

ВПЛИВ ТЕМПЕРАТУРИ НА ФЕНОТИПІЧНУ МІНЛИВІСТЬ ПРИРОДНИХ ПОПУЛЯЦІЙ ВИДУ *ERISTALIS TENAX* (LINNAEUS, 1758) (DIPTERA, SYRPHIDAE).

Третьяк В. Р.

Кафедра біології та екології

Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника

e-mail: Eristalis@yandex.ru

Дзюрчалка Eristalis tenax (Diptera, Syrphidae) є видом із значним ступенем фенотипічної мінливості. Фенотипічна мінливість виду визначається кількома чинниками, базою якої є безперечно власне поліморфізм та взаємодія з ним таких чинників як вікова мінливість імаго, та температура розвитку лялечки (можливо остання і буде визначати сезонний поліфенізм виду). Аналогічно іншим прикладам, було зроблено припущення що нижчі температури розвитку лялечок будуть проявляться у імаго більшим ступенем меланізації, хоча такий вплив досить важко довести на прикладі природних популяцій. Також було відмічено потемніння абдоменів у деяких екземплярів імаго з віком. Збір матеріалу проводився протягом 2001 – 2005 років на території Івано-Франківської області. Виділено 14 морф по пігментації другого і третього тергітів абдомену. Така температурна реакція популяцій виду можливо і відповідає теорії температурного меланізму, хоча в цілому, безперечно, ключова роль у визначенні фенотипічних форм належить генотипу – як основі, що відповідає за мімікрію.

Ключові слова: Сирфіди, Бейтсова мімікрія, *Eristalis tenax*, температура лялечки, термальний меланізм.

Tretyak V. R. Influence of temperature on the phenotypical variability in *Eristalis tenax* (Linnaeus, 1758) (Diptera, Syrphidae) natural populations. Drone fly *Eristalis tenax* (Diptera, Syrphidae) is a species with the considerable degree of phenotypical variability. Phenotypical variability of the species are determined a few factors, the base of which is indisputably actually polymorphism and co-operating with him factors such as age-old changeability of adult stage, and development pupa temperature (possibly last will determine a seasonal polyphenism of the species). Similar for other examples, was done supposition that the lower temperatures of pupas development will show in imago the greater degree of melanism. Darkening of abdomen was also marked at some copies of imago with age. Collection of material was conducted during 2001 – 2005 on territory of the Ivano-Francivsk area. Was selected 14 morph on pigmentations of second and third tergite of abdomen. This temperature reaction of population answers the theory of temperature melanism, although on the whole, undoubtedly, a main point phenotypical determination belongs to the genotype – which is responsible basis of mimicry.

Key words: Syrphyidae, Bayesian mimicry, *Eristalis tenax*, temperature of pupa, thermal melanism.

Вступ

Чутливість до сезонних та температурних коливань формувалась у мультивонних комах протягом всього їх еволюційного часу і, безперечно, відіграє важливу роль для адаптації в мінливому середовищі з одного боку, і є важливим мікроеволюційним рушієм з іншого. Сезонні температурні зміни можуть викликати так званій "Сезонний поліфенізм" (Sharigo, 1976) – який передбачає існування чітких сезонних форм під впливом зовнішнього середовища. Проте крім сезонної мінливості на фенотипічну структуру популяції можуть впливати зміни температур що проходять за незначний проміжок часу. Температура може бути "ричагом", що взаємодіючи з генетичною основою, буде запускати фенотипічне відхилення від норми, або виступати як селективний фактор, що вносить позитивну зміну, або мати одночасно два вище згадані впливи на особин популяції.

