

- Медведев С. И. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 10, вып. 1. Пластинчатоусые (Scarabaeidae). Подсем. Melolonthinae (хрущи). Ч. 1. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. – 513 с.
- Медведев С. И. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 10, вып. 2. Пластинчатоусые (Scarabaeidae). Подсем. Melolonthinae (хрущи). Ч. 2. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952а. – 276 с.
- Медведев С. И. Личинки пластинчатоусых жуков фауны СССР. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1952б. – 344 с.
- Медведев С. И. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 10, вып. 4. Пластинчатоусые (Scarabaeidae). Подсем. Eucirinae, Dynastinae, Glaphyrinae, Trichiinae. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960. – 339 с.
- Медведев С. И. Фауна СССР. Жесткокрылые. Т. 10, вып. 5. Пластинчатоусые (Scarabaeidae). Подсем. Cetoniinae, Valginae. – М.; Л.: Наука, 1964. – 376 с.
- Негробов С. О. Фауна и экология пластинчатоусых жесткокрылых (Coleoptera, Lamellicornia) бассейна Среднего Дона: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Воронеж. гос. ун-т. – Воронеж, 1999. – 24 с.
- Николаев Г. В., Пунцаздулам Ж. Пластинчатоусые (Coleoptera, Scarabaeoidea) Монгольской Народной Республики // Насекомые Монголии. – Л.: Наука, 1984. – Вып. 9. – С. 90–294.
- Николаев Г. В. Пластинчатоусые жуки (Coleoptera, Scarabaeoidea) Казахстана и Средней Азии. – Алма-Ата: Наука, 1987. – 232 с.
- Новиков О. А. Новые и интересные находки пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) в Украине // Изв. Харьк. энтомот. о-ва. – 1998. – Т. VI, вып. 1. – С. 47–51.
- Проценко А. И. Пластинчатоусые жуки Киргизии (Coleoptera, Scarabaeidae). Определитель с распространением и биологией видов. – Фрунзе: Илим, 1968. – 311 с.
- Рошко В. Г. Фауна и экология пластинчатоусых жуков (Coleoptera, Scarabaeidae) Закарпатья: Дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Ужгород. гос. ун-т. – Ужгород, 1990. – 342 с.
- Савченко С. М. Материалы по фауне УРСР: Пластинчатоусые жуки (Coleoptera, Scarabaeidae). – К.: Вид-во АН УССР, 1938. – 208 с.
- Шахин И. В. Пластинчатоусые жуки (Coleoptera, Scarabaeoidea) Южной России: Автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.09 / Ставропольск. гос. ун-т. – Ставрополь, 2000. – 22 с.
- Яблоков-Хизорян С. М. Фауна Армянской ССР. Насекомые жесткокрылые. Т. 6. Пластинчатоусые (Scarabaeoidea). – Ереван: Изд-во АН Арм. ССР, 1967. – 224 с.
- Baker C. W. Larval taxonomy of the Troginae in North America with notes on biologies and life histories (Coleoptera, Scarabaeidae) // U. S. Nat. Mus. Bull. – 1968. – Vol. 279. – P. 1–79.
- Balthasar H. Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region (Coleoptera: Lamellicornia). – Prague: Tschechoslowakischen Akad. der Wissenschaften, 1963a. – Bd. 1: Allgemeiner Teil. Systematischer Teil. 1. Scarabaeinae, 2. Coprinae (Pinoitini, Coprini). – 391 s.
- Balthasar H. Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region (Coleoptera: Lamellicornia). – Prague: Tschechoslowakischen Akad. der Wissenschaften, 1963b. – Bd. 2: Coprinae (Onitini, Oniticeellini, Onthophagini). – 627 s.
- Balthasar H. Monographie der Scarabaeidae und Aphodiidae der palaearktischen und orientalischen Region (Coleoptera: Lamellicornia). – Prague: Tschechoslowakischen Akad. der Wissenschaften, 1964. – Bd. 3: Aphodiidae. – 652 s.
- Endrödi S. The Dynastinae of the World. – Budapest: Akad. Kiadó, 1985. – 800 pp.
- Jessop L. Dung beetles and chafers (Coleoptera: Scarabaeoidea) // Handbooks for the Identification of British Insects (P. C. Barnard, R. R. Askew (eds.)). – London: Roy. Entomol. Soc., 1986. – Vol. 5, pt. 11. – 53 с.
- Halffter G., Matthews E. G. The natural history of dung beetles of the subfamily Scarabaeinae (Coleoptera, Scarabaeidae) // Folia entomol. mex. – 1966. – № 12–14. – 312 pp.
- Howden H. F. Biology and taxonomy of North American beetles of the subfamily Geotrupinae with revisions of the genera *Bolbocerosoma*, *Eucanthus*, *Geotrupes* and *Peltotrupes* // Proc. U. S. Nat. Mus. – 1955. – Vol. 104. – 151–319.
- Mikšić R. Monographie der Cetoniinae der palaearktischen und orientalischen Region (Coleoptera: Lamellicornia). – Sarajevo: Institut za Šumarstvo, 1976. – Bd. 1: Allgemeiner Teil. Systematischer Teil: Gynnetini (Taenioderina, Chalcotheina). – 444 s.
- Mikšić R. Monographie der Cetoniinae der palaearktischen und orientalischen Region (Coleoptera: Lamellicornia). – Sarajevo: "SIPAD"-OOUR "SILVA", 1982. – Bd. 3: Systematischer Teil: Cetonini I. Teil. – 530 s.
- Mikšić R. Monographie der Cetoniinae der palaearktischen und orientalischen Region (Coleoptera: Lamellicornia). – Zagreb: Grafički zavod Hrvatske, 1987. – Bd. 4: Systematischer Teil: Cetonini II. Teil. – 608 s.
- Pitino R., Mariani G. A revision of the Old World species of the genus *Dianastus* Muls. and its allies (*Platysomus* Muls., *Pleurophorus* Muls., *Afrodiastus* n. gen., *Bordatus* n. gen.) (Coleoptera, Aphodiidae, Psammodiini) // G. ital. Entomol. – 1986. – Vol. 3, № 12. – P. 1–165.
- Raković M. A revision of the *Psammodiinus* Fallén species from Europe, Asia and Africa // Rozpr. ČSAV. MFV. – 1981. – Ročník 91, sešit 1. – P. 1–83.
- Rücher P. O. Biology of Scarabaeidae // Ann. Rev. Entomol. – 1958. – Vol. 3. – P. 311–354.
- Rücher P. O. White grubs and their allies. – Oregon State Univ. Press, 1966. – 219 pp.
- Stebnička Z. A revision of the world species of the tribe Aegialiini (Coleoptera, Scarabaeidae, Aphodiinae) // Acta zool. cracov. – 1977. – T. XXII, № 11. – 397–505.

