

11. Фасулати С. Р. Адаптивная микроэволюция колорадского жука и его внутривидовая структура в современном ареале // Генетическая инженерия и экология. – 2000. - №1. – С. 19-29.
12. Фасулати С. Р. Распространение колорадского жука и экологические вопросы защиты картофеля в северных областях России // III Кирилло-Методиевские Чтения: Сб.матер. Междунар. науч. конф. - СПб.: Изд. СПбГПУ, 2004. - С. 70-75.
13. Фасулати С. Р., Вилкова Н. А. Адаптивная микроэволюция колорадского жука и его внутривидовая структура в современном ареале. // Генетическая инженерия и экология. М.: Центр «Биоинженерия» РАН, 2000. - т. 1. - С. 19-25.
14. Фасулати С. Р., Вилкова Н. А. Индикация процессов микроэволюции и их направленность у колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say.) // Материалы XII съезда РЭО. – М. – 2004. – С. 184-186.

Стаття поступила до редакції 27.09.2008 р.; прийнята до друку 04.10.2008 р.

Єльцов А. Л. – асистент кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника.

Сіренко А. Г. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника.

Рецензент: доктор біологічних наук, професор Парпан В. І. – завідувач кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника.

УДК 57.087.1

ДОСЛІДЖЕНІСТЬ ПОЛІМОРФІЗМУ ТА МІМІКРІЇ *ERISTALIS TENAX* L. (SYRPHIDAE, DIPTERA, INSECTA)

В. Р. Третяк, А. Г. Сіренко

Кафедра біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника

*Описана історія дослідження мімікрії та поліморфізму популяцій *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera, Insecta).*

Ключові слова: *Eristalis*, поліморфізм, мімікрія.

Tretiak V. R., Sirenko A. G. The research of polymorphism and mymicy of *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera, Insecta). *The history of research of polymorphism and mymicy of *Eristalis tenax* L. (Syrphidae, Diptera, Insecta) was described in this article.*

Key words: *Eristalis*, polymorphism, mimicry.

Роботи пов'язані з вивченням фенетичної структури, мімікрії та мікроеволюційних процесів у сирфід (*Syrphidae*) посідають важливе місце серед праць з популяційної біології. На прикладі деяких видів сирфід деякими авторами (Brower, 1960, 1962, 1965, 1972; Mostler, 1935; Conn, 1972) було зроблено ряд фундаментальних праць в вивченні процесів мімікрії, поліморфізму та еволюції паттернів. При цьому більшість авторів (Clarke & Sheppard, 1960; Shappard, 1954, 1961) визначає присутність генетичного поліморфізму для комах у яких в процесі коеволуції з їх моделями розвинулась Бейтсова мімікрія (для сирфід це перетинчастокрилі що мають жало).

Для сирфід потрібно в першу чергу відмітити вивчення поліморфізму таких видів як наприклад *Volucella bombylans*, для якої автор проводив експерименти по схрещуванню двох основних форм що імітують два види джмелів (*Bombus terrestris* і *B. lapidarius*) і встановив що причиною поліморфізму була присутність супергена, що визначав забарвлення абдомена (Gabritshevsky, 1924, 1926).

У *Merodon equestris* було відмічено шість окремих локусів що відповідали за забарвлення, проте не було встановлено присутність супергена, автор вважав що причиною поліморфності були порушення рівноваги між вільно зв'язаними локусами (Conn, 1972).

В *Episyrphus balteatus* (Hollowey, Marriott, Crocker, 1997) був відмічений чіткий сезонний поліфенізм забарвлення, та встановлена його пряма залежність від температури навколишнього середовища. Для цього ж виду було описано і географічна мінливість по морфологічним ознакам та флуктууючій асиметрії (Sullivan, Sutherland, 2000)

Географічна мінливість *Cheilosia vernalis* вивчалась по 12 локусам, а також було відмічено високий інтерпопуляційний поліморфізм морфологічного характеру (вид описувався 8 раз під різними назвами) (Milankov, Stamenkovic, Vujic and Simic, 2002).

Для *Eristalis intricarius* була показана чітка залежність поліморфізму від температури розвитку лялечки що змінюється на протязі сезону та супергена, що обумовлює темне забарвлення, також автором визначена пряма залежність форм від присутності міметичних моделей (*Bombus pascuorum*, *B. terrestris*), які змінювались протягом сезону активності мух (Heal, 1979).

