

УДК 577.4+575.17

ВЫБОР ПАРАЗИТОМ *ITOPLECTIS MACULATOR* F. КУКОЛОК ЗЕЛеноЙ ДУБОВОЙ ЛИСТОВЕРТКИ И ЕГО ПОСЛЕДСТВИЯ ДЛЯ ПРИСПОСОБЛЕННОСТИ ПАРАЗИТА И ХОЗЯИНА

Симчук А.П., Кириченко А.В.

Таврический национальный университет им. Вернадского, Симферополь, Украина
E-mail: ecology@crimea.edu

Исследовали роль генетических факторов во взаимоотношениях трех трофически связанных видов: дуба пушистого (*Quercus pubescens* Willd.), зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.) и ее паразита (*Itoplectis maculator* F.). Выбор паразитом неприспособленных особей хозяина рассматривали как механизм, упорядочивающий взаимоотношения между видами.

Ключевые слова: *Quercus pubescens* Willd., *Tortrix viridana* L., *Itoplectis maculator* F., генетика экосистем.

ВВЕДЕНИЕ

Любой организм взаимодействует с окружающей его средой в соответствии со своей генетической конституцией, предъявляют уникальные требования к этой среде и по-своему взаимодействуют с представителями других видов. Следовательно, внутривидовое генетическое разнообразие – серьезный фактор, существенно влияющий на экологические процессы в экосистемах. Этот тезис стал основой нового направления на стыке экологии и генетики, которое получило название генетики экосистем [1].

Полученные ранее результаты свидетельствуют, что внутривидовое генетическое разнообразие играет существенную роль во взаимодействии дубов, зеленой дубовой листовертки и ее паразитов [2]. Было показано, что на приспособленность разных генотипов каждого вида в сообществе оказывала влияние генетическая изменчивость других взаимодействующих с ним видов. Однако полученные результаты не позволили интегрировать картину взаимодействий с конкретными их механизмами, а лишь показали важность генетического фактора в парных взаимодействиях изученных видов. В то же время, известно, что паразиты, например, выбирают хозяина в соответствии с его приспособленностью [3]. Этот механизм может оказаться важным для формирования связей между видами, и анализу его роли посвящена представленная работа.

Прямое наблюдение селективных процессов, 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 фенотипического или генотипического класса с заведомо важным в приспособительном отношении

признаком [4]. Для насекомых в роли таких признаков могут выступать, например, размерные показатели тела, напрямую связанные с приспособленностью [5, 6].

При этом, следует учитывать, что в индивидуальных консорциях дуба формируется различный состав куколочных паразитов зеленой дубовой листовертки [7]. Также было установлено, что ядро консорции существенно влияет на генотипический состав зеленой дубовой листовертки [8]. Это позволило предположить, что для индивидуальных консорций дуба характерны специфические процессы, которые в конечном итоге приводят к разнонаправленности векторов протекающего в них естественного отбора. В связи с этим, в работе применялся консортивный подход.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Куколки зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.) были собраны с 16 модельных деревьев дуба пушистого (*Quercus pubescens* Willd), произрастающих на пробной площади близ с. Лавровое на Южном Берегу Крыма. Все дубы были предварительно маркированы по ДНК фрагментам после амплификации их ДНК с праймером ОРА-14 (Operon Technologies, USA). Маркеры дубов были опубликованы ранее [2]. Каждую куколку помещали в отдельную пробирку и содержали в лабораторных условиях после измерения веса с точностью до 0,5 мг. Пробирки в дальнейшем ежедневно проверяли на предмет выхода имаго или паразитов.

Генетическую вариабельность зеленой дубовой листовертки и паразитов оценивали, анализируя альтернативную морфологическую изменчивость – фены [9]. Куколки зеленой дубовой листовертки различались по фену «уровень средних зубцов кремастера по сравнению с крайними» с вариантами: «выше», «ниже», «одинаковый» [7]. Паразиты *Itoplectis maculator* F. различались по фенам окраски «окошка» голени: «светлая», «коричневая», «черная» [7]. Длину торакса и всего тела измеряли у каждого морфологически исследованного паразита под бинокулярным микроскопом МБС-9 с точностью до 0,025 мм. Полученные результаты статистически обрабатывали с использованием процедуры двухфакторного дисперсионного анализа (ANOVA).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные позволяют оценить ту роль, которую внутривидовая генетическая изменчивость играет в трехуровневых трофических взаимодействиях между дубом, его насекомым-вредителем и насекомым, паразитирующим на этом вредителе. Когда два представителя разных видов каким либо образом взаимодействуют друг с другом, их генотипы, определяющие их свойства, должны оказывать влияние на результат этого взаимодействия. Следовательно, приспособленность особи зависит, помимо прочего, от генотипов тех особей, с которыми данная особь взаимодействует в сообществе.

Паразиты зеленой дубовой листовертки показали дифференциацию трофических предпочтений, то есть, они выбирают хозяина неслучайно [3]. Тем не менее, для всех паразитов можно отметить общую тенденцию – выбор меньших по размеру куколок

хозяина (рис. 1). У насекомых размеры тела напрямую связаны с приспособленностью [5, 6]. Следовательно, паразиты преимущественно выбирают неприспособленные особи хозяина. Этот факт позволяет по-новому оценить характер генотп-генотипных связей между дубом, зеленой дубовой листоверткой и ее паразитом.

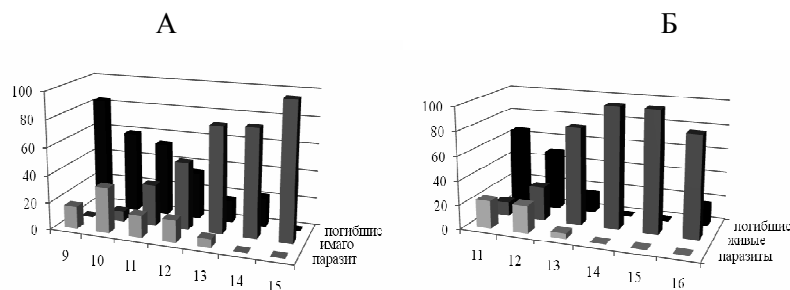


Рис. 1. Процент вышедших паразитов, имаго или погибших особей среди куколок самцов (А) и самок (Б) зеленой дубовой листовертки в зависимости от ширины торакса куколок (мм); значения χ^2 -теста на гомогенность састот [4]: А – 110,3; d.f.=12; $P<0,001$; Б – 81,5; d.f.=10; $P<0,001$.

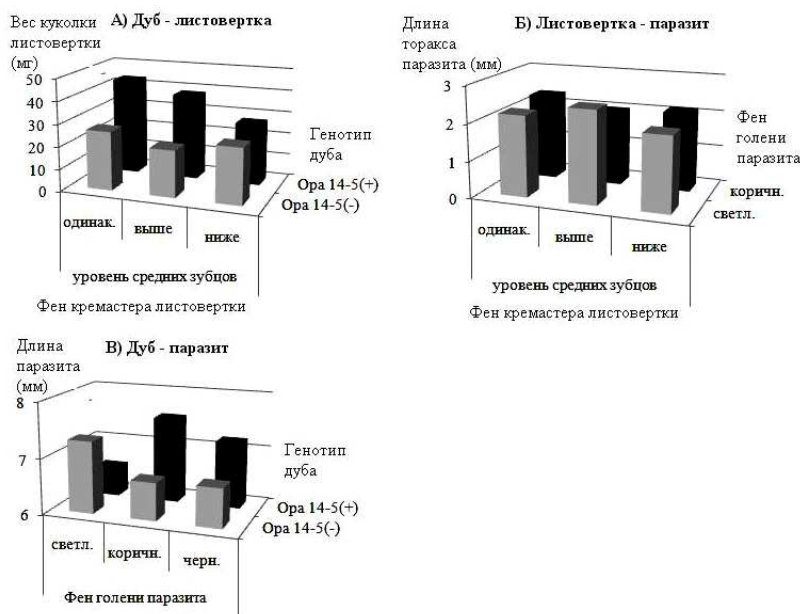


Рис. 2. Генетические аспекты взаимодействия между дубом (*Q. pubescens*), зеленой дубовой листоверткой и ее паразитом *I. maculator*; вес куколок листовертки в зависимости от фенотипа ее куколки и генотипа дуба (А) (ANOVA, взаимодействие: $F=3,21$; d.f.=2,85; $p<0,05$); длина торакса паразитов в зависимости от их фенотипов и фенотипов куколок их хозяина (Б) (ANOVA, взаимодействие: $F=3,40$; d.f.=2,38; $p<0,05$); длина тела паразитов в зависимости от их фенотипа и генотипа дуба (В) (ANOVA, взаимодействие: $F=4,26$; d.f.=2,40; $p<0,05$).

Ранее полученные результаты [2] показали, что вес куколок зеленой дубовой листовертки зависит не только от их фенотипов (фенов), но и от генотипов дубов, на которых они обитали (рис 2 А). Изменчивость размеров тела паразита *I. maculator* зависила как от их фенотипов, так и от фенотипов куколок их хозяина (рис. 2 Б) и генотипов дубов – кормовых растений хозяина (рис. 2 В). Однако, кроме того можно выделить определенную закономерность в обнаруженных связях.

Паразиты, несущие «светлый» фенотип окраски голени достигали максимальных размеров, если развивались в куколках хозяина с фенотипом кремастера «средние зубцы выше крайних» (рис 2Б). То есть, паразиты со «светлым» фенотипом оказались наиболее адаптированными именно к этому фенотипу хозяина. В то же время, особи хозяина именно с этим фенотипом были наименее приспособленными на дубах без ДНК фракции ОРА 14-5 в их генотипах (рис. 2А). В результате паразиты, атакующие мелкие куколки неприспособленных особей хозяина, получают преимущество именно на этих дубах, и, следовательно, поэтому достигают на них максимальных размеров (рис. 2В). Аналогичная причинно-следственная цепочка может быть выстроена для паразитов «коричневого» фенотипа окраски голени, куколок листовертки с фенотипом кремастера «средние зубцы ниже крайних» и дубов с ДНК фракцией ОРА 14-5 в их генотипах.

Таким образом, генотипы представителей трех трофических уровней сообщества оказались стохастически связанными. Это означает, что изменение генетической структуры на одном из трофических уровней неизбежно скажется на генетической структуре популяций, занимающих другие трофические уровни в биотическом сообществе. Следовательно, генофонды популяций сообщества связаны между собой и формируют генетическую систему экосистемы – генопласт [10, 11]. Представленные в данной работе результаты показывают конкретный механизм, обеспечивающий связи между генофондами популяций разных видов.

ВЫВОДЫ

1. Паразиты зеленой дубовой листовертки выбирают хозяина неслучайно, при этом, для всех паразитов можно отметить общую тенденцию – выбор небольших по размеру, то есть, неприспособленных куколок хозяина.
2. Вес куколок зеленой дубовой листовертки зависит от их фенотипов и от генотипов дубов, на которых они обитали, а изменчивость размеров тела паразита *I. maculator* – от их фенотипов, фенотипов куколок их хозяина и генотипов дубов.
3. Выбор паразитами куколок хозяина наименее приспособленных на каждом конкретном дереве представляет собой механизм, упорядочивающий взаимосвязи между генофондами популяций дуба, листовертки и ее паразитов.

Список литературы

1. Community genetics: a consequence of extended phenotype / T.G. Whitham, V. Young, G.D. Martinsen [et al.] // Ecology. – 2003. – V 84. – P. 559-573.

2. Simchuk A.P. Influence of genetic variation in oak leaf roller pupae and their host plants on body sizes of their parasitoids, *Itoplectis maculator* (Fabricius, 1775) / A.P. Simchuk, A.V. Ivashov // Psyche (USA). – 2011. – V. 2011, article ID 682572, 8 pages. DOI: 10.1155/2011/682572
3. Симчук А.П. Внутрипопуляционная дифференциация трофических ниш паразитов зеленой дубовой листовертки в микросообществах дубрав Крыма / А.П. Симчук // Ученые записки ТНУ. – 2009. – Т. 22(61), № 4. – С. 174-181
4. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. / Алтухов Ю.П. – М.: Наука, 1983. – 279 с.
5. 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. – № 233. – P. 1187-1190.
6. 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. Companyntsev // Forest Ecology and Management. – 1999. – V. 113. – P. 35-49.
7. Ивашов А.В. Консортивные связи зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.): теоретические и прикладные аспекты : Дисс... докт. биол. наук. / А.В. Ивашов – Днепропетровск: ДНУ, 2001. – 410 с.
8. 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.
9. Яблоков А.В. Фенетика. / Яблоков А.В. – М.: Наука, 1980. – 135 с.
10. Голубец М.А. Актуальные вопросы экологии. / Голубец М.А. – Киев: Наук. думка, 1982. – 158 с.
11. Голубец М.А. Экосистемология. / Голубец М.А. – Львів: "Поллі", 2000. – 316 с.

Сімчук А.П. Вибір паразитом *Itoplectis maculator* F. лялечок зеленої дубової листовійки та його наслідки щодо пристосованості паразита і хазяїна / А.П. Сімчук, А.В. Кіриченко // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2012. – Т. 25 (64), № 2. – С. 156-160.

Вивчали роль генетичних факторів у взаємовідносинах трьох трофічно зв'язаних видів: дубу пухнастого (*Quercus pubescens* Willd.), зеленої дубової листовійки (*Tortrix viridana* L.), та її паразита (*Itoplectis maculator* F.). Вибір паразитом непристосованих особин хазяїна розглядали як механізм, що упорядковує взаємовідносини між видами.

Ключові слова: *Quercus pubescens* Willd., *Tortrix viridana* L., *Itoplectis maculator* F., генетика екосистем.

Simchuk A.P. Choice of the oak leafroller pupae by parasitoid *Itoplectis maculator* F. and its consequences for the host and parasitoid fitnesses / A.P. Simchuk, A.V. Kirichenko // Scientific Notes of Taurida V.I. Vernadsky National University. – Series: Biology, chemistry. – 2012. – Vol. 25 (64), No 2. – P. 156-160.

The role of genetic factors was studied in three trophic-related species: pubescent oak (*Quercus pubescens* Willd.), oak leaf roller (*Tortrix viridana* L.) and its parasitoid (*Itoplectis maculator* F.). Choice of unfit host specimens by the parasitoid was considered as a mechanism, which regulates interactions among the species.

Keywords: *Quercus pubescens* Willd., *Tortrix viridana* L., *Itoplectis maculator* F., ecosystem genetics.

Поступила в редакцію 24.04.2012 г.