

Satarova T. N., Strunin D. E., Galushchak P. N.

Simchuk A. P., Ivashov A. V., Savushkina I. G.

Influence of the individuality of fodder plant on the variability of adaptively important features of the oak leafroller moths and its interaction with parasites

УДК 577.4+632.782

А. П. Симчук, А. В. Ивашов, И. Г. Савушкина

Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского

ВЛИЯНИЕ ИНДИВИДУАЛЬНОСТИ КОРМОВОГО РАСТЕНИЯ НА ИЗМЕНЧИВОСТЬ ПРИСПОСОБИТЕЛЬНО ВАЖНЫХ ПРИЗНАКОВ ЗЕЛЕННОЙ ДУБОВОЙ ЛИСТОВЕРТКИ И ЕЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ С ПАРАЗИТАМИ

Досліджено вплив індивідуальності кормової рослини дуба пухнастого (*Quercus pubescens* Willd.) на мінливість адаптивно важливих ознак у генотипічних класах особин зеленої дубової листовійки (*Tortrix viridana* L.) і на її взаємодію з паразитами. Внесок взаємодії факторів, що характеризують індивідуальність кормової рослини та генетики зеленої дубової листовійки, у мінливість адаптивно важливих ознак складає 22 % у самців і 42 % у самиць. Вибір паразитом *Itopectis maculator* F. особин листовійки залежить від їхніх розмірів. Індивідуальні особливості кормової рослини визначають характер селективності цього вибору відносно генотипів листовійки.

The paper is addressed to the investigation of the influence of individual properties of a fodder plant *Quercus pubescens* Willd. on the variability of fitness-important features in genotype classes of oak leafroller moths *Tortrix viridana* L. and on the moths' interaction with parasites. The interaction of the factors describing the pubescent oak individuality and the leafroller genetics contributes up to 22 % in males' and 42 % in females' total variability of the fitness-important features. Parasite *Itopectis maculator* F. chooses the leafroller pupae in dependence on their sizes. Specific features of particular fodder plant determine this selective choice in relation to alternative genotypes of the oak leafroller moth.

Введение

В последнее время внимание исследователей все больше привлекают локальные микросообщества насекомых в пределах одного дерева [4; 5; 16]. Как известно, такие микросообщества тесно связанных организмов с центральной особью получили название индивидуальной консорции [2; 10]. Зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.) – узкий олигофаг, питающийся только листьями дуба. В индивидуальных консорциях различных видов дуба этот вид является участником первого концентрира. Паразитические организмы, поражающие ее гусениц и куколок, в свою очередь, являются участниками второго концентрира дуба [5].

© А. П. Симчук, А. В. Ивашов, И. Г. Савушкина, 2007

155

Вісник Дніпропетровського університету. Біологія, екологія.

Visnik Dnipropetrovs'kogo universitetu. Seriâ Biologiâ, ekologiâ

Visnyk of Dnipropetrovsk University. Biology, ecology.

Visn. Dnipropetr. Univ. Ser. Biol. Ekol.

2007. 15(1).

ISSN 2310-0842 print ISSN 2312-301X online

www.ecology.dp.ua

Ранее было показано, что в индивидуальных консорциях дуба формируется различный состав кукольных паразитов зеленой дубовой листовертки [5], установлено, что ядро консорции существенно влияет на генотипический состав зеленой дубовой листовертки [7]. Это позволило предположить, что для индивидуальных консорций дуба характерны специфические процессы, которые в конечном итоге приводят к разнонаправленности векторов протекающего в них естественного отбора. Для листовертки помимо специфического состава паразитокомплекса основными факторами такого отбора могут служить индивидуальные особенности дерева, такие как химизм листьев, их жесткость [14].

Прямое наблюдение селективных процессов в индивидуальных консорциях, их анализ и оценка представляют собой достаточно сложную для выполнения процедуру, а зачастую и невозможны из-за неоднозначности трактовки полученных результатов. Косвенной оценкой селективности может послужить связь того или иного генотипического класса с заведомо важным в приспособительном отношении признаком [1]. Для насекомых в роли таких признаков могут выступать, например, размерные показатели тела, напрямую связанные с приспособленностью [15].