У *Eristalis arbustorum* було описано статевий диморфізм, та визначено що мінливість паттернів головним чином спричинена факторами навколишнього середовища, мімікрією, терморегуляцією та особливостями поведінки залицання (у ♂♂) (Heal, 1981).

У *Metasyrphus luniger* було відмічено сезонні фенотипічні флуктуації по меленізації абдомену, голови і ніг, і показана залежність степеня механізації від температури при якій розвивається пупарій (Dusek, Laska, 1973).

Вид *Eristalis pertinax* описувався як *Eristalis flavitarsis*, причиною цього за авторами (Bicik, Nilsen, Holinka, 1996) був його сезонний поліфенізм довжини волосків голови, аристи, очей і черевця та забарвлення мезонотума.

Експериментальним вивченням ефективності мімікрії сирфід займалися такі автори як: Brower J. van Z. & Brower, L.P. (1962, 1965, 1972), що вивчали ступінь мімікрії у *Eristalis vinetorum* та інших дзюрчалок (*Eristalis spp.*); Mostler G., вивчав ефективність мімікрії дзюрчало використовуючи в якості хижаків голубів.

Більшість авторів пов'язує морфологічний поліморфізм мімікрійних видів з еволюційним процесом Бейтсової мімікрії, в наслідок якого мімісти (сирфіди), прагнуть отримати більшу схожість до їх моделей (перетинчастокрилих) і як наслідок інтенсивність поліморфізму зростає (Nicholson, 1927; Goldschmidt, 1945; Nur, 1970; Howarth, 1998; Howarth, Edmunds, 2000; Howarth, Clee, Edmunds, 2000; Golding, 2000; Guilford, 1992; Heal, 1995; Holloway, Gilbert, Brandt, 2002; Rufus, 2002; Howarth, Edmunds, Gilbert, 2004).

Вид *Eristalis tenax* Linnaeus, 1758 завдяки своїй мімікрії по відношенні до бджоли медоносною *Apis mellifera* і високому рівню поліморфізму довгий (близько 2000 років) час вводив в оману на початках розвитку природничих наук як перших природознавців так і пізніше досвідчених ентомологів. Так зокрема в журналі по бджільництву "Бджоли що працюють на хризантемах" (Bees working on chrysanthemums) автором-апідологом (Benton, 1903) було розміщено статтю з фотографією бджіл на квітках, проте, при детальнішому розгляді ентомологи дійшли висновку що це були *Eristalis tenax*. Цей же автор розповідав про свою участь у "Гучному суді" (the famous Utter trial), де під час засідання судові експерти не змогли відрізнити бджіл від дзюрчалок, і тому суд не зміг довести справу що стосувалась бджіл до кінця.

Вид *Eristalis tenax* практично завжди через високий рівень фенотипічної мінливості неодноразово отримував нові назви, практично на протязі всієї історії вивчення сирфідологами (по Hipra H., Nielsen T. R., J. van Steenis):

- Muska tenax* Linnaeus, 1758
- Conops vulgaris* (Scopoli, 1763)
- Muska porcina* (De Geer, 1776)
- Muska obfuscata* Gmelin, 1790
- Eristalis campestris* Meigen, 1822
- Eristalis hortorum* Meigen, 1822
- Eristalis sylvatica* Meigen, 1822
- Eristalis vulpina* Meigen, 1822
- Eristalis sinensis* Wiedemann, 1824
- Eristalis columbica* Macquart, 1855
- Eristalis ventralis* Thomson, 1869
- Eristalis tenax* var. *alpina* Strobl, 1893
- Eristalis tenax* var. *claripes* Santos Abreu, 1924
- Eristalis rubix* Violovitsh, 1977

Очевидно що перші чотири видові назви були дані виду синонімічно на час їх опису авторами і можливо причиною на те була недостатня кількість інформації про попередні чи паралельні дослідження своїх колег. Проте Мейгена що описав вид під чотирма різними назвами цілком можливо могли ввести в оману такі особливості виду як статевий диморфізм і поліморфізм. На сьогодні в визначниках (Штакельберг, 1969; Виолович, 1983; Hipra, Nielsen, van Steenis, 2001.) виділяють дві форми *Eristalis tenax*:

- форма *hortorum* Meigen – характеризується темно-коричневим абдоменом;
- форма *campestris* Meigen описується як така, що має плями оранжевого або жовтого кольору на другому та третьому тергітах.

