

А.Ф. САФОНКИН

РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВА ЛИСТОВЕРТОК:
ВКЛАД РЕПРОДУКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ



МОСКВА
2012

Российская академия наук

*Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова*

*Программа фундаментальных исследований ОБН РАН
«Биологические ресурсы России: динамика в условиях
глобальных климатических и антропогенных воздействий»*

А.Ф. Сафонкин

**РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВА
ЛИСТВОЕРТОК:
ВКЛАД РЕПРОДУКТИВНОГО
ПОВЕДЕНИЯ**



*Товарищество научных изданий КМК
Москва 2012*

УДК 59
ББК 28.6
Б

Сафонкин А.Ф. Разнообразие сообщества листоверток: вклад репродуктивного поведения. М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012. 136 с.

Ключевые слова: листовертки, полиморфизм, репродуктивное поведение, хемокоммуникация, феромонный фон, фитофаг-кормовое растение.

Ответственный редактор:
доктор биологических наук, профессор *Тамарина Н.А.*

Редактор:
кандидат биологических наук *Триселёва Т.А.*

Рецензенты:
доктор биологических наук, профессор *Чайка С.Ю.*
доктор биологических наук *Суров А.В.*

ВВЕДЕНИЕ

Чешуекрылые – отряд, четвертый по численности среди насекомых. И наиболее крупные семейства этого отряда – листовертки и совки (Lepidoptera: Tortricidae & Noctuidae). Среди представителей этих семейств есть широко распространенные и массовые виды, обладающие широкой нормой реакции к факторам внешней среды, развивающиеся на большом круге кормовых растений и приносящие ощутимый вред сельскому и лесному хозяйствам.

Большинство представителей этих семейств таксономически хорошо различаются по комплексу внешних признаков, окраске крыльев и, дополнительно, по строению генитального аппарата самцов. Виды монофаги и олигофаги приспособлены к питанию одним или несколькими, мало различимыми по усвояемости кормами, что может влиять на элиминирование отклоняющихся от средней степени приспособленности генотипов, способствуя поддержанию небольшого разнообразия популяции. Для полифагов питание на разнообразном корме, который часто резко отличается по своим питательным характеристикам, требует поддержания большого генетического разнообразия популяции. При внешнем однообразии вид может иметь сложную внутривидовую структуру, позволяющую ему адаптироваться в непредсказуемых условиях среды. В первой части данной работы показано, что репродуктивное поведение, как основная функция в жизнедеятельности имаго листоверток, во многом формирует структуру популяции полиморфного фитофага. Во второй и третьей частях дан анализ адаптационных возможностей полиморфного полифага, исследована структура его популяции по ареалу и станциям и дана оценка влияния на эти характеристики кормового растения. Оценено влияние кормового растения на морфологию органов, связанных с репродукцией. В заключительной главе репродуктивное поведение рассмотрено в качестве фактора, формирующего структуру сообщества листоверток конкретного биоценоза.

ГЛАВА 1.

РОЛЬ ПОЛИМОРФИЗМА И РЕПРОДУКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ В ПОДДЕРЖАНИИ ВНУТРИВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ

1.1. *Определение и сущность полиморфизма*

Полиморфизм существует благодаря одному из основных свойств органического мира – разнообразию биологических систем. Различия между видами одного рода, прерывистое и непрерывное разнообразие представителей одного вида можно отнести к полиморфизму в широком смысле слова (Берг, 1957).

Полиморфизм, в узком смысле – это сосуществование в динамическом равновесии двух или более морфофизиологически различных форм в пределах популяции. Понятие полиморфизма было определено в 1940 г. Э. Фордом как: «Существование в популяции одновременно двух или более генотипически различающихся форм, причем частота наиболее редкой формы все же достаточно велика, чтобы ее поддержание можно было объяснить мутационным давлением» (Ford, 1940). Существуют другие определения, например: «Наличие в популяции двух и более аллелей одного локуса, встречающихся с ощутимой частотой» (Cavalli-Sforza, Bodmer, 1971). Было предложено определение полиморфизма как: «Сосуществование в более или менее динамическом равновесном состоянии двух или более морфофизиологически различных форм в пределах популяции или группы популяций» (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). Эти авторы доказали, что генетическая и селекционная природа внутривидового полиморфизма может быть различной. Гетерозиготный полиморфизм обусловлен относительно повышенной жизнеспособностью гетерозиготы, по сравнению с жизнеспособностью обеих гомозигот. Адаптационный полиморфизм может быть вызван тем, что различающиеся генетические формы обладают преимуществами в разных условиях. Однако сущность всех вариаций отбора едина и сводится к процессу изменения вероятности достижения разными индивидами репродуктивного возраста (Алтухов, 1997; 2003; Кайданов, 1996). Отбором оценивается не генотип сам по себе, а его внешнее выражение в данных конкретных условиях – фенотип (Яблоков, 1980). Фенетический подход к изучению популяций позволяет вскрывать общие закономерности существования популяций в тех случаях, когда необходимые генетические исследования затруднены или невозможны (Шварц, 1980). Ключевым моментом в данном подходе является выделение в общей изменчивос-

ти каких-либо признаков-маркёров генотипа (Яблоков, Ларина, 1985). Такие признаки бывают, как правило, качественные, дискретные и альтернативные. Признаки-маркёры должны характеризовать степень полиморфизма популяции.