В какой степени изменчивость листовертки по размерным признакам, связанным с приспособленностью, соотносится с ее выявляемыми методом аллозимного анализа генотипами, а в какой – с изменчивостью дуба, и насколько селективность влияния паразитов зависит от индивидуальности кормового растения – эти вопросы являются предметом обсуждения в данной статье.

Материал и методы исследований

Исследования проводили в мае 2004 г. в естественной популяции *T. viridana* на постоянной пробной площади «Лавровое», расположенной на Южном берегу Крыма недалеко от с. Лавровое, севернее известной Медведь-горы. В качестве модельных деревьев выбраны четыре дерева дуба пушистого (*Quercus pubescens* Willd.). После окукливания зеленой дубовой листовертки проводили сбор куколок с каждого модельного дерева вместе с листьями, в которых они находились. Собранных куколок распределяли по отдельным пробиркам. С помощью специального прибора, представляющего собой пробойник на пружине, измеряли жесткость каждого листа. Жесткость выражали в условных единицах, соответствующих расстоянию, на которое должна быть сокращена пружина, чтобы ее усилием пробойник пробил отверстие определенного размера в пластинке листа.

Ежедневно проводили осмотр пробирок с целью выявления и подсчета вышедших имаго листовертки или паразитов. Для определения последних использовали таблицы из коллективной монографии [11]. Все вышедшие из куколок паразиты относятся к отряду *Hymenoptera*. Наиболее массовыми из них являются четыре вида, относящиеся к двум надсемействам. Надсемейство *Ichneumonidea* представлено двумя видами – *Itoplectis maculator* F. и *Phaeogenes invisior* Thunb. Надсемейство *Chalcidoidea* включало два массовых вида *Brachimeria intermedia* Nees и *Cyclogastrella deplanata* Nees, а также два вида (*Monodontomerus aureus* Walk., *Dibrachus cavus* Walk.), встречающихся единично. Два последних вида не учитывали при анализе из-за недостаточного объема выборки. Оба вида ихневмонид являются одиночными эндопаразитами. У хальцид как одиночный паразит развивается только *B. intermedia*, остальные же виды являются групповыми паразитами.

По окончании процесса выхода имаго и паразитов экзувии листовертки обмеряли (диаметр 4-го и 7-го брюшных сегментов), а также определяли половую принадлежность куколки, используя для этого бинокулярный микроскоп МБС-9. Вы-

шедших имаго замораживали в морозильной камере и хранили до биохимических анализов. Перед проведением аллозимного анализа под биноклем МБС-9 измеряли длину тела и правого крыла каждой особи. С помощью процедуры диск-электрофореза [3] выявляли принадлежность особей листовертки к генотипическим классам по локусам, кодирующим карбоксилэстеразу (Est-4, подробное описание – [14]) и неспецифический протеин (Pt). Локус Pt представлен у листовертки двумя аллелями, названными по традиции F и S. Для математической обработки полученных результатов использовали стандартные статистические процедуры.

Влияние индивидуальности кормового растения на изменчивость приспособительно важных признаков зеленой дубовой листовертки

В таблице 1 представлены частоты аллелей в локусах, кодирующих карбоксилэстеразу и неспецифический протеин, найденные в микропопуляциях зеленой дубовой листовертки на четырех модельных деревьях. Высокодостоверные значения χ^2 -теста на гомогенность аллельных частот свидетельствуют о значительной генетической подразделенности популяции листовертки по обоим исследованным локусам. Процессы, приводящие к такой подразделенности, могут быть как случайными, так и закономерными, вызванными, например, избирательной миграцией или естественным отбором.

Таблица 1

Частоты аллелей локусов, кодирующих карбоксилэстеразу (Est-4) и неспецифический протеин (Pt) зеленой дубовой листовертки на четырех модельных деревьях

Локус	Est-4				Pt	N
аллель	100	106	110	115	F	
Дерево 1	0,362	0,447	0,191	0	0,894	48
Дерево 2	0,635	0,250	0,019	0,096	0,846	52
Дерево 3	0,577	0,385	0	0,038	0,462	26
Дерево 4	0,794	0,147	0,029	0,029	0,794	34
χ^2 *	50,77				19,61	–
d.f.	9				3	–
p	< 0,001				< 0,001	–

Примечание: * χ^2 – тест на гомогенность аллельных частот.

Как известно, в отношении размера тела у зеленой дубовой листовертки характерен ярко выраженный половой диморфизм [7]. Поэтому анализ размерных показателей в дальнейшем проводили отдельно для самцов и самок.

Интерес представляют результаты двухфакторного дисперсионного анализа, описывающего изменчивость таких признаков, как ширина куколки, длина имаго и потенциальная способность к полету у самцов зеленой дубовой листовертки в зависимости от их генотипа и индивидуальности кормового растения (табл. 2). Потенциальную способность к полету оценивали как отношение длины крыла к длине тела. Как известно, размеры тела могут служить интегральным показателем эффективности извлечения и усвоения энергии и вещества пищи в данных условиях и указывают на физиологическую адаптированность особи к условиям среды. Для самцов размеры тела играют немаловажную роль и в половом отборе, так как самки в соответствии с гипотезой «выбора лучшего генотипа» [15], как правило, выбирают наиболее крупных партнеров [14]. Потенциальная способность к полету также имеет немалое значение для достижения репродуктивного успеха, поскольку именно самцы зеленой дубовой листовертки производят активный поиск партнера для спаривания, тогда как самки, в основном, не покидают деревьев, на которых они отродились [9].

Таблица 2

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости некоторых размерных показателей самцов зеленой дубовой листовертки в зависимости от их генотипа и индивидуальности кормового растения

Параметры	Ширина 4-го членика куколки				Длина тела имаго				Способность к полету						
	Est-4 ^{100/100}		Est-4 ^{106/106}	ост-тальн.	–	Est-4 ^{100/100}	Est-4 ^{106/106}	остальн.	–	Est-4 ^{100/100}	Est-4 ^{106/106}	ост-тальн.	–		
Дерево 1	4,97		4,93	4,88		7,77		7,90		8,20	1,18			1,14	1,13
Дерево 2	4,76		4,75	4,95		8,56		8,05		8,03	1,04			1,04	1,07
Дерево 3	5,10		5,10	5,50		9,40		8,60		8,90	1,04			1,05	1,09
Дерево 4	4,46		4,80	5,10		7,08		8,20		8,40	1,25			1,04	1,12
Вариации	<i>df</i>	суммы квadr.	сред- ние квadr.	<i>F</i>	вклад факт.	суммы квadr.	средние квadr.	<i>F</i>	вклад факт.	суммы квadr.	сред- ние квadr.	<i>F</i>	вклад факт.		
индивидуальн. дерева	3	0,9272	0,3091	5,34**	0,26	7,7022	2,5674	3,86*	0,226	0,0925	0,0308	3,89*	0,209		
генотип листовертки	2	0,4364	0,2182	3,77*	0,122	0,3287	0,1644	0,25	0,01	0,0289	0,0145	1,82	0,065		
взаимодей- ствие	6	0,413	0,0688	1,19	0,116	5,3773	0,8962	1,35	0,158	0,0748	0,0125	1,57	0,169		
остаточная	31	1,7946	0,0579	–	0,503	20,5992	0,6645	–	0,606	0,2458	0,0079	–	0,556		
общая	42	3,5712	–	–	–	34,0074	–	–	–	0,4419	–	–	–		
		<i>P_t^{FF}</i>	<i>P_t^{FS}</i>	<i>P_t^{SS}</i>	–	<i>P_t^{FF}</i>	<i>P_t^{FS}</i>	<i>P_t^{SS}</i>	–	<i>P_t^{FF}</i>	<i>P_t^{FS}</i>	<i>P_t^{SS}</i>	–		
Дерево 1	4,85		5,03	5,20		8,07		7,93		7,90	1,14			1,14	1,18
Дерево 2	4,76		4,70	5,15		8,38		7,90		8,05	1,04			1,06	1,07
Дерево 3	5,14		5,20	5,20		8,98		8,70		9,30	1,07			0,97	1,02
Дерево 4	4,70		4,35	4,70		7,75		6,60		7,80	1,10			1,40	1,21
Вариации	<i>df</i>	суммы квadr.	сред- ние квadr.	<i>F</i>	вклад факт.	суммы квadr.	средние квadr.	<i>F</i>	вклад факт.	суммы квadr.	сред- ние квadr.	<i>F</i>	вклад факт.		
индивидуальн. дерева	3	1,2071	0,4024	6,85**	0,338	8,7586	2,9195	4,02*	0,258	0,1673	0,0558	10,41**	0,379		
генотип листовертки	2	0,2780	0,1390	2,37	0,078	1,4495	0,7248	1,00	0,043	0,0117	0,0058	1,09	0,026		
взаимодей- ствие	6	0,2655	0,0442	0,75	0,074	1,2661	0,2110	0,29	0,037	0,0968	0,0161	3,01*	0,219		
остаточная	31	1,8206	0,0587	–	0,510	22,5332	0,7269	–	0,663	0,1661	0,0054	–	0,376		
общая	42	3,5712	–	–	–	34,0074	–	–	–	0,4419	–	–	–		

Примечания: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$; способность к полету – отношение длины крыла к длине тела.

По данным дисперсионного анализа, индивидуальность дерева является наиболее существенным фактором для всех исследуемых признаков. Его вклад в общую изменчивость рассматриваемых признаков самцов зеленой дубовой листовертки колеблется от 21 до 38 процентов (табл. 2). Это значит, что на разных деревьях самцы данного вида различаются по размерам тела и потенциальной способности к полету. Только генотипы в локусе Est-4 листовертки показали достоверное влияние на изменчивость адаптивно значимых признаков. Генотипические классы особей достоверно различались по ширине куколки (табл. 2). Около 12 % изменчивости самцов листовертки по данному признаку могут быть отнесены на счет вклада генетического фактора.

Особый интерес представляют собой данные, полученные при анализе влияния индивидуальности кормового растения и генетической изменчивости самцов листовертки в локусе Pt на вариабельность их способности к полету. Помимо значимого влияния фактора дерева, обнаруживается и достоверное взаимодействие факторов (см. табл. 2). Это значит, что на разных деревьях наибольшей способностью к полету обладают разные генотипы листовертки в локусе Pt. Если на деревьях 1 и 2 наибольшей потенциальной способностью к полету отличаются самцы, несущие генотип SS в локусе Pt, то на дереве 3 это характерно для самцов, несущих генотип FF, а на дереве 4 –

генотип FS. Вклад взаимодействия факторов в общую дисперсию признака составляет около 22 %. Как для самок, так и для самцов можно отметить существенное влияние индивидуальности кормового растения на изменчивость приспособительно важных признаков, хотя вклад этого фактора несколько меньше, чем у самцов, и колеблется от 19 до 25 % (табл. 3).

Таблица 3

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости некоторых размерных показателей самок зеленой дубовой листовертки в зависимости от их генотипа и индивидуальности кормового растения

Параметры	Ширина 7-го членика куколки				Ширина 4-го членика куколки				Способность к полету				
	Est-4 ^{100/100}	Est-4 ^{106/106}	ос-тальн.		Est-4 ^{100/100}	Est-4 ^{106/106}	ос-тальн.		Est-4 ^{100/100}	Est-4 ^{106/106}	ос-тальн.		
Дерево 1	3,43	3,80	3,20	–	5,30	4,90	4,90	–	8,90	8,80	8,65	–	
Дерево 2	3,48	3,50	3,60		5,36	5,45	5,56		9,35	9,25	9,78		
Дерево 3	3,73	3,30	3,10		5,65	5,00	4,70		9,85	9,20	9,20		
Дерево 4	3,29	2,70	3,40		5,01	3,90	5,10		8,76	7,00	9,00		
Вариации	<i>d.f.</i>	суммы квадр.	средние квадр.	<i>F</i>	вклад факт.	суммы квадр.	средние квадр.	<i>F</i>	вклад факт.	суммы квадр.	средние квадр.	<i>F</i>	вклад факт.
индивидуальн. дерева	3	0,4597	0,1532	4,68*	0,193	1,6540	0,5513	4,67*	0,228	5,5252	1,8417	3,96*	0,246
генотип листовертки	2	0,1044	0,0522	1,60	0,044	0,9513	0,4757	4,03*	0,131	1,9415	0,9708	2,09	0,086
взаимодействие	6	1,0026	0,1671	5,11**	0,420	1,6847	0,2808	2,38	0,233	3,3725	0,5621	1,21	0,150
остаточная	25	0,8177	0,0327	–	0,343	2,9543	0,1182	–	0,408	11,6251	0,4650	–	0,517
общая	36	2,3843	–	–	–	7,2443	–	–	–	22,4643	–	–	–

Примечания: * – $p < 0,05$; ** – $p < 0,01$.

Генетическая изменчивость листовертки в локусе Est-4 оказывала значимое влияние только на вариабельность ширины 4-го членика куколки, около 13 % которой приходится на долю влияния этого фактора. 42 % изменчивости ширины 2-го членика куколок самок определяется взаимодействием обоих факторов – индивидуальности дерева и генотипа листовертки. Поскольку размерные показатели связаны с общей приспособленностью особей, есть смысл распространить соответствующие оценки приспособленности на конкретные генотипы, связанные с этими размерными показателями. Так, самки листовертки, гомозиготные по аллелю Est-4106, обладали наибольшей приспособленностью по отношению к остальным генотипам на дереве 1 и наименьшей – на дереве 4. Самки же, гомозиготные по аллелю Est-4100, были наиболее приспособленными на дереве 3 и наименее приспособленными на деревьях 2 и 4 (см. табл. 3).

Влияние индивидуальности кормового растения на взаимодействие зеленой дубовой листовертки с паразитами

Собранные данные позволяют не только выявить избирательность паразитирования куколок зеленой дубовой листовертки, но и определить роль индивидуальности кормового растения в этом явлении. К сожалению, достаточными для статистического анализа оказались выборки только для наиболее часто встречающегося паразита *I. maculator*. Влияние индивидуальности дерева в чистом виде обнаружено лишь при анализе изменчивости ширины 4-го членика куколок паразитированных и непаразитированных самок (табл. 4). Влияние этого фактора описывает около 12 % изменчивости размеров тела самок. В то же время, 15 % вариабельности данного признака приходится на взаимодействие факторов. Так, только на дереве 2 паразитированными преимущественно были мелкие самки, тогда как на остальных деревьях па-

разиты, наоборот, предпочитали крупных самок. В отношении размеров куколок паразитированных и непаразитированных самцов также наблюдается существенное взаимодействие исследуемых факторов. На его долю приходится 12,1 % от общей изменчивости ширины 7-го членика куколки самцов (см. табл. 4).

Таблица 4

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости некоторых размерных показателей дуба и зеленой дубовой листовертки в зависимости от наличия паразита и индивидуальности кормового растения

Параметры	Самцы, жесткость листа					Самцы, ширина 7-го членика куколки				Самки, ширина 4-го членика куколки				
	вышел <i>I. maculator</i>		вышла бабочка			вышел <i>I. maculator</i>		вышла бабочка		вышел <i>I. maculator</i>		вышла бабочка		
Дерево 1	3,18		2,95			3,29		3,23		5,43		5,10		
Дерево 2	3,08		3,19			3,15		3,25		5,15		5,63		
Дерево 3	2,67		3,44			3,47		3,36		5,59		5,38		
Дерево 4	3,38		2,82			2,98		3,40		5,24		4,92		
Вариации	<i>df.</i>	суммы кв.адр.	сред- ние кв.адр.	<i>F</i>	вклад факт.	суммы кв.адр.	сред- ние кв.адр.	<i>F</i>	вклад факт.	<i>df.</i>	суммы кв.адр.	сред- ние кв.адр.	<i>F</i>	вклад факт.
индивидуальн. дерева	3	0,0516	0,017	0,064	0,002	0,4310	0,1437	2,534	0,089	3	1,8201	0,6067	2,942*	0,122
паразитирование	1	0,0103	0,010	0,038	0,000	0,1006	0,1006	1,774	0,021	1	0,1718	0,1718	0,833	0,011
взаимодействие	3	3,2875	1,096	4,095*	0,156	0,5898	0,1966	3,468*	0,121	3	2,2467	0,7489	3,632*	0,150
остаточная	66	17,6595	0,268		0,841	3,7414	0,0567		0,769	52	10,7232	0,2062		0,717
общая	73	21,0088				4,8628				59	14,9618			

Примечание: * – $p < 0,05$.

На деревьях 1, 2 и 3 характер паразитирования у самцов и самок не различается. Лишь на дереве 4 паразиты предпочитали мелких самцов, тогда как на этом же дереве среди самок паразитированными были преимущественно крупные особи. Взаимодействие факторов индивидуальности кормового растения и паразитирования куколок зеленой дубовой листовертки обнаруживается и при исследовании изменчивости жесткости листьев, в которых находились куколки самцов листовертки. Этот фактор ответственен за 15,6 % вариативности данного признака (см. табл. 4). На деревьях 1 и 4 паразиты в основном выходили из куколок самцов, находившихся в наиболее жестких листьях, а на деревьях 2 и 3, наоборот, паразитированными были преимущественно самцы, выбравшие для окукливания мягкие листья.

Обсуждение

Для любой из популяций в биогеоценозе наиболее мощными, непосредственно важными факторами являются, с одной стороны, кормовые ресурсы, а с другой – потребитель, хищник или паразит [6]. Как было показано ранее, целый ряд показателей древесного организма влияет на генотипический состав микропопуляций зеленой дубовой листовертки [15]. Также было показано влияние паразитических организмов на показатели самой листовертки [8]. Это послужило доводом в пользу предположения о значительной роли селективных процессов в поддержании генетической изменчивости листовертки. Вполне возможно, что разнонаправленность естественного отбора, вызванная спецификой индивидуальных свойств деревьев дуба, должна приводить к существенной генетической дифференциации микропопуляций насекомого, обитающих на этих деревьях. Тем не менее, получить прямые неопровержимые доказательства реального существования таких процессов весьма сложно, а порой и невозможно. Неоднозначность трактовки данных по генетической изменчивости при-

родных популяций была ярко проиллюстрирована долго длившейся дискуссией «селекционистов» и «нейтралистов» [1].

Настоящее же исследование рассматривает не столько проблему селективности обнаруженного белкового полиморфизма, сколько вопрос о роли генетической информации во взаимодействии видов, составляющих сообщество. А точнее, вопрос, насколько изменчивость одного вида сообщества влияет на селективные процессы и приспособленность различных генотипов других видов. В этом отношении определенный интерес представляет подход, основанный на выявлении изменчивости заведомо селективно важного признака исследуемого вида в зависимости от генетических факторов данного вида и изменчивости видов, взаимодействующих с ним. Для большинства низших животных, в том числе и насекомых, наиболее удобными для анализа признаками, проявляющими устойчивую связь с приспособленностью, являются размерные показатели тела [15]. Существование такой зависимости было показано ранее и для зеленой дубовой листовертки [14].

