellum*

Популяція	Точка відбору	Андроморфні самиці		Гіпохромніє самиці		t _{cr}
		N	Частка у вибірці ± середня помилка	N	Частка у вибірці ± середня помилка	
<i>I. elegans</i>	1	50	0,52 ± 0,07	47	0,48 ± 0,07	0,40
	2	57	0,66 ± 0,06	29	0,34 ± 0,09	2,96 *
<i>C. pulchellum</i>	2	22	0,25 ± 0,09	65	0,75 ± 0,05	4,57***

Примітка: * — $p \leq 0,05$.

Вивчення змін співвідношення морф протягом одного сезону можливе лише в популяціях найбільш масових видів бабок з тривалим періодом льоту. Більш детальний аналіз з урахуванням співвідношення андроморфних та гіноморфних самиць у різні строки періоду льоту на прикладі однієї з вивчених популяцій *I. elegans* (точка № 1) дозволяє переконатися в тому, що андроморфні самиці у першу половину літа переважали над гіноморфними (рис. 1). З другої половини літа, на фоні різкого зниження чисельності особин в популяції, гіноморфні самиці переважали над андроморфними. Таким чином, можна вважати, що співвідношення морф — це характеристика, яка сильно варіює протягом одного сезону та, ймовірно, пов'язана із щільністю популяції.

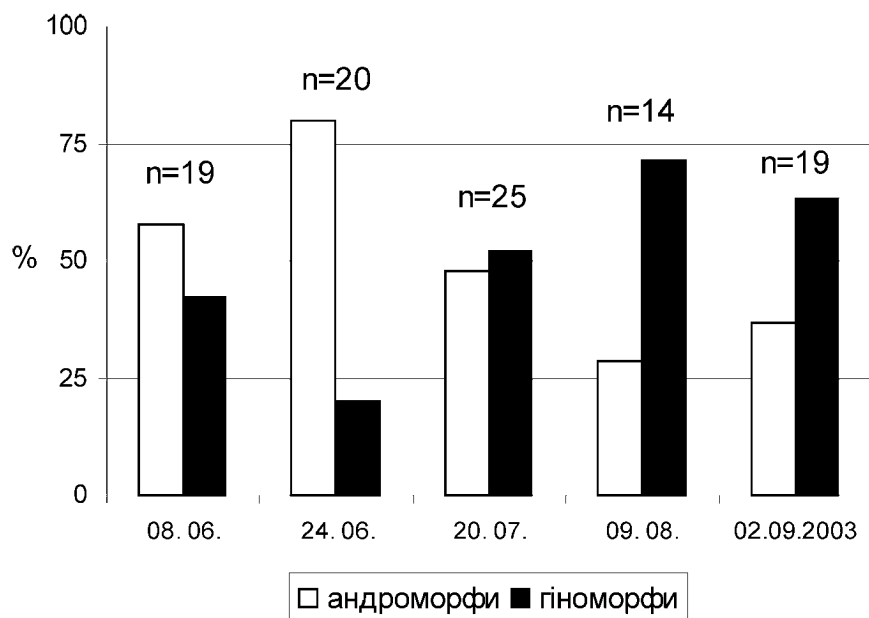


Рис. 1. Співвідношення морф самиць у популяції *I. elegans* (n — загальна кількість самиць)

Для деяких видів бабок було показано, що у співвідношенні морф самиць існують значні міжпопуляційні розбіжності. Описані окремі популяції *Nehalennia irene* (Hagen, 1861), *I. elegans*, *Lestes sponsa* (Hansemann, 1823), у яких андроморфи є найбільш звичайними. В інших віддалених популяціях цих видів найбільш масовими є гіноморфи [5]. Це добре погоджується з нашими даними щодо двох віддалених популяцій *I. elegans*, що локалізуються на південному заході України, для однієї з яких є характерним переважання андроморфних самиць, а в іншій спостерігаються рівні частки андроморф і гіноморф.

В одонатологічній літературі активно обговорюються питання про те, яким чином самці розрізняють самиць різних морф, які морфи мають перевагу при спаровуванні, а також які фактори впливають на різне співвідношення морф у віддалених популяціях. Деякі дослідники вважають, що самці переважно спаровуються з найбільш звичайною морфою самиць в популяції і змінюють цю свою поведінку лише у тому випадку, коли змінюється співвідношення морф [18–20].

Досі не до кінця з'ясованою є роль андроморфних самиць в популяціях бабок. Існує точка зору, що у деяких випадках самці сприймають андроморфних самиць як інших самців свого виду [21, 22]. Ймовірно, андроморфи мають здатність уникати зайвих парувань завдяки подібності з самцями [23]. Це не означає, що самці взагалі не спаровуються з андроморфами, але самиці достатньо одного парування для запліднення всіх яєць. Самці ж намагаються досягти найбільшої кількості копуляцій у зв'язку з тим, що вони здатні усувати сперму попереднього самця і кількість яєць, які запліднені останнім самцем, буде найбільш чисельною [24].

Причини, із-за яких різним видам "вигідніше" мати у більшості представників тих чи інших морф, до кінця не з'ясовані. Розширення кількості об'єктів і вивчення популяційних параметрів бабок, які мешкають у різних умовах, на наш погляд, допоможе вирішити це питання.

Висновки

1. Для двох модельних видів бабок *I. elegans* і *C. pulchellum* на південному заході України вперше отримана інформація про деякі популяційні параметри: статеву структуру популяцій, співвідношення різних морф самиць. Для *I. elegans* вивчена вікова структура популяцій.
2. З'ясування вікової структури популяцій *I. elegans* протягом усього періоду льоту показало постійну присутність ювенільних особин, про що свідчать вікові зміни кольору бабок.
3. В популяціях *I. elegans* та *C. pulchellum* протягом усього періоду льоту домінують самці, складаючи відповідно 67–68% і 62%.

4. У вивченій популяції *C. pulchellum* за увесь період льоту імаго найбільш звичайними є гіноморфні самиці, які складають 75% від загальної кількості самиць. Для *I. elegans* в одній популяції співвідношення двох морф було однаковим, а в іншій популяції андроморфні самиці склали 66%, кількісно переважаючи гіноморф.

Література

1. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. — М.: Мир, 1974. — 450 с.
2. Askew R. R. The Dragonflies of Europe (revised edition). — Colchester: Harley Books, 2004. — 308 p.
3. Corbet P. S. Dragonflies: Behaviour and Ecology of Odonata. — Great Horkeley: Harley Books, 1999. — 830 p.
4. Fincke O. M. Polymorphic signals of harassed female odonates and the males that learn them support a novel frequency-dependent model // Animal Behaviour. — 2004. — Vol. 67. — P. 833–845.
5. The evolution and frequency of female color morphs in Holarctic Odonata: why are male-like females typically the minority / O. M. Fincke, R. Jodicke, D. R. Paulson, T. D. Schultz // International Journal of Odonatology. — Vol. 8 (2). — 2005. — P. 183–212.
6. Johnson C. The inheritance of the female dimorphism in the damselfly *Ischnura damula* // Genetics. — 1964. — Vol. 49. — P. 513–519.
7. Johnson C. Genetics of female dimorphism in *Ischnura demorsa* // Heredity. — 1996. — Vol. 21. — P. 453–459.
8. Cordero A. The inheritance of female polymorphism in the damselfly *Ischnura graellsii* (Rambur) (Odonata: Coenagrionidae) // Heredity. — 1990. — Vol. 64. — P. 341–346.
9. Cordero A., Andrés J. A. Colour polymorphism in odonates: females that mimic males? // J. Br. Dragonfly Soc. — 1996. — Vol. 12. — P. 50–60.
10. Gorb S. N. Visual cues in mate recognition by males of the damselfly *Coenagrion puella* (L.) (Odonata: Coenagrionidae) // Journal of Insect Behavior. — 1998. — Vol. 11. — P. 73–92.
11. Gorb S. N. Visual cues in mate recognition in the damselfly *Ischnura elegans* (Zygoptera: Coenagrionidae) // Int. J. Odonatol. — 1999. — Vol. 2. — P. 83–93.
12. Дятлова Е. С. Полиморфизм окраски и возрастная структура популяции *Ischnura elegans* (v. d. Linden, 1823) (Insecta: Odonata) // Природничі науки на межі століть: Тези доп. науково-практичної конференції до 70-річчя природничо-географічного факультету НДПУ, (23–25 березня 2004 р.). — Нежин, 2004а. — С. 33.
13. Дятлова Е. С. Структура поліморфної популяції *Ischnura elegans* (v. d. Linden, 1823) (Insecta: Odonata) з низин Хаджибейського лиману // Сучасні проблеми зоологічної науки: Мат. Всеукраїнської наук. конф. — К.: Київський університет, 2004б. — С. 52–54.
14. Дятлова Е. С. Новые сведения о фауне стрекоз (Insecta: Odonata) Придунайского региона // Современные проблемы зоологии и экологии: Мат. междунар. конф., посвященной 140-летию основания Одесского национального университета им. И. И. Мечникова, кафедры зоологии ОНУ, Зоологического музея ОНУ и 120 годовщине со дня рождения Заслуженного деятеля науки УССР, профессора И. И. Пузанова. — О.: Феникс, 2005. — С. 81–84.
15. Милованов А. Э., Злотин А. З. Частоты фенонов в синтопических популяциях *Colias hyale* Linnaeus, 1758 и *Colias alfacariensis* Ribbe, 1905 (Lepidoptera: Pieridae) в Крыму и принцип "золотого сечения" // Известия Харьковского энтомологического общества. — Т. 11, вып. 1–2. — 2003. — С. 169–176.
16. Горб С. Н., Павлюк Р. С., Спурис З. Д. Стрекозы (Odonata) Украины: фаунистический обзор // Вестник зоологии. — 2000. — Отд. вып. № 15. — 155 с.

17. Лакин Г. Ф. Биометрия: Учеб. пособие биол. спец. вузов. — М.: Высш. шк., 1990. — 352 с.
18. Miller M. N., Fincke O. M. Cues for mate recognition and the effect of prior experience on mate recognition in *Enallagma damselflies* // Journal of Insect Behavior. — 1999. — Vol. 12. — P. 801-814.
19. Van Gossum H., Stoks R., De Bruyn L. Discriminative mate choice in relation with female maturation in *Ischnura elegans* (Odonata: Coenagrionidae) // International Journal of Odonatology. — 2001a. — Vol. 4. — P. 83-91.
20. Van Gossum H., Stoks R., De Bruyn L. Reversible frequency-dependent switches in male mate choice // Proceedings of the Royal Society of London (B). — 2001b. — Vol. 268. — P. 83-85.
21. Robertson H. M. Female dimorphism and mating behaviour in a damselfly, *Ischnura ramburii*: females mimicking males // Animal Behaviour. — 1985. — Vol. 33. — P. 805-809.
22. Hinnekint B. O. N. Population dynamics of *Ischnura e. elegans* (Vander Linden) (Insecta: Odonata) with special reference to morphological colour change, female polymorphism, multiannual cycles and their influence on behaviour // Hydrobiologia. — 1987. — Vol. 146. — P. 3-31.
23. Cordero A., Carbone S., Utzeri C. Mating opportunities and mating costs are reduced in androchrome female damselflies *Ischnura elegans* (Odonata) // Animal Behaviour. — 1998. — Vol. 55. — P. 185-197.
24. Cooper G., Holland P. W. H., Miller P. I. Captive breeding of *Ischnura elegans* (Vander Linden): observations on longevity, copulation and oviposition (Zygoptera: Coenagrionidae) // Odonatologica. — 1996. — Vol. 25 (3). — P. 261-273.

Е. С. Дятлова

Одесский национальный университет им. И. И. Мечникова,
кафедра зоологии,
ул. Дворянская, 2, Одесса, 65026, Украина

**ОСОБЕННОСТИ ПОЛИМОРФНЫХ ПОПУЛЯЦИЙ СТРЕКОЗ
(INSECTA, ODONATA) ЮГО-ЗАПАДА УКРАИНЫ**

Резюме

Первые изучены популяционные характеристики двух модельных видов стрекоз юго-запада Украины: *Coenagrion pulchellum* (Vander Linden, 1825) и *Ischnura elegans* (Vander Linden, 1820). Получены данные по фенологии лета стрекоз и половой структуре популяций. В двух популяциях *I. elegans* в течение всего периода лета постоянно присутствовали ювенильные особи. Изучено соотношение гинморф и андроморф самок в популяциях изучаемых видов стрекоз. Показано, что на юго-западе Украины андроморфные самки *C. pulchellum* составляли 25%. В двух изученных популяциях *I. elegans* андроморфные самки составляли соответственно 52% и 66%.

Ключевые слова: стрекозы, полиморфизм самок, юго-запад Украины, Odonata.

E. S. Dyatlova

Odessa National University after I. I. Mechnikov,
Department of Zoology,
Dvoryanskaya St., 2, Odessa, 65026, Ukraine

**PECULIARITIES OF POLYMORPHIC POPULATIONS OF
DRAGONFLIES (INSECTA, ODONATA) IN THE SOUTH-WESTERN
UKRAINE**

Summary

Population characteristics of two model damselflies species *Coenagrion pulchellum* (Vander Linden, 1825) and *Ischnura elegans* (Vander Linden, 1825) have been studied in the South-Western Ukraine for the first time. Data on phenology, sexual and age structures of populations have been obtained. During all the flight period the juvenile specimens were continually registered in two populations of *I. elegans*. The ratio of gynomorphic and andromorphic females has been studied in populations of two model species. It was demonstrated that in the South-Western Ukraine andromorphic females of *C. pulchellum* were presented by 25%. In two populations of *I. elegans* andromorphic females were presented correspondingly by 52% and 66%.

Keywords: dragonflies, female polymorphism, South-Western Ukraine, Odonata.