Псевдоплатанова попелиця (*Drepanosiphum platanoides* Schr.) навесні і восени має темніше забарвлення ніж літом і адаптаційним пристосуванням – темнішим особинам простіше підтримувати вищу температуру при меншій тривалості світлового дня ніж зеленим формам протягом довших літніх днів. Проте в цьому випадку сезонна мінливість активується фотоперіодизмом а не температурою (Dixon, 1972 – цит. по Neal, 1989). Температура впливає на кількість меланіну у абдомені, голові та ногах деяких сирфід, як це було показано на прикладі жовтих та чорних форм *Metasyrphus luniger* (Dusek, Laska, 1973), та ступеня забарвлення торакса та абдомену у *Eristalis pertinax* (Bicik, Nilsen, Holinka, 1996). В першому випадку авторами доведено що на ступінь меланізації буде впливати температура розвитку пупарію. Чутливість до температури навколишнього середовища є досить поширеною у мультивольтинних сирфід-афідофагів, які характеризуються сезонною мінливістю - *Episyrphus balteatus* De Geer, *Melasyrphus corollae* Fabr., *M. luniger* Meig. і *Sphaerophoria scripta* L. (Dusek & Laska, 1974).

Рід *Eristalis* включає значну кількість видів що характеризуються Бейтсовою мімікрією і наслідують бджіл і ос. Вид *Eristalis tenax* є мімістом бджоли медоносною *Apis mellifera* і наслідує її в

забарвленні черевця та поведінці під час живлення. Вид характеризується значним спектром фенотипічної мінливості (Сіренко, Третяк, 2007) і залежністю фенотипічної структури від температурних коливань (Neal, 1982, 1989). Проте попередні дослідження лиш частково стосувались польових досліджень виду.

Матеріали і методи.

Матеріалом для даної роботи є вибірки з різних популяцій *Eristalis tenax* отримані нами під час досліджень, проведених протягом 2000 – 2005 років у різних фізико-географічних районах Івано-Франківської області. Високе кількісне скупчення імаго в досліджених стаціонарах безпосередньо пов'язане з особливостями живлення, репродуктивної поведінки, а також з використанням в якості моделі мімікрії неприйнятних для потенційних хижаків антофільних перетинчастокрилих. Збір комах проводився в наступних стаціонарах:

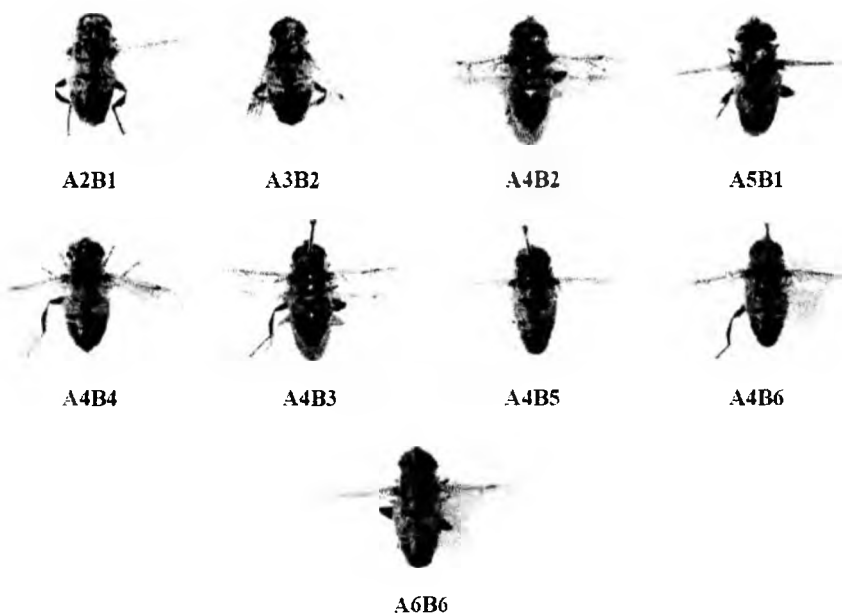
- Північно-східна околиця міста Івано-Франківська (далі Івано-Франківськ) (урбоценоз); відлов проходив на рослинах роду *Tagetes* – в основному *Tagetes signata*.
- Урочище Ільма (далі Ільма) (9 км. на південний захід від м. Яремче) (узлісся смерекового лісу); відлов на *Arnika montana* (кінець червня – початок липня), на *Bellis perennis* (початок періода масового лету середина липня – серпень).
- Околиця села Вишнів (далі Вишнів) (3 км. на захід) (узлісся дубово-грабового лісу); відлов на *Senecio squalidus*.

