

УДК 577.4+575.17

## ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ ПАРАЗИТА *PHAEOGENES INVISOR* ЗАВИСИТ ОТ ФЕНОТИПА ЗЕЛеной ДУБОВОЙ ЛИСТОВЕРТКИ И ГЕНОТИПА ЕЕ КОРМОВОГО РАСТЕНИЯ

Симчук А. П.

Таврический национальный университет имени В. И. Вернадского, Симферополь, simchuk@ukr.net

Изучали изменчивость размеров тела и темпов развития паразитов *Phaeogenes invisor* Thunb. (Hymenoptera, Ichneumonidae) в зависимости от их внутривидовой генетической изменчивости, а также от генетической изменчивости насекомого-хозяина (зеленая дубовая листовертка, *Tortrix viridana* L.) и ее кормового растения (дуб, *Quercus pubescens* Willd.). Применение процедуры ANOVA позволило выделить ту долю общей изменчивости размеров тела и темпов развития паразитов, которая приходится на взаимодействие факторов «фен паразита/фен листовертки» (до 29%) и «фен паразита/генотип дуба» (до 13%). Таким образом, генетическая информация упорядочивает функционирования экосистемы и формирует из хаоса случайных взаимодействий между особями закономерную динамику всей системы.

*Ключевые слова:* дуб, зеленая дубовая листовертка, *Phaeogenes invisor*, генетика экосистем.

### ВВЕДЕНИЕ

Интерес к проблеме регулирующей роли генетической информации в экосистемах вырос в последнее время, и дискуссии по этим вопросам был посвящен специальный выпуск журнала *Ecology* [1] и последующие публикации. Было, например, установлено, что генетическая изменчивость тополя в значительной степени контролирует вариабельность таких показателей, как минерализация азота в почве [2], видовой состав и численность членистоногих, населяющих его, и даже эффективность контроля численности этих членистоногих со стороны птиц [3]. Генетическая изменчивость дуба голого существенно влияла на потоки углерода и азота в экосистеме [4]. Изменчивость дуба пушистого за RAPD-PCR спектрами оказалась связанной с круговоротом некоторых тяжелых металлов [5].

В соответствии с ранее полученными результатами [6], приспособленность зеленой дубовой листовертки зависит, помимо прочего, и от генетической изменчивости дубов, листьями которых питаются ее личинки. Подтверждением тому служил и тот факт, что генетические характеристики кормового растения влияли на изменчивость размеров тела и некоторые другие признаки листовертки, связанные с ее приспособленностью.

Представленный в данной статье материал расширяет круг исследуемых организмов и включает в общую картину еще одно звено трофической цепи – паразитов. Таким образом, статья посвящена рассмотрению вопроса: в какой степени изменчивость паразита *Phaeogenes invisor* Thunb., по признакам, связанным с приспособленностью, соотносится с их фенотипами, а в какой – с генетической изменчивостью листовертки и дуба.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в естественной популяции *Tortrix viridana* L. на постоянной пробной площади «Лавровое», расположенной на Южном берегу Крыма недалеко от с. Лавровое. В качестве модельных было выбрано 14 деревьев дуба пушистого (*Quercus pubescens* Willd.) маркированных ранее по RAPD-PCR фрагментам [7]. С каждого дерева собирали куколок зеленой дубовой листовертки и, после процедуры взвешивания на торсионных весах, размещали их по отдельным пробиркам с этикетками. В дальнейшем пробирки ежедневно осматривали на предмет выхода имаго или паразита. Дату выхода записывали в виде числа дней, прошедших с 1-го марта.

Изменчивость зеленой дубовой листовертки исследовали с использованием трех куколочных фенотипов по А. В. Ивашову [8]:

Фен № 2. Тип домика (вариант скручивания листьев для защиты куколки): 1 – «склеенный» (несколько листьев); 2 – «пирожок» (лист скручен в виде пирожка); 3 – «трубочка» (лист скручен в виде трубочки); 4 – почти голая куколка.

Фен № 4. Форма средних зубцов кремастера: 1 – острые; 2 – закругленные; 3 – уплощенные; 4 – признак отсутствует.

Фен № 5. Уровень средних зубцов по отношению к крайним: 1 – одинаковая высота; 2 – средние зубцы выше крайних; 3 – средние зубцы ниже крайних; 4 – признак отсутствует.

Фен № 6. Уровень лапок задних ног: 1 – на одном уровне с линией груди; 2 – ниже линии груди; 3 – выше линии груди.

Для характеристик особей *Ph. invisor* использовали один из описанных фенотипов [8] – Фен № 3 (окраска заднего бедра): 1 – полностью красно-коричневая; 2 – дистальная часть бедра черная.

С каждого вышедшего паразита с точностью не ниже чем 0,025 мм под бинокулярным микроскопом МБС-9 снимали следующие размерные показатели: длина грудного сегмента, длина брюшка, общая длина тела, ширина головы паразита. В качестве основной статистической процедуры в работе использовали двухфакторный дисперсионный анализ ANOVA.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Согласно полученным данным, самцы *Ph. invisor* с красно-коричневой окраской бедра (фен № 3, вариант 1) достигали максимальных размеров, развиваясь в куколках листовертки с уплощенными средними зубцами кремастера (фен № 4, вариант 3), и минимальных – в куколках с острыми зубцами (вариант 1). Для самцов с черной окраской дистальной части бедра (фен № 3, вариант 2) наблюдалась полностью противоположная картина (рис. 1, А). Аналогичная закономерность была характерна и для самок *Ph. invisor*, но при этом значимыми для паразита были различия насекомого-хозяина по типу «домика» (фен № 2), который гусеницы листовертки скручивают из листьев дуба перед окукливанием (рис. 1, В).

Самцы *Ph. invisor* с красно-коричневой окраской бедра (фен № 3, вариант 1) быстрее всего развивались в куколках листовертки, средние зубцы кремастера

**ПРИСПОСОБЛЕННОСТЬ ПАРАЗИТА PHAEOGENES INVISOR ЗАВИСИТ ОТ ФЕНОТИПА  
ЗЕЛЕННОЙ ДУБОВОЙ ЛИСТОВЕРТКИ И ГЕНОТИПА ЕЕ КОРМОВОГО РАСТЕНИЯ**

которых выше крайних (фен № 5, вариант 2), а самцы с черной окраской дистальной части бедра, наоборот, в таких куколках насекомого-хозяина развивались дольше всех осальных вариантов (рис. 1, Б). Скорость развития самок также зависела не только от их фенотипа, но и от фенотипа куколок, в которых они развивались (рис. 1, Г).

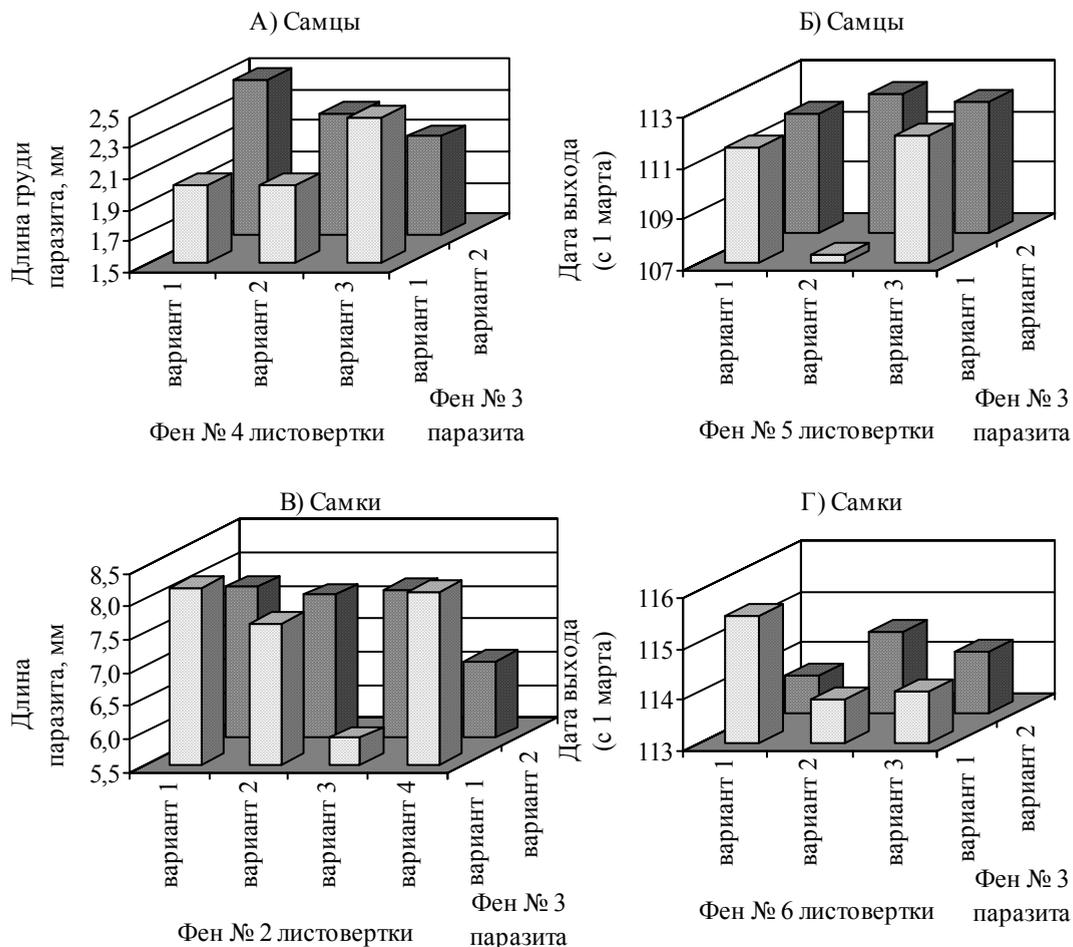


Рис. 1. Средние значения некоторых количественных признаков паразитов *Phaeogenes invisor*, несущих разные фены и вышедших из фенотипически различающихся куколок зеленой дубовой листовертки

Достоверность взаимодействия факторов: А)  $F=3,92$ ;  $P<0,05$ ; Б)  $F=4,25$ ;  $P<0,05$ ; В)  $F=3,00$ ;  $P<0,05$ ; Г)  $F=4,16$ ;  $P<0,05$ ; вклад: А) 29%; Б) 10%; В) 16%; Г) 16%.

Результаты двухфакторного дисперсионного анализа изменчивости некоторых приспособительно важных размерных признаков у паразитов зеленой дубовой листовертки в зависимости от фенов, которые они несли и генотипического класса

дуба, с которого они были собраны, представлены на рисунке 2. На деревьях, RAPD-PCR спектр которых содержит ДНК фракцию ОРА 14-4 длиной около 400 пар нуклеотидов, максимальных размеров достигали особи *Ph. invisor* с черной дистальной частью бедра (фен № 3, вариант 2), а минимальных – альтернативные варианты тех же фенов. На дубах, не содержащих этой ДНК фракции в генотипе, наблюдалась полностью противоположная картина (рис. 2).

Полученные данные свидетельствуют, что паразиты одного и того же фенотипа могут иметь разную относительную приспособленность в зависимости от фенотипа насекомого-хозяина и генотипа дерева, на котором хозяин развивался и взаимодействовал с паразитом.

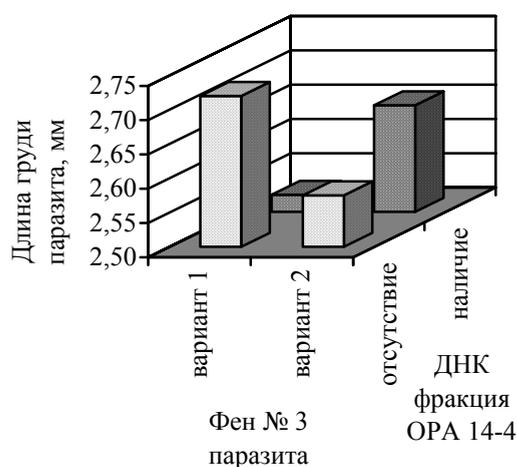


Рис. 2. Средние значения некоторых количественных признаков паразитов *Phaeogenes invisor*, несущих разные фены и развивавшихся на дубах, различающихся по наличию либо отсутствию тех или иных фракций ДНК

Достоверность взаимодействия факторов:  $F=4,16$ ;  $P<0,05$ ; вклад: 13%.

Таким образом, когда две или более особей разных видов встречаются в экосистеме, результат прямого или опосредованного их взаимодействия зависит от генотипов этих особей. И хотя встреча их более-менее случайна, ее результат будет закономерным. То есть, генетическая информация упорядочивает функционирование экосистемы и формирует из хаоса случайных взаимодействий закономерную динамику системы.

## ВЫВОДЫ

1. До 29% изменчивости адаптивно важных признаков паразита *Phaeogenes invisor* относится к взаимодействию факторов «фенотип листовертки» – «фенотип паразита».

2. До 13% изменчивости адаптивно важных признаков паразита относится к взаимодействию факторов «генотип дуба» – «фенотип паразита».

3. Особи *Phaeogenes invisor* одного и того же фенотипа могут иметь максимальную приспособленность к листоверткам соответствующего фенотипа и деревьям данного генотипа и минимальную – к листоверткам других фенотипов и деревьям других генотипов.

Работа выполнена при поддержке ДФФД.

### Список литературы

1. Special feature // Ecology. – 2003. – Vol. 84, № 3. – P. 545–601.
2. Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes / J. A. Schweitzer, J. K. Bailey, B. J. Rehill, G. D. Martinsen, S. C. Hart, R. L. Lindroth, P. Keim, T. G. Witham // Ecology Letters. – 2004. – Vol. 7. – P. 127–134.
3. Bailey J. K. Importance of species interactions to community heritability: a genetic basis to trophic-level interactions / J. K. Bailey, S. C. Wooley, R. L. Lindroth, T. G. Witham // Ecology Letters. – 2006. – Vol. 9. – P. 78–85.
4. Madritch M. D. Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community / M. D. Madritch, M. D. Hunter // Ecology. – 2002. – Vol. 83. – P. 2084–2090.
5. Савушкина И. Г. Содержание некоторых тяжелых металлов в листьях дубов, маркированных по случайно амплифицированной полиморфной ДНК / И. Г. Савушкина, В. В. Оберемок, А. П. Симчук // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – Симферополь: ТНУ, 2004. – С. 24–29.
6. Сімчук А. П. Диференціальна життєздатність генотипних класів зеленої дубової листовійки залежно від генотипу кормової рослини / А. П. Сімчук // Доповіді Нац. академії наук України. – 2007. – № 11. – С. 186–192.
7. Сімчук А. П. Вплив генетичної мінливості кормової рослини на компоненти пристосованості зеленої дубової листовійки / А. П. Сімчук // Цитологія і генетика. – 2008. – Т. 42, № 1. – С. 45–52.
8. Ивашов А. В. Консортивные связи зеленой дубовой листовёртки (*Tortrix viridana* L.): теоретические и прикладные аспекты / А. В. Ивашов // Дисс. ... докт. биол. наук. – Днепропетровск: Днепр. нац. ун-т, 2001. – 469 с.

**Сімчук А. П. Пристосованість паразита *Phaeogenes invisor* залежить від фенотипу зеленої дубової листовійки та генотипу її кормової рослини** // Экосистемы, їх оптимізація та охорона. Симферополь: ТНУ, 2013. Вип. 8. С. 101–105.

Вивчали мінливість розмірів тіла та темпів розвитку паразитів *Phaeogenes invisor* Thunb. (Hymenoptera, Ichneumonidae) в залежності від їх внутрішньовидової генетичної мінливості, а також від генетичної мінливості їх комахи-хазяїна (зелена дубова листовійка, *Tortrix viridana* L.) та її кормової рослини (дуб, *Quercus pubescens* Willd.). Застосування процедури ANOVA дозволило видокремити ту частку загальної мінливості розмірів тіла та темпів розвитку паразитів, що припадає на взаємодію факторів «фен паразита/фен листовійки» (до 29 %) та «фен паразита/генотип дубу» (до 13 %). Таким чином, генетична інформація упорядковує функціонування екосистеми та формує із хаосу випадкових взаємодій між особинами закономірну динаміку всієї системи.

*Ключові слова:* дуб, зелена дубова листовійка, *Phaeogenes invisor*, генетика екосистем.

**Simchuk A. P. Fitness of the parasitoid *Phaeogenes invisor* depends on phenotype of oak leaf roller and genotype of its fodder plant** // Optimization and Protection of Ecosystems. Simferopol: TNU, 2013. Iss. 8. P. 101–105.

Body size and development rate variations in the parasitoids *Phaeogenes invisor* Thunb. (Hymenoptera, Ichneumonidae) were studied in dependence on their intraspecies genetic heterogeneity as well as on genetic heterogeneities in their host insect (*Tortrix viridana* L.) and its fodder plant (*Quercus pubescens* Willd.). Application of ANOVA procedure allowed detecting those parts of the parasitoid body size and development rate variations, which are attribute to the interaction of factors «parasitoid phene/leaf roller phene» (up to 29%) and «parasitoid phene/oak genotype» (up to 13%). Thus, genetic information regulates ecosystem functioning and creates regular dynamics of whole system from the chaos of random interactions among individuals.

*Key words:* oak, oak leaf roller, *Phaeogenes invisor*, ecosystem genetics.

Поступила в редакцію 24.11.2012 г.