Вперше звернув увагу на спадковий характер мінливості *Eristalis tenax* у 1979 році Джонатан Хіл (Jonathan Heal) співробітник факультету генетики, університету Ліверпуля. Маючи за приклад вивчення генетичних аспектів Бейтсової мімікрії Кларком і Шеппардом на пикладі деяких південно Американських метеликів та роботи Конна і Габрічевського на *Merodon equestris* і *Volucella bombylans* відповідно (див. вище), він методом схрещувань в лабораторних умовах провів аналіз поліморфізму Британських популяцій *E. tenax*.

Серед імаго Хілом було виділено 6 паттернів абдомену і дав їм умовні назви в залежності від забарвлення та форми плям на тергітах (рис. 1).

Продемонструвавши безперервний ряд переходу від майже повністю світлих до темних морф, автор розділив виділені класи на дві фенотипічні категорії:

Світлий фенотип (L. ph.)	♂ UL, L, ML ♀ L, ML, M
Темний фенотип (D. ph.)	♂ M, MD, D ♀ MD, D

Клас M який відносився до L. ph. у ♀♀, був віднесений до D. ph. у ♂♂ через те що за даними Хіла останні характеризувались більш світлішими паттернами і цей розподіл автор підтвердив експериментально.

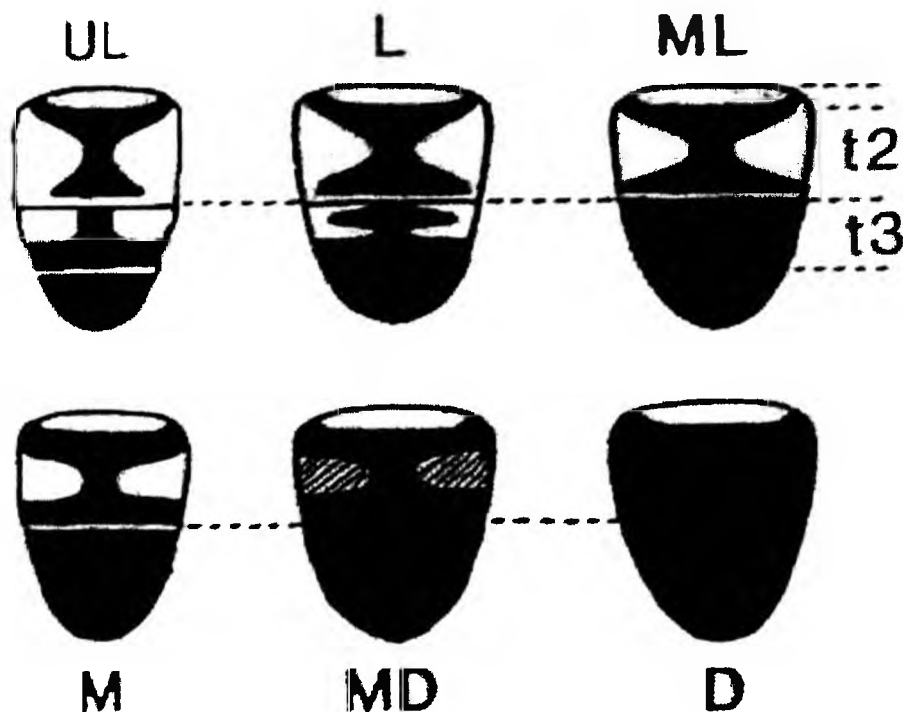


Рисунок 1. Класифікація абдоминальних паттернів за Хілом. Повністю темний колір малюнку відповідав чорному або темно-коричневому, слабо заштрихований відповідав світло-коричневому, білі плями відповідають оранжевому або жовтому. Тергіти 2 і 3 позначені t2 і t3 відповідно. Перший тергіт є повністю темним але для зручності виділений білим кольором. D (dark – темний) – абдомен повністю темно-коричневий. MD (medium-dark – помірно темний) – абдомен темний за винятком світло коричневих напівовальних плям на 2-му тергіті. M (medium – помірний) – плями як і в попереднього класу але світлішого кольору, на кінці 2-го тергіта світло-коричнева смуга. ML (medium – помірний) – бічні плями 2-го тергіта часто з’єднані з світло-коричневою смугою краю тергіта. L (light – світлий) – 2-й тергіт як і у ML але оранжева область простягається на 3-й тергіт. UL (ultra-light – ультра світлий) – світлі ділянки збільшенні; оранжеві плями 3-го тергіта тягнуться до серединної чорної смуги.

