

УДК 577.4+575.17

ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ТРОФИЧЕСКИХ НИШ ПАРАЗИТОВ ЗЕЛЕННОЙ ДУБОВОЙ ЛИСТОВЕРТКИ В МИКРОСООБЩЕСТВАХ ДУБРАВ КРЫМА

Симчук А.П.

*Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского, Симферополь, Украина
e-mail: ecology@crimea.edu*

Для групп особей двух видов паразитов зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.), несущих различные фены, отмечена внутривидовая дифференциация трофических ниш. Полученные данные указывают на то, что в микросообществе различные генотипические классы особей одного вида по-разному взаимодействуют как в целом с особями других видов, так и с разными их генотипическими классами.

Ключевые слова: трофическая ниша, конкуренция, структура сообщества

ВВЕДЕНИЕ

В последнее время внимание исследователей все больше привлекают локальные микросообщества, поскольку именно на этом уровне в наиболее чистом виде проявляются закономерности взаимодействия организмов, их слагающих. В лесных экосистемах такие микросообщества формируются в пределах отдельных деревьев [1 – 3].

Ранее было показано, что в пределах микросообществ насекомых-филлофагов на отдельных деревьях дуба происходит дифференциация ниш обитания как разных видов, так и внутривидовых группировок, в частности, генотипических классов особей [4]. Анализ внутри- и межвидовой дифференциации ниш насекомых-филлофагов указывает на существенную роль генетической компоненты во взаимодействии видов, составляющих микросообщество. Образуется своеобразная иерархическая система, где трофическая ниша (листва кормового растения) сначала подразделяется между микропопуляциями разных видов, а затем уже эти «популяционные» ниши «делят» между собой генотипические классы особей внутри микропопуляций. Эти результаты наглядно демонстрируют «упаковку» видов насекомых-филлофагов в микросообществе, а также могут послужить отправной точкой для поиска механизмов регуляции перераспределения потоков вещества и энергии в экосистеме.

Дальнейшим логическим шагом должно быть аналогичное исследование следующего звена трофической цепи, представителями которого являются, например, паразитические организмы, использующие для своего питания личинок

или куколок насекомых – вредителей дуба. Предварительные исследования показали, что в индивидуальных микросообществах дуба формируется различный состав куколочных паразитов зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.) [3].

Как и в каком направлении происходит перераспределение видов паразитов по классам размера куколок зеленой дубовой листовертки, а также какие фенотипические классы особей паразитов встречаются в тех или иных размерных классах зеленой дубовой листовертки – предмет обсуждения в данной статье.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили на пробной площади «Дубки», расположенной в 1,5 км к Юго-западу от г. Симферополь весной 2003 и 2004 гг. На этой территории произрастает дуб пушистый (*Quercus pubescens* Willd.). В качестве объекта исследования послужили три дерева дуба пушистого с соответствующими группировками зеленой дубовой листовертки и ее паразитов.

Сборы куколок зеленой дубовой листовертки проводили в середине-конце мая. С каждого из деревьев было собрано более 1000 куколок. В тот же день материал доставляли в лабораторию. Куколок взвешивали на торсионных весах, помещали в отдельные пробирки и ежедневно проверяли их на предмет выхода имаго или паразитов. Для определения последних использовали определительные таблицы из коллективной монографии [5]. Все вышедшие из куколок паразиты относились к отряду Нуменоптера. Наиболее массовыми из них были четыре вида, относящиеся к двум надсемействам. Надсемейство Ichneumonidea представлено тремя видами – *Itopectis maculator* F., *I. alternans* F. и *Phaeogenes invisor* Thunb. Надсемейство Chalcidoidea включало два массовых вида *Brachimeria intermedia* Nees и *Cyclogastrella deplanata* Nees, а также представителей вида *Monodontomerus aureus* Walk, встречающихся несколько реже.

В 2003 г. из куколок, собранных с модельных деревьев 1, 2 и 3 вышло соответственно 55, 64 и 74 паразита. В 2004 г. репрезентативная выборка паразитов общей численностью 123 особи была получена только с дерева 3.

Два из перечисленных видов (*I. maculator* и *Ph. invisor*) обладали легко выявляемой фенотипической изменчивостью, описанной ранее [3]. Это позволяло в пределах популяций этих двух видов паразитов выделить классы особей, несущих разные фены. Таким образом, маркерами генетической изменчивости паразитов служили альтернативные признаки – фены. Каждую из особей зеленой дубовой листовертки характеризовали только одним показателем – весом куколки, а вышедших из куколок паразитов определяли до вида, а в случае с *I. maculator* и *Ph. invisor* до фенотипических классов по фенам.