Клас Dark



A1B1

Клас Medium



Клас Light



Рисунок 1. Зразки фенотипів *E. tenax* виділені за інтенсивністю забарвлення.

Збір дзюрчалок проводився згідно загальноприйнятих методик для сирфід (Штакельберг, 1969). Імаго відловлювались стандартним сачком з діаметром 30 см, бязевим мішком глибиною 60 см та ручкою довжиною 60 см. Збір мух проходив по одинці а також методом косіння при їх великій кількості, відлов вівся поблизу кормових рослин. Пійманих мух умертвляли в морилках загальноприйнятим способом використовуючи в якості інсектецида аміак, хлороформ або етилацетат, потім викладали на ватяні матрацики (Фасулати, 1961). Кількість проаналізованих імаго склала 4785 екземплярів.

Для виділення фенів використовувалась стандартна методика (Климец, 1997, Ларина, 1978): спочатку розглядався повний малюнок на черевці мухи, потім відбирались форми що відрізнялись декількома елементами малюнка, ці форми замальовувались і класифікувались. Потім всі фени другого тергіта були об'єднані в групу А, а фени третього в групу В. Кожен фен в групі мав свій індекс (Сіренко, Третяк, 2007). В загальному було виділено 14 основних фенотипічних класів (всі екземпляри вписувались в запропоновану схему, крім декількох асиметричних індивідуумів, які з частотою 1:120 траплялися в деяких популяціях). Забарвлення та форма плям на тергітах формує пігментацією кутикули. За інтенсивністю забарвлення виділено три основні класи (Рис. 1):

1. D (dark) – плями відсутні або непомітні, зливаюся з темним забарвленням черевця,
2. M (medium) – плями чітко виділяються – помаранчевого кольору,
3. L (light) – плями яскраво-жовтого кольору.

Статистична обробка проводилась методами кореляційного та одностороннього ANOVA аналізів. Всі розрахунки проведені з використанням програм Microsoft Excel 2003 і Statistica, v. 6.0 (Statsoft Ink, USA). Дані по середньо декадним температурам надані Українським гідрометеоцентром.

Результати та обговорення

Попередні дослідження показали, що температура розвитку пупарію має опосередкований вплив на забарвлення імаго в лабораторних умовах (Heal, 1982, 1989). Частота зустрічі фенотипів виду різнилась між статями тому дані по самцях і самках подаються окремо. Для самців був характерний практично повний спектр фенотипів, тоді як для самок практично спостерігались тільки сім форм (див. Табл. 1 - 3). Кожна з популяцій характеризується унікальною фенетичною структурою (Сіренко, Третяк, 2007). Можна відзначити що проаналізовані популяції *Eristalis tenax* візуально є досить подібними між собою, незважаючи на те що популяція Ільми заходиться на висоті 960 м. н. р. м. і відрізняється від рівнинних популяцій Івано-Франківська (270 м. н. р. м.) та Вишнева (280 м. н. р. м.) як часом масового лету, так і більш стиснутим життєвим циклом в чергуванні поколінь. Тоді як перші імаго в популяції міста Івано-Франківська відмічались уже наприкінці березня, перші екземпляри дорослих мух популяції Ільма з'являлись 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.

Цикл розвитку популяцій по власним спостереженням і літературним даним проходив приблизно таким чином: самки *E. tenax* зимують в різного роду сховах, як наприклад, під корою дерев, різного роду щілинах підвальних приміщеннях тощо (Kendall & Strandling, 1972 – цит. по Heal, 1979). За власними спостереженнями слід відмітити що восени самки рідко відкладають яйця, винятком є сприятливі погодні умови з високою температурою і сонячними днями. Таким чином весняна популяція *E. tenax* стає унімодальною і складається тільки з запліднених самок, що перезимували. В середньому одна самка відкладає 150 – 200 яєць з яких через два дні виходять личинки. Личинка є мешканцем забрудненої (з гниючою органікою) води і більшість свого часу проводить в намулі, тому вплив температури на цьому етапі розвитку не розглядається. Перетворення в лялечку проходить приблизно за три тижні. Імаго з'являються на 9 – 14 день, в залежності від температури середовища (Heal, 1982, 1989).