Институт экспериментальной и клинической ветеринарной медицины УААН

УДК 595.782 [*Tortrix viridana* L.] :591.526 (477.75)

© 2000 г. А. В. ИВАШОВ

ПОКАЗАТЕЛИ РЕПРОДУКЦИИ ИМАГО *TORTRIX VIRIDANA* L. (LEPIDOPTERA: TORTRICIDAE) В ДВУХ КРЫМСКИХ ПОПУЛЯЦИЯХ И ИХ СВЯЗИ С ВЕСОМ КУКОЛОК

Известно, что потенциальная плодовитость, оцениваемая по яйцепродукции зрелых яиц, тесно коррелирована с размерными показателями личинок (Miller, 1957; Campbell, 1962; Harvey, 1983a), а также с массой куколок или имаго (Блажиевская, 1971; Ивашов, 1977; Орлов, 1978). Как правило, у более

крупных самок содержится и большее число яиц в брюшке. Поскольку измерить непосредственно плодовитость отдельных особей листовертки в природе весьма трудно, можно воспользоваться уравнением прямолинейной регрессии и достаточно надежно установить потенциально возможную плодовитость по массе самок. Метод косвенной оценки плодовитости использовал еще Г. Газов (Gasov, 1925), и он основан на наличии тесных корреляционной и регрессионной связей между потенциальной плодовитостью и яйцепродукцией. В более поздних работах установлено наличие таких связей у еловой листовертки-почкоеда (*Choristoneura occidentalis* Freeman) (Miller, 1957) и зеленой дубовой листовертки (Блажиевская, 1971; Ивашов, 1977). Однако с увеличением массы самок число яиц может выходить на «плато» как это, например, было показано для более чем 19 видов тли (Llvellyn, Brown, 1985). По этой причине с дальнейшим повышением массы самок число яиц на единицу массы начинает уменьшаться. Данная относительная величина, характеризующая вклад ресурсов особи в репродукцию, получила название репродуктивное усилие (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Панмиксия создает значительный запас внутривидового генетического разнообразия и поэтому две бабочки, имеющие одинаковую массу, могут иметь различную плодовитость (Gilbert, 1984) и как следствие – различные значения репродуктивного усилия. Условия питания, наряду с генетическими факторами, очевидно, играют решающую роль в упитанности особей и их плодовитости. Так в лабораторных условиях было показано, что сокращение вдвое белков и сахаров в стандартной диете для листовертки *Choristoneura fumiferana* (Clem.) приводило к снижению массы и плодовитости одинаково – на 40% (Harvey, 1983b). В исследованиях, проведенных в природе ранее, было показано, что в условиях высокой плотности при отсутствии и при наличии ограничений в кормовых ресурсах, показатели корреляции и регрессии между массой куколок и плодовитостью имаго *T. viridana* довольно сильно отличались (Ивашов, 1977). Нами уже отмечалась специфика особенностей размножения зеленой дубовой листовертки в Крыму, которая отличает ее от близкого вида *Aleinma loeflingiana* (Ивашов, Компанийцев, 1993). Однако показатели репродукции до настоящего времени не обсуждались.

Еще Август Вейсман в конце девятнадцатого века определил две части тела многоклеточного организма: отвечающая за передачу наследственной информации (зародышевая плазма) и выполняющая обеспечение других функций, сопутствующих первой (сома) (Солбриг, Солбриг, 1982). Соотношение ресурсов, затраченных на формирование этих двух частей, достаточно хорошо отображает коэффициент репродуктивного усилия (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Как было показано ранее, в дополнение к нему при сравнении различных популяций весьма информативной оказалась производная от него величина, названная нами как «удельное репродуктивное усилие» (special reproduction effort) (Ивашов, 2000). В приводимых ниже материалах этот показатель использовали при изучении двух крымских популяций, а также отдельных микропопуляций листовертки в индивидуальных консорциях дуба пушистого.

В условиях Крыма популяции *T. viridana* различаются уровнями плотности, что было особенно заметным в 1986 и 1989 гг. В связи с этим были проведены сравнительные исследования репродукции в двух достаточно удаленных друг от друга крымских популяциях *T. viridana*. Эти популяции отличались не только тем, что входили в состав различных типов биоценозов, но и прежде всего тем, что имели в годы исследований различные плотности. Так популяция «Лавровое» в 1989 г. имела относительно высокую плотность, превышающую таковую в «Дубках» более чем на порядок. Их исследования проводили в мае–июне 1986, 1987 и 1989 гг. на двух пробных площадях. Одна из них расположена вблизи г. Симферополя в так называемых «Дубках», представляющих собой рудименты предгорной лесостепи, вторая – на Южном берегу Крыма в прибрежных сообществах, содержащих дубы пушистый и скальный, а также их гибриды. Куколок листовертки взвешивали на торсионных весах с точностью до 1 мг и помещали в пробирки, где из них вылетали бабочки или паразиты. Бабочек замораживали в жидком азоте и хранили в сосудах Дюара до проведения различных исследований. Определение потенциальной плодовитости и измерения диаметра яиц проводили путем просмотра под микроскопом МБС-9 содержимого яйцевых трубок бабочек, которые были предварительно выдернуты препаровальной иглой из брюшка и помещены в каплю воды. При подсчете яиц в яйцевых трубках брали в расчет только те, которые были полностью сформированы и заполнены желтком. Результаты измерений и подсчетов обрабатывались с помощью стандартных статистических методов (Лакин, 1980).

Результаты сравнительных исследований показателей репродукции в двух крымских популяциях представлены в табл. 1.

Таблица 1. Различия между показателями репродукции двух крымских популяций *T. viridana*

Показатели репродукции	«Лавровое», $X_1 \pm SE$	«Дубки», $X_2 \pm SE$	Разность, %	P
Масса куколок, мг (W)	34,2±1,20	53,5±2,89	55,9	< 0,001
Среднее число яиц, шт (E)	46,0±1,88	70,9±2,94	54,4	< 0,001
Репродуктивное усилие (RE)	1,34±0,03	1,35±0,07	—	—
Удельное репродуктивное усилие (SRE)	0,043±0,002	0,026±0,002	-38,7	< 0,001
Объемы выборок, шт (n)	81	12		

Как видно из этих данных, в более «разреженной» популяции («Дубки») масса и плодовитость достоверно выше соответственно на 55,9 и 54,4%. В то же время показатели репродуктивного усилия оказались практически одинаковыми. Последний факт оказался несколько неожиданным, т. к. известно, что популяции, флуктуирующие на различном уровне плотности, отличаются своими стратегиями приспособленности, проявляющимися в соотношениях траты вещественно-энергетических ресурсов на сомu и репродукцию (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Известно, что одни особи направляют свои накопленные ресурсы, в большей мере, на обеспечение выживания, другие – на репродукцию. Теоретическое обоснование такого положения применительно к различным видам нашло свое отображение в виде *k*- и *r*-стратегий отбора (MacArthur, Wilson, 1967). Хорошо известно, что в популяции во время сжатия величины ее размножающейся части происходит резкая перестройка всего генного состава (Дубинин, Глембоцкий, 1967), причем прохождение через стадию «узкого горлышка бутылки» может сопровождаться повышенной частотой гомозигот, удлинением сроков питания и развития, повышением массы особей и плодовитости (Алтухов, 1983). Поскольку в нашем случае для исследуемых популяций не установлено достоверных различий по репродуктивному усилию, применили более «чувствительный» показатель, отображающий перераспределение усилий (трату резервов) на репродукцию и сомu – удельное репродуктивное усилие (SRE). Этот показатель определяли как отношение репродуктивного усилия к массе, т. е. получали репродуктивное усилие, приходящееся на единицу массы особи:

$$SRE = \frac{E}{W^2}$$

где *E* – число яиц у самок имаго, шт.; *W* – масса куколки, мг.

Эта величина по сути дела является второй производной плодовитости по массе и может, в какой-то мере, служить аналогом ускорения в физике. Как и в физике, для придания телу ускорения требуется приложение некоторой силы, так и в данном случае для усиления репродуктивных тканей и органов требуется дополнительная трата накопленных в процессе питания ресурсов. Таким образом, если репродуктивное усилие как аналог скорости в физике (с той лишь только разницей, что в знаменателе стоит не время а масса), характеризует течение процесса, то удельное репродуктивное усилие характеризует его интенсивность. Биологический смысл удельного репродуктивного усилия трактуется как изменение репродуктивного усилия, приходящееся на каждое изменение массы самки на единицу. Следовательно, те особи, у которых этот показатель выше, по сравнению с другими, затрачивают большую долю резервных веществ на формирование яйцепродукции и меньшую – на свое тело. Как видно из данных табл. 1, по этому показателю популяции достоверно ($P < 0,001$) отличаются почти на 40%. Таким образом, особи в популяции с высокой плотностью («Лавровое») по сравнению с разреженной популяцией («Дубки») в среднем вкладывают гораздо больше накопленных ресурсов в репродукцию, чем в сомu. Очевидно, в условиях отсутствия ограничения кормовых ресурсов и при максимальном их качестве высокий уровень упитанности обеспечивает накопление резервов достаточное для обеспечения как большой массы, так и высокой плодовитости. Вычисление традиционных коэффициентов корреляции между этими показателями показало отсутствие связи у разреженной популяции (табл. 2). Это несколько неожиданный результат, поскольку таких фактов в имеющейся литературе как по данному виду, так и по другим не встречалось. В этой связи целесообразным представляется рассмотрение исходных совокупностей данных на плоскости масса–потенциальная плодовитость.

Таблица 2. Коэффициенты корреляции показателей репродукции имаго с массой куколок (число звездочек у коэффициентов корреляции соответствует порогам доверительной вероятности, начиная с 0,95)

Показатели репродукции	«Лавровое»	«Дубки»
Среднее число яиц, шт (<i>E</i>)	0,883***	0,194
Репродуктивное усилие (<i>RE</i>)	0,063	- 0,671*
Удельное репродуктивное усилие (<i>SRE</i>)	- 0,687***	- 0,844***

