

ГЕОГРАФІЧНА МІНЛІВІСТЬ ТА СУБПОПУЛЯЦІЙНА ГЕНЕТИЧНА ОРГАНІЗАЦІЯ ЗЕЛЕНОЇ ДУБОВОЇ ЛИСТОВІЙКИ



Географічно віддалені популяції зеленої дубової листовійки (*Tortrix viridana* L.) характеризуються одноманітністю частот найбільш частих алелів і диференціацією за рідкими алелями в естеразному та протеазному локусах. На субпопуляційному рівні спостерігається зворотна закономірність. Передбачається, що відмінності в просторовому розподілі частих і рідких алелів викликані різною чутливістю даних груп до факторів динаміки. У динаміці частих алелів основну роль відіграє природний добір, а в динаміці рідких — стохастичні процеси.

© А.П. СІМЧУК, А.В. ІВАШОВ, 2003

Вступ. Дані з географічної мінливості і внутріпопуляційної генетичної структури організмів за біохімічними локусами широко представлені в літературі і обговорюються, передусім, в світлі протиставлення теорій нейтральності та селективності білкового поліморфізму [1, 2].

Проблема полягає в тому, що практично будь-які типи розподілу алельних частот в просторі (одноманітність, клинальна мінливість, міжпопуляційна диференціація) однаково успішно можна пояснити як з позиції «нейтралізму», так і з позиції «селекціонізму» [3, 4]. Данна робота присвячена аналізу особливостей просторової мінливості алозимних локусів (з вже встановленою селективністю) на різних рівнях популяційної інтеграції зеленої дубової листовійки (*Tortrix viridana* L.) — небезпечного шкідника дубових лісів і парків. Для надомінантних локусів прогнозується одноманітність алельних частот на ареалі виду на відміну від міжпопуляційної диференціації за алелями нейтральних локусів [4]. У нашому ж випадку обидва локуси (Est-4 і Pts-4), що досліджуються, чутливі до тиску частотно-залежного добору, обумовленому відмінностями мікроніш мешкання особин різних генотипів [5].

Матеріал і методи. Дослідження проводили в чотирьох більш-менш ізольованих одна від одної популяціях зеленої дубової листовійки. Відповідні пробні площини, де проводили дослідження, розташовані з півночі на південь в такій послідовності: підмосковна («Москва»), сімферопольські («Дубки-1» і «Дубки-2» за 1,5 км на південний захід від м. Сімферополя) і південнобережна («Лаврове», ПБК за 15 км на північний схід від м. Ялти, біля с. Лаврове).

Підмосковна популяція ізольована від трьох кримських популяцій значною відстанню і степовою зоною, що практично унеможлилює обмін генів між ними. Кримські популяції «Дубки» і «Лаврове» розділені трьома грядами Кримських гір, що також перешкоджає генним потокам. Популяції «Дубки-1» і «Дубки-2» розташовані досить близько одна від одної (приблизно на відстані 1,5 км), однак вони розділені поживленою автомобільною магістраллю Сімферополь — Миколаївка і сільськогосподарськими угіддями, що також створює деякі перешкоди для обміну генами між ними.

У межах популяції «Дубки-2» були виділені три субпопуляції, розташовані в трьох біогеоценотичних парцелях (До-1 — До-3) деревостану дуба пухнастого, розділених між собою відстанями

блізько 50 м (До-1 і До-2) і 100 м (До-2 і До-3). Всі три парцели були одного типу і не відрізнялися умовами екотопу.

В популяції «Лаврове» були виділені дві парцели (П-1 і П-2). Вони розміщені на протилежних схилах одного й того ж яру і відрізняються видовим складом дуба. У більш сухій парцелі (П-2), розташованій на схилі південно-західної експозиції, з представників роду *Quercus* росте тільки дуб пухнастий (*Q. pubescens* Willd.), тоді як в більш вологій парцелі (П-1) північно-східної експозиції виявлені два види дуба – дуб пухнастий і скельний (*Q. petraea* Mattuschka/Liebl.). В П-2 деревостан дуба значно розріджений в порівнянні з П-1, де дерева розташовані досить щільно і часто перекриваються кронами.