Сам по себе факт существенного влияния индивидуальности дуба на размеры зеленой дубовой листовертки не удивителен и даже тривиален. Но если принять во внимание, что микропопуляции листовертки на разных деревьях различаются генотипическим составом, а в период лёта происходит объединение микропопуляций в единую популяционную систему, то даже этот, тривиальный на первый взгляд, факт может иметь и нетривиальные последствия. Один и тот же генотип может, например, чаще встречаться на деревьях, где кормились небольшие по размерам особи зеленой дубовой листовертки. Следовательно, это, безусловно, скажется на его относительной приспособленности в период размножения, поскольку размеры особей имеют немалое значение для полового отбора [14]. Это же касается и способности самцов к полету [11]. Таким образом, прямое влияние индивидуальности дерева на размерные показатели фитофага может оказаться причиной селективных процессов, приводящих к изменению генетической структуры фитофага.

Имеются и факты, которые непосредственно указывают на селективную роль микроусловий, продуцируемых отдельными дубами, в формировании микропопуляций зеленой дубовой листовертки. Достоверное взаимодействие факторов при дисперсионном анализе во всех случаях указывает на то, что приспособленность зеленой дубовой листовертки, оцененная по размерным показателям и способности к полету, есть результат взаимодействия генотипа листовертки и микроусловий, сформированных кормовым растением. Само по себе это опять же не ново. Приспособленность всегда есть функция генетики организма и условий, его окружающих. Но в данном случае необходимо иметь в виду и тот факт, что в изменчивость условий определенный, достаточно существенный вклад вносит и генетика кормового растения. Поскольку полученные данные не позволяют оценить вклад генетики растения в изменчивость приспособительных признаков зеленой дубовой листовертки, можно говорить лишь о том, что изменчивость кормового растения существенно влияет на селективные процессы в популяциях фитофага, приспособленность генотипов и, таким образом, определяет направление векторов естественного отбора, протекающего в микропопуляциях насекомого.

Еще одним подтверждением значения дерева как детерминанта консорции для всех протекающих в ней процессов служит установленный факт влияния индивидуальности дуба на взаимодействие зеленой дубовой листовертки с паразитом *I. maculator*. Даже такой фактор как жесткость листа не является определяющим в выборе паразитом завернутой в него куколки хозяина без учета индивидуальности

дерева. Возможно, что здесь определенную роль могла сыграть и фенология дерева, что было рассмотрено нами ранее [13].

Если из куколки листовертки вышел паразит, то определить генотип хозяина уже не представляется возможным. Тем не менее, косвенно можно оценить влияние паразитов на генетическую структуру зеленой дубовой листовертки. На деревьях 1, 2 и 3 в наибольшей степени атакам паразитов должны подвергаться особи (прежде всего самки), несущие наиболее частый генотип: Est-4100/100. Но на дереве 4 самки этого генотипа должны быть паразитированы в меньшей степени, чем остальные генотипы, за исключением генотипа Est-4106/106. Это следует из совместного анализа данных таблиц 3 и 4. Конечно, эти заключения чисто умозрительны, тем не менее, они имеют под собой определенные логические основания. В то же время можно считать доказанным, что индивидуальные свойства детерминанта консорции оказывают существенное влияние не только на консортов первого концентра, но и на их взаимодействие с консортами второго концентра, к которым относятся паразиты зеленой дубовой листовертки и, в частности, *I. maculator*.

Выводы

Вклад фактора индивидуальности кормового растения в общую изменчивость таких адаптивно важных признаков самцов зеленой дубовой листовертки как ширина куколки, длина тела имаго и потенциальная способность к полету (отношение длины крыла к длине тела) колеблется от 21 до 38 %, а самок – от 19 до 25 %.

Около 12 % вариативности самцов и 13 % изменчивости самок листовертки по указанным количественным признакам может быть отнесено на счет вклада генетической изменчивости насекомого по локусам Pt и Est-4.

Вклад взаимодействия факторов индивидуальности кормового растения и генетики зеленой дубовой листовертки в изменчивость приспособительно важных признаков составляет 22 % у самцов и 42 % у самок. Это означает, что на разных деревьях наибольшей приспособленностью обладают различные генотипы листовертки.

На выбор паразитом *I. maculator* хозяина в зависимости от размеров его тела существенное влияние оказывают индивидуальные особенности кормового растения, которые определяют и характер селективности этого выбора в отношении генотипов листовертки.

Библиографические ссылки

1. Алтухов Ю. А. Генетические процессы в популяциях. – М.: Наука, 1989. – 328 с.
2. Беклемишев В. Н. О классификации биогеоэкологических (симфизиологических) связей // Бюл. МОИП. Отд. биол. – 1951. – Т. 65, Вып. 2. – С. 3–30.
3. Гааль Е. Электрофорез в разделении биологических макромолекул / Е. Гааль, Г. Медьеш, Л. Верецкей. – М.: Мир, 1982. – 642 с.
4. Ивашов А. В. Биогеоэкологические системы и их атрибуты // Журн. общ. биол. – 1991. – Т. 52, № 1. – С. 115–128.
5. Ивашов А. В. Консортивні зв'язки зеленої дубової листовійки (*Tortrix viridana* L.): теоретичні і прикладні аспекти // Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. – Д.: ДНУ, 2001. – 32 с.
6. Ивашов А. В. Цветовой полиморфизм гусениц и куколок зеленой дубовой листовертки *Tortrix viridana* (Lepidoptera, Tortricidae) // Зоологический журнал. – 2001. – Т. 80, № 4. – С. 412–420.
7. Ивашов А. В. Популяционная структура и изменчивость гусениц зеленой дубовой (*Tortrix viridana*) и палевой дубовой (*Aleimma loeflingiana*) листоверток / А. В. Ивашов, В. А. Компанийцев, А. П. Симчук // Зоологический журнал. – 2004. – Т. 83, № 6. – С. 701–707.

8. **Ивашов А. В.** Некоторые особенности формирования паразитокомплекса куколок дубовой зеленой листовертки в индивидуальных консорциях дуба / А. В. Ивашов, Н. Ю. Подмарьков // Экологические и природоохранные аспекты изучения Горного Крыма. – Симферополь: СГУ, 1985. – С. 90–94.
9. **Креславский А. Г.** Неслучайная миграция. Последствия для изменчивости количественных признаков // Журн. общ. биологии. – 1987. – Т. 48, № 5. – С. 602–613.
10. **Раменский Л. Г.** О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники // Ботан. журнал. – 1952. – Т. 37, № 2. – С. 181–202.
11. **Симчук А. П.** Ассортативность скрещиваний в естественной популяции дубовой зеленой листовертки (*Tortrix viridana* L.) // Генетика. – 1991. – Т. 27, № 3. – С. 552–555.
12. **Энтомофаги** зеленой дубовой листовертки и непарного шелкопряда юго-запада европейской части СССР / М. Д. Зерова, А. Г. Котенко, Л. Я. Серегина – К.: Наукова думка, 1989. – 200 с.
13. **Ivashov A. V.** The role of host plant phenology in the development of the oak leafroller moth, *Tortrix viridana* L. (*Lepidoptera: Tortricidae*) / A. V. Ivashov, G. E. Boyko, A. P. Simchuk // Forest ecology and management. – 2002. – P. 7–14.
14. **Simchuk A. P.** Genetic patterns as possible factors causing population cycles in oak leafroller moth, *Tortrix viridana* L. / A. P. Simchuk, A. V. Ivashov, V. A. Companytsev // Forest ecology and management. – 1999. – Vol. 113. – P. 35–49.
15. **Watt W. B.** Females' choice of "good genotype" as mates is promoted by an insect mating system / W. B. Watt, P. A. Carter, K. Donahue // Science. – 1986. – Vol. 233. – P. 1187–1190.
16. **Whitham T. G.** Individual trees as heterogenous environments: adaptation to herbivore or epigenetic noise? // Insect life history patterns habitat and geogr. var. – New York, 1981. – P. 9–27.

Надійшла до редколегії 02.10.2006