Расположение точек на плоскости масса–яйцепродукция (рис. 1а) во-первых, показывает, что оси эллипсов, охватывающих совокупности точек располагаются под разными углами к оси абсцисс. Первый из них («Лавровое»), как раз демонстрирует классический вариант корреляционной связи, тогда как второй («Дубки»), располагаясь почти параллельно оси абсцисс, демонстрирует ее отсутствие. Во-вторых, здесь видно, что центры эллипсов, окружающих совокупности экспериментальных точек довольно далеко отстоят друг от друга, а сами эллипсы перекрываются только в области самых высоких значений как массы, так и плодовитости. По сути дела второе облако точек почти совпадает с верхней частью первого. Таким образом, стала наглядной и понятной причина отсутствия корреляционной связи. Она заключается в потере всего спектра изменчивости показателей у второй популяции. Как видно по расположению точек на рис. 1, у нее присутствовали особи с достаточно высокой упитанностью, но мало отличавшиеся своей

плодовитостью. Так, например, особь с рекордно высокой массой (около 80 мг) имела почти столько же яиц, что и с наименьшей массой (около 40 мг). Совершенно очевидно, что вклад в репродукцию у этих особей различен. У первой накопленные ресурсы перераспределены в пользу сомы (тела), в то время как у второй в большей мере в воспроизводство. Особенно хорошо это видно ниже при отображении по оси ординат репродуктивного и удельного репродуктивных усилий (рис. 1б, 1с).

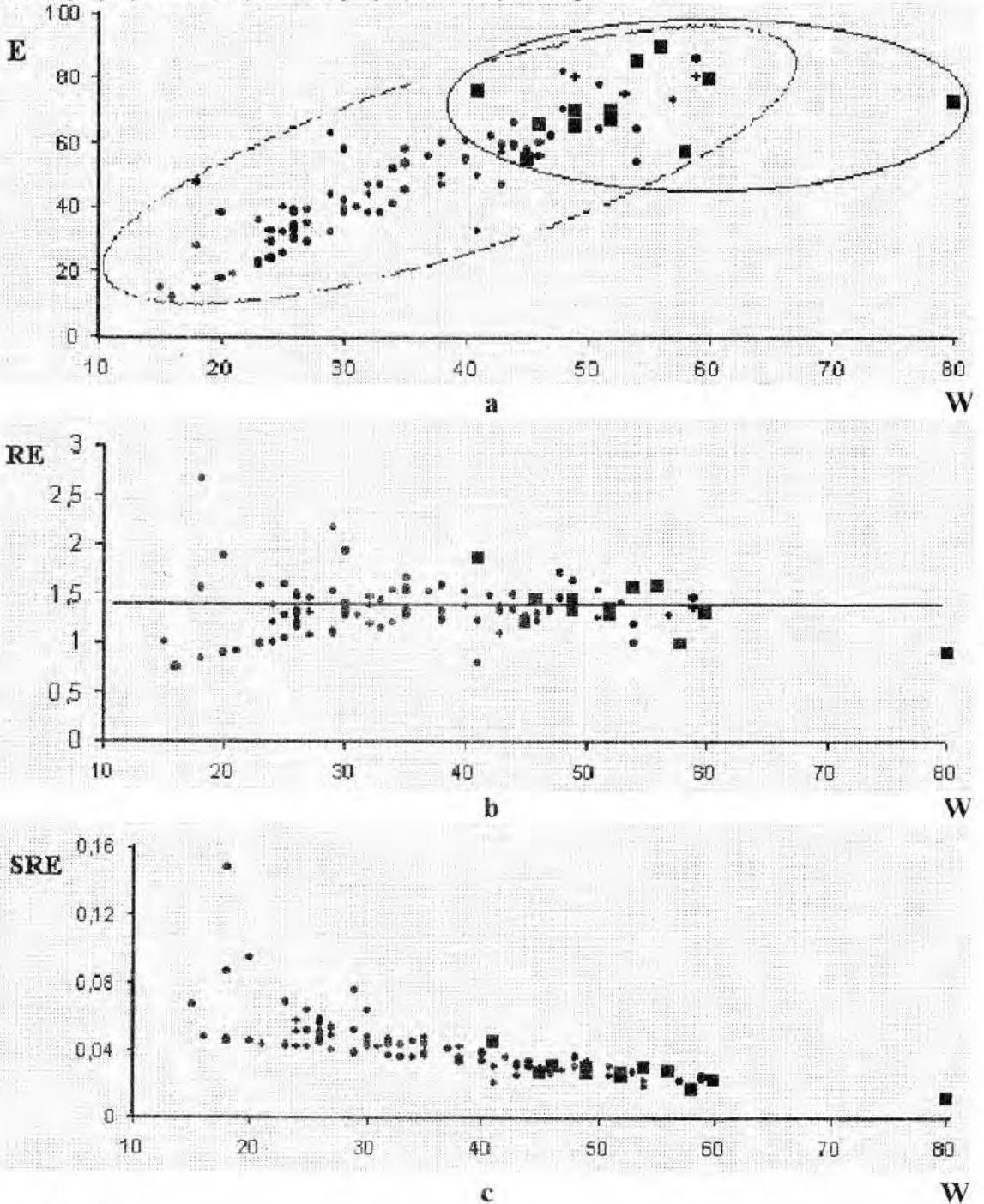


Рис. 1. Зависимость плодовитости (E, шт.) (а), репродуктивного усилия RE (б), удельного репродуктивного усилия SRE (с) самок имаго от массы куколок (W, мг) в двух популяциях: • – «Лавровое», ■ – «Дубки».

Таким образом, самки из популяции «Дубки» набрали достаточно высокую массу, которой соответствовали и высокая плодовитость. Но поскольку особи с несколько большими или меньшими значениями массы почти не отличаются по своей плодовитости, корреляция отсутствует. В популяции

«Лавровое» присутствует полный спектр изменчивости как по массе куколок, так и по плодовитости бабочек и, поэтому, здесь наблюдается высоко достоверная связь между данными признаками.

Как было показано нами ранее (Simchuk, Ivashov, Companiytsev, 1999), в пределах отдельных деревьев гусеницы определенных генотипов листовёртки находят оптимальные по значениям pH и жесткости листья, на которых они наиболее успешно заканчивают свое развитие. В условиях высокой плотности, когда выбор подходящих листьев ограничен («Лавровое»), не все гусеницы набирают свою потенциально высокую массу и соответственно этому плодовитость. В результате чего вариабельность в массе порождает пропорциональную вариабельность в потенциальной плодовитости и, как результат, — наблюдается достоверная положительная корреляционная связь. В условиях низкой плотности, когда гусеницы не испытывают ограничений в выборе наиболее подходящих для питания листьев, куколки достигают максимальной массы. Как следствие этого, на общем фоне возрастания масс резко снижается вариабельность их плодовитости и поэтому на плоскости масса—плодовитость наблюдается почти круг (если исключить особь с аномально высокой массой на рис. 1а). Корреляционная связь исчезает.

О расположении экспериментальных точек на плоскости масса—репродуктивное усилие дает представление рис. 1б. Здесь значения RE распределились по обе стороны от линии условной средней арифметической. Поэтому корреляция отсутствует. Следует отметить, что среди особей с малой массой наблюдается наибольший разброс значений этого показателя. Набранная малая масса куколок может быть результатом несоответствия потребностей гусениц кормовым свойствам листьев, так как в силу высокой плотности и ограниченного выбора гусеницы вынуждены были питаться не совсем подходящими листьями. Из-за сильного разброса точек в плотной популяции не выявлена корреляционная связь между этими показателями. Зато она в высшей степени достоверна в разреженной популяции (табл. 2).

На этом же рисунке (рис. 1с) четко прослеживается обратная зависимость между массой личинок и удельным репродуктивным усилием. С биологической точки зрения это означает, что в условиях ограниченного кормового ресурса и несоответствия их качества, что наблюдается при высокой плотности, особи в таких не совсем благоприятных условиях более интенсивно вкладывают накопленные ресурсы в репродукцию и, как было показано ранее, в миграционную активность (Ивашов, 2000). При использовании вместо обычной плодовитости показателя репродуктивного усилия и особенно удельного репродуктивного усилия, корреляции с массой становятся отрицательными, что является демонстрацией действия известного принципа «компенсации». В данном случае траты накопленных резервов на репродукцию уменьшаются с ростом трат на увеличение «сомы». Таким образом, в условиях ограниченных кормовых ресурсов в общих чертах подтверждается известная закономерность — появление положительных корреляций между двумя казальсь бы противоположными процессами (Бигон, Харпер, Таунсенд, 1989). Обсуждаемые выше данные показывают, что и наличие и отсутствие такой положительной корреляции между массой и плодовитостью в любом случае определяется балансом между тратами ресурсов на репродукцию и на сому. Наилучшее отображение этого процесса демонстрирует во всех случаях достоверная обратная зависимость между массой и удельным репродуктивным усилием (табл. 1).

В условиях повышенной плотности, когда увеличивается число и доля поврежденных листьев, возможно ухудшение их пищевых качеств. Как было показано нами (Медведков, Ивашов, 1996), в листьях дуба могут накапливаться белки-ингибиторы, синтез которых может индуцироваться повреждениями листового аппарата листогрызущими насекомыми (Ryan, Green, 1972). Хотя эти белки-ингибиторы не затрагивают нетрипсиноподобную протеазу локуса Pts-4, все же ингибирующий эффект наблюдается для протеаз остальных локусов (Ивашов, Симчук, 1991), что не может не отразиться на общей упитанности особей, особенно тех генотипов, у которых оставшиеся незаингибированные протеазы не обеспечивают достаточную каталитическую активность. Таким образом, должны быть генетические причины, обуславливающие различное соотношение затрат на «сому» и воспроизводство потомства. Вероятно, в условиях достаточного обеспечения качества и количества корма роль этого фактора снижается, т. к. масса особи (полигенный признак) при этом достигает максимальных значений.

Ранее нами было показано (Simchuk, Ivashov, Companiytsev, 1999), что на отдельных дубах формируются микропопуляции с характерными генотипами по протеазному и эстеразному локусам, и распределение аллельных генов коррелирует с частотами модальных классов по pH и жесткости листьев. Все это свидетельствует о специфике генного состава микропопуляций личинок на конкретных дубах, что заставляет признать индивидуальную консорцию в качестве не только структурно-функциональной единицы биогеоценоза, но и важнейшим элементом, обуславливающим мозаичность среды для консортов-фитофагов (Ивашов, 1987). В таких мозаиках (обычно второго или третьего уровня), формируются в той или иной мере ограниченные от других аналогичных совокупностей подразделения видовой популяции — микропопуляции, в которых могут происходить все элементарные эволюционные явления. В этой связи представляет интерес специфика исследуемых показателей репродукции в таких микропопуляциях.

В табл. 3 представлены данные по этим показателям, полученные в 1986 и 1987 гг. в популяции «Дубки». В первую очередь обращает на себя внимание такое же отсутствие в 1986 г., как и в сезоне 1989 г. корреляционной и регрессионной связей между массой и потенциальной плодовитостью. Но только в этом случае, их отсутствие было обусловлено очень слабым уровнем изменчивости по

плодовитости, в то время как масса куколок наблюдалась в достаточно широком диапазоне значений (рис. 2). В сезон 1987 г. появление достаточной вариабельности особей по плодовитости привело к восстановлению корреляции, хотя коэффициенты регрессии при этом были почти в три раза ниже, чем таковые, установленные в известных работах (Блажиевская, 1971; Ивашов, 1977; Орлов, 1980). Небольшой угол наклона линии регрессии, определенной для микропопуляций со всех трех деревьев (рис. 2) наглядно демонстрирует это явление.

Таблица 3. Показатели репродукции имаго и их связи с массой куколок в индивидуальных консорциях дуба пушистого в популяции «Дубки» в сезон 1986 г.

Показатели	Год	№ дерева	Объемы выборок, шт (n)	Показатели репродукции ($\bar{X} \pm SE_x$)	Масса куколок, мг ($Y \pm SE_y$)	Коэффициент корреляции (r)	Коэффициент регрессии ($y = a + bx$)	Ошибка коэффициента регрессии (SE_b)
Плодовитость, шт. (E)	1986	1	64	50,80±0,340	21,2±0,52	-0,069	1,800-0,0500	0,0800
		2	11	52,40±1,210	36,7±1,94	-0,010	52,620-0,0100	0,2100
		3	10	50,20±1,120	45,5±2,08	0,124	47,150+0,0700	0,1900
	1987	1	14	47,60±0,600	33,3±1,13	0,763	34,060+0,4100	0,1000
		2	50	53,10±0,770	43,2±1,31	0,844	31,530+0,5000	0,0500
		3	67	51,90±0,490	40,5±1,05	0,742	37,980+0,3400	0,0400
Репродуктивное усилие (RE)	1986	1	64	2,50±0,060	21,2±0,52	-0,921	4,776-0,1080	0,0060
		2	11	1,50±0,080	36,7±1,94	-0,882	2,747-0,0350	0,0060
		3	10	1,10±0,060	45,5±2,08	-0,912	2,296-0,0260	0,0040
	1987	1	14	1,40±0,040	33,3±1,13	-0,945	2,571-0,0340	0,0030
		2	50	1,30±0,030	43,2±1,31	-0,905	2,134-0,0200	0,0010
		3	67	1,30±0,030	40,5±1,05	-0,908	2,351-0,0250	0,0010
Удельное репродуктивное усилие (SRE)	1986	1	64	0,12±0,006	21,2±0,52	-0,907	0,345-0,0100	0,0006
		2	11	0,04±0,004	36,7±1,94	-0,932	0,111-0,0019	0,0002
		3	10	0,03±0,003	45,5±2,08	-0,977	0,083-0,0013	0,0001
	1987	1	14	0,04±0,003	33,3±1,13	-0,974	0,130-0,0031	0,0002
		2	50	0,03±0,002	43,2±1,31	-0,934	0,091-0,0014	0,0001
		3	67	0,04±0,002	40,5±1,05	-0,916	0,100-0,0016	0,0001

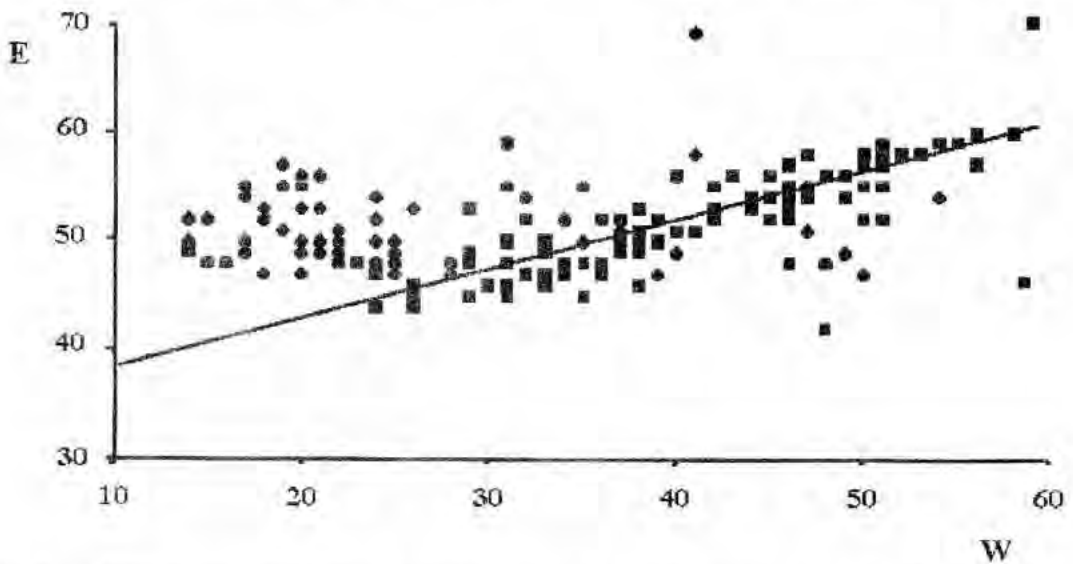


Рис. 2. Зависимость плодовитости самок имаго (E, шт.) от массы куколок (W, мг) в сезоны 1986 (●) и 1987 (■) гг.

Сравнение показателей репродукции по микропопуляциям (табл. 3) показало, что в 1986 г. имелась существенная достоверная разница по репродуктивному и, особенно, по удельному репродуктивному усилию между первым и двумя остальными деревьями. Причем на первом дереве эти показатели достоверно ($P < 0,001$) выше, чем на остальных двух дубах. На фоне отсутствия статистически достоверных различий по потенциальной плодовитости, эти различия весьма впечатляют, т. к. разница измеряется не несколькими десятками процентов, а в несколько раз. Особенно информативным в этом плане оказался показатель удельного репродуктивного усилия: он выше на первом дереве в три-четыре раза! На фоне близких, очень высоких и в высшей степени достоверных значений коэффициентов корреляции особо выделяется микропопуляция с первого дерева: у нее более чем в пять раз выше, чем у остальных, оказалось значение коэффициента регрессии. Повторные исследования, проведенные в сезон

1987 г., показали несколько иную картину – столь контрастные различия между микропопуляциями с различных деревьев сгладились, хотя общие тенденции сохранились. По-прежнему наибольшее удельное репродуктивное усилие отмечено для микропопуляции с первого дерева. Также и коэффициент регрессии между указанным показателем и массой личинок в этой микропопуляции оказался почти в два раза выше, чем у таковых с двух остальных деревьев ($P < 0,001$). В этом сезоне также восстановились корреляционные и регрессионные связи между плодовитостью и массой куколок. Следует иметь в виду, что в предыдущем году, на всех трех исследуемых деревьях практически полностью были выбраны все куколки листовертки, и заселение модельных деревьев происходило почти исключительно за счет откладки яиц бабочками, прилетевшими с соседних дубов. При этом плотности отложенных яиц были очень близкими. По этой причине на фазе яйца генофонды микропопуляций на этих трех близко расположенных деревьях, скорее всего, были очень сходными. Исходя из этого, можно полагать, что основной причиной, вызвавшей полную перестройку показателей репродукции в сезон 1987 г., является в большей степени генетические факторы, чем влияние условий кормления. Возможно, прилетевшие с различных деревьев мигранты оставили потомство, среди которого нашлось достаточное количество индивидуумов, адаптированных к условиям существования на каждом из модельных деревьев. Тем не менее, на выровненном генетическом фоне, хотя и менее контрастно, но все же проявилась разная направленность векторов естественного отбора в первой и двух остальных индивидуальных консорциях. Особенно информативным и в этом случае оказался показатель удельного репродуктивного усилия.

Популяции листоверток характеризуются моноциклическим жизненным циклом и поэтому для самок, приступающих к размножению, отсутствует так называемая остаточная репродуктивная ценность как мера предполагаемого потомства в будущем. Соответственно репродуктивный успех конкретной особи полностью определяется числом оставленного потомства, которое, с некоторыми оговорками, можно оценить общим числом оплодотворенных яиц в брюшке самки. В таком случае естественный отбор, благоприятствующий более плодовитым особям, должен способствовать особям с большими размерами и массой. Если учесть, что обычно более упитанные особи обладают лучшей выживаемостью, то по идее с каждым поколением должны воспроизводиться все более крупные особи. Но этого не происходит, так как известно, что насекомые не могут быть больше определенного размера в связи с ограниченными возможностями вентиляции дыхательной системы из-за низкой скорости диффузии газов через узкие трахеи. С другой стороны, увеличение размеров повлекло бы за собой обязательное возрастание потребностей в кормовых ресурсах, удлинение сроков развития, что привело бы в действие противоположно направленный вектор естественного отбора особенно в условиях высокой плотности. Преимущества же мелких размеров насекомых достаточно хорошо показаны В. Б. Чернышевым (1996). Следовательно, оптимальный баланс вкладов ресурсов популяции в репродукцию и сомю есть результирующая многих векторов отбора, которая отражает взаимодействие конкретных генотипов с конкретными условиями среды. В этой связи рассмотренные показатели репродукции очень важны при характеристике как популяций, так и их подразделений.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю. А. Генетические процессы в популяциях. – М.: Наука, 1983. – 279 с.
Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. – М.: Мир, 1989. – Т. 1. – С. 18–34
Блажиевская А. Л. Биологические особенности и динамика дубовой зеленой листовертки (*Tortrix viridana* L.) в лесах северо-востока Украины: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / УССР. – К., 1971. – 21 с.
Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция. – М.: Наука, 1967. – 592 с.
Ивашов А. В. Физиолого-биохимические основы взаимодействия дуба черешчатого и дубовой зеленой листовертки в лесных биогеоценозах Прикарпатья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук / ДГУ. – Днепропетровск, 1977. – 24 с.
Ивашов А. В. Популяционные системы и их атрибуты // Журн. общ. биологии. – 1987. – Т. 50, № 5. – С. 614–625.
Ивашов А. В. К оценке стратегий миграционной активности двух популяций *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera, Tortricidae) // Биол. вестн. – 2000. – Т. 4, вып. 1. (*in lit.*)
Ивашов А. В., Кичпанийцев В. А. Некоторые особенности размножения листоверток *Tortrix viridana* и *Aeimma loeflingiana* (Lepidoptera, Tortricidae) // Вестн. зоологии. – 1993. – Т. 27, № 5. – С. 79–82.
Ивашов А. В., Сынчук П. Внутривидовая генетическая изменчивость зеленой дубовой листовертки по протеазному локусу Pts-4 и ее связь с фенологией кормового растения // Журн. общ. биологии. – 1991. – Т. 52, № 2. – С. 239–248.
Лакин Г. Ф. Биометрия. – М.: Высшая школа, 1980. – 293 с.
Медведков А. А., Ивашов А. В. Сезонная динамика содержания белков-ингибиторов трипсиноподобных протеиназ в листьях дуба скального (*Quercus petraea* Liebl.) // Укр. биохим. журн. – 1996. – Т. 68, № 6. – С. 44–50.
Орлов В. А. Зависимость веса куколок зеленой дубовой листовертки от физиологического состояния кормовых деревьев дуба // Экология. – 1980. – № 5. – С. 105–107.
Салбрис О., Салбрис Д. Популяционная биология и эволюция. – М.: Мир, 1982. – 488 с.
Чернышев В. Б. Экология насекомых. – М. Изд-во МГУ, 1996. – 304 с.
Campbell I. M. Reproductive capacity in the genus *Choristoneura* Led. (Lepidoptera: Tortricidae). I. Quantitative inheritance and genes as controllers of rates // Can. J. Gen. Cytol. – 1962. – Vol. 4. – P. 272–288.
Gasov H. Der grüne Eichenwickler (*Tortrix viridana* L.) als Forstschädling für Land- und Forstwirtschaft // Deutschland. – 1925. – Bd. 12, № 6. – S. 355–508.
Gilbert N. Control of fecundity in *Pieris rapae* L. Synthesis // J. Anim. Ecology. – 1984. – Vol. 53. – P. 599–609.
Harvey G. T. A geographical cline in egg weights in *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera, Tortricidae) and its significance in population dynamics // Can. Entomol. – 1983a. – Vol. 115, № 9. – P. 1103–1108.
Harvey G. T. Environmental and genetic effects on mean egg weight in spruce budworm (Lepidoptera, Tortricidae) // Can. Entomol. – 1983b. – Vol. 115, № 9. – P. 1109–1117.

- Llevellyn B. M., Brown V. K. A general relationship between adult weight and the reproductive potential of aphids // J. Anim. Ecology. – 1985. – Vol. 54. – P. 663–673.
- MacArthur R. H., Wilson E. O. The theory of island biogeography. – Princeton: Princeton Univ. Press, 1967. – 203 pp.
- Miller C. A. A technique for estimating the fecundity of natural populations of the spruce budworm // Can. J. Zool. – 1957. – Vol. 35. – P. 1–13.
- Rayan C. A., Green C. R. Wound-induced proteinase inhibitors in plant leaves: a possible defense mechanism against insect // Science. – 1972. – Vol. 175. – P. 776–777.
- Simchuk A. P., Ivashov A. V., Companyntsev V. A. Genetic patterns as possible factors causing population cycles in oak leafroller moth, *Tortrix viridana* L. // Forest Ecol. Manag. – 1999. – Vol. 113. – P. 35–49.

Таврический национальный университет им. В. И. Вернадского

УДК 595.792.17:591.69-595.78 (4-013)

© 2000 г. А. Г. КОТЕНКО

О БРАКониДАХ (HYMENOPTERA: BRACONIDAE) ПАЛЕАРКТИЧЕСКОЙ ФАУНЫ – ПАРАЗИТАХ ЧЕШУЕКРЫЛЫХ (LEPIDOPTERA)

Указания на хозяино-паразитные связи браконид с чешуекрылыми имеются во многих сотнях публикаций. Эта информация сравнительно полно, хотя и без критического анализа, отражена в каталоге Р. Шенефельта (Shenefelt, 1969, 1970а, 1970б, 1972). Наиболее выверенные списки чешуекрылых-хозяев браконид палеарктической фауны приведены в региональных сводках, подготовленных под руководством и при участии В. И. Тобиаса (Тобиас, 1971, 1976; Тобиас, Белокобыльский, Котенко, 1986; Белокобыльский, Тобиас, 1998). В данной статье проанализированы хозяино-паразитные связи наездников-браконид с чешуекрылыми. Бракониды рассмотрены в ранге подсемейства, их хозяева – в ранге семейства (табл.).

Из 37 подсемейств Braconidae мировой фауны хозяино-паразитные связи не выяснены лишь для 5 (Arozyginae, Betylobraconinae, Ecnomiinae, Telengainae, Trachypetinae). С чешуекрылыми связаны представители 22 подсемейств (59,5%). Из них 17 (77,3%) подсемейств являются специализированными паразитами Lepidoptera (в таблице все кроме Doryctinae, Exothecinae, Braconinae и Euphoraginae). Для сравнения следует отметить, что с Coleoptera хозяино-паразитные отношения имеют бракониды лишь из 8 подсемейств, из которых 3 – специализированные паразиты жуков (Brachistinae, Cenocoelinae, Helconinae). С Hymenoptera связаны 4 подсемейства браконид (1 специализированное – Ichneutinae), с Diptera – 4 подсемейства (2 специализированных – Alysinae, Oriinae). Для других отрядов насекомых паразиты-бракониды, специализированные на уровне подсемейств, не известны. Таким образом, очевидно, что чешуекрылые – это группа хозяев, перейдя на которую бракониды дали мощный эволюционный всплеск. Интересно отметить, что для подавляющего большинства подсемейств Braconidae, имеющих хозяино-паразитные связи с чешуекрылыми (20 из 22), характерно космополитное распространение. Лишь для Amicoscentrinae указано распространение в тропической Африке, а для Xiphozelinae – в Индо-Австралийском регионе и в Восточной Палеарктике (Achterberg, 1993).

В качестве хозяев наездников-браконид в Палеарктике выявлены представители 56 семейств Lepidoptera, относящихся к 21 надсемейству. Наибольшее число семейств чешуекрылых (44) оказалось в спектре хозяев браконид из подсемейства Microgastrinae (Котенко, 2000). Далее с большим отрывом идут подсемейства Euphoraginae (26), Rogadinae (23), Cheloniinae (19), Braconinae (18), Exothecinae (17).

По характеру хозяино-паразитных связей доминирующее среди браконид-паразитов чешуекрылых подсемейство Microgastrinae имеет наибольшее сходство с подсемействами Euphoraginae и Rogadinae. Коэффициент Чекановского-Сьеренсена (Песенко, 1982) составляет между микрогастринами и эвфориными 0,25, между микрогастринами и рогадинами – 0,22, между эвфориными и рогадинами – 0,27. Это значительно (нередко на порядок) выше, чем сходство данных групп с другими подсемействами.

На значительную близость по картине хозяино-паразитных связей микрогастрин с эвфориными и рогадинами указывают также результаты кластерного анализа (рис.). Объяснение этому можно дать исходя из экологической специфики этих групп. Представители их очень часто входят в один комплекс паразитов, но, при этом, различаются по функциональному значению. Возьмем к примеру наиболее хорошо изученный комплекс энтомофагов непарного шелкопряда (*Lymantria dispar* L.). Из браконид в него входят представители микрогастрин относящиеся преимущественно к родам *Cotesia* и *Glyptaranteles*, виды эвфорин из рода *Meteorus* и рогадин из рода *Aleiodes*. Бракониды из других подсемейств в этом комплексе отсутствуют. Микрогастрины данного комплекса имеют относительно меньшие размеры (2,5–3,5 мм), а отсюда и более слабые летные возможности, чем у более крупных метеорусов (4,0–5,5 мм) и алейдесов (5,0–6,0 мм).