Провівши експерименти по схрещенню дзюрчалок і проаналізувавши отримані результати Хілом (Neal, 1979) було зроблено певні висновки:

1. Експериментальні дані показали, що при визначенні фенотипу у даного присутня сегрегація алелей в одному локусі (основними розщепленнями були 3:1 і 1:1 для L. ph. і D. ph. відповідно). А отже згідно першого розщеплення "світлий" алель є домінантним по відношенні до "темного". Локусу цього супергена було дано назву *Ap* (abdominal pattern), а його два алелі позначались як Ap^d і Ap^L . Тоді мухи L.ph. будуть $Ap^L Ap^L$ або $Ap^L Ap^d$, а D.ph. матиме генотип $Ap^d Ap^d$.

2. "Генетичний контроль" поліморфізму у *E. tenax* відрізняється від того що був описаний у інших видів дзюрчалок (*Merodon equestris* і *Volucella bombylans*). Наявність безперервного діапазону паттернів свідчить не тільки про полігенну спадковість виду.

3. Алель Ap^L є безперечно домінантним але не зрозуміло, чи є це домінування повним при наявності такого значного спектру паттернів в межах L. ph. Додатковим ускладненням в цьому питанні є різниця у ступені експресії між статями.

4. Деякі експерименти показали можливість впливу температури розвитку лялечки на забарвлення імаго.

Проте самим автором (Neal, 1979) по закінченню експериментів було поставлено деякі базові питання на які не дали відповіді лабораторні досліди:

1. Якщо природній відбір для між паттернами лімітує генетичний поліморфізм, тоді постає питання чому в межах *L. ph.* і *D. ph.* існує такий спектр класів, і чому вид не імітує тільки дві основні форми бджоли медоносної, що є в Британії?

2. Чому має місце різна експресія у ♂♂ і ♀♀, якщо і ті і інші є мімістами?

В подальших свої дослідженнях що стосувались поліморфізму *E. tenax* (Neal, 1982, 1989) автором був застосований дещо "ширший" підхід до розгляду питання поліморфізму виду. Поліморфізм (генетична мінливість) стала розглядатись з точки зору Бейтсової мімікрії та впливу навколишнього середовища на природні популяції *E. tenax*, крім цього була проаналізована вікова структура лабораторних особин і було зроблено спробу інтерпретації цих досліджень на природні популяції. При цих дослідженнях першочергове значення набули дані, що були отримані при польових спостереженнях як за мімістом (*E. tenax*) так і за моделлю (*A. mellifera*). В результаті цього висновки роботи 1979 року були дещо підкореговані:

1. У *E. tenax* генетичний поліморфізм "затіняється" як полігенними так і факторами навколишнього середовища, що призводитиме до бімодального розподілу паттернів серед статей в природних популяціях.

2. Багато з варіацій у *E. tenax* є аналогічними до тих що спостерігаються у їх моделей (*A. mellifera*), принаймні що стосується забарвлення абдомену, але дзюрчалки характеризуються іншим типом плям на абдомені.

3. Можливо, щоб покращити мімікрію до інших перетинчастокрилих виявляється епістатичний вплив гена *Ap* в забарвленні волосків грудей, та кінцівок.

4. Наявність середньої чорної смуги відіграє важливу роль в терморегуляції тіла мухи і слугує для кращого поглинання сонячного проміння, тому плями (якщо вони є) розірвані посередині абдомену.

5. Безперечним є вплив температури розвитку лялечки на забарвлення імаго, що визначатиме забарвлення мух в залежності від сезону, проте це важко помітити в природних популяціях, ще до кінця не з'ясований вплив довжини світлового дня на забарвлення.

6. Крім таких факторів як температура та генотип на індивідуальному рівні на фенотипічні зразки буде також впливати і вік особин.

Таким чином автор у своїх роботах (Neal, 1979, 1982, 1989) показав що по-суті вивчення поліморфізму *E. tenax* не може проходити виключно в лабораторних умовах і щоб вивчати мінливість, потрібно орієнтуватись і на природні популяції. Через невеликий проміжок часу дослідження природних популяцій сирфід набули нового змісту – ряд авторів виступили з критикою суцього лабораторних досліджень (Hollowey, Marriott, Crocker, 1997; Holloway, Gilbert, Brandt, 2002; Howarth, Edmunds, Gilbert, 2004, та інші).