1.2. Влияние стратегий спаривания на полиморфизм репродуктивного аппарата

Внутривидовые особенности репродуктивного поведения насекомых определяются важностью решаемой задачи – оставление жизнеспособного потомства. Во время копуляции важную роль играет морфология генитального аппарата самцов и самок. На водомерках *Gerris lateralis* (Schumm.) (Arnqvist, Danielsson, 1999) была показана связь между формой внутренних гениталий самцов и успехом оплодотворения. Было отмечено, что успех оплодотворения частично зависел и от морфологии полового аппарата самок. Арнквист и Денильсон (Arnqvist, Danielsson, 1999) предположили, что отбор самцов на определенную форму гениталий в конкретной популяции будет зависеть от частоты распространения в ней определенных фенотипов самок. Поэтому направление полового отбора между популяциями одного вида, в зависимости от распространения тех или иных фенотипов самок, может значительно варьировать между популяциями. Эти эффекты являются, по мнению авторов, прямым доказательством гипотезы эволюции гениталий в процессе полового отбора. Некоторые морфологические особенности гениталий самцов могут вызывать стимуляцию самок во время спаривания (Eberhard, 1996). Поэтому эволюция первичных половых признаков, в том числе формы гениталий, может быть результатом полового отбора, но опосредованно, через успешное наследование данных признаков (Eberhard, 1996). Это подтверждает предположение, что относительно сложная структура гениталий самцов может отражать и их функциональную сложность (Lloyd, 1979). Арнквист сравнил форму гениталий самцов монандрических и полиандрических видов у жуков, мух, бабочек, поденок, используя описание гениталий, как геометрических форм (Arnqvist, 1998). Им было обнаружено, что расхождение формы гениталий более чем в два раза, встречается в тех группах, где самки спаривались неоднократно. По другим морфологическим признаками таких различий не обнаружено.

Контроль успеха оплодотворения в популяции – системе с обратной связью – происходит по двум направлениям. В одних видах контроль качества половых партнеров определяется до или в процессе копуляции, в других – после копуляции. При полигамии основная роль в

Таблица 1. Доля спаривающихся особей исследуемых видов листостерток в разных вариантах эксперимента в 1999–2010 гг.

Вид, поколение	1 самец X 1 самка монандрия				2 самца X 1 самка поландрия				1 самец X 2 самки полигиния					
	Все- го	Нет	1 раз	2 раза	Мно- го	Все- го	Нет	1 раз	2 раза	Мно- го	Все- го	Нет	1 раз	2 раза
<i>Archips podana</i> , I	285	51,2	44,9	3,2	0,7	31	12,9	61,3	16,1**	9,7	4	100		
<i>A. podana</i> , II	372	47,3	49,7	2,9	0,1									
<i>A. podana</i> , II, 2009–10 гг.	26	34,6	61,5	3,9		46	21,7	60,9	6,6*; 10,9**		4	100		
<i>A. xylosteana</i>	17	35,3	64,7			1		100						
<i>A. rosana</i>	6	66,6	33,3			4		100						
<i>A. crataegana</i>	24	20,8	75,0	4,2		15		100			8	75	12,5	12,5
<i>Choristoneura diversana</i>	46	30,4	69,6			1		100			1			100
<i>Psycholoma lecheana</i>	3	33,3	66,7											
<i>Pandemis cerasana</i>	4		100											
<i>Hedya nubiferana</i>	5		100											

Примечание: * – повторное спаривание с одним самцом; ** – с двумя самцами.

Таблица 2. Частота повторных спариваний, определяемая по количеству сперматофоров (0, 1 ... 6) в копулятивной сумке самок чешуекрылых

Вид	Монандрия	Полиандрия	Полигиния	Источник
<i>Lobesia botrana</i> , монофаг	Повторное спаривание, до 40%	Повторное спаривание, 36,8%	Повторного спаривания не было	Torges-Vila <i>et al.</i> , 2002
<i>Zeirarhera dimiana</i> , монофаг	0 – 44,8% 1 – 45,5% 2 - 3 – 9,7%	Среди оплодотворенных: 1 – 79,5% 2 – 16,8% 3 – 3,7%	*	Benz, 1969
<i>Adoxophyes orana</i> , полифаг	–	1 – 36% 2 – 37% 3 – 14% 4 – 7% 5, 6 – по 3%	–	Van der Kraan, Van der Straten, 1988
<i>Starcholytha molesta</i> , монофаг	0 – 20% 1 – 80%	Много самоц/много самок: 0 – 3% 1 – 60% 2 – 20% 3 – 10% 4 – 7%	1 самец / 5 самок: 0 – 30% 1 – 70%	Dustan, 1964
<i>Cydia pomonella</i> , монофаг	0 – 60% 1 – 40%	–	1 самец / 5 самок: 0 – 52% 1 – 48%	Gehring, Madsen, 1963

Примечание: "-" – эксперимент не проводился.

успехе репродукции отводится копулятивным, связанным с морфологическими признаками гениталий, и, особенно, посткопулятивным механизмам, включающим скрытый выбор самок, конкуренцию спермы и половой конфликт между самцами и самками.

В отличие от полигамных видов успех репродуктивного поведения для монандрических (моногамных) видов определяется до и/или во время копуляции. Прекопулятивные механизмы включают длиннодистанционное поведение и поведение ухаживания, в результате которого самка выбирает лучшего полового партнера. В процессе копуляции важную роль играет морфологическое соответствие гениталий самца и самки, что объясняет гипотеза «ключ-замок», развиваемая Микколой (Mikkola, 2008). Репродуктивная стратегия моногамии, особенно при однократном спаривании, имеет ряд преимуществ. При благоприятном исходе однократной копуляции экономится расход энергии самки, необходимый ей для миграции и для последующей откладки яиц, снижается риск гибели от хищников во время копуляции. Кроме того, уменьшается возможный физический ущерб от многократного спаривания. Однако при неблагоприятном стечении обстоятельств самка не оставит потомства.

Изучение стратегий спаривания важно для изучения биологии вида, так как эти стратегии связаны с другими параметрами репродукции (Danielsson, 1998), в том числе с продолжительностью копуляции (Simmons, Parker, 1992), размером сперматофора (Wedell, 1991) и спермы (Radwan, 1996), морфологией гениталий самцов (Arnqvist, Danielsson, 1999), размером самцов (Simmons, Parker, 1992; Lewis, Austad, 1994), поведением ухаживания (Otronen, 1990), количеством созревших яиц, а также с продолжительностью жизни (Wiklund *et al.*, 2003).

Многие виды листоверток являются преимущественно моногамными, что подтверждают результаты экспериментов (табл. 1) и анализ литературных источников (табл. 2).

Ниже мы рассмотрим, как репродуктивный успех моногамного вида формирует структуру популяции конкретного биоценоза.

1.2.1. Полиморфизм репродуктивного аппарата листоверток

Половой аппарат у многих видов листоверток и совок имеет сложное строение не только в общей морфологии данной структуры, но и по кутикулярным элементам отдельных частей гениталий. Поэтому в качестве одного из главных критериев, по которым имаго из этих семейств можно отнести к тому или иному виду, используют особенности полового аппарата самцов и, реже, самок.

Для сосновой совки *Panolis flammea* L. была проанализирована степень изменчивости в количестве и размерах кутикулярных зубцов эдегуса (кутикулированной концевой части пениса) (рис. 1, *a*). Количество зубцов на апикальном отростке конца эдегуса подвержено значительной размерной изменчивости (рис. 1, *б, в, г*). Значительная количественная изменчивость обнаружена по зубцам, расположенным на поверхности расширенных концевых лопастей эдегуса (рис. 1, *д, е*).

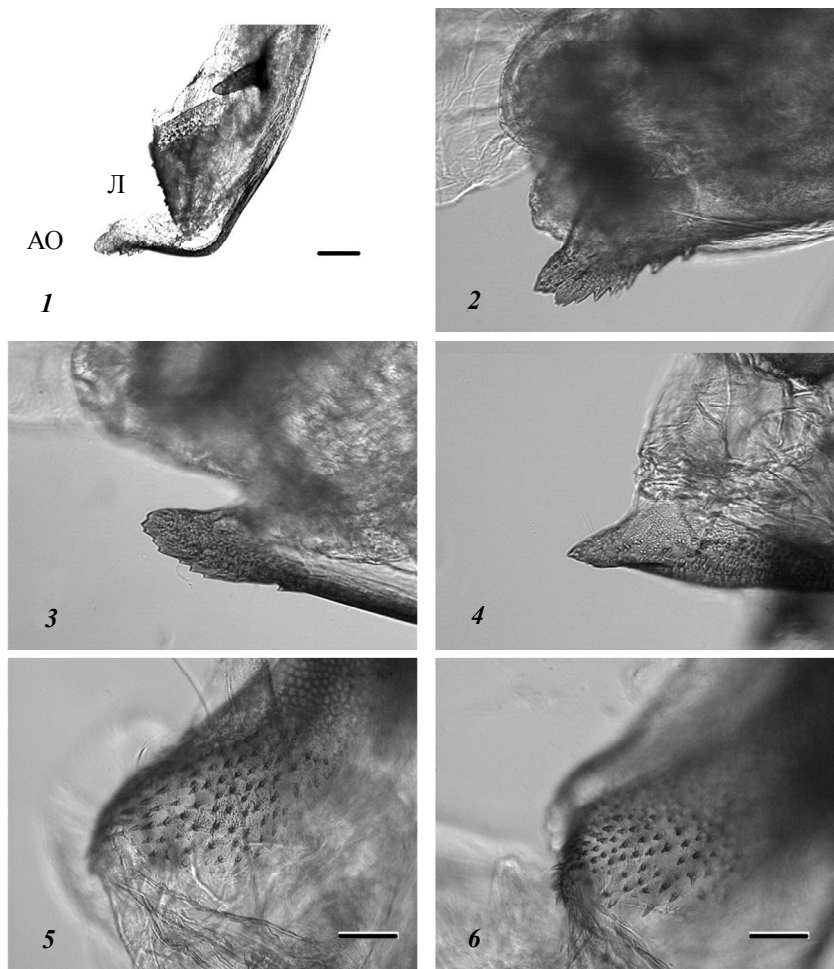


Рис. 1. Варианты изменчивости в количестве и размере шипиков на конце апикального отростка (АО) (2, 3, 4) и концевых лопастях (Л) (5, 6) эдегуса (1) самцов сосновой совки *Panolis flammea* L. Масштаб: 1 – 300 мкм, 2-4 – 200 мкм, 5-6 – 100 мкм.