Таблиця 1. Відносна частота фенотипів *E. tenax* популяції Івано-Франківська

| № | Морфи | 2001 | | 2002 | | 2003 | | 2004 | | 2005 | |
|-------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | ♀♀ | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂ |
| Клас Dark | | | | | | | | | | | |
| 1 | A1B1 | 0,151 | 0,090 | 0,071 | 0,071 | 0,088 | 0,043 | 0,156 | 0,010 | 0,106 | 0,090 |
| Клас Medium | | | | | | | | | | | |
| 2 | A2B1 | 0,063 | 0,000 | 0,017 | 0,000 | 0,041 | 0,014 | 0,041 | 0,000 | 0,053 | 0,000 |
| 3 | A3B2 | 0,025 | 0,000 | 0,005 | 0,000 | 0,005 | 0,000 | 0,020 | 0,000 | 0,035 | 0,000 |
| 4 | A4B2 | 0,519 | 0,090 | 0,574 | 0,081 | 0,617 | 0,043 | 0,583 | 0,037 | 0,522 | 0,090 |
| 5 | A5B1 | 0,063 | 0,000 | 0,017 | 0,030 | 0,041 | 0,014 | 0,041 | 0,000 | 0,000 | 0,014 |
| 6 | A4B4 | 0,151 | 0,000 | 0,197 | 0,081 | 0,123 | 0,130 | 0,000 | 0,214 | 0,142 | 0,014 |
| 7 | A4B3 | 0,000 | 0,212 | 0,059 | 0,112 | 0,047 | 0,123 | 0,135 | 0,000 | 0,080 | 0,117 |
| 8 | A4B5 | 0,000 | 0,136 | 0,000 | 0,030 | 0,000 | 0,079 | 0,000 | 0,046 | 0,000 | 0,159 |

| | | | | | | | | | | | |
|------------|--------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| 9 | A4B6 | 0,063 | 0,439 | 0,053 | 0,397 | 0,035 | 0,413 | 0,020 | 0,514 | 0,080 | 0,269 |
| 10 | A6B6 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,010 | 0,000 | 0,007 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,007 |
| Клас Light | | | | | | | | | | | |
| 11 | A7B8 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,030 | 0,000 | 0,028 | 0,000 | 0,009 | 0,000 | 0,021 |
| 12 | A7B9 | 0,000 | 0,015 | 0,000 | 0,010 | 0,000 | 0,021 | 0,000 | 0,046 | 0,000 | 0,021 |
| 13 | A8B10 | 0,000 | 0,015 | 0,000 | 0,030 | 0,000 | 0,036 | 0,000 | 0,028 | 0,000 | 0,069 |
| 14 | A9B7 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,030 | 0,000 | 0,043 | 0,020 | 0,018 | 0,000 | 0,131 |

Таблиця 2. Відносна частота фенотипів *E. tenax* популяції Ільми

| № | Морфи | 2001 | | 2002 | | 2004 | | 2005 | |
|-------------|--------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | ♀♀ | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂ |
| Клас Dark | | | | | | | | | |
| 1 | A1B1 | 0,075 | 0,063 | 0,067 | 0,014 | 0,046 | 0,038 | 0,051 | 0,017 |
| Клас Medium | | | | | | | | | |
| 2 | A2B1 | 0,094 | 0,016 | 0,027 | 0,000 | 0,037 | 0,005 | 0,038 | 0,000 |
| 3 | A3B2 | 0,038 | 0,000 | 0,013 | 0,000 | 0,009 | 0,000 | 0,051 | 0,000 |
| 4 | A4B2 | 0,509 | 0,063 | 0,560 | 0,041 | 0,648 | 0,052 | 0,679 | 0,098 |
| 5 | A5B1 | 0,018 | 0,016 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,009 | 0,013 | 0,000 |
| 6 | A4B4 | 0,170 | 0,110 | 0,160 | 0,021 | 0,157 | 0,062 | 0,102 | 0,046 |
| 7 | A4B3 | 0,057 | 0,087 | 0,053 | 0,048 | 0,046 | 0,047 | 0,038 | 0,029 |
| 8 | A4B5 | 0,000 | 0,039 | 0,000 | 0,144 | 0,000 | 0,090 | 0,000 | 0,081 |
| 9 | A4B6 | 0,038 | 0,394 | 0,120 | 0,349 | 0,055 | 0,355 | 0,026 | 0,410 |
| 10 | A6B6 | 0,000 | 0,016 | 0,000 | 0,007 | 0,000 | 0,009 | 0,000 | 0,052 |
| Клас Light | | | | | | | | | |
| 11 | A7B8 | 0,000 | 0,047 | 0,000 | 0,014 | 0,000 | 0,024 | 0,000 | 0,012 |
| 12 | A7B9 | 0,000 | 0,008 | 0,000 | 0,021 | 0,000 | 0,009 | 0,000 | 0,012 |
| 13 | A8B10 | 0,000 | 0,063 | 0,000 | 0,130 | 0,000 | 0,128 | 0,000 | 0,052 |
| 14 | A9B7 | 0,000 | 0,079 | 0,000 | 0,212 | 0,000 | 0,171 | 0,000 | 0,191 |

Таблиця 3. Відносна частота фенотипів *E. tenax* популяції Вишнева

| № | Морфи | 2001 | | 2003 | | 2004 | | 2005 | |
|-------------|--------------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|-------|
| | | ♀♀ | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂ | ♀♀ | ♂♂ |
| Клас Dark | | | | | | | | | |
| 1 | A1B1 | 0,145 | 0,056 | 0,113 | 0,000 | 0,111 | 0,012 | 0,156 | 0,039 |
| Клас Medium | | | | | | | | | |
| 2 | A2B1 | 0,048 | 0,000 | 0,073 | 0,000 | 0,021 | 0,000 | 0,052 | 0,000 |
| 3 | A3B2 | 0,048 | 0,000 | 0,089 | 0,000 | 0,014 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| 4 | A4B2 | 0,597 | 0,111 | 0,581 | 0,143 | 0,597 | 0,050 | 0,545 | 0,104 |
| 5 | A5B1 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 |
| 6 | A4B4 | 0,081 | 0,028 | 0,032 | 0,000 | 0,132 | 0,044 | 0,013 | 0,052 |
| 7 | A4B3 | 0,021 | 0,056 | 0,065 | 0,000 | 0,042 | 0,055 | 0,104 | 0,078 |
| 8 | A4B5 | 0,000 | 0,139 | 0,000 | 0,143 | 0,000 | 0,112 | 0,000 | 0,156 |
| 9 | A4B6 | 0,065 | 0,417 | 0,048 | 0,429 | 0,083 | 0,311 | 0,130 | 0,318 |
| 10 | A6B6 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,012 | 0,000 | 0,052 |
| Клас Light | | | | | | | | | |
| 11 | A7B8 | 0,000 | 0,056 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,037 | 0,000 | 0,006 |
| 12 | A7B9 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,027 | 0,000 | 0,013 |
| 13 | A8B10 | 0,000 | 0,000 | 0,000 | 0,143 | 0,000 | 0,169 | 0,000 | 0,013 |
| 14 | A9B7 | 0,000 | 0,139 | 0,000 | 0,143 | 0,000 | 0,172 | 0,000 | 0,169 |

З викладеного вище можна сказати, що повний розвиток від яйця до імаго складає в залежності від температури від 50 до 57 днів. Очевидно що така тривалість розвитку характерна для всього виду. Теоретична

можлива кількість поколінь за сприятливий період року (сім теплих місяців – з кінця березня по кінець жовтня, початок листопада) становить три – чотири покоління. Це твердження може справджуватись для двох проаналізованих популяцій – Івано-Франківська та Вишнева. Сприятлива температура (+15 - -18°C) тут може бути з кінця березня – початку травня, тоді як для монганної популяції Ільми в цей час температура становить тільки -5 - +5,1°C. Ранньолітня популяція *E. tenax* складається з представників двох статей і за розподілом морф досить відрізняється від пізньолітньої і осінньої, (Tretyak, Sirenko, 2006) що дає змогу говорити про сезонний поліфенізм виду.



Рисунок 2. Припустима температура розвитку пупарію для досліджуваних вибірок *E. tenax*.