Висновок

Причини виникнення і механізми розвитку поліморфізму *Eristalis tenax* L. лишаються на сьогодні до кінця не з'ясовані. Вид є перспективною моделлю для вивчення мімікрії, поліморфізму популяцій, стабільності і динаміки популяцій.

Література

1. Штакельберг А. А. Отряд Diptera – двукрылые. Введение // Определитель насекомых европейской части СССР. – Л.: Наука, 1969. – Т. 5. – Ч. 1. – С. 7 – 34.
2. Benton F. Bees working on chrysanthemums // Proceedings of the entomological Society of Washington. – 1903. – vol. 6. – p. 102 – 103.
3. Bicik V., Nilsen T., R., Holinka J. On seasonal variation in *Eristalis pertinax* (Scopoli) and the status of *E. flavitarsis* (Malm) (Dipt. Syrphidae) // Acta Univ. Palacki. Olomuc. Biol. – 1996. – № 34. – P. 7 – 12.
4. Brower J. van Z. Experimental studies of mimicry in some North American butterflies. Part 3. *Danaus gilippus berenice* and *Limenitis archippus floridensis* // Evolution – 1958. – vol. 12. – P. 273 – 285.
5. Brower L.P., Brower J., Westcott P. W. Experimental studies of mimicry. 5. The reactions of toads (*Bufo terrestris*) to bumblebees (*Bombus americanorum*) and their robberfly mimics (*Mallophora bomboides*), with a discussion of aggressive mimicry // American Naturalist. – 1960. – vol. 94. – P. 343 – 356.
6. Brower J. van 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.
7. Brower J. van 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.
8. Brower L.P., Brower J. van Z. Parallelism, convergence, divergence, and the new concept of advergence in the evolution of mimicry // EA (ed) Ecological essays in honour of G. Evelyn Hutchinson. Transactions of the Connecticut Academy of Science. – 1972. – vol. 44. – P. 59 – 67.
9. Brower L.P. Avian predation on the Monarch butterfly and its implications for mimicry theory // American Naturalist. – 1988. – vol. 131. – P. S4 - S6.
10. Clarke B. C. Balanced polymorphism and the diversity of sympatric species // Systematics Associations Publications. – 1962. – vol. 4. – P. 47 – 70.
11. Clarke B. C. The evolution of morph-ratio clines // Amer. Natur. – 1966. – vol. 100. – P. 389 – 402.

12. *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. – Series B 264. – P. 353 – 402.
13. *Gabritschevsky E.* Convergence of coloration between American pilose flies and bumblebees (*Bombus*) // *Biological Bulletin.* – 1926. – № 51. – p. 269 – 287.
14. *Dusek J., Laska P.* Influence of temperature during pupal development on the colour of Syrphids adult // *Folia facultatis scientiarum naturalium universitatis purkynianae Bruennsis* – 1973. – Vol. 15. – P. 77 – 81.
15. *Golding Y. C., Edmunds M.* Behavioural mimicry of honeybees (*Apis mellifera*) by droneflies (Diptera: Syrphidae: *Eristalis* spp.) // *Proc. R. Soc. Lond.* – 2000. – vol. 267. – P. 903 – 909.
16. *Goldschmidt R.B.* Mimetic polymorphism, a controversial chapter of Darwinism // *Q. Rev. Biol.* – 1945. – №20. – P. 660-665.
17. *Guilford T.* Signalling and mimicry // *Antenna.* – 1992. – №16. – P.107-108.
18. *Heal J. R.* Colour patterns of Syrphidae: I. Genetic variation in the dronefly *Eristalis tenax* // *Heredity.* – 1979. – №42. – p. 223 – 236.
19. *Heal J. R.* Colour patterns of Syrphidae. II. *Eristalis intricarius* // *Heredity.* – 1979 – №43 – p. 229 – 238 .
20. *Heal J. R.* Colour patterns of Syrphidae. III. Sexual dimorphism in *Eristalis arbustorum* // *Ecological Entomology* – 1981 – №6 – p. 119-127.
21. *Heal J. R.* Colour patterns of Syrphidae. 4. Mimicry and variation in natural populations of *Eristalis tenax* // *Heredity.* – 1982 – №49 – p. 95-110.
22. *Heal J. R.* Variation and seasonal changes in hoverfly species: interactions between temperature, age and genotype // *Biological Journal of the Linnean Society.* – 1989. – Vol. 36, № 3. – p. 251 – 269.
23. *Heal J.R.* Of what use are the bright colours of hoverflies? // *Dipterists Digest.* – 1995. – vol. 2, №1 – p. 1 – 4.
24. *Hippa H., Nielsen T. R., J. van Steenis.* The West Palearctic species of the genus *Eristalis* Latreille (Diptera, Syrphidae) // *Norw. J. Entomol.* – 2001. – vol. 48. – P. 289 – 327.
25. *Holloway G. J., Marriott C. G., Crocker H. J.* Phenotypic plasticity in hoverflies: the relationship between colour pattern and season in *Episyrphus balteatus* and other Syrphidae // *Ecol. Entomol.* – 1997. – №22. – p.425 – 432.
26. *Holloway G., Holloway B.A.* Pollen feeding in hoverflies (Diptera, Syrphidae). // *New Zealand Journal of Zoology* 3, -1976. – p. 339 – 350.
27. *Holloway G.J.* Phenotypic variation in colour pattern and seasonal plasticity in *Eristalis* hoverflies (Diptera: Syrphidae) // *Ecological Entomology.* –1993. – vol. 18(3). – P. 209 – 217.
28. *Holloway G.J., McCaffery A. R.* Habitat utilization and dispersion in *Eristalis pertinax* (Diptera, Syrphidae) // *The Entomologist.* – 1990. – P. 116–124.
29. *Holloway G.J., Gilbert F., Brandt A.* The relationship between mimetic imperfection and phenotypic variation in insect colour patterns // *Proceedings of the Royal Society of London.* – 2002. – B. 269. – p. 411-416.
30. *Howarth B.* An ecological study of Batesian mimicry in the British Syrphidae (Diptera): PhD Thesis. – University of Central Lancashire, UK., 1998. – 241 pp.
31. *Howarth B., Edmunds M.* The phenology of Syrphidae (Diptera): are they Batesian mimics of Hymenoptera? // *Biological Journal of the Linnean Society.* – 2000. – vol.71. – P. 437-457.
32. *Howarth B., Clee C., Edmunds M.* The mimicry between British Syrphidae (Diptera) and Aculeate Hymenoptera // *British Journal of Entomology and Natural History.* – 2000. – vol. 13. – P. 1-40.
33. *Howarth B., Edmunds M., Gilbert F.* Does the abundance of hoverfly mimics (Diptera: Syrphidae) depend on the numbers of their hymenopteran models? // *Evolution.* – 2004. – vol.58(2). – P. 367-375.
34. *Milankov V., Stamenkovic J., Vujic A., Simic S.* Geographic variation of *Cheilosia vernalis* (Fallen, 1817) (Diptera, Syrphidae) // *Acta Zoologica Academiae Scientiarum Hungaricae* – 2002. – vol. 48, N. 4 – p. 255 – 267.
35. *Mostler G.* Beobachtungen zur Frage der Wespenmimikry (Studies on the question of wasp mimicry) // *Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere.* – 1935. – vol. 29. – P. 381 – 454.
36. *Nicholson A. J.* A new theory of mimicry in insects // *Australian Zoologist.* – 1927. – vol. 5. – P. 10 – 104.
37. *Nur U.* Evolutionary rates of models and mimics in Batesian mimicry // *American Naturalist.* – 1970. – vol. 104. – P. 477 – 486.
38. *Rufus A. J.* The evolution of inaccurate mimics // *Nature.* – 2002. – vol. 418. – P. 524 – 526.
39. *Sheppard P. M.* Mimicry and its ecological aspects // *Genetics Today (Proc. XI Int. Cong. Genetics).* - Pergamon, Oxford 1964. – P. 124 – 140.
40. *Sheppard P. M.* *Natural Selection and Heredity* (4th. edn.) // *Hutchinson.* - London, 1975. – P. 46 – 51.

Стаття поступила до редакції 16.09.2008 р.; прийнята до друку 01.10.2008 р.

Третяк В. Р. - асистент кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника.

Сіренко А. Г. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника.

Рецензент – кандидат біологічних наук Маховська Л. Й. – доцент кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника.