

- пость, у коларадського жука (*Leptinotarsa decemlineata* Say) // Матеріали XII съезда РСО. – М., 2004. – С. 184–186.
14. Hawthorne D.J. AFLP-Based genetic linkage map of the colorado potato beetle *Leptinotarsa decemlineata* Say: sex chromosomes and a pyrethroid-resistance candidate gene // Genetics. – 2001. – Vol.158. – P. 695–700.
 15. Lu Wen Hua, Kennedy G.G., Gould F. Genetic analysis of larval survival and larval growth of two populations of *Leptinotarsa decemlineata* Say on tomato // Entomologia experimentalis applicata. – 2001. – № 99. – P. 143–155.
 16. Tower L.W. The mechanism of evolution in *Leptinotarsa* / Publ. Carnegie Inst. – Wash., 1918. – 384 p.

The phenogenetic structure of Leptinotarsa decemlineata Say, 1824 (Chrysomelidae, Coleoptera) 16 populations of Ivano-Frankivsk administrative region was research. There populations are largest near-by to southern group of populatins wich clasp of all territory of Ukraine to Polissia as nothen border. Was discovered KLMP fens wich distinguish and forms of spots in front-back. This fens associated with resistant to piretroid insectecide.

Key words: population, *Leptinotarsa*, insecticide, microevolution.

УДК 57. 087. 1

ББК 28. 043 Т66

Володимир Третяк, Артур Сіренко

ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ ФЕНОГЕНЕТИЧНИХ СТРУКТУР МОНТАННИХ І РІВНИННИХ ПОПУЛЯЦІЙ ВИДУ *ERISTALIS TENAX* L. НА ПРИКАРПАТТІ

У даній роботі нами було проведено дослідження феногенетичної структури різних популяцій виду *Eristalis tenax* Linneus, 1758 (Diptera, Syrphidae) на території Івано-Франківської області. Було виділено 19 фенів, що утворюють комбінації з 14 морф за пігментацією другого і третього тергітів абдомена. Проведено порівняльний аналіз за пігментацією плям черевця. Результати підтверджують можливість використання виду *Eristalis tenax* у якості моделі для популяційних досліджень.

Вступ

Згідно із сучасними уявленнями в природі немає і не може бути поморфних видів – для кожної меделівської популяції характерний поліморфізм, отже для популяційних досліджень у якості моделі може слугувати будь-який вид живих істот. Проте багато видів є незручними об'єктами для популяційних досліджень у силу тих чи інших причин. У процесі філогенезу у різних видів є різні ступені реалізації популяційних генофондів у залежності від умов навколишнього середовища. Взаємодія генетичних та екологічних факторів в онтогенезі призводить до формування унікального епігенетичного популяційного ландшафту (Васильев, 1990, 1996 – цит. за: Корсун, 1998). Як новий зручний об'єкт для популяційних досліджень нами пропонується вид *Eristalis tenax* L. (Diptera, Syrphidae). Цей вид є космополітом, найпоширенішим видом серед дзюрчалок, який зустрічається на всіх конти-

ненгах за винятком Антарктиди. Даний вид виявляє Бейтсову мімікрію до медоносної бджоли (*Apis mellifera*), яку, на думку деяких авторів, можна зарахувати до так званої “недосконалої” мімікрії (Howarth, 1998; AzmeH, 1999; Golding, Edmunds, 2000; Rufus, 2002), що не може бути інертною в еволюційному плані і саме через це у *E. tenax* спостерігається такий широкий діапазон мінливості (Neal, 1995).