Для характеристик особей *I. maculator* использовали следующие фены [3]:

Фен № 1 – окраска боковых краев тергитов брюшка;

варианты: 1 – красно-коричневая; 2 – черная.

Фен № 2 – окраска дорсальной стороны заднего бедра;

варианты: 1- широкая продольная черная полоса от проксимального до дистального конца бедра; 2 – широкая продольная полоса не доходит до дистального конца бедра; 3 – два черных пятна неправильно-овальной формы вдоль

оси бедра ближе к проксимальной части; 4 – одно пятно неправильной формы расположено ближе проксимальной части бедра; 5 – желтая окраска.

Фен № 3 – окраска дистальной части боковой стороны голени;

варианты: 1 – светлое «окошко» трапецевидной формы ограничено сверху и снизу черными полосами; 2 – «окошко» темно-коричневого цвета; 3 – отсутствие «окошка».

Для характеристик особей *Ph. invisor* использовали следующие фены [3]:

Фен № 1 – окраска задних тазиков;

варианты: 1 – полностью черная; 2 – черная со светлыми пятнами.

Фен № 2 – окраска головы (только у самцов);

варианты: 1 – «лицо» с двумя светлыми пятнами в районе усиковых ямок; 2 – полностью черная окраска «лица».

Фен № 3 – окраска заднего бедра;

варианты: 1 – полностью красно-коричневая; 2 – дистальная часть бедра черная.

Данные были обработаны с использованием стандартных статистических процедур [6] и возможностей программы Microsoft Excel-98.

Обычно неслучайный характер распределения представителей сообщества организмов по локальным местообитаниям оценивают с помощью специальных рандомизирующих процедур. При этом эмпирическое распределение видов по местообитаниям сравнивают с порядка 1000 случайных распределений с аналогичными исходными параметрами, рассчитанными по той или иной процедуре [7, 8]. Однако в данном случае распределение видов рассматривалось не в случайно выбранных локальностях, а в классах известного распределения куколок по их весу, которое было близким к нормальному. При этом априори известно, что зеленая дубовая листовертка является хозяином для всех исследуемых видов. Поэтому исходной нулевой гипотезой служило предположение о том, что ниши этих видов по показателю веса куколок хозяина не дифференцированы, каждый вид в равновероятной степени может паразитировать на любых куколках хозяина, и, следовательно, частоты встречаемости представителей каждого вида одинаковы во всех классах распределения данного признака. Значимость нулевой гипотезы проверяли тестом на гомогенность частот [9].

Количественную оценку степени подразделенности ниш в сообществе организмов, как правило, определяют с помощью того или иного индекса перекрытия ниш. В данной работе использовали индекс Чекановского [10]. Как известно, он характеризует степень перекрытия ниш пары сравниваемых видов, и изменяется от 0 (при отсутствии перекрытия) до 1 (при полном перекрытии ниш).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В опубликованной ранее работе [4], посвященной анализу дифференциации трофических ниш фитофагов, было показано, что наряду с межвидовой дифференциацией трофической ниши наблюдается и внутривидовая, субпопуляционная подразделенность пищевого ресурса между генотипическими классами особей. Еще в 60-70 гг. прошлого века стали выделять две основные составные части ширины ниши «межфенотипическую» и «внутрифенотипическую»

компоненты [11 – 13]. Если популяция состоит только из неспециализированных особей, и каждая из них использует весь диапазон потребляемых ресурсов, то межфенотипический компонент ниши равен нулю, а внутрифенотипический достигает максимального размера. Популяция, ширина ниши которой определяется целиком межфенотипическим компонентом, состоит из специализированных особей, ниши которых перекрываются незначительно.

В этой связи, для выяснения вопросов, касающихся внутривидовой дифференциации трофических предпочтений, провели исследование фенотипического полиморфизма популяций наиболее частых видов паразитов зеленой дубовой листовертки – *I. maculator* и *Ph. invisor*. Оба вида характеризуются наличием полиморфизма по фенам окраски и рисунка ног имаго, а также по фенам окраски брюшка (*I. maculator*) и головы (самцы *Ph. invisor*) [3]. Как правило, подобного рода фены контролируются одним или небольшим числом локусов и могут служить надежными маркерами для исследования генетического полиморфизма [14].

Тест на гомогенность частот показал, что в ряде случаев распределения фенотипических классов паразитов вдоль градиента веса куколок насекомого-хозяина носят неслучайный характер. Как оказалось, представители паразита *Ph. invisor* в целом предпочитали более крупных особей хозяина. Тем не менее, на дереве 1 и в этом суженном диапазоне наблюдается дифференциация трофической ниши между группами паразитов, несущих альтернативные варианты фенов окраски головы. По результатам вычисления теста на гомогенность частот, самцы с вариантом 2 окраски головы преимущественно выходили из крупных куколок хозяина, а самцы с вариантом 1 – чаще встречались в средних классах распределения признака (рис. 1).

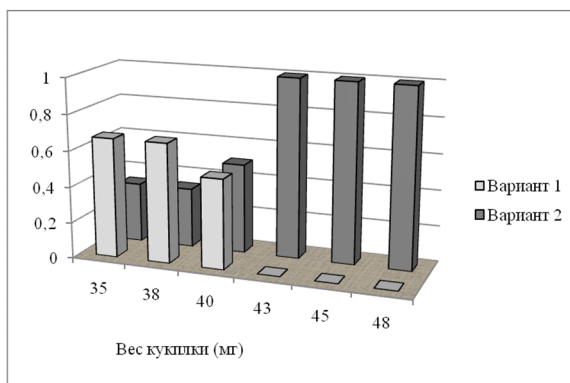


Рис. 1. Распределение фенов окраски заднего бедра *Ph. invisor* вдоль градиента веса куколок хозяина на дереве № 1 на площадке «дубки» в 2003 г.; значения χ^2 -теста на гомогенность частот: $\chi^2 = 16,7$; $df = 6$; $p < 0,02$.

Корреляционный анализ подтвердил полученные результаты. Частота встречаемости особей несущих вариант 3 окраски бедра у *I. maculator* коррелировала отрицательно, а частота самцов с вариантом 2 окраски головы у *Ph.*

Invisor коррелировала положительно с весом куколок хозяина ($r = -0,96$; d.f. = 4; $p < 0,01$ и $r = 0,92$ d.f. = 4; $p < 0,05$, соответственно).

На дереве 2 яркая картина дифференциации наблюдалась для фена 1 паразита *I. maculator* (рис. 2, А). Смещение соотношения полов в сторону самок на этом дереве не позволило провести анализ фена окраски головы самцов *Ph. invisor*. В то же время по вариантам фена окраски бедра этого вида обнаруживается достоверное отклонение от случайного характера распределения частот в градациях веса куколок хозяина (рис. 2, Б).

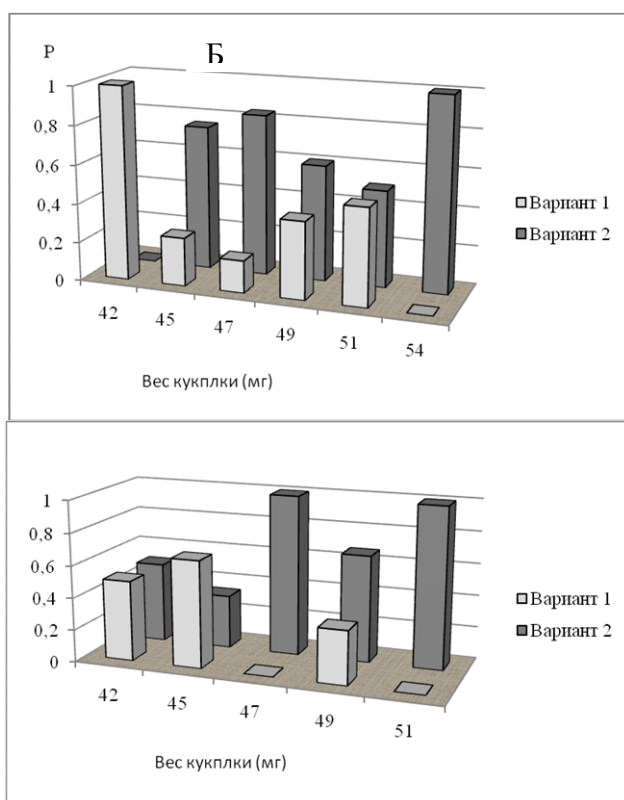


Рис. 2. Распределение фенов окраски боковых краев тергитов брюшка (фен № 1) *I. maculator* (А) и окраски заднего бедра (фен № 3) *Ph. invisor* (Б) вдоль градиента веса куколок хозяина на дереве № 2 на площадке «Дубки» в 2003 г.; значения χ^2 -теста на гомогенность частот: фен № 1 *I. maculator*, $\chi^2 = 15,1$; df = 5; $P < 0,01$; фен № 3 *Ph. invisor*, $\chi^2 = 15,8$; df = 5; $P < 0,01$.

На дереве 3 статистически достоверные отклонения от случайного характера распределения частот встречаемости были обнаружены только в 2004 г. Дифференциация ниш затронула группы особей *I. maculator*, различающихся по фенам окраски бедра. Для варианта 5 окраски было характерно U-образное распределение (рис. 3, А), но и для других вариантов можно отметить некоторую дифференциацию ниши (рис. 3, А). В этом же году было обнаружено, что группы

особей *I. maculator* с разными вариантами окраски брюшка предпочитали разных по весу куколок хозяина: вариант 1 – крупных, а вариант 2 – мелких (рис. 3, Б). Для варианта 2 окраски брюшка отрицательная связь с весом куколок хозяина была статистически значимой ($R = -0,80$; $d.f. = 6$; $P < 0,05$).

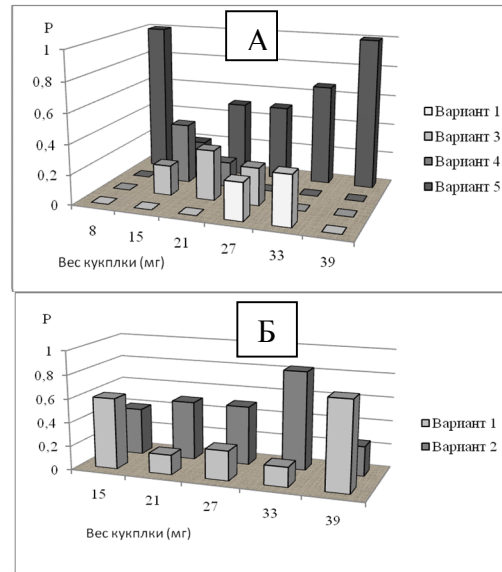


Рис. 3. Распределение фенотипов окраски дорсальной стороны заднего бедра (фен № 2) (А) и окраски боковых краев тергитов брюшка (фен № 1) (Б) *I. maculator* вдоль градиента веса куколок хозяина на дереве № 3 на площадке «Дубки» в 2004 г.; значения χ^2 -теста на гомогенность частот: фен № 2, $\chi^2 = 33,7$; $df = 21$; $P < 0,05$; фен № 1, $\chi^2 = 15,7$; $df = 7$; $P < 0,05$.

В работе, опубликованной ранее [4], было показано, что подразделенность трофических ниш комплекса насекомых фитофагов, питающихся листьями дуба, носит характер иерархической организации. Весь имеющийся диапазон ресурса «делится» между популяциями разных видов, а на внутривидовом уровне вновь происходит «раздел» имеющегося диапазона, – но уже между генотипическими классами особей. Согласно последним данным, аналогичная картина наблюдается и на следующем уровне трофической цепи. Паразитические организмы, использующие для питания особей фитофага – зеленой дубовой листовертки, также подразделяют свой пищевой ресурс, и эта подразделенность носит иерархический характер.

Качественные фенотипические различия паразитов, использованные в работе, имеют под собой генетическую основу и потому выводы, сформулированные при анализе подразделенности ниш фитофагов, могут быть распространены и на их паразитов.

ВЫВОДЫ

1. Полученные результаты свидетельствуют, что в конкурентных взаимоотношениях двух видов участвует далеко не все население популяции, а лишь определенные генотипы, и наибольшее конкурентное давление будут испытывать те генотипы, которые потребляют ресурсы, находящиеся в зоне перекрывания экологических ниш взаимодействующих популяций. Аналогичные процессы характерны и для внутривидовой конкуренции.
2. Вопросы как межвидовой, так и внутривидовой конкуренции достаточно хорошо разработаны в экологии. Однако здесь хотелось бы обратить внимание на еще один аспект освещаемой проблемы. Очевидно, что внутривидовая подразделенность ниши достаточно широко распространена и, по-видимому, представляет собой универсальный механизм освоения жизненного пространства. Действительно, экологические потребности организма зависят от его генетической конституции. Чем ближе в генетическом отношении два организма, тем более схожи их экологические потребности и наоборот. Популяция складывается из организмов и ее ниша, ее место в экосистеме определяется ее генофондом, а ширина ниши – уровнем генетического разнообразия популяции.

Список литературы

1. Whitham T.G. Individual trees as heterogenous environments: adaptation to herbivore or epigenetic noise / T.G. Whitham // *Insect Life History Patterns Habitat and Geogr. Var.* New York e.a. – 1981. – P. 9–27.
2. Ивашов А.В. Биогеоэкологические системы и их атрибуты / А.В. Ивашов // *Журн. общ. биол.* – 1991. – Т. 52, № 1. – С. 115–128.
3. Ивашов А.В. Консортивные связи зеленой дубовой листовёртки (*Tortrix viridana* L.): теоретические и прикладные аспекты : Дисс... докт. биол. наук. / А.В. Ивашов–Днепропетровск: ДНУ, 2001. – 410 с.
4. Симчук А.П. Эколого-генетические аспекты дифференциации трофических предпочтений некоторых насекомых-филлофагов в микросообществах дуба / А.П. Симчук, А.В. Ивашов // *Журнал общей биологии* – 2005. – Т. 66, № 6. – С. 191–199
5. Зеров М.Д. Энтомофаги зеленой дубовой листовёртки и непарного шелкопряда юго-запада европейской части СССР / Зеров М.Д., Котенко А.Г., Серегина Л.Я. – Киев: Наук. думка, 1989. – 200 с.
6. Лакин Г.Ф. Биометрия. / Лакин Г.Ф. – М.: Высш. шк., 1980. – 293 с.
7. Winemiller K.O. Organization in natural assemblages of desert lizards and tropical fishes / K.O. Winemiller, E.R. Pianka // *Ecol Monogr.* – 1990. – V. 60. – P.27–56.
8. Albrecht M. Spatial and temporal niche partitioning in grassland ants / M. Albrecht, N.J. Gotelli // *Oecologia.* – 2001. – V. 126. – P. 134–141.
9. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. / Алтухов Ю.П. – М.: Наука, 1983. – 279 с.
10. Feinsinger P. A simple measure of niche breadth / P. Feinsinger, E.E. Spears, R.W. Poole // *Ecology.* – 1981. – V. 62. – P. 27–32.
11. Orians G.H. Ecological aspects of behavior. Chapter 11 / G.H. Orians, D.S. Farner, J.R. King // *Avian Biology.* – V. 1. N. Y.: Acad. Press. – 1971. – P. 513–546.
12. Roughgarden J. Evolution of niche width / J. Roughgarden // *Amer. Natur.* – 1972. – V. 106. – P. 683–718.
13. Van Valen L. Morphological variation and width of the ecological niche / L. Van Valen // *Amer. Natur.* – 1965. – V.94. – P. 377–390.

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. – V. 113. – P. 35–49

Сімчук А.П. Диференціація трофічних ніш паразитів зеленої дубової листовійки в мікроугрупованнях дібров криму / А.П. Сімчук // Вчені записки Таврійського національного університету ім. В.І. Вернадського. Серія „Біологія, хімія”. – 2009. – Т. 22 (61). – № 4. – С. 174-181.

Для груп особин двох видів паразитів зеленої дубової листовійки (*Tortrix viridana* L.), які несуть різні фени, відмічено внутривидову диференціацію трофічних ніш. Отримані дані вказують на те, що в мікроугрупованнях різні генотипні класи особин одного виду розрізняються щодо взаємодії у цілому з особинами інших видів та різними їх генотипними класами.

Ключові слова: трофічна ніша, конкуренція, структура угруповання.

Simchuk A.P. Partitioning of trophic niches in parasitoids of oak leafroller moth in microcommunities of the Crimean oak forests / A.P. Simchuk // Scientific Notes of Taurida V. Vernadsky National University. – Series: Biology, chemistry. – 2009. – V.22 (61). – № 4. – P. 174-181.

Intraspecific partitioning of trophic niches was documented in two parasitoids of oak leafroller moth, which differ in their phenes. The data obtained show that alternative genotypes of one species in different manner interact with both the specimens of different species on the whole and their different genotypes.

Keywords: trophic niche, competition, community structure.

Поступила в редакцію 18.11.2009 г.