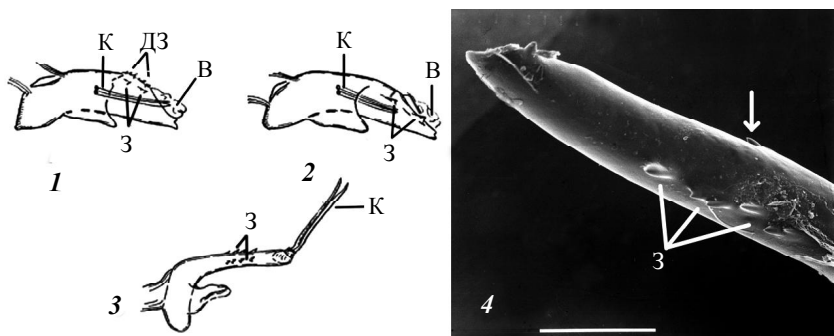


Рис. 2. Схема строения и фотографии эдегусов листоверток: *Aphelia unitana* (Hbn.) (фенотип «А») с дополнительными зубчиками (ДЗ) на дорсальной стороне (1) и тимоеечной – *A. paleana* (Hbn.) (фенотип «Б») без дополнительных зубчиков (2); ивовой кривоусой листовертки *Pandemis heparana* (Den. et Schiff.) (3, 4). 1, 2, 3 – по Кузнецову, (Загуляев и др., 1978, с изменениями), 4 – ориг. На фотографии у ивовой кривоусой листовертки видны зубцы (3) на левой стенке, два зубца на вершине, стрелкой отмечен зубец на правой стенке. К – корнутусы, В – везика, 3 – зубцы, ДЗ – дополнительные зубчики. Масштаб 100 мкм.

Изменчивость в размере и количестве кутикулярных зубцов не имеет дискретных разрывов и, таким образом, не соответствует критерию фена.

Сравнительный анализ репродуктивных аппаратов многих видов листоверток относящихся как к подсемейству Tortricinae, так и Olethreutinae, выявил разную степень сложности этих структур.

Например, у смородинной кривоусой листовертки *Pandemis cerasana* (Hbn.) (Lepidoptera: Tortricidae: Archipini) есть два зубца около вершины (Загуляев и др., 1978). Внутривидовой полиморфизм по данному признаку не был выявлен.

В отличие от смородинной кривоусой листовертки на эдегусе самцов у близкого вида – ивовой кривоусой листовертки *Pandemis heparana* (Den. et Schiff.) был выявлен полиморфизм в количестве кутикулярных зубцов на эдегусе. На эдегусе имеется 2 ряда шипиков на латеральных стенках (рис. 2, 3, 4) и зубцы на вершине. Количество шипиков в каждом ряду значительно варьирует (Козлов, 1991). В связи с большой изменчивостью в количестве латеральных шипиков для дифференцировки самцов по разным фенотипам была предложена корреляционная модель (Козлов, 1990). С помощью этой модели показано, что различия в парном сравнении количества шипиков были достоверны для популяций с близких территорий.

Морфологически более сложные гениталии самцов характерны для некоторых других видов в родах этой трибы, например для свинцово-полосой *Ptycholoma lecheana* (Z.), пестрозолотистой *Archips xylosteana* (L.) и всеядной *Archips podana* (Scop.) листоверток.

В определителе листоверток к роду *Aphelia* отнесена тимофеечная листовертка *Aphelia paleana* (Hbn.) и близкий к ней вид *A. unitana* (Hbn.)

