

УДК 595.773.1

МЕЛАНИЗМ У МУХ-ЖУРЧАЛОК (DIPTERA, SYRPHIDAE)

В.А. Мутин

Комсомольский-на-Амуре государственный педагогический университет, г. Комсомольск-на-Амуре, Хабаровский край

Показан меланизм у мух-журчалок, проявляющийся в нескольких формах: географической, сезонной и половой. Географический меланизм рассмотрен на примере *Melanostona mellinum* (L.). Показано увеличение степени меланизма этого вида вдоль широтного градиента по направлению к северу на Курильских островах. Сезонный меланизм отмечен как увеличение доли меланистов в весеннем фенологическом аспекте фауны мух-журчалок. Половой меланизм выявлен в группе видов *Volucella jeddona* и, вероятно, возник в результате аллопатрического видообразования в пределах ареала анцестрального таксона, для которого был свойственен клинальный характер меланизма.

Меланизм как фенотипическая реакция наземных животных на условия существования издавна привлекает внимание зоогеографов и экологов. Описанные случаи меланизма можно свести к нескольким типам: географический, сезонный, индустриальный и половой. Все эти явления в той или иной мере наблюдаются среди мух-журчалок.

Географические закономерности проявления меланизма нашли отражение в одном из "зоогеографических законов", известном как правило Глогера, хотя и неоднозначно трактуемым разными авторами (Чернов, 1975; Пианки, 1981). Географический меланизм является частным случаем проявления полиморфизма вида. Обычно популяции до-

статочны экстремальных или динамичных условий обитания, в частности более высоких широт, характеризуются большей частотой встречаемости темноокрашенных особей. В этом отношении весьма показательны мелкие виды сирфид, такие как *Melanostoma mellinum* (L.). Вместе с рядом близкородственных видов, статус которых не всегда безоговорочно признается (Vockeroth, 1992), он образует группу, вполне соответствующую понятию надвид. На Дальнем Востоке островные популяции *M. mellinum* отличаются относительно высокой фенотипической изменчивостью, что дает возможность оценить степень географического меланизма. Достаточно обширный коллекционный материал, собранный в 90-х годах участниками Международного Курильского проекта, позволил охватить анализом большинство Курильских островов, протянувшийся в субмеридиональном направлении более чем на 1200 км.

Оценка проявления меланизма проводилась только по самкам, у которых изменчивость окраски проявляется более ярко (Neal, 1989). Степень меланизма оценивалась по 3 признакам (окраска задних бедер, окраска IV и V стернитов), градуированным на 4, 3 и 4 состояния соответственно. По каждому признаку для популяции конкретного острова высчитывался частная степень меланизма (C_j^i):

$$C_j^i = \frac{\sum_k (Mr_k \times n_k)}{n_j},$$

где Mr_k — средний ранг k -ой градации признака i ; n_k — количество мух, у которых признак i имеет градацию k ; n_j — общее количество мух с острова j .

Общая степень меланизма C_j^0 для j -ого острова равен длине вектора, заданного координатами C_j^i :

$$C_j^0 = \sqrt{\sum_1^i (C_j^i)^2}.$$

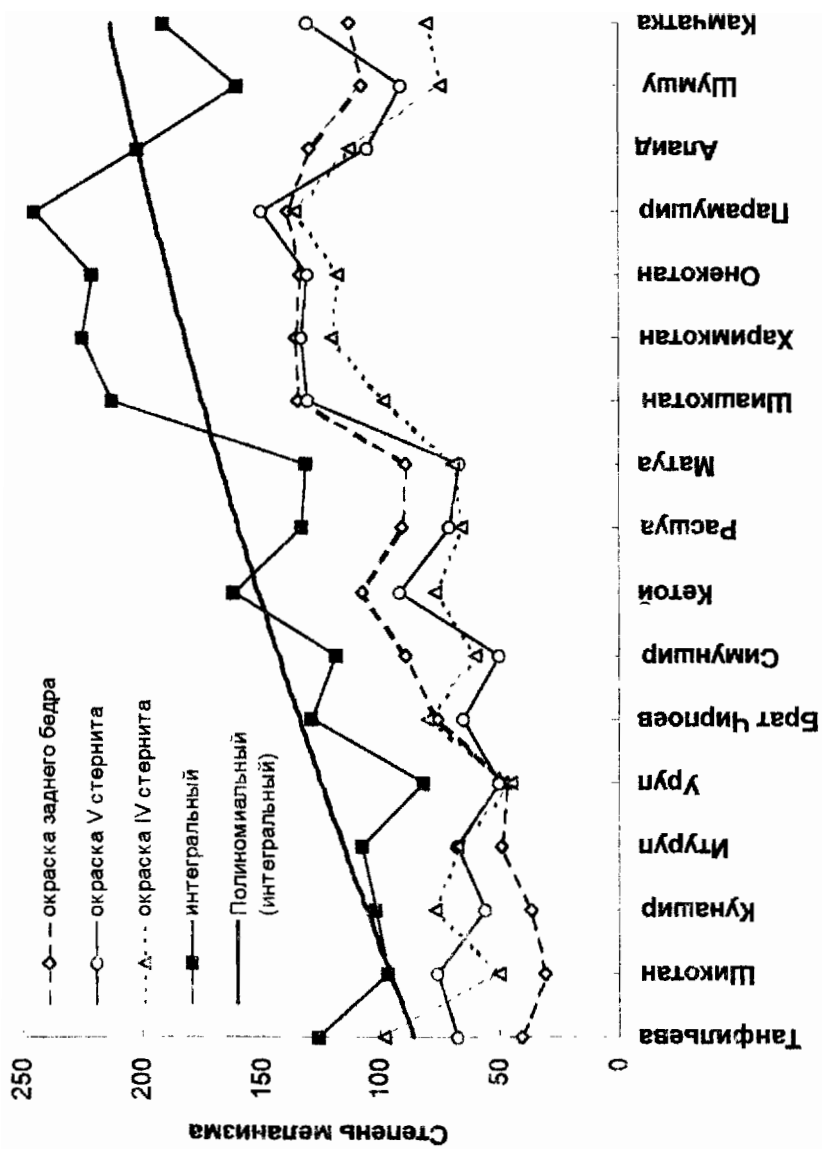


Рис. Градиент меланизма у *Melanostoma melinum* L. на Курильских островах.

Результаты оценки степени меланизма у *M. mellinum* показывают существование соответствующего правилу Глогера отчетливого градиента в пределах Курильской гряды (см. рисунок). По степени выраженности меланизма достаточно резко обособлены популяции с группы островов к северу от пролива Крузенштерна, что вызвано, вероятно, не только экстремальностью современных условий существования, но и эволюционными процессами в пределах единого тектонического блока. По крайней мере, среди сирфид на Северных Курилах присутствуют такие подвиды как *Platycheirus perpallidus paramushiricus* Mutin и *Cheilosia illustrata magnifica* (Hellen), отличающиеся более темной окраской, что можно рассматривать как проявление неозандемизма. О закреплении географического меланизма эволюционными процессами в соответствии с правилом Глогера свидетельствуют “ряды” близкородственных видов среди различных животных. Из них весьма показательны лисицы (корсак, обыкновенная лисица и песец в летнем наряде), а также сирфиды группы видов *Volucella jeddona*, которые будут рассмотрены далее. В случае с видами рода *Melanostoma* в пределах Дальнего Востока также просматривается подобная последовательность, где *M. mellinum* занимает промежуточное положение как по окраске, так и по распространению, между *M. dubium* (Ztt.), известном из северных районов Палеарктики и высокогорий Южной Сибири, и *M. orientale* Wied., который распространен от Индии и Индокитая до юга Дальнего Востока и достаточно хорошо отличается от других дальневосточных видов более развитым светлым рисунком на II тергите.

Сезонный меланизм проявляется как фенологический аспект фауны мух-журчалок (Мутин, 1992). В среднем население взрослых мух одной и той же территории весной имеет более темную окраску, чем летом. Кроме того, виды весенней и весенне-летней фенологической группы в среднем характеризуются более мелкими размерами, что подчеркивает адаптивный характер темной окраски. Отмечено, что мелкие темноокрашенные виды сирфид весной способны активизироваться под воздействием прямой солнечной радиации при весьма низких температурах воздуха (Heinrich, Pantle, 1975). Проявление сезонного меланизма регулируется температурными условиями развития (Heal, 1988; Ottenheim et al., 1995). На примере *Eristalis arbustum* (L.) экспериментально показано, что именно температурный режим развития куколки определяет степень меланизма у мух-журчалок (Heal, 1981).

Половой диморфизм в окраске среднеспинки у видов группы
Volucella jeddona

Вид	Пол	Среднеспинка				Распространение
		Ж	ЖЧ	ЧЖ	Ч	
<i>V. jeddona</i>	жен.	+	-	-	-	Восточный Китай, Япония, Приморье, Южный Сахалин, Южные Курилы
	муж.	-	+	-	-	
<i>V. abdita</i>	жен.	-	+	-	-	Приморье, Амурская область, Забайкалье, Монголия
	муж.	-	-	+	-	
<i>V. plumatoides</i>	жен.	-	-	+	-	Нижнее Приамурье, Магаданская область, Чукотка, Сибирь, Монголия, Запад. Китай, горы Средней Азии
	муж.	-	-	-	+	

Примечание. Окраска среднеспинки: Ж - желтая, ЖЧ - желтая с черным пятном, ЧЖ - черная с желтым пятном, Ч - черная.

Существование меланизма, связанного с полом, на примере ряда позвоночных и беспозвоночных животных отмечено И.И. Шмальгаузен (1945) при рассмотрении проблемы передачи вторичных половых признаков от самцов самкам. Какого-либо объяснения этому феномену им не было дано. Однако это явление находит объяснение с позиций теории пола В.А. Геодакяна (1989), в которой отражена эволюционная роль самцов в передаче признаков, адаптивных к новым экологическим условиям. В качестве модели передачи меланизма от самцов самкам, который рассматривается нами как адаптация к термическим условиям существования, могут служить 3 близких вида рода *Volucella*, обитающих на востоке Евразии. По строению гениталий самцов и ряду других признаков *Volucella jeddona* Bigot, *V. abdita* Violovitsh и *V. plumatoides* Herve-Bazin хорошо обособлены от других представителей рода. Вероятно, они имели общего предка и как виды обособились вследствие разрушения обширного ареала анцестрального таксона в периоды плейстоценовых похолоданий. Исходные для современных видов популяции отличались степенью экстремальности условий существования и, соответственно, степенью проявления меланизма. При этом процесс передачи меланизма, как вторичного полового признака, нашел отражение в виде клинальной изменчивости предкового вида. По-видимому, формирование этих трех видов отно-

сится к одному времени, что явилось причиной запечатления существовавшего клина. Современные частично симпатрические ареалы этих видов, хотя и сформировались в результате их последующего расселения, отражают вероятную арену видообразования (таблица). Наиболее благоприятные гидротермические условия Восточной Азии (Восточный Китай, Корея, Япония, Приморье, Южный Сахалин и Южные Курилы) определяют ареал *Volucella jeddona*. Далее к северу и в континентальные районы Азии (Приамурье, Забайкалье, Монголия) распространена *V. abdita*. Для большей части ареала *V. plumatoides*, охватывающего горы Центральной Азии, Сибирь и север Дальнего Востока, характерны наиболее экстремальные условия.

Таким образом, меланизм у мух-журчалок, и вероятно у большинства других насекомых, носит характер адаптаций к географическим или сезонным условиям существования. При этом меланизм более ярко выражен у мелких видов, для которых прямая солнечная радиация является более значимым фактором. В отдельных случаях меланизм проявляется как половой диморфизм и может быть результатом видообразования.

Благодарности

Пользуясь случаем, выражаю искреннюю признательность А.С. Ледею и С.Ю. Стороженко (Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток) и В. Urban (Сиэтл), за предоставленные материалы по сирфидам Курильских островов, а также моему коллеге П.С. Шеенко (Комсомольский-на-Амуре государственный педагогический университет), за помощь в статистической обработке данных.

ЛИТЕРАТУРА

- Геодакян В.А. Эволюционная теория пола // Природа, 1991. № 8. С. 60–69.
- Мутин В.А. Фенологические аспекты фауны мух-журчалок (Diptera, Syrphidae) юга Дальнего Востока // Систематика, зоогеография и кариология двукрылых насекомых (Insecta; Diptera). СПб., 1992. С. 119–121.
- Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.
- Чернов Ю.И. Природная зональность и животный мир суши. М.: Мысль, 1975. 222 с.
- Шмальгаузен И.И. Стабилизирующий отбор и проблема передачи половых признаков // Ж. общ. биол., 1945. Том 6. № 6. С. 363–380.
- Heal J.R. Colour pattern of Syrphidae. III. Sexual dimorphism in *Eristalis arbustorum* // Ecol. Entomol., 1981. Vol. 6. № 2. P. 119–127.

Heal J.R. Variation and seasonal changes in hoverfly species: interactions between temperature, age and genotype // Biol. J. Linn. Soc., 1989. Vol. 36. № 3. P. 251 – 269.

Heinrich B., Pantle C. Thermoregulation in small flies (*Syrphus* sp.): basking and shivering // J. Experim. Biol., 1975. Vol. 62. P. 599 – 610.

Ottenheim M. M., Waller G.E., Holloway G.J. The influence of the development rates of immature stages of *Eristalis arbustorum* (Diptera; Syrphidae) on adult abdominal colour pattern // Physiological Entomol., 1995. Vol. 20. P. 343 – 348.

Vockeroth J.R. The Flower Flies of the Subfamily Syrphinae of Canada, Alaska, and Greenland: Diptera, Syrphidae // The Insects and arachnids of Canada, 1992. Part 18. 456 p.

THE MELANISM OF HOVER-FLIES (DIPTERA, SYRPHIDAE)

V.A. Mutin

Komsomolsk-na-Amure State Pedagogical University,
Komsomolsk-na-Amure, Khabarovskiy Krai

The melanism of hover-flies in geographical, seasonal and sexual aspects is shown. The geographical melanism for *Melanostoma mellinum* (L.) is studied. The degree of its melanism along latitude gradient toward the north in the Kuril Islands is estimated. Seasonal melanism as an increasing of the share of melanic individuals in spring phenological aspect of syrphid fauna is marked. Sexual melanism is revealed in the *Volucella jeddona* species group, and it could be explained as a result of allopatric speciation within the area of an ancestor, the melanism of which had the cline.