Перші детальні дослідження генетичного поліморфізму видів родини *Syrphidae* пов’язані з роботами Конна (Conn, 1972), Хіла (Neal, 1979a, 1982, 1989), і саме вони наштовхують на думку про еволюційне значення поліморфності видів сирфід як фактора адаптивності як на фено-морфологічному (індивідуальному) й популяційному рівнях, так і на вищих таксономічних. Рух природного добору проходив за фенотипами, тому фенотипічна мінливість може розглядатись маркером реакції природної популяції на специфіку навколишнього середовища, що буде відображатись в еколого-фенетичному образі популяції. Перспективним є також використання динаміки фенетичної структури й екологічних внутрішньопопуляційних процесів популяції в якості індикатора антропогенного тиску на екосистему. Недостатність вивчення даної проблематики в Україні в цілому і на території Івано-Франківської області зокрема й підштовхнула нас до вибору даної тематики наших досліджень.

Матеріали й методи

У якості матеріалу даної роботи розглядаються вибірки з різних популяцій *E. tenax*, отримані нами під час експедиційних досліджень, проведених протягом 2001–2005 років у різних фізико-географічних районах Івано-Франківської області (рис.1). Популяції характеризуються поліморфністю з чіткими дискретними фенотипічними ознаками. Інша особливість даного виду полягає у його високому розповсюдженні на території області та великій кількості в період масового лету в межах одної популяції. Під час проведення досліджень було проаналізовано 4744 екземпляри імаго, об’єднаних у 5 вибірок за роками, і за територією:

1. Північно-східна околиця міста Івано-Франківська (урбоценоз); відлов проходив на рослинах родини *Tagetes* – в основному *Tagetes signata*.

2. Околиця с. Гута (10 км південніше Старої Гуги) (прирічкові луки на узліссі буково-смерекового лісу); відлов в основному на *Senecio squalidus* і *Cirsium arvense*.

3. Урочище “Ельми” (9 км на південний захід від м. Яремча) (узлісся смерекового лісу); відлов на *Bellis perenis*.

4. Долина річки Женець (4 км на захід від с. Микуличин) (прирічкові луки на узліссі буково-смерекового лісу); відлов на *Mentha aquatica*.

5. Околиця с. Вишнів (3 км на захід) (узлісся дубово-грабового лісу); відлов на *Senecio squalidus*.

Збір та визначення видів проводився згідно із загальноприйнятими методами для сирфід (Штакельберг, 1969). Імаго відловлювались стандартним

сачком із діаметром 30 см, бязевим мішком глибиною 60 см та ручкою довжиною 60 см. Збір комах проходив поодиноці, а також методом косіння при їх великій кількості, відлов вівся поблизу кормових рослин. Подальша обробка зібраних комах проводилась як описано у (Фасулати, 1961).

На основі вивченого матеріалу нами було виявлено 19 фенів за забарвленням другого і третього тергітів абдомена. При цьому враховувались розташування, форма і колір плям. Для виділення фенів використовувалась стандартна методика (Климец, 1997, Ларина, 1978): спочатку розглядався цілісний малюнок на черевці мухи, потім відбирались форми, що відрізнялись декількома елементами малюнка, ці форми замальовувались і класифікувались. Потім усі фени другого тергіта були об'єднані в групу А, а фени третього – в групу В. Кожен фен у групі мав свій індекс (рис. 2). З 19 фенів було виділено 14 основних фенотипічних класів (рис. 3).

У середньому ♂♂ мали більше світліших фенотипів, ніж ♀♀. Плями другого тергіта в загальному мали більш трикутну форму у ♂♂, тоді як у ♀♀ вони були більш прямокутними.

Для аналізу даних було використано такі показники – загальноприйняті у фенетиці (Животовский, 1982):



Рис. 1. Локалізація досліджуваних популяцій *E. tenax*: 1) Івано-Франківськ; 2) околиці с. Гута; 3) ур. "Ельми"; 4) долина ріки Женець; 5) околиці с. Вишнів.

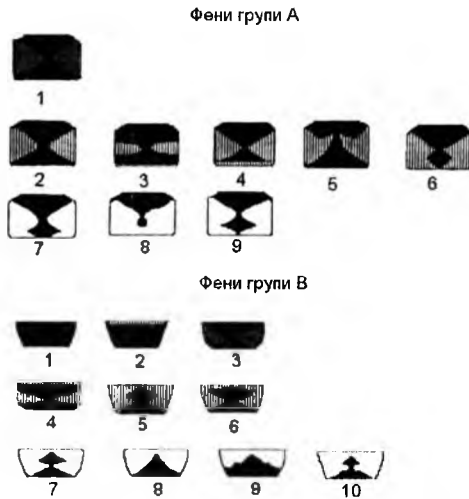


Рис. 2. Фени, виділені за забарвленням та формою шлям тергітів абдомену *E. tenax*. Густий штрих – темно-коричневий колір; вертикальний – оранжевий; білі шлями – жовтий.

При попарному порівнянні популяцій показник подібності популяцій r :

$$r = \sqrt{p_1 q_1 + p_2 q_2 + \dots + p_m q_m},$$

на його основі для оцінки ступеня подібності використовувався критерій ідентичності I :

$$I = \frac{8 N_1 N_2}{N_1 + N_2} \left(1 - r - \frac{p^0 + q^0}{4} \right),$$

$$\bar{I} = I_1 + I_2 + \dots + I_n,$$

якщо r значно відрізнявся від 1 (за критерієм I), то похибка вираховувалась за формулою:

$$S_r \approx \frac{1}{2} \sqrt{\frac{1 - q^0 - r^2}{N_1} + \frac{1 - p^0 - r^2}{N_2}},$$

за сукупністю ознак визначали середню міжпопуляційну подібність:

$$\bar{r} = \frac{1}{n} (r_1 + r_2 + \dots + r_n), \quad S_r \approx \frac{1}{n} \sqrt{S_1^2 + S_2^2 + \dots + S_n^2}$$

Дані за критерієм *r* відображено у таблиці 2 та дендрограмах на рисунках 4, 5. Дендрограми побудовані з допомогою програми Statistica 6.0 for Win стандартним методом клатеризації (Tree clustering).

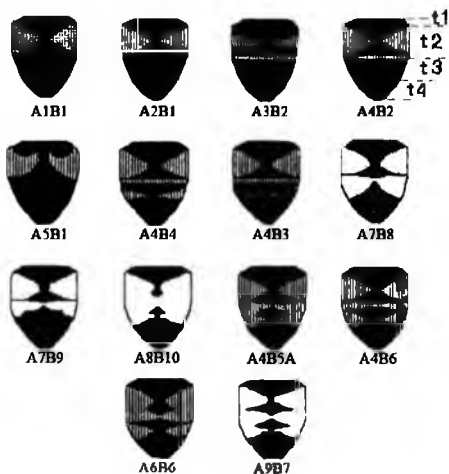


Рис. 3. Аберації за абдоминальними зразками *E. tenax*. Забарвлення як і на рис. 2.

Результати й обговорення

Літературні дані, що стосуються мінливості *E. tenax*, нечисленні й вони не дають пояснення про причину такого високого рівня поліморфізму даного виду сирфід. Під час досліджень нами було виділено: в популяції Івано-Франківська фенів групи А – 6, групи В – 6 у ♀♀, 8 і 10 у ♂♂ відповідно; в популяції Вишнева фенів гр. А – 4, гр. В – 5 у ♀♀, 6 і 10 у ♂♂; в популяції Ільми фенів гр. А – 5, гр. В – 5 у ♀♀, 8 і 10 у ♂♂; в популяції Женця фенів гр. А – 5, гр. В – 6 у ♀♀, 8 і 10 у ♂♂; в популяції Гути фенів гр. А – 5, гр. В – 6 у ♀♀, 9 і 10 у ♂♂. Відносна частота фенів подана в таблиці 1.

Таблиця 1. Відносна частота фенів груп А і В у популяціях *E. tenax*.

Фени	Популяції									
	Івано-Франківськ		Вишневі		Ільма		Женець		Гута	
	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂	♀♀	♂♂
А1	0,115	0,062	0,147	0,027	0,059	0,033	0,078	0,041	0,080	0,037
А2	0,043	0,003	0,045	0,000	0,049	0,005	0,047	0,004	0,021	0,006
А3	0,019	0,000	0,016	0,000	0,028	0,000	0,036	0,000	0,011	0,002
А4	0,788	0,793	0,792	0,667	0,855	0,642	0,838	0,590	0,859	0,603
А5	0,033	0,012	0,000	0,000	0,008	0,006	0,001	0,001	0,028	0,003

A6	0,000	0,005	0,000	0,016	0,000	0,021	0,000	0,009	0,000	0,020
A7	0,000	0,042	0,000	0,042	0,000	0,036	0,000	0,040	0,000	0,048
A8	0,000	0,037	0,000	0,093	0,000	0,093	0,000	0,136	0,000	0,135
A9	0,002	0,045	0,000	0,155	0,000	0,163	0,000	0,179	0,000	0,146
B1	0,191	0,077	0,192	0,027	0,117	0,045	0,126	0,045	0,129	0,046
B2	0,582	0,071	0,593	0,082	0,627	0,064	0,558	0,036	0,586	0,062
B3	0,063	0,115	0,040	0,059	0,048	0,053	0,022	0,045	0,052	0,060
B4	0,123	0,093	0,076	0,031	0,147	0,059	0,121	0,026	0,100	0,051
B5	0,000	0,092	0,000	0,129	0,000	0,088	0,005	0,114	0,009	0,110
B6	0,039	0,422	0,099	0,381	0,060	0,398	0,168	0,379	0,123	0,342
B7	0,002	0,052	0,000	0,155	0,000	0,163	0,000	0,179	0,000	0,146
B8	0,000	0,019	0,000	0,034	0,000	0,025	0,000	0,028	0,000	0,033
B9	0,000	0,022	0,000	0,011	0,000	0,012	0,000	0,012	0,000	0,015
B10	0,000	0,037	0,000	0,091	0,000	0,093	0,000	0,136	0,000	0,135

Слід відмітити, що кожна популяція *E. tenax* відрізнялась одна від одної наявністю і частотою фенів серед самців і самок (Гретяк, 2004, 2005). У цілому, фенетична структура популяцій є досить близькою, проте є деякі винятки: в популяції Івано-Франківська серед ♀♀ траплялись фени A9 і B7, що не були зафіксовані в інших популяціях; у популяції Гути у ♂♂ траплявся фен A2, який не зустрічався в інших вибірках. Також треба відмітити фени, що характеризувались високою частотою і були в усіх вибірках як у ♀♀, так і в ♂♂ – A1, A4, B1, B2, B4 (які, напевне є маркерами видового рівня), а також фени, що характеризують статевий диморфізм *E. tenax* – A3 (крім Гути), частотою A1, B1, B4 у ♀♀, фени A6 – A9 (крім Ів.-Франківська), B7 – B10, частотою B6.

У всіх вибірках чітко видно, що у ♂♂ спостерігається вища варіабельність малюнка абдомена, ніж у ♀♀. За даними деяких авторів, це пояснюється тим, що Бейтсова мімікрія є ефективнішою в ♀♀ (Clarke & Sheppard, 1960a, b). Проте, можливо, у випадку мімікрії дзюрчалок і, зокрема, виду *E. tenax*, крім генетичних чинників, буде мати місце й поведінкова мімікрія. Поведінка ♀♀ в даному випадку відрізняється від поведінки ♂♂. За спостереженнями деяких авторів (Golding, Edmunds, 2000) і за власними спостереженнями, ♀♀ більше часу проводять на квітках, тоді як ♂♂ є, зазвичай, активнішими й багато часу витрачають на перельоти між квітками й на пошуку ♀♀.

Порівняльний популяційний аналіз за показником подібності (r) показав, що за забарвленням абдомена найбільш близькими між собою є популяції Гути й Женця, Івано-Франківська й Ільми у ♀♀ і практично подібними Гути, Женця й Ільми у ♂♂. Популяція Вишнева дуже відрізняється від інших як за ♀♀, так і за ♂♂. Дуже відрізняється також популяція Івано-Франківська у ♂♂ (мал. 4, 5, табл. 2). Висока подібність монтанних популяцій, можливо, пов'язана, насамперед, із відносно невеликою відстанню між цими популяціями (див. мал. 1). Дзюрчалки відомі всім як мігранти, що здатні долати значні

відстані, а тому припустимим тут є дрейф генів. Загалом, потрібно відмітити більш високу популяційну подібність за фенами групи А, що, мабуть, можна пояснити меншою варіабельністю в цілому.

Результати розрахунку критерію ідентичності подано в таблиці 2. Критичне значення критерію χ^2 при 0,05 рівні значимості (при 17-ти ступенях свободи) склало 28,869 і при 0,01 – 34,805. Таким чином, фактичні значення критерію ідентичності вказують, що близькими є монтанні популяції, і показують, що кожна популяція характеризується власною структурою за забарвленням абдомена.

Таблиця 2. Показники подібності популяції \bar{r} із похибками за фенами груп А і В (другі рядки чарунок) і критерієм ідентичності \bar{I} (перші рядки).

♂♂ / ♀♀		Популяції				
		Івано-Франківськ	Вишнів	Ельми	Женець	Гута
Популяції	Івано-Франківськ		40,586 0,984±0,0076	35,936 0,989±0,0032	98,866 0,969±0,0055	42,26 0,986±0,0038
	Вишнів	726,69 0,833±0,0117		37,549 0,985±0,0039	29,976 0,988±0,0033	43,952 0,979±0,0045
	Ельми	180,1 0,965±0,0062	27,541 0,992±0,0022		31,551 0,987±0,003	28,528 0,988±0,0034
	Женець	268,009 0,944±0,0074	41,335 0,989±0,0026	38,765 0,992±0,0026		28,131 0,989±0,003
	Гута	225,317 0,948±0,0068	29,455 0,991±0,0023	25,363 0,994±0,0022	25,7 0,994±0,0021	

Подібність монтанних популяцій можна, насамперед, пояснити подібними умовами навколишнього середовища, географічно близьким розташуванням та хронологічно однаковим періодом масового лету (середина липня – серпень), тоді як масовий літ популяцій Івано-Франківська й Вишнева починався із середини вересня і тривав за сприятливих умов до листопада. Відмінність останніх популяцій, очевидно, прямо пов'язана з більшим антропогенним тиском великого міста на популяцію.

Висновки

1. Досліджені популяції виду *E. tenax* (Diptera: Syrphidae) Прикарпаття характеризуються високим рівнем поліморфізму за забарвленням 2-го і 3-го тергітів абдомена.

2. Аналіз популяційної подібності показав, що в загальному монтанні популяції є більш подібними, ніж рівнинні, що, можливо, пов'язано з подібними умовами навколишнього середовища та з різним антропогенним навантаженням на популяції.

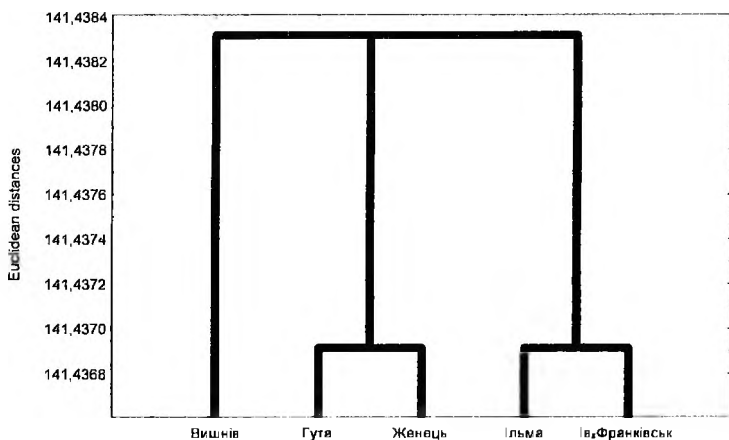


Рис. 4. Дендрограма показника подібності популяцій серед ♀♀.

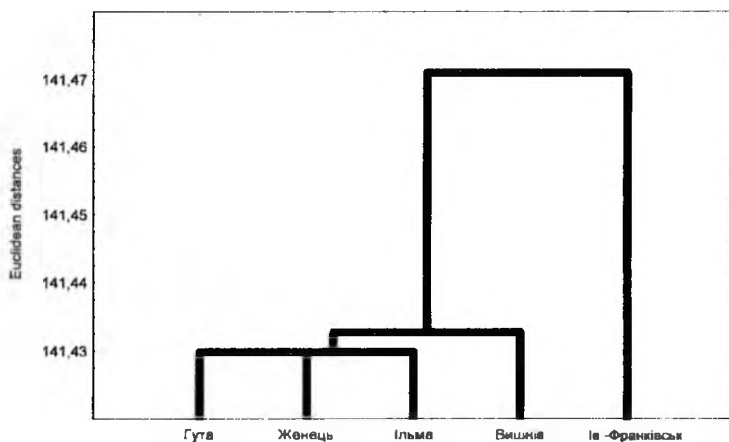


Рис. 5. Дендрограма показника подібності популяцій серед ♂♂.

3. Статистичний аналіз показав, що кожна з популяцій характеризується своєю унікальною феногенетичною структурою – усі досліджені популяції статистично вірогідно відрізняються ($P < 0,05$ майже в кожному випадку порівнянь).

4. Даний вид є перспективним у подальших дослідженнях у популяційній біології.

1. Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. – М.: Наука, 1982. – С. 38–44.
2. Климент Е.И. Дискретные вариации рисунка на дорзальной стороне тела колорадского жука // Популяционная фенетика. – М.: Наука, 1997. – С. 45–58.
3. Корсун О.В. Эколого-географические особенности полиморфной структуры популяции (на примере жесткокрылых): Диссерт. на соискание учен. степ. к. б. н.: 03. 00. 16. – Екатеринбург, 1998. – С. 153.
4. Ларина Н.И. Общие проблемы и методы фенетических исследований // Физиология и популяционная экология животных. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 1978. – С. 12–22.
5. Третьяк В.Р. Зміни статевої структури *E. tenax* (Diptera: Syrphidae) м. Івано-Франківська // Вісник Прикарпатського університету. Серія біологія. – 2004. – № 4. – С. 135–137.
6. Третьяк В.Р., Сіренко А.Г. Аналіз поліморфізму виду *E. tenax* (Diptera: Syrphidae) м. Івано-Франківська // Загальна і прикладна ентомологія в Україні. Збірник доповідей наукової ентомологічної конференції, присвяченої пам'яті чл.-кор. НАН України В.Г.Доліна. – Львів, 2005. – С. 205–207.
7. Фасуляти К.К. Полевое изучение наземных беспозвоночных. – М.: Высшая школа, 1961. – С. 303.
8. Пфакельберг А.А. Отряд Diptera – двукрылые. Введение // Определитель насекомых европейской части СССР. – Л.: Наука, 1969. – Т. 5. – Ч. 1. – С. 7–34.
9. Azmeh S. Mimicry and the hoverflies: PhD Thesis. – Nottingham University. – UK., 1999. – 305 p.
10. Clarke C.A. & Sheppard P.M. The evolutions of mimicry in the butterfly *Papilio dardanus* // Heredity. – 1960a. – Vol. 14 – P. 163–173.
11. Clarke C.A. & Sheppard P.M. Supergens and mimicry // Heredity. – 1960b. – Vol. 14. – P. 175–185.
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. 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.
14. Golding Y.C., Innos, A.R. & Edmunds M. Similarity in flight behaviour between the honeybee *Apis mellifera* (Hymenoptera: Apidae) and its presumed mimic, the dronefly *Eristalis tenax* (Diptera: Syrphidae). Journal of experimental Biology. – 2001. – Vol. 204. – P. 139–145.
15. Golding Y.C., Edmunds M. Behavioural mimicry of honeybees (*Apis mellifera*) by droneflies (*Eristalis* spp., Diptera, Syrphidae) // Proceedings of the Royal Society of London. – 2000. – Vol. 267. – P. 903–909.
16. Heal J.R. Colour patterns of Syrphidae: I. Genetic variation in the dronefly *Eristalis tenax* // Heredity. – 1979. – № 42. – P. 223–236.
17. Heal J.R. Colour patterns of Syrphidae. 4. Mimicry and variation in natural populations of *Eristalis tenax* // Heredity. – 1982. – № 49. – P. 95–110.
18. 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.
19. Heal J.R. Of what use are the bright colours of hoverflies? // Dipterists Digest. – 1995. – Vol. 2. – № 1. – P. 1–4.
20. 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.
21. Howarth B. An ecological study of Batesian mimicry in the British Syrphidae (Diptera) // PhD Thesis. – University of Central Lancashire, UK., 1998. – 241 p.

*In this paper we was investigated phenogenetic struccuture different populations of species *Eristalis tenax* (Diptera, Syrphidae) on territory of the Ivano-Francivsk area. A comparative analysis is conducted for pigmentations of spots of abdomen. Results confirm possibility of the use of *Eristalis tenax* in subsequent phenetic researches.*

Key words: Eristalis, Diptera, Syrphidae, population.

УДК 575.174.015.3

ББК 28.06 С48

Олена Слободян, Артур Сіренко

ВАРІАБЕЛЬНІ ФЕНИ ГРУПИ А ВИДУ *TRICHIUS FASCIATUS* LINNAEUS, 1758 (*SCARABEIDAE, COLEOPTERA*) ТА ЇХ ВИКОРИСТАННЯ ДЛЯ АНАЛІЗУ ПОПУЛЯЦІЙ

Проведено дослідження фенетики карпатських популяцій виду *Trichius fasciatus* Linnaeus, 1758 (*Scarabeidae, Coleoptera, Insecta*) – поліморфного виду, зручного для популяційних досліджень. Вивчалось поширення у різних популяціях Українських Карпат варіабельних фенів групи А – фенів плям на елітрах. Усього в результаті досліджень 2000 – 2006 рр. виділено 27 дискретних фенів, які утворюють дискретні комбінації з 25 аберацій. Проведено порівняльний аналіз поширення фенів групи А в різних досліджуваних популяціях. Знахідки рідкісних для даного регіону фенів групи А і їх різна частота в досліджених популяціях показали, що всі досліджені популяції можна умовно поділити на дві групи – східногорганську (А – Е) і західногорганську (F – G), які суттєво відрізняються за фенетичною структурою.

Ключові слова: Trichius, популяція, фенотип, фенетика.

ВСТУП

Дослідження поліморфізму природних популяцій комах важливе для розуміння мікроеволюційних процесів у популяціях, що видозмінюються під впливом посилення антропогенного тиску. Метою даної роботи було виявити найбільш варіабельні фени в популяціях *Trichius fasciatus* L. Карпат і порівняти феногенетичні структури досліджених популяцій, простежити мікроеволюційні процеси даного виду у регіоні, здійснити аналіз феногенетичних структур за варіабельними фенами різних популяцій цього виду. Вид *Trichius fasciatus* L. є перспективним видом у якості моделі популяційних досліджень. Поліморфізм виду *Trichius fasciatus* L. досліджували Ю.І.Новоженов [6 – 9], С.М.Молодцов [5] на прикладі уральських популяцій. Поліморфізм карпатських популяцій *Trichius fasciatus* L. досі не досліджувався.

Проведено дослідження феногенетичного поліморфізму карпатських популяцій виду *Trichius fasciatus* Linnaeus, 1758 (*Scarabeidae, Coleoptera*). Аналізувався поліморфізм за формою та величиною чорних плям на елітрах. Вивчено структуру 7 різних популяцій північного мегасхилу Українських Карпат.