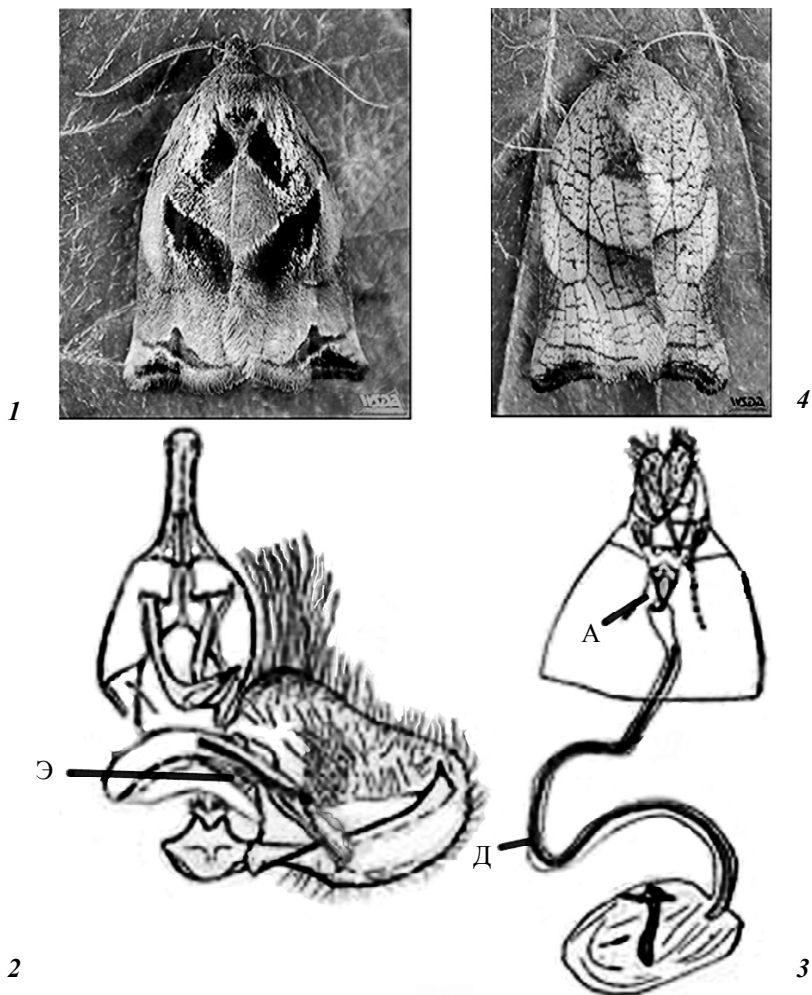


Рис. 3. Внешний вид самца (1) и самки (4) всеядной листовертки (по LaGasa et al., 2003) и рисунок гениталий самца (2) и самки (3) (по Кузнецову, 1978, с изменениями). Э – эдеагус, А – антрум, Д – дуктус.

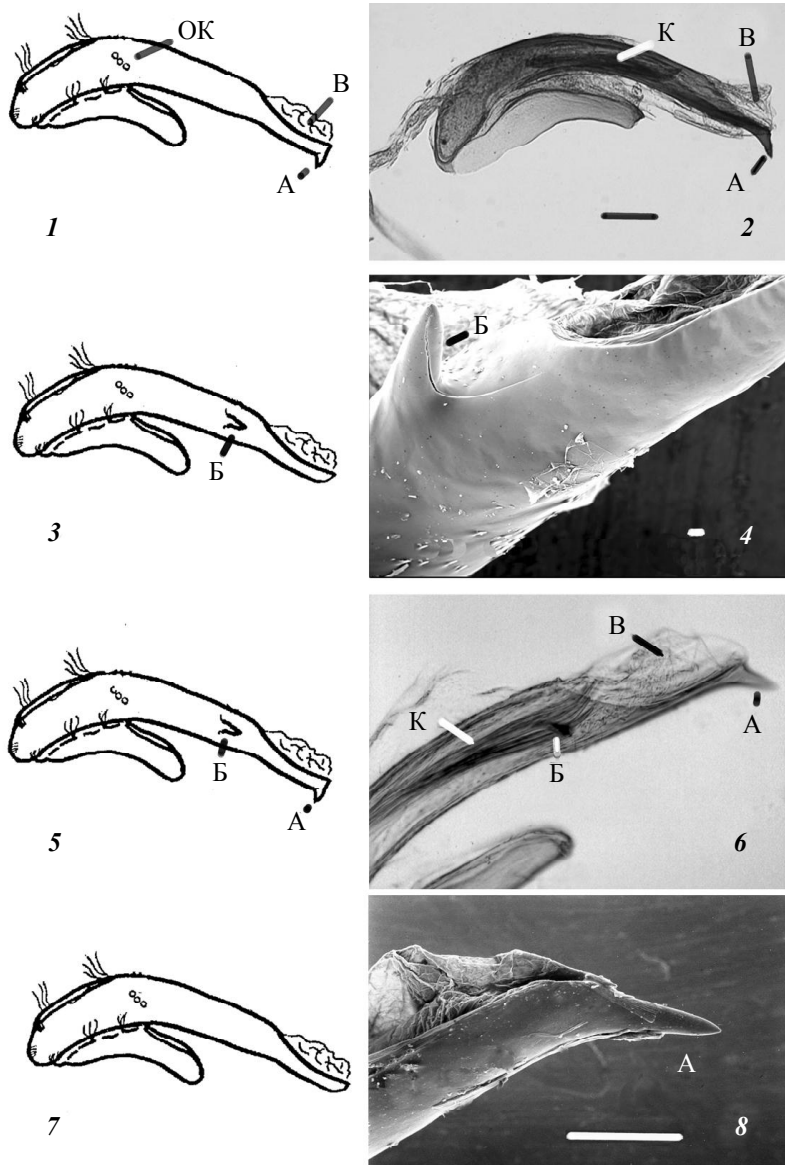


Рис. 4. Схема строения эдегуса у самцов всеядной листовертки (1, 3, 5, 7) и фотографии зубцов, снятые с помощью светового (2, 6) и сканирующего (4, 8) микроскопов (ориг.). 1, 2, 8 – фенотип «А», 3, 4 – фенотип «Б», 5, 6 – фенотип «АБ», 7 – фенотип «0»; А – зубец А; Б – зубец Б; ОК – основания корнутусов на схеме; К – корнутусы целиком на фотографии (2, 6); В – везика. Масштаб: 2 – 100 мкм, 4 – 10 мкм, 6 – 100 мкм, 8 – 50 мкм.

(рис. 2, 1, 2) (Загуляев и др., 1978). Учитывая сходство биологии и незначительные отличия в строении гениталий самцов этих видов, было предположено, что *A. unitana* может быть весенней генерацией тимофеечной листовертки. Это предположение было в последствии подтверждено обнаружением ряда переходных форм с разным числом дорсальных шипиков: от полного их отсутствия у тимофеечной листовертки, до максимального количества, сходного с таковым для *A. unitana* (Сафонкин, 1989а). Это позволяет считать существующие различия как проявление внутривидового полиморфизма у тимофеечной листовертки (Сафонкин, 1989а).

Наиболее полно исследовано фенотипическое разнообразие у всеядной листовертки. По окраске крыльев вид разделяется по полам (рис. 3, 1, 3), причем имеется ряд цветковых форм (более светлая – более темная) не являющихся маркерами определенной внутривидовой группировки (LaGasa et al., 2003). Под критерий фенотипа попадают признаки морфологических различий в строении полового аппарата (рис. 3, 2). По результатам анализа количества и расположения зубцов на эдеагусе было выделено 4 фенотипа самцов, а по выростам антрума 4 фенотипа самок (Иванова, Мыттус, 1986; Сафонкин, 1987, 2008).

1. Фенотип «А» – зубец расположен на конце эдеагуса и направлен книзу (рис. 4, 1, 7).

2. Фенотип «Б» – зубец расположен на левой стенке эдеагуса, приблизительно на 1/3 его длины от вершины (рис. 4, 2, 6).

3. Фенотип «АБ» – на эдеагусе имеются два зубца: один на конце и другой на левой стенке (рис. 4, 3, 5).

4. Фенотип «0» – на эдеагусе вообще отсутствуют зубцы (рис. 4, 4).

На основании анализа более чем 11000 препаратов гениталий самцов всеядной листовертки была выявлена степень внутривидовой изменчивости признаков. Зубцы эдеагусов фенотипов «А» и «Б» могут быть маленькими или большими. Расположение и величина зубцов у различных особей фенотипа «АБ» также варьируют, и существуют постепенные переходы от большого зубца, направленного книзу, и маленького, расположенного сбоку, до большого зубца сбоку и маленького, направленного вниз. Были обнаружены отдельные особи, относящиеся к любому из трех первых фенотипов, у которых зубцы были раздвоены (как вентральный, так латеральный зубцы) или было два – три отдельных латеральных зубца. В панмиксической лабораторной популяции доля особей с морфологическими отклонениями в репродуктивном аппарате достаточно стабильна по годам и составляет около 10% (табл. 3).

Таблица 3. Доля различных вариантов отклонений в репродуктивном аппарате у особей лабораторной культуры в 2004–2008 гг. (в скобках – n)

Год	Общее число особей / число особей с отклонениями			% отклонений в морфологии эдеагуса	
	Самцы	Самки	Всего %	2 зубца Б	3-й зубец внизу
2004	87/8	70/4	7,6	1,3 (2)	0,6 (1)
2005	45/7	47/3	9,8	3,2 (3)	1,1 (1)
2006	66/7	81/3	6,8	0,7 (1)	0
2007	65/13	103/6	10,2	1,6 (3)	1,1 (2)
2008	76/15	47/5	14,0	1,4 (2)	3,5 (5)

Для фенотипов «А» и «АБ» наиболее консервативна топология и форма апикального зубца. Отклонения заключаются в небольшом смещении зубца с конца эдеагуса на его вентральную сторону. Редко отмечалось частичное, еще реже полное раздвоение зубца.

Более лабильной является морфология и расположение латерального зубца. Среди наиболее часто встречающихся отклонений выделяется частичное его раздвоение, или формирование на некотором расстоянии второго зубца. Удвоение латерального зубца у самцов фенотипов «Б» и, чаще, у особей фенотипа «АБ» отмечено в среднем в 2,8% случаев. Часто меняется расположение зубца – ближе или дальше, чем на расстоянии 1/3 от конца эдеагуса. У самцов фенотипа «АБ» редко отмечалось появление третьего дополнительного зубца на вентральной поверхности (табл. 3)

Наконечник, может меняться как месторасположение бокового и краевого зубцов (ближе или дальше от конца эдеагуса), так и форма самого эдеагуса. По сравнению с другими фенотипами у самцов фенотипа «А» эдеагус более вытянут, у самцов остальных фенотипов – обычно утолщен. Из всех исследованных из природы особей не более 10% принадлежит к фенотипу «0».

Возможный уровень морфологической изменчивости кутикулярных структур оценен с помощью сублетальных доз ионизирующего излучения. После воздействия на куколок ионизирующим излучением были

Таблица 4. Доля особей с морфологическими отклонениями в репродуктивном аппарате по экспериментам 2007-2008 гг. (в скобках – n).

Пол (число особей)	Признак	Контроль, %	Ионизирующее излучение, %
Самцы (контроль – 169, ионизирующее излучение – 109)	Много зубцов	2,9 (5)	31,2 (34)
	3-й зубец внизу, бугорки	7,1 (12)	13,8 (15)
	2-й зубец Б	2,9 (5)	5,5 (6)
Самки (контроль – 161, ионизирующее излучение – 50)	Вырост	5,0 (8)	6,0 (3)
	«Бугристая» поверхность	1,8 (3)	52,0 (26)

отмечены нарушения, связанные, в основном, с возникновением большого количества неупорядоченно расположенных мелких кутикулярных выступов или зубчиков (Сафонкин, 2009). Кроме того, в опыте почти в 11 раз по сравнению с контролем увеличилось количество дополнительных зубцов на эдеагусе (табл. 4). Чаше умножились латеральные зубцы, реже возникало два апикальных зубца. Вновь образующиеся выросты на вентральной поверхности часто имели форму не зубца, а бугорка. Таких нарушений было больше в 2 раза (табл. 4). Для самок также характерно появление «бугристости» поверхности антрума между экзо- и эндокутикулой или появление там мелких зубчиков, аналогичных возникшим на кутикуле эдеагуса. Эти изменения возникали в 30 раз чаще, чем в контроле.

В основу определения видов листоверток по самкам положено диагностическое значение отдельных склеритов их генитального аппарата (Ескартия, Гергедава, 1998). Эти склериты имеют значительные межвидовые различия по форме и размерам. Внутривидовой уровень изменчивости по отдельным элементам полового аппарата самок листоверток не изучался. Поэтому у самок всеядной листовертки было исследовано морфологическое строение вагинальной части полового аппарата (антрума). В совокупительной сумке, на внешней стороне изгиба антрума, перед началом дуктуса отмечены выступающие кути-

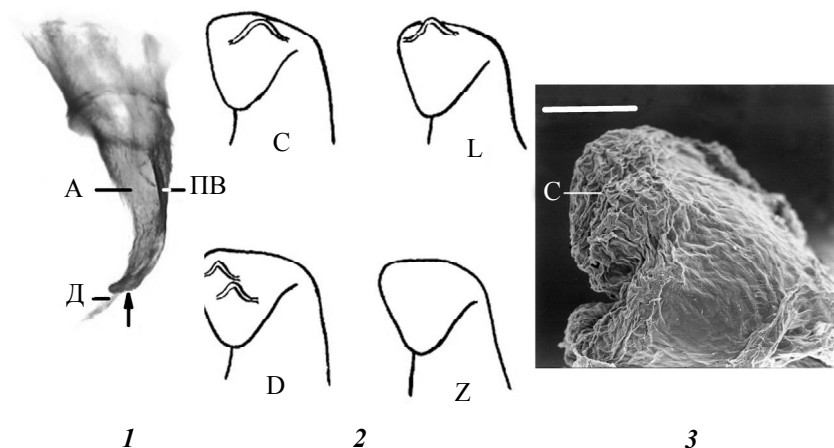


Рис. 5. Расположение выступов на антруме (1) (показано →), схема вариантов кутикулярных выступов (2) и фотография выступа у фенотипа «С» (3) на антруме самок всеядной листовертки (ориг.). С – фенотип «С», D – фенотип «D», L – фенотип «L», Z – фенотип «Z». 1 – световой, 3 – сканирующий микроскоп. ПВ – продольное вдавление кутикулы. Масштаб: 1 – 300 мкм, 3 – 100 мкм.

кулярные структуры (рис. 5, 1). Выступы различаются расположением (по центру или ближе к правому краю), количеством (от 0 до 2), формой (от острого зубца до широкой “арки”).

Таким образом, по кутикулярным выступам антрума можно выделить 4 фенотипа особей: «С» (central) – с выступом по центру (рис. 5, 2, 3), «L» (lateral) – с выступом сбоку (рис. 5, 2), «D» (double) – с двумя выступами (рис. 5, 2), «Z» (zero) – с отсутствием выступов (рис. 5, 2). В связи с высокой степенью изменчивости формы выступа, этот признак как маркер полиморфизма не учитывался.

Для проверки гипотезы о единстве вида, несмотря на морфологическую гетерогенность по ряду признаков, было проведено исследование степени изменчивости локуса цитохромоксидазы 1 митохондриальной ДНК (CO1 мтДНК). На рисунке 6 видно, что несмотря на сбор материала из разных точек ареала и разных вариантов скрещивания, степень изменчивости последовательности CO1 мтДНК у всеядной листовертки находится в пределах внутривидовой изменчивости.

У некоторых видов листоверток, в том числе всеядной, ивовой кривоусой и тимофеечной существует полиморфизм, связанный с морфологией репродуктивной системы. Всеядная листовертка при внеш-

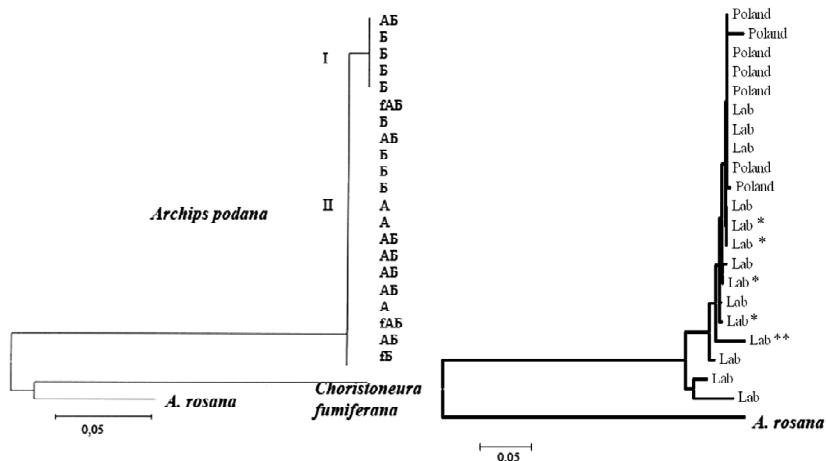


Рис. 6. Кластерный анализ изменчивости локуса CO1 мтДНК у всеядной листовертки *Archips podana* при инбридинге (I) в первом (*) и втором (**) поколениях, в панмиксической лабораторной популяции от самок и самцов, первоначально собранных в Московской области (II, Lab), и в природной популяции (район Скерневице, Польша) (Pol). А, В, АВ – фенотипы самцов, fВ, fАВ – самки дочернего поколения от самцов фенотипов «В», «АВ» соответственно.

нем половом диморфизме по строению полового аппарата может быть дифференцирована на 4 фенотипа у самцов (А, Б, АВ, 0) и 4 – у самок (С, L, D, Z). Анализ нуклеотидной последовательности локуса COI мтДНК подтверждает, что особи, относящиеся к разным фенотипам, характеризуют внутривидовую изменчивость.

1.2.2. Физиологическая роль кутикулярных структур гениталий

Роль механизма «ключ-замок» в процессах копуляции у насекомых обсуждается более 100 лет (Mikkola, 2008). Еще в 1844 г. Дюфур (Dufour, цит. по: Shapiro, Porter, 1989) отметил, что структуры гениталий служат гарантией консервации типов, определяя «легитимность» вида, и являясь одним из наиболее используемых признаков в систематике. Структура гениталий является важным фактором предотвращения межвидового скрещивания. Например, частота межвидовой гибридизации у представителей рода *Colias* F. (Lepidoptera, Pieridae) связана со степенью сложности гениталий самцов (Mikkola, 2008). Поэтому ряд исследователей предполагает, что сложные структуры генитального аппарата самцов должны иметь свою копию в гениталиях самок. Из этого предположения вытекает гипотеза о механизме «ключ-замок» в системе спаривания насекомых.

Однако систематиками отмечено, что, если самцы часто имеют сложные внешние гениталии, необходимые для охвата брюшка самки, то гениталии самок имеют обычно более простое строение (Robson, Richards, 1936, цит. по: Shapiro, Porter, 1989). Поэтому многие исследователи не отмечали специфических корреляций между структурами в половом аппарате самцов и самок. Ряд исследователей, отвергая гипотезу «ключ-замок», выдвигали альтернативные гипотезы происхождения сложных генитальных структур (Shapiro, Porter, 1989). Основные альтернативные гипотезы – влияние полового отбора на эволюцию гениталий (Eberhard, 1985; Arnqvist, 1998), конкуренция полов (Chapman, et al., 2003; House, Levis, 2007) и плейотропный эффект. Eberhard (1985) аргументировал идею влияния полового отбора тем, что самки имеют склонность к спариванию с самцами своего фенотипа больше, чем с особями другого. В работе Хоскена и Стокля (Hosken, Stockley, 2003) критика гипотезы «ключ-замок» основана на предположении о неправильной трактовке морфологии полового тракта самки, генитальных связей во время копуляции и внутривидовой изменчивости формы гениталий. Например, размер и форма эдегуса у двух видов дрозофил, питающихся на кактусах, подвержены значительной фенотипической изменчивости, которая, особенно у одного вида, оп-

ределяется генетически (Soto et al., 2007). Их данные, как считают авторы, противоречат гипотезе «ключ-замок», подтверждая гипотезу плейотропии.

Главной задачей механизма «ключ-замок» является защита генома вида от проникновения чужеродных генов на начальном этапе спаривания, до передачи спермы. По гипотезе «ключ-замок» половые структуры самцов и самок должны эволюционировать вместе, и поэтому они являются объектом действия стабилизирующего отбора. Так, Буланже (Boulangè, цит. по: Shapiro, Porter, 1989) в 1924 г. показал, что по степени изменчивости признака отмечается слабая корреляция между мало активными и активными частями гениталий. Существует долгая традиция использования морфологических особенностей внешних гениталий в систематике некоторых таксонов, однако признаки внутренних гениталий используются относительно недавно (Mikkola, 2008). Автор подчеркнул, что критические замечания, касающиеся соответствия гениталий самцов и самок, не учитывают роль внутренних гениталий в процессе спаривания. Гипотеза репродуктивной изоляции, то есть гипотеза «ключ-замок» предполагает жесткий отбор самок в направлении избегания спаривания их с самцами другого вида (Sirot, 2003). Развивая эту идею, автор приходит к заключению, что видоспецифическое соответствие морфологических систем спаривания недолго служит механизмом репродуктивной изоляции, поскольку возникают другие, в том числе поведенческие механизмы.

Механизм копуляции у трех видов совок (Noctuidae) впервые описали Каллахан и Чапин в 1960 г. (Callahan, Chapin, цит. по: Mikkola, 2008). Миккола (Mikkola, 1992) на совках подробно исследовал анатомическое соответствие внутренних гениталий самца и самки. Автор выявил ряд соответствий: диаметр, длина и размер эдеагуса соответствуют вагинальной части и дуктусу, т.е. семенному протоку копулятивной сумки. Апикальная часть эдеагуса, часто с килем, соответствует дистальной части протока копулятивной сумки, имеющей, кроме того, приемную сумку для кия. Юкста, поддерживающая эдеагус, часто имеет расширение, которое соответствует форме каудального края антевагинальной пластинки. Однако при изучении роли генитального аппарата часто остается неясным вопрос о значении отдельных кутикулярных образований для функциональной корреляции между гениталиями самцов и самок.

Исследования по изменчивости гениталий у всеядной листовертки (см. п. I.2.1) свидетельствуют о первоначальной системе «ключ-замