

А.П. СІМЧУК

Таврійський національний університет ім. В.І. Вернадського,  
пр-т Вернадського, 4, Сімферополь 95007, Україна  
E-mail: aps@tntu.crimea.ua

## ВПЛИВ ГЕНЕТИЧНОЇ МІНЛИВОСТІ ДУБІВ ЯК КОРМОВОГО СУБСТРАТА НА ПРИСТОСОВАНІСТЬ ЗЕЛЕНОЇ ДУБОВОЇ ЛИСТОВІЙКИ



Вивчали вплив генетичної мінливості ДНК (RAPD-PCR, праймер OPA-14) дубів (*Quercus pubescens* L. і *Q. petraea* L.) на варіабельність деяких пристосовно важливих ознак імаго зеленої дубової листовійки (*Tortrix viridana* L.) в різних класах генотипів за алозимними локусами. Отримані результати демонструють, що особини зеленої дубової листовійки одного й того ж генотипового класу можуть мати максимальну пристосованість (компоненту, пов'язану з плодючістю та розмірами тіла) до дерев одного генотипу і мінімальну — до дерев іншого генотипу. Взаємодія факторів «генотип дуба» — «генотип листовійки» призводить до виникнення зв'язків між генотипними класами листовійки і дуба. Отримані результати обговорюються з точки зору нового напрямку — генетики угруповань або екосистем, що розвивається останнім часом.

© А.П. СІМЧУК, 2008

**Вступ.** Адаптивна цінність тієї або іншої особини є функцією навколишнього природного середовища, що її оточує. При цьому до поняття «навколишнє природне середовище особини» разом з абіотичними чинниками належать і всі живі організми, що прямо або опосередковано з нею взаємодіють. Живі організми не тільки адаптуються до умов середовища, але й, беручи участь в біотичному кругообігу речовин, певним чином змінюють її. Нещодавно одержані дані свідчать про те, що характер і особливості подібних змін в значній мірі залежать від генетичного компонента біотичної складової екосистеми [1].

У лісових екосистемах основна роль у формуванні середовища існування більшості видів належить деревним організмам. Генетичні характеристики цих організмів, як з'ясувалося, мають вплив на екосистему в цілому. Так, наприклад, генетична мінливість тополі в значній мірі визначає мінливість мінералізації ґрунтового азоту [2], видовий склад і щільність комах, що її населяють, і навіть ефективність впливу на чисельність цих комах з боку птахів [3]. Генетична мінливість дуба голого істотно впливає на кругообіг вуглецю та азоту в екосистемі [4]. Мінливість дуба пухнастого за RAPD-PCR спектрами мала вплив на кругообіг деяких важких металів [5].

Таким чином, внутрішньовидова генетична мінливість одного виду може робити певний внесок у формування умов існування інших видів, що знаходяться у сфері його впливу. Це значить, що на пристосованість різних генотипів кожного виду в угрупованні може впливати генетична мінливість інших видів, які взаємодіють з ним.

Пряме спостереження селективних процесів, їх аналіз і оцінка є достатньо складною для виконання процедурою, а зазвичай і неможливою через неоднозначність трактування отриманих результатів. Опосередкованою оцінкою селективності може слугувати зв'язок того або іншого генотипового класу з ознакою, вочевидь важливою у відношенні до пристосованості [6]. У комах такими ознаками можуть бути, наприклад, метричні показники тіла, що напряду пов'язані з пристосованістю [7].

В якій мірі мінливість імаго листовійки за потенційною плодючістю і метричними ознаками, пов'язаними з пристосованістю, співвідноситься з її генетичним компонентом,

а в якій — з генетичною мінливістю дуба — предмет обговорення в цій статті.

**Матеріал і методи.** Дослідження проводили у травні 2004 р. в природній популяції зеленої дубової листовійки (*Tortrix viridana* L.) на постійній пробній площі «Лаврове», розташованій на Південному березі Криму неподалік від с. Лаврове, на північ від Ведмідь-гори. Як модельні було обрано сім дерев дуба пухнастого (*Quercus pubescens* Willd.) і три дерева дуба скельного (*Q. petraea* Matuschka/Liebl).

Як матеріал було використано імаго зеленої дубової листовійки, що вийшли в лабораторії з лялечок, зібраних з модельних дубів, та листя з цих дерев. Комахи і листя були заморожені сухим льодом і зберігалися до використання в морозильній камері ( $t = -20\text{ }^{\circ}\text{C}$ ).

Для вивчення морфологічної мінливості зеленої дубової листовійки були використані наступні ознаки: довжина тіла та довжина правого крила. Крім того, для самок підраховували число яєць в яєчних трубах і число крупних яєць (діаметром 0,5 мм і більше), а також вимірювали середній діаметр яєць. Всі морфологічні ознаки вимірювалися під бінокулярним мікроскопом МБС-9 з точністю не менш ніж 0,015 мм. Що стосується розміру тіла у зеленої дубової листовійки, то тут спостерігається яскраво виражений статевий диморфізм [8], тому аналіз метричних показників здійснювали окремо для самців і самиць.

За допомогою процедури диск-електрофорезу [9] виявляли належність особин листовійки до класів генотипів за локусами, що кодують карбоксилестеразу (локус Est-4) і лужну фосфатазу (локус Vr-3). Детальний опис цих локусів і процедури їх аналізу були надані раніше [10]. Крім того, в роботі використовували поліморфну у імаго зеленої дубової листовійки систему NAD.H-дегідрогенази. У окремих особин третя зона активності може бути представлена або формою *a*, або формою *b*, або обома формами (*ab*), проте можливі гомозиготи, що містять тільки одну з двох форм ферменту, зустрічаються вкрай рідко. У той же час на зимограмах трапляються проміжні спектри, що містять одну з форм у двократній концентрації в порівнянні з другою формою. Така картина може спостерігатися в разі дуплікації локуса, що кодує цей фермент, якщо

обидва локуси містять однакові алелі. Ідентифікувати генотип у цьому випадку на електрофореграмі неможливо, тому в роботі визначали сумарні генотипи особин листовійки за ймовірно дуплікованим локусом Ndh-3,4.

Зразки ДНК екстрагували з 0,5 см<sup>2</sup> свіжого листя дуба. Екстракцію тотальної ДНК проводили згідно зі стандартною методикою [8]. Для дослідження поліморфізму методом RAPD-PCR використовували праймери OPA 1, OPA 8 і OPA 14 («Operon Technologies», США).

RAPD-PCR проводили в реакційній суміші об'ємом 25 мкл на термоциклері «Терцик» («ДНК-технологія», Росія) з використанням реактивів для полімеразної ланцюгової реакції GenePak™ PCR Universal («ІзоГен», Москва). Ампліфікацію здійснювали в режимі: 1 цикл денатурації 95 °C протягом 5 хв і подальші 45 циклів за схемою: 95 °C — 1 хв, 36 °C — 1 хв, 72 °C — 2 хв. Термінальну стадію синтезу проводили при 72 °C — 10 хв.

Продукти ампліфікації розділяли за допомогою електрофорезу в 1,8 %-ному агарозному гелі і після фарбування бромистим етидієм аналізували під ультрафіолетом [8]. Як маркери маси використовували DNA-markers M 100 («ІзоГен», Москва) з довжиною фрагментів 100, 200, 300, 400, 500, 600, 700, 800, 900 і 1000 пар нуклеотидів.

Для математичної обробки отриманих результатів застосовували стандартні статистичні процедури з використанням можливостей програми MS Excel-XP.

**Результати досліджень та їх обговорення.** Для оцінки генетичного поліморфізму модельних дерев дуба використовували методику виявлення випадково ампліфікованої поліморфної ДНК (RAPD). Застосування стандартного праймера OPA 14 дозволило отримати в сукупності 11 RAPD-маркерів (рис. 1). Слід зазначити, що використання двох інших праймерів, OPA 1 і OPA 8, не призвело до виявлення чіткої картини стійкого поліморфізму, і в подальшому вони були відкинуті. Таким чином, досліджені RAPD-маркери (OPA 14) хоча і не є видоспецифічними, але дозволяють аналізувати вибірку в цілому на предмет поліморфізму. Однак значення більшості з проаналізованих ознак зеленої дубової листовійки істотно розрізнялися на дубах скельних та пухнастих, тому подаль-

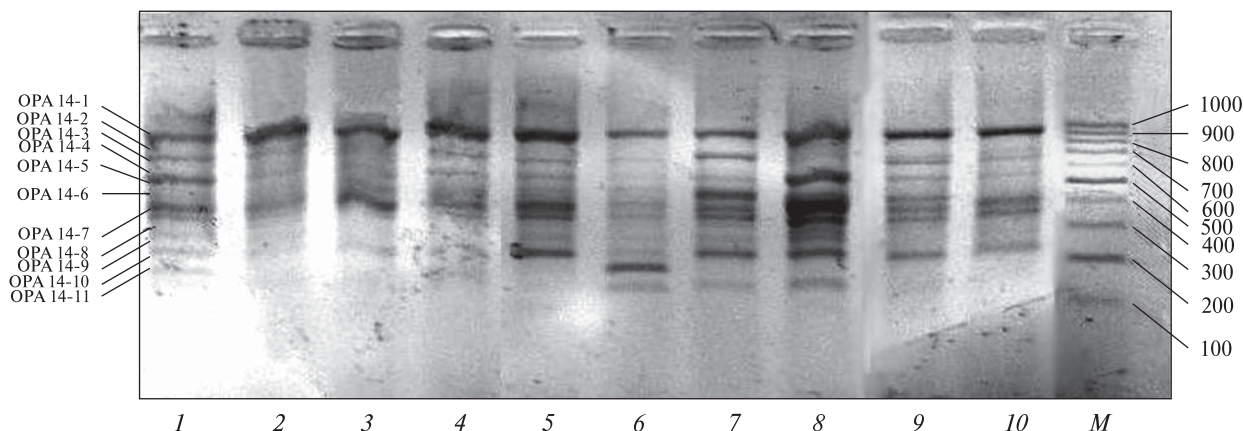


Рис. 1. Індивідуальні електрофоретичні спектри ампліфікованих фрагментів ДНК (OPA 14–1 – OPA 14–11) дерев дуба пухнастого (1–5, 9, 10) і скельного (6–8) з праймером OPA-14; M – маркери молекулярних мас від 100 до 1000 п.н.

ший аналіз проводили тільки для листовійок, зібраних з дубів пухнастих.

В табл. 1–3 наведені статистичні параметри деяких кількісних ознак самців і самок зеленої дубової листовійки залежно від наявності або відсутності ДНК фрагментів OPA 14–4, OPA 14–5 та OPA 14–8 завдовжки біля 400, 350 та 250 п.н., відповідно, в RAPD-PCR спектрах дерев дуба пухнастого. На деревах, що містять фракції OPA 14–4 та OPA 14–5 в RAPD-PCR спектрах, розміри імаго листовійки були в се-

редньому менші, ніж на деревах без цих фракцій (табл. 1 і 2). Відносно фракції OPA 14–8 спостерігалась зворотна тенденція (табл. 3). Таким чином, генетика кормової рослини впливає на мінливість пристосовно важливих ознак зеленої дубової листовійки.

В табл. 4 наведені дані двофакторного дисперсійного аналізу мінливості деяких кількісних ознак у імаго зеленої дубової листовійки залежно від їх генотипів і генотипу кормової рослини, з якій вони були зібрані. Результати

Таблиця 1  
Статистичні параметри деяких ознак імаго зеленої дубової листовійки (самиці) залежно від наявності або відсутності ДНК фракції OPA 14–4 завдовжки біля 400 п.н. в RAPD-PCR спектрі листя кормової рослини

Показник	Довжина, мм		Кількість		Процент великих яєць	Діаметр яєць, мм
	тіла	крила	яєць	великих яєць		
Відсутність фракції						
Середнє	7,62	8,99	51,34	29,88	57,14	0,52
Стандартна похибка	0,11	0,17	1,97	1,58	1,86	0,020
Дисперсія вибірки	0,56	1,18	224,4	143,9	201,2	0,018
N	50	41	58	58	58	48
Наявність фракції						
Середнє	7,20	8,43	39,63	19,71	48,56	0,40
Стандартна похибка	0,13	0,17	1,78	1,43	2,34	0,025
Дисперсія вибірки	0,57	0,76	121,0	77,4	207,3	0,017
N	35	25	38	38	38	29
t-критерій	2,56	2,29	4,41	4,78	2,87	3,90
P	0,013	0,026	0,00003	0,000006	0,0053	0,00024

Примітка. У табл. 1 і 3 надано тільки варіанти з достовірними значеннями t-критерію.

Таблиця 2  
Статистичні параметри деяких ознак імаго зеленої дубової листовійки залежно від наявності або відсутності ДНК фракції ОРА 14–5 завдовжки біля 350 п.н. в RAPD-PCR спектрі листя кормової рослини

Показник	Самці		Самиці		Діаметр яєць, мм
	Довжина, мм		Кількість		
	крила	тіла	яєць	великих яєць	
Відсутність фракції					
Середнє	9,05	7,82	59,68	35,37	0,57
Стандартна похибка	0,23	0,21	4,27	3,38	0,036
Дисперсія вибірки	0,26	0,77	346,5	217,6	0,019
Наявність фракції					
Середнє	8,15	7,35	43,51	23,51	0,45
Стандартна похибка	0,15	0,09	1,32	1,12	0,018
Дисперсія вибірки	0,85	0,52	134,1	97,1	0,020
N	36	67	77	77	62
t-критерій	3,25	2,09	3,62	3,33	3,06
P	0,012	0,047	0,0015	0,0031	0,0058

досліджень свідчать, що у ряді випадків метричні ознаки та плодючість листовійки залежали від генотипу кормової рослини, а іноді – від генотипу самої листовійки. При цьому найбільший інтерес викликають варіанти, для яких встановлена достовірна взаємодія факторів.

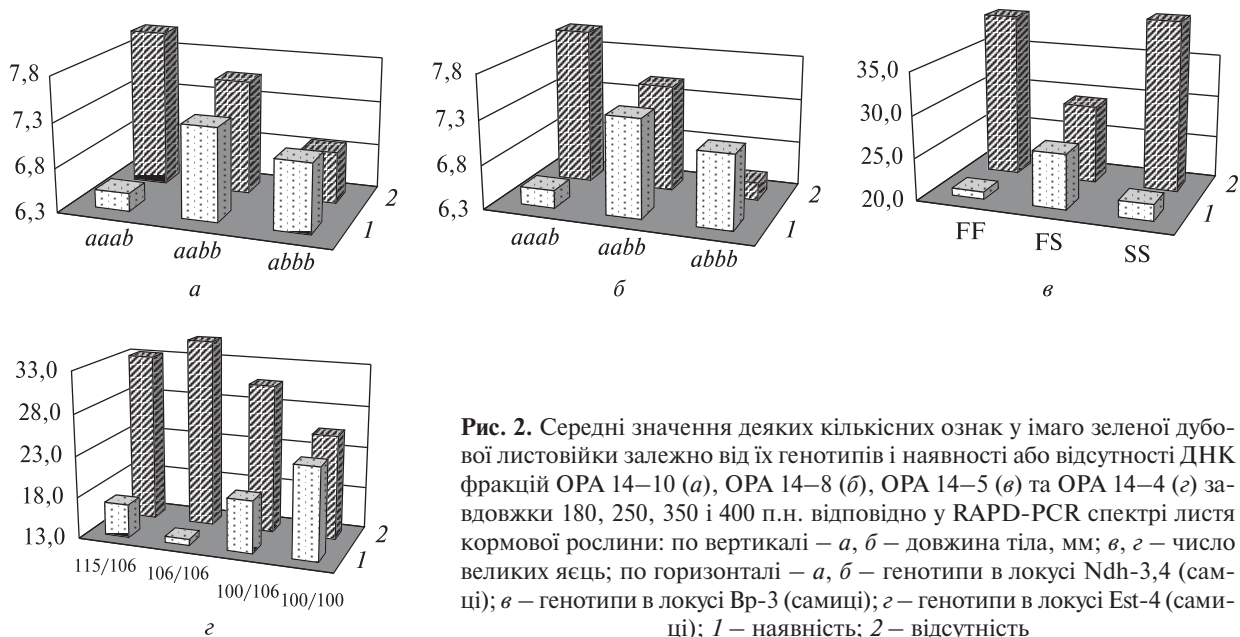
Статистично значуща взаємодія факторів вказує на те, що особини листовійки одного й того ж генотипу можуть мати максимальні значення ознаки на дубах одного генотипу і мінімальні – на дубах іншого генотипу. Дані, наведені на рис. 2, підтверджують це припущення. Самці генотипу *aaab* за локусами *Ndh-3,4* мали мінімальні значення довжини тіла на дубах, що містять фракції ДНК завдовжки біля 180 і 250 п.н. (ОРА 14–10 та ОРА 14–8 відповідно), і максимальні – на дубах без цих фракцій (рис. 2, *a, б*). Гомозиготні в локусі *Vp-3* генотипні класи самиць мали найнижчу потенційну плодючість на дубах з ДНК фракцією ОРА 14–5 довжиною біля 350 п.н. і у той же час найбільшу потенційну плодючість на дубах без цієї фракції у RAPD-PCR спектрі (рис. 2, *в*). Самиці, гомозиготні за алелями *Est-4<sup>100</sup>* і *Est-4<sup>106</sup>*, мали протилежні показники потенційної плодючості на деревах, що розрізнялися за наявністю ДНК фракції ОРА 14–4 довжиною біля 400 п.н. (рис. 2, *г*).

Таблиця 3

Статистичні параметри деяких ознак імаго зеленої дубової листовійки залежно від наявності або відсутності ДНК фракції ОРА 14–8 завдовжки біля 250 п.н. в RAPD-PCR спектрі листя кормової рослини

Показник	Самці – здатність до польоту	Самиці					
		Довжина, мм		Кількість		Процент великих яєць	Діаметр яєць, мм
		тіла	крила	яєць	великих яєць		
Відсутність фракції							
Середнє	1,09	7,20	8,43	39,33	19,58	48,88	0,38
Стандартна похибка	0,04	0,13	0,17	1,80	1,38	2,31	0,023
Дисперсія вибірки	0,02	0,57	0,76	116,5	68,7	192,1	0,015
N	15	35	25	36	36	36	27
Наявність фракції							
Середнє	1,18	7,62	8,99	51,13	29,62	56,66	0,52
Стандартна похибка	0,02	0,11	0,17	1,93	1,57	1,90	0,020
Дисперсія вибірки	0,01	0,56	1,18	223,8	148,7	216,0	0,019
N	24	50	41	60	60	60	50
t-критерій	2,16	2,56	2,29	4,47	4,79	2,60	4,35
P	0,04	0,013	0,026	0,00002	0,000006	0,011	0,00005





**Рис. 2.** Середні значення деяких кількісних ознак у імаго зеленої дубової листовійки залежно від їх генотипів і наявності або відсутності ДНК фракцій ОРА 14–10 (а), ОРА 14–8 (б), ОРА 14–5 (в) та ОРА 14–4 (г) завдовжки 180, 250, 350 і 400 п.н. відповідно у RAPD-PCR спектрі листа кормової рослини: по вертикалі – а, б – довжина тіла, мм; в, г – число великих яєць; по горизонталі – а, б – генотипи в локусі Ndh-3,4 (самці); в – генотипи в локусі Vr-3 (самиці); г – генотипи в локусі Est-4 (самиці); 1 – наявність; 2 – відсутність

Для будь-якої з популяцій у біогеоценозі найвпливовішим, безпосередньо важливим чинником є кормові ресурси [12]. Як було встановлено раніше, ціла низка показників деревного організму впливає на генотиповий склад зеленої дубової листовійки [13]. Це слугувало доказом на користь припущення про значну роль селективних процесів, зумовлених деревом, у підтриманні генетичної мінливості листовійки. Цілком можливо, що різна спрямованість природного добору, яка є наслідком специфіки індивідуальних властивостей дерев дубу, має призводити до істотної генетичної диференціації мікропопуляцій комахи, проте здобути прямі неспростовні докази існування таких процесів дуже складно, а деколи й неможливо. Неоднозначність трактування даних з генетичної мінливості природних популяцій була яскраво проілюстрована довготривалою дискусією «селекціоністів» і «нейтралістів» [6].

В цій роботі розглядаємо не стільки проблему селективності білкового та ДНК поліморфізму, скільки питання про роль генетичної інформації у взаємодії видів, що утворюють угруповання, а точніше, питання, наскільки мінливість одного виду угруповання впливає на селективні процеси і пристосованість різних генотипів інших видів. У цьому відношен-

ні певний інтерес викликає підхід, заснований на виявленні мінливості селективно важливої ознаки досліджуваного виду залежно від генетичних факторів даного виду та генетичної мінливості видів, що з ним взаємодіють. Для більшості нижчих тварин, у тому числі і комах, найзручнішими для аналізу ознаками, що стійко зв'язані з пристосованістю, є метричні показники тіла [7]. Існування такої залежності було раніше показано і для зеленої дубової листовійки [13].

Сам по собі факт істотного впливу індивідуальності дуба на розміри зеленої дубової листовійки є тривіальним. Але якщо взяти до уваги, що мікропопуляції листовійки на різних деревах розрізняються за генотиповим складом, а в період льоту відбувається об'єднання мікропопуляцій у спільну популяційну систему, то навіть цей тривіальний на перший погляд факт може мати нетривіальні наслідки. Один і той же генотип може, наприклад, частіше зустрічатися на деревах, де особини зеленої дубової листовійки не досягають великих розмірів. Отже це, безумовно, позначиться на його відносній пристосованості в період розмноження, оскільки розміри особин мають важливе значення для статевого добору [13]. Плодючість самок напряму пов'язана з пристосованістю. Таким чином, прямий вплив ін-

Результати двофакторного дисперсійного аналізу мінливості деяких ознак імаго зеленої дубової листовійки залежно від їхніх генотипів і наявності або відсутності ДНК фракцій ОРА 14–4, ОРА 14–5, ОРА 14–8 та ОРА 14–10 в RAPD-PCR спектрі листя кормової рослини

Показник	ОРА 14–8 (завдовжки біля 250 п.н.)					ОРА 14–10 (завдовжки біля 180 п.н.)				
	d.f.	Суми квадратів	Середні квадрати	F	Внесок фактора	d.f.	Суми квадратів	Середні квадрати	F	Внесок фактора
Генотипи в локусах Ndh-3,4 (самиці, довжина тіла)										
Генотип дерева	1	0,41	0,41	1,24	0,029	1	1,20	1,20	3,50	0,085
Генотип листовійки	2	1,02	0,51	1,53	0,073	2	0,66	0,33	0,96	0,047
Взаємодія	2	2,90	1,45	4,33*	0,206	2	2,26	1,13	3,30*	0,161
Залишкова	29	9,70	0,33		0,691	29	9,92	0,34		0,707
Загальна	34	14,03				34	14,03			
Показник	ОРА 14–4 (завдовжки біля 400 п.н.)					ОРА 14–5 (завдовжки біля 350 п.н.)				
	d.f.	Суми квадратів	Середні квадрати	F	Внесок фактора	d.f.	Суми квадратів	Середні квадрати	F	Внесок фактора
Генотипи в локусі Est-4 (самиці, число великих яєць)										
Генотип дерева	1	2417,97	2417,97	21,27**	0,189	1	2337,01	2337,01	20,45**	0,174
Генотип листовійки	3	2,24	0,75	0,01	0,0002	2	92,68	46,34	0,41	0,007
Взаємодія	3	826,98	275,66	2,42 *	0,065	2	725,72	362,86	3,17*	0,054
Залишкова	84	9549,27	113,68		0,746	90	10286,55	114,30		0,765
Загальна	91	12796,47				95	13441,96			
Генотипи в локусі Вр-3 (самиці, число великих яєць)										

\*P ≤ 0,05; \*\*P < 0,01.

дивідуальності дерева на метричні показники листогризів може стати причиною селективних процесів, що призведуть до зміни генетичної структури їхніх популяцій.

Знайдено й безпосередні докази селективного впливу мікроумов кормової рослини на мікропопуляції зеленої дубової листовійки. Достовірна взаємодія факторів при дисперсійному аналізі у всіх випадках вказує на те, що пристосованість зеленої дубової листовійки, оцінена за розмірними показниками, є результатом взаємодії генотипу листовійки та мікроумов кормової рослини. Саме по собі це знову ж таки не є новим. Пристосованість завжди є функцією генетики організму та умов природного середовища, що його оточує. Але треба мати на увазі й той факт, що на мінливість умов певний вплив має, меж іншим, і генетика кормової рослини. Одержані результати є прямим підтвердженням цього положення.

В останні декілька років у відповідній літературі з'явилися роботи, в яких приділяється

увага дослідженню ролі генетичної інформації у регуляції функціонування екосистем [2, 12, 14]. Деякі автори запропонували виділити новий напрям у генетиці, який вони назвали генетикою угруповань або екосистем, і дискусії з цієї проблеми був присвячений спеціальний випуск журналу «Ecology» (2003, т. 84, № 3). Деякі з положень, що обговорювалися, такі, наприклад, як успадкованість на рівні екосистем та екосистемний добір, викликають скептичне відношення. Інші, такі як концепція розширеного фенотипу (extended phenotype), у розумінні внутрішньовидової генетичної мінливості, що має екосистемні наслідки, – більш цікаві. У цілому ж складається враження відсутності чітко означеного предмета досліджень.

Генетика, мабуть, одна з небагатьох, якщо не єдина біологічна дисципліна, яка вивчає практично всі рівні організації життя. На кожному з цих рівнів вивчається певна генетична система: ген, хромосома, генотип особини, генотип популяції. Очевидно, що новий на-

прям може одержати право на існування в тому випадку, якщо він має предметом вивчення генетичну систему, відмінну від перелічених.

Як відомо, одним з основних критеріїв при виділенні будь-якої системи є наявність зв'язків між елементами. Отримані в роботі факти демонструють наявність зв'язків між генофондами двох взаємопов'язаних в екосистемі видів. Пристосованість генотипів листовійки залежить від генетичної структури популяції дуба. Зміна цієї структури неминує зумовлює відповідні зміни в генофонді комахи. Вплив генетики листовійки на генофонд дуба менш явний, проте й він, ймовірно, має місце, оскільки значні втрати листя від листогриза можуть призводити до усихання в першу чергу дубів певних генотипів. Крім цього, втрата листя призводить до зменшення репродукції дерев і, отже, до зниження пристосованості відповідних генотипів дуба.

Таким чином, спираючись на наші дані й дані інших дослідників, можна констатувати, що біотичне угруповання дійсно має «свою» генетичну пам'ять, свою генетичну систему, між елементами якої (особинами різних генотипів різних видів) відбуваються стохастичні взаємодії. Встановлені статистично достовірні асоціації підтверджують точку зору, згідно з якою стохастичні асоціації генофондів взаємопов'язаних в угрупованні популяцій формують надпопуляційну генетичну структуру, яку Голубець [14] запропонував назвати генопластом.

Динаміка такої системи не може бути описана засобами генетики популяцій, так само як і не придатні для цього такі популяційно-генетичні поняття, як успадкованість або природний добір. До речі, останні деякі автори намагаються використовувати в описі генетики надпопуляційних структур [1, 3]. Генопласт — новий рівень в ієрархічній системі організації генетичного матеріалу, і його дослідження та опис вимагають формування бази специфічних понять і підходів.

**Висновки.** Генотип кормової рослини істотно впливає на мінливість пристосовно важливих метричних ознак імаго зеленої дубової листовійки — до 20,6 % їхньої загальної мінливості належить до взаємодії факторів «генотип дуба» — «генотип листовійки». Особини зеленої дубової листовійки одного й того ж генотипового класу можуть мати максимальну

пристосованість до дерев відповідного генотипу і мінімальну — до дерев інших генотипів. Встановлені статистично достовірні асоціації генотипів представників різних видів в угрупованні підтверджують правильність концепції генопласту як нового рівня організації генетичного матеріалу, заснованого на інтеграції генофондів популяцій, що взаємодіють в угрупованні.

**SUMMARY.** The article is focused on the study of influence of genetic variation in DNA (RAPD-PCR, primer OPA 14) of oaks (*Quercus pubescens* L. and *Q. petraea* L.) on the variation of some fitness-linked traits in different genotype classes of the *Tortrix viridana* adults. The results show that the leafroller individuals from the same genotype class may possess the maximum fitness (fecundity and body size components) on the trees of one genotype class and the minimum fitness on the trees of another genotype class. The interaction of the «oak genotype» — «leafroller genotype» factors results in rise of the ties which are expressed in statistically reliable associations between the leafroller and oak genotype classes. The results are discussed from the point of view of the newly developed field of community or ecosystem genetics.

**РЕЗЮМЕ.** Изучали влияние генетической изменчивости ДНК (RAPD-PCR, праймер OPA-14) дубов (*Quercus pubescens* L. и *Q. petraea* L.) на вариабельность некоторых приспособительно важных признаков имаго зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.) разных генотипических классов по аллозимным локусам. Полученные результаты демонстрируют, что особи зеленой дубовой листовертки одного и того же генотипического класса могут иметь максимальную приспособленность (компоненту, связанную с плодовитостью или размерами тела) на деревьях одного генотипа и минимальную — на деревьях другого генотипа. Взаимодействие факторов «генотип дуба» — «генотип листовертки» приводит к возникновению связей между генотипическими классами листовертки и дуба. Полученные результаты обсуждаются с точки зрения нового направления — генетики сообществ или экосистем, которое бурно развивается в последнее время.

#### СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Whitham, T.G., Young V., Martinsen G.D., Gehring C.A., Schweitzer J.A., Shuster S.M., Wimp G.M., Fischer D.G., Bailey J.K., Lindroth R.L., Woolbright S., Kuske C.R. Community genetics: a consequence of extended phenotype // Ecology. — 2003. — 84. — P. 559–573.
2. Schweitzer J.A., Bailey J.K., Rehill B.J., Martinsen G.D.,

- Hart S.C., Lindroth R.L., Keim P., Witham T.G. Genetically based trait in a dominant tree affects ecosystem processes // *Ecol. Lett.* – 2004. – 7. – P. 127–134.
3. Bailey J.K., Wooley S.C., Lindroth R.L., Whitham T.G. Importance of species interactions to community heritability: a genetic basis to trophic-level interactions // *Ecol. Lett.* – 2006. – 9. – P. 78–85.
  4. Madritch M.D., Hunter M.D. Phenotypic diversity influences ecosystem functioning in an oak sandhills community // *Ecology*. – 2002. – 83. – P. 2084–2090.
  5. Савушкина И.Г., Оберемок В.В., Симчук А.П. Содержание некоторых тяжелых металлов в листьях дубов, маркированных по случайно амплифицированной полиморфной ДНК // Экосистемы Крыма, их оптимизация и охрана. – Симферополь : Тавр. нац. ун-т, 2004. – С. 24–29.
  6. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. – М.: Наука, 1989. – 328 с.
  7. Watt W.B., Carter P.A., Donahue K. Females' choice of «good genotype» as mates is promoted by an insect mating system // *Science*. – 1986. – № 233. – P. 1187–1190.
  8. Ивашов А.В., Компанийцев В.А., Симчук А.П. Популяционная структура и изменчивость гусениц зеленой дубовой (*Tortrix viridana*) и палевой дубовой (*Aleimma loeflingiana*) листоверток // Зоол. журн. – 2004. – 83, № 6. – С. 701–707.
  9. Гааль Е., Медьешу Г., Верецкеи Л. Электрофорез в разделении биологических макромолекул. – М.: Мир, 1982. – 642 с.
  10. Симчук А.П. Генетические процессы в популяциях зеленой дубовой листовертки : Дис. ... канд. биол. наук. – М., ИОГен, 1995. – 140 с.
  11. Sambrook J., Fritsch E.F., Maniatis T. *Molecular Cloning : Laboratory Manual*. – New York : Cold Spring Harbour Univ. Press, 1989. – 1626 p.
  12. Ивашов А.В. Консортивні зв'язки зеленої дубової листовійки (*Tortrix viridana* L.): теоретичні і прикладні аспекти : Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. – Дніпропетровськ, 2001. – 32 с.
  13. Simchuk A.P., Ivashov A.V., Companytsev V.A. Genetic patterns as possible factors causing population cycles in oak leafroller moth, *Tortrix viridana* L. // *Forest Ecol. and Manag.* – 1999. – 113. – P. 35–49.
  14. Голубець М.А. Екосистемологія. – Львів : Поллі, 2000. – 316 с.

Надійшла 17.01.07