В трьох популяціях («Москва», «Дубки-1», «Лаврове») проводили масові збори лялечок листовійки. Лялечки розміщувались у пробірках до виходу імаго, останніх заморожували і зберігали в рідкому азоті до проведення біохімічних аналізів.

В популяції «Лаврове» були проведені збори личинок I-го віку з 9 модельних дерев (1–6 –

Q. pubescens; 7–9 – *Q. petraea*), розташованих в двох парцелях – дерева 1, 4, 5 і 6 ростуть в П-2, а дерева 2, 3, 7, 8 і 9 – в П-1. Пізніше з тих же дерев були зібрані личинки 5-го віку. Крім того, проби личинок 5-го віку були взяті в популяціях «Дубки-1» і «Дубки-2» (куртини До-1, До-2 і До-3). Зібрани зразки заморожували і зберігали в рідкому азоті до біохімічних аналізів.

Як біохімічні маркери в роботі використовували алозими естераз і протеаз, що кодуються алелями локусів Est-4 і Pts-4. Ці ферментні системи, а також методики їх фракціонування та виявлення були описані раніше [5].

Для математичної обробки даних використовували стандартні статистичні процедури [6].

Результати досліджень і їх обговорення. Порівняльний аналіз алельних частот естеразного локуса в трьох географічних популяціях зеленої дубової листовійки на стадії імаго представлений у табл. 1. Загалом, за сукупністю алелів локуса виявляються достовірні відмінності між популяціями, розташованими на значній відстані одна від одної. Однак більша частина генетичної різноманітності пов'язана з диференціацією

Таблиця 1
Порівняльний аналіз алельних частот локуса Est-4 в угрупуваннях зеленої дубової листовійки різного рівня

-Алелі	Рідкі							Часті		N
	Est-4 ¹²⁸	Est-4 ¹²⁰	Est-4 ¹¹⁵	Est-4 ¹¹⁰	Est-4 ⁹⁶	Est-4 ⁸⁸	Est-4 ⁰	Est-4 ¹⁰⁶	Est-4 ¹⁰⁰	
«Москва» ^a	—	0,16	0,02	0,26	—	—	—	0,12	0,44	60
«Дубки» ^a	—	0,05	—	0,11	—	0,01	0,15	0,11	0,57	74
«Лаврове» ^a	—	0,12	—	0,21	—	—	0,09	0,09	0,49	50
χ^2				21,4**					2,6	
Сумарно $\chi^2 = 24,0$; d.f. = 8; P < 0,01										
«Лавровое» ^b	0,01	0,06	0,11	0,07	0,02	0,01	—	0,23	0,50	794
«Дубки-1» ^b	—	0,07	0,07	0,04	0,01	0,02	—	0,26	0,53	112
«Дубки-2» ^b	—	0,09	0,06	0,04	0,02	0,01	—	0,28	0,50	166
χ^2				14,2*					4,6	
Сумарно $\chi^2 = 18,8$; d.f. = 8; P < 0,02										
«Дубки-2»До-1 ^b	—	0,05	0,07	0,05	—	—	—	0,16	0,67	60
«Дубки-2»До-2 ^b	—	0,08	0,08	0,02	0,05	0,02	—	0,28	0,47	60
«Дубки-2»До-3 ^b	—	0,13	0,02	0,04	—	—	—	0,43	0,38	46
χ^2				5,1					19,1**	
Сумарно $\chi^2 = 24,2$; d.f. = 8; P < 0,001										

Примітка. *P < 0,05; **P < 0,01. ^a – імаго, 1985 р.; ^b – личинки 5-го віку, 1989 р. χ^2 – критерій оцінює достовірність гетерогенності алельних частот.

Таблиця 2
Порівняльний аналіз алельних частот локуса Pts-4 в утрупованнях зеленої дубової листовійки різного рівня
(личинки 5-го віку, 1989 р.)

Алелі	Рідкі				Часті			N
	Pst-4 ¹²⁰	Pst-4 ¹¹⁵	Pst-4 ⁷⁵	Pst-4 ⁶⁷	Pst-4 ¹⁰⁶	Pst-4 ¹⁰⁰	Pst ⁸⁸	
«Лаврове»	0,01	0,05	0,07	0,01	0,20	0,49	0,17	794
«Дубки-1»	—	0,14	0,05	0,01	0,22	0,46	0,12	112
«Дубки-2»	0,01	0,08	0,07	0,01	0,20	0,48	0,16	166
χ^2		19,4***				4,6		
Сумарно χ^2	23,9	d.f. = 10; P < 0,01						
«Дубки-2»До-1	0,03	0,08	0,05	0,03	0,22	0,37	0,22	60
«Дубки-2»До-2	—	0,06	0,04	—	0,18	0,64	0,08	60
«Дубки-2»До-3	—	0,06	0,16	—	0,19	0,39	0,20	46
χ^2		6,0				15,7**		
Сумарно χ^2	21,7	d.f. = 8; P < 0,01						

Примітка. **P < 0,01; ***P < 0,001; χ^2 – критерій оцінює достовірність гетерогенності алельних частот.

популяцій за нульовим алелем. Для найбільш частих алелів характерна одноманітність частот.

Подальші дослідження личинок п'ятої стадії розвитку підтвердили виявлені закономірності (табл. 1): популяції «Лаврове», «Дубки-1» та «Дубки-2» не відрізнялися за частотами найбільш частих алелів локуса; диференціація спостерігалась лише за рідкими алелями, і це було характерно як для естеразного, так і для протеазного локусів (табл. 2). Низьку частоту 0-алеля у личинок в кримських популяціях можна пояснити часовою динамікою алельних частот, оскільки збори личинок і імаго (див. Матеріали і методи) проводились в різні сезони.

На думку багатьох авторів, відсутність диференціації частот алелів між явно ізольованими популяціями маскує досить складну субпопуляційну структуру [2]. Аналогічна картина характерна і для зеленої дубової листовійки: субпопуляції комах, розташовані на відстані 50–100 м одна від одної (три парцели в популяції «Дубки-2»), показали значну диференціацію за естеразним та протеазним локусами саме за рахунок найбільш частих алелів (табл. 2).

На рівні мікропопуляцій листовійки на окремих деревах в кінці личиночної фази розвитку (личинки 5-го віку) виявилась значна диференціація за алелями протеазного ($\chi^2 = 78,13$; df = 32; P < 0,001) та естеразного ($\chi^2 = 103,36$; df = 32; P < 0,001) локусів, при цьому не знайдено будь-

яких закономірностей, пов'язаних з видом кормової рослини. У той же час на стадії личинки 1-го віку того ж сезону спостерігалась одноманітність алельних частот, принаймні, в протеазному локусі. Оскільки міграція личинок між окремими деревами надзвичайно низька [7], диференціація алельних частот могла виникнути тільки завдяки тиску природного добору (диференціальна смертність).

Раніше було встановлено, що добір за цими локусами обумовлюється кормовою рослиною [5], і внутріпопуляційна диференціація за частими алелями визначається відмінністю властивостей листя індивідуальних дерев дуба. Зазначимо, що відмінності полягають в тому, що кожна локальність характеризується своїми рівноважними частотами алелів естеразного і протеазного локусів. Такий просторово-залежний тип добору сприяє підтримці значної генетичної міливості [1, 2, 5].

Що ж до рідких алелів, то одноманітність їх частот на субпопуляційному рівні легко пояснюється диференціальною міграцією імаго, яку раніше було описано для даної комахи [8]. Можливо, ефект потоку генів перекриває ефект добору за рідкими алелями, тим більше, що тиск добору на рідкі алелі значно нижче, ніж на часті [6]. Ці чинники якраз і можуть слугувати причиною одноманітності частот рідких алелів на субпопуляційному рівні.

У великих популяціях дуба індивідуальні відмінності дерев, можливо, взаємно нівелюються. Це призводить до того, що обширні географічно віддалені популяції листовійки характеризуються одноманітністю частот частих алелів, чутливих до тиску добору, навіть незважаючи на ізоляцію популяцій.

Малоімовірно, що саме добір викликає міжпопуляційну диференціацію частот рідких алелів на рівні географічних популяцій. Механізм добору, під тиском якого знаходяться як часті, так і рідкі алелі, є абсолютно ідентичним [5], і в такому випадку диференціація повинна виявлятися не тільки за рідкими, але і за частими алелями. Тому частоти рідких алелів відрізняються між популяціями скоріше за все внаслідок того, що на них більше впливають випадкові процеси, насамперед процеси, пов'язані з «хвилями життя» — значними циклічними коливаннями чисельності, характерними для даного виду [9]. «Хвилі життя» посилюють стохастичні ефекти, до яких особливо чутливі рідкі алелі [10]. Підтвердженням цьому можуть слугувати значні тимчасові коливання частоти 0-алеля естеразного локуса в кримських популяціях зеленої дубової листовійки. Ізоляція ж популяцій сприяє їх дивергенції за рідкими алелями.

Таким чином, незважаючи на те, що дані локуси загалом склонні до тиску природного добору, часті і рідкі алелі в цих локусах поводяться абсолютно по-різному. Це пов'язано передусім з тим, що в динаміці цих груп алелів провідну роль грають різні чинники: природний добір для частих алелів і випадкові процеси для рідких. Добір же для рідких алелів є другорядним чинником, проте випадкові процеси мабуть не грають вирішальної ролі в еволюції даних локусів, оскільки в процесі субституції генів будь-який рідкий алель повинен передусім увійти до групи частих алелів, а тут він відразу ж буде «перевірений» природним добором.

SUMMARY. Geographically distant populations of oak leafroller moth (*Tortrix viridana* L.) were characterized by the frequency uniformity for most often alleles and differentiation for rare ones in the esterase and protease loci. Opposite tendency was observed at the subpopulational level. It was supposed that the distinctive spatial distribution of the often and rare alleles was due to different sensitivity of the given groups to the factors of a dynamics. Natural selection and stochastic

processes play a major role in the dynamics of often and rare alleles, respectively.

РЕЗЮМЕ. Географически удаленные популяции зеленої дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.) характеризуются единобразием частот наиболее частых аллелей и дифференциацией по редким аллелям в эстеразном и протеазном локусах. На субпопуляционном уровне наблюдается обратная тенденция. Предполагается, что различия в пространственном распределении частых и редких аллелей вызваны различной чувствительностью данных групп к факторам динамики. В динамике частых аллелей основную роль играет естественный отбор, а в динамике редких — стохастические процессы.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Heurtz M., Hausman J.-F., Tsvetkov I., Frascaria-Lacoste N., Vekemans X. Assessment of genetic structure within and among Bulgarian populations of the common ash (*Fraxinus excelsior* L.) // Mol. Ecol. — 2001. — 10. — P. 1615–1623.
2. Greyling M., Van der Bank F.H., Grobler J.P., Wessels D.C.J. Allozyme variation in two populations of the Mopane worm, *Imbrasia belina* (Saturniidae), and the effect of developmental stage and staggered generations // South African J. Anim. Sci. — 2001. — 31. — P. 15–24.
3. McDonald J.H. Detecting natural selection by comparing geographical variation in protein and DNA polymorphisms // Non-neutral evolution: theories and molecular data / Ed. B. Golding. — New York : Chapman & Hall, 1994. — P. 88–100.
4. Kreitman M., Akashi H. Molecular evidence for natural selection // Ann. Rev. Ecol. Syst. — 1995. — 26. — P. 403–422.
5. Simchuk A.P., Ivashov A.V., Companiytsev V.A. Genetic patterns as possible factors causing population cycles in oak leafroller moth *Tortrix viridana* L. // Forest Ecol. Management. 1999. — 113. P. 35–49.
6. Weir B.S. Genetic data analysis II. 2nd ed. — Massachusetts : Sinayer, Sunderland. — 428 p.
7. Hunter M.D. Differential susceptibility to variable plant phenology and its role in competition between two insect herbivores on oak // Ecol. Entomol. — 1990. — 15. — P. 401–408.
8. Симчук А.П. Ассортативность скрещиваний в естественной популяции дубовой зеленої листовертки (*Tortrix viridana* L.) // Генетика. — 1991. — 27. — С. 552–555.
9. Семевский Ф.М., Семенов С.М. Динамика численности дубовой зеленої листовертки в Московской области // Зоол. журн. — 1978. — 57, № 9. — С. 1364–1374.
10. Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблонков А.В. Краткий очерк теории эволюции. — М.: Наука, 1969. — 407 с.

Надійшла 18.04.02