Перші самці *E. tenax* популяції Ільми спостерігались в 20-х числах червня, що було майже на місяць пізніше ніж для популяції Івано-Франківська. Загальна кількість особин популяцій за спостереженнями не відрізнялась від кількості особин в популяціях інших видів роду. В цей час спостерігалась також відмінність в поведінці між статями: в той час як самки проводять більше часу на кормових рослинах, самці більш активні і більше часу проводять в перельотах (самці зустрічались на висоті 1592 м. н. р. м), очевидно активно мігруючи через хребти. Виліт другого літнього покоління припадає на середину серпня – початок вересня. Для популяцій Івано-Франківська та Вишнева на кінець липня – серпень і може тривати до середини листопада за відповідної температури. Можливо що у рівнинних популяцій спостерігаються 3 – 4 покоління за рік.

Збори імаго проводились приблизно в один час з року в рік. Винятком можуть бути тільки вибірки 2001 – 2002 року з Ільми проводились в середині липня (зазвичай в середині серпня), та Івано-Франківська 2002 року імаго відбирались на початку вересня (всі решту з кінця вересня по середину жовтня), вибірки з Вишнева проводились з кінця серпня до середини вересня. Основним орієнтиром збору імаго для дослідження був початок масового лету, який змінювався щороку. На рис. 2 подано припустимі середні декадні температури розвитку популяцій на стадії лялечки, як такі що теоретично найбільш можуть впливати на фенотипічний спектр у імаго.

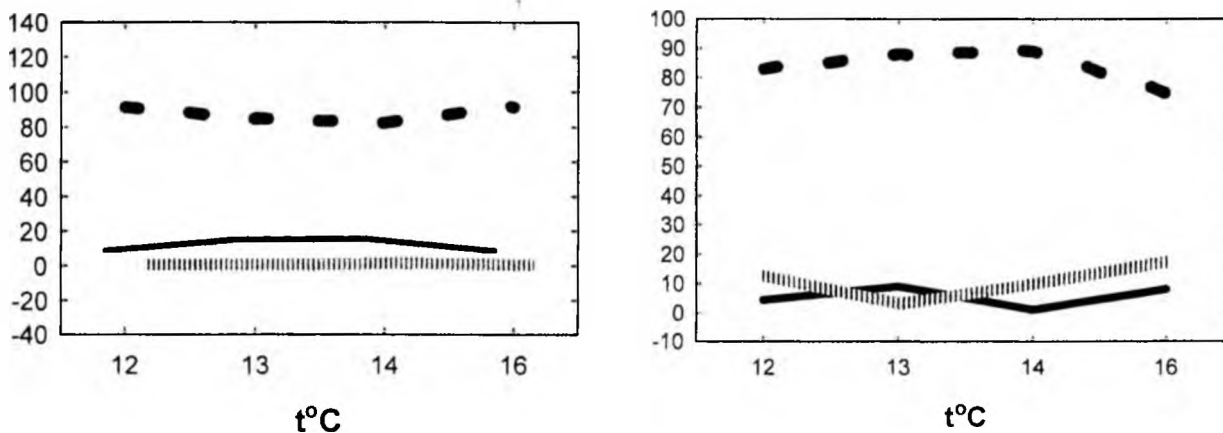


Рисунок 3. Результати одностороннього ANOVA аналізу для самок (зліва) і самців (справа) для популяції Івано-Франківська. — - Dark, - - - Medium, - Light.

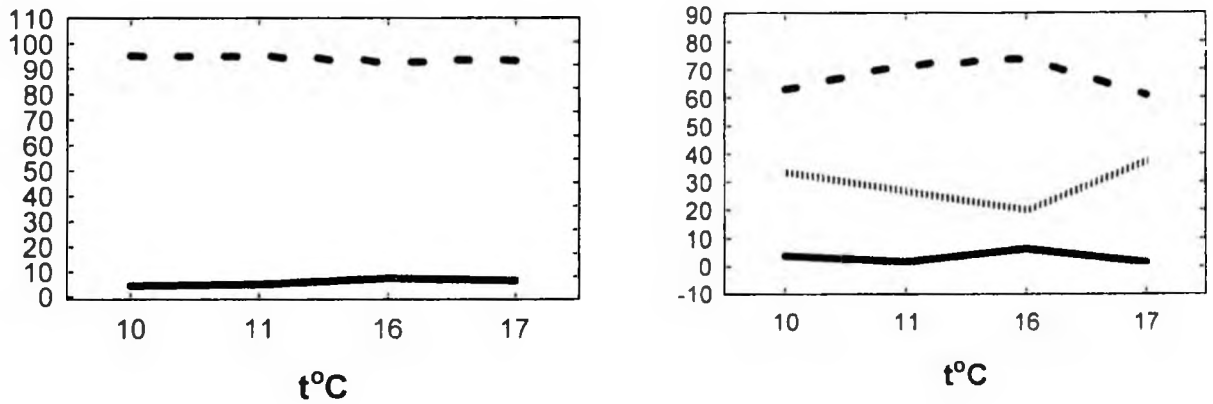


Рисунок 4. Результати одностороннього ANOVA аналізу для самок (зліва) і самців (справа) для популяції Ільми. — - Dark, - - - Medium, - Light.

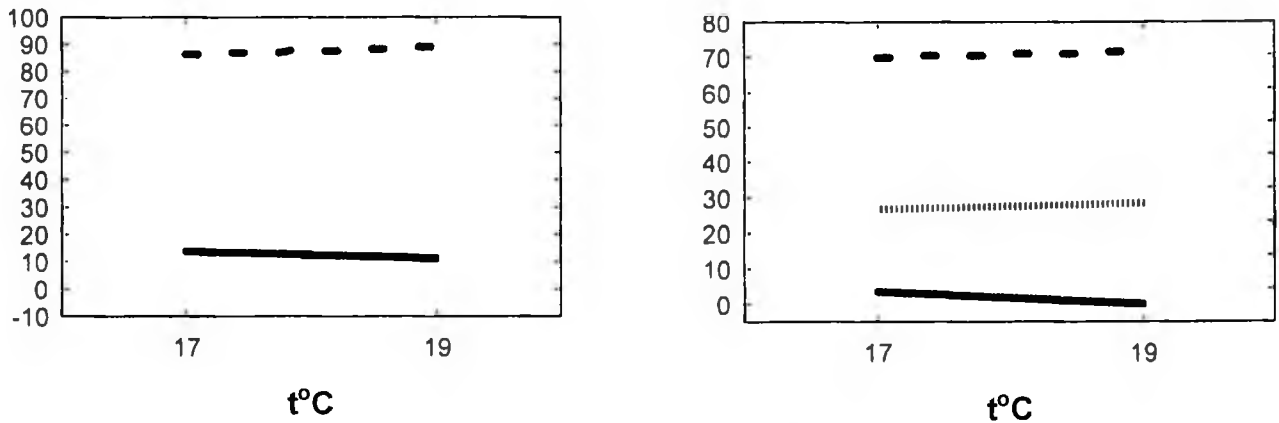


Рисунок 5. Результати одностороннього ANOVA аналізу для самок (зліва) і самців (справа) для популяції Вишнева. — - Dark, - - - Medium, - Light

На рисунках 3 – 5 представлені узагальнені результати одностороннього ANOVA аналізу для трьох популяцій досліджуваного виду. Результати показали на досить високий рівень кореляції між класами Dark і Light і значеннями температур розвитку пупарію. Аналогічними є і результати дисперсійного аналізу поданого вище (нас тут найбільше цікавила наявність чи відсутність реакції, в даному випадку кут нахилу, тому в графіках нами не подані значення p , F , середньоквадратичні відхилення тощо). В першу чергу нами розглядалось питання впливу температури на фенотипічну структуру популяції і чи будуть вищі температури розвитку лялечки визначати світліше, а нижчі температури темніше забарвлення. З отриманих результатів видно, що найнижчі середньо температури розвитку лялечки спостерігались для популяції Івано-Франківська і для неї відмічена тенденція зростання кількості особин темного класу зі зростанням температури від +14 до +16°C, в загальному це можна пояснити тим, що зразки відбирались з кінця вересня до початку жовтня, коли довжина світлового дня була меншою (Gilbert, 1984). Дві інші популяції (за винятком кривої росту самців до +16 °C Ільми) показали зниження кількості особин Dark і зростання Light класів при підвищенні температури. Можливо безпосередній вплив на кількість особин цих двох класів будуть мати температури розвитку вищі за +16 °C, які як видно з Рис. 4 – 5 будуть сприяти збільшенню Light класі (для Івано-Франківська від +13°C). Найбільш показовим в цьому відношенні є результати ANOVA аналізу для самців популяції Ільми через широкий діапазон температурних коливань.

Висновки

1. Вид *E. tenax* характеризується значним рівнем фенотипічної мінливості, зумовленої декількома факторами – генетичною основою, температурою розвитку пупарію і, можливо, довжиною світлового дня (фотоперіодом).

2. Вплив температури на мінливість більш чітко виявляється в різниці між частотою зустрічі морф ранньолітнього та пізньолітнього покоління (другого і третього) – тобто сезонному поліфенізму.

3. Температура розвитку пупарію має дещо опосередкований вплив на забарвлення імаго, і, можливо, безпосередній вплив на фенотип дорослих особин чинитиме температура вища 16 °С.

Література

1. *Климец Е. П.* Дискретные вариации рисунка на дорзальной стороне тела колорадского жука // Популяционная фенетика. – М.: Наука, 1997. – С. 45 – 58.
2. *Ларина Н. И.* Общие проблемы и методы фенетических исследований // Физиология и популяционная экология животных. – Саратов: Из-тво Сарат. ун-та. – 1978. – С. 12 – 22
3. *Сіренко А. Г., Третяк В. Р.* *Eristalis tenax* (Linnaeus, 1758) (Diptera, Syrphidae) як новий модельний об'єкт дослідження стабільності та гомеостазу популяцій // Науковий вісник Волинського державного університету імені Лесі Українки. – 2007 - № 5 – С. 138 – 141.
4. *Фасулати К. К.* Полевое изучение наземных беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1961. – С. 303.
5. *Шмальгаузен И. И.* Факторы эволюции. – М.: Наука. – 1968. – С. 176 – 177.
6. *Штакельберг А. А.* Отряд Diptera – двукрылые. Введение // Определитель насекомых европейской части СССР. – Л.: Наука, 1969. – Т. 5. – Ч. 1. – С. 7 – 34.
7. *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. – Vol.34. – P. 7 – 12.
8. *Dusek J., Laska P.* Descriptions of five new European species of the genus *Metasyrphus* (Diptera, Syrphidae), with notes on variation within the species // Acta Entomologica Bohemoslavaca – 1973. – vol. 70 – P. 415 – 426.
9. *Dusek J., Laska P.* Influence of temperature during pupal development on the colour of Syrphids adult // Folia facultatis scientiarum naturalium universitatis purkynianae Bruennsis – 1974 – Vol. 15. – P. 77 – 81.
10. *Gilbert F. S.* Thermoregulation and the structure of swarms in *Syrphus ribesii* (Syrphidae) // Oikos – 1984 – № 42 – P. 249 – 255.
11. *Heal J. R.* Colour patterns of Syrphidae: I. Genetic variation in the dronefly *Eristalis tenax* // Heredity. – 1979. – №42. – P. 223 – 236.
12. *Heal J. R.* Colour patterns of Syrphidae. 4. Mimicry and variation in natural populations of *Eristalis tenax* // Heredity – 1982. – vol. 49 – P. 95 – 110.
13. *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.
14. *Shapiro A. M.* Seasonal polyphenism // Evolutionary Biology – 1976 – № 9 – P. 259 – 333.
15. *Tretyak V. R., Sirenko A. G.* Seasonal polyphenism in *Eristalis tenax* Linnaeus, 1758 (Diptera, Syrphidae) in Gorgonian mountains (Ukraine) // XXXV Miedzynarodowe seminarium kól naukowych. – Olsztyn, 2006. – P. 181 – 182.

Стаття поступила до редакції 22.03.2008 р.; прийнята до друку 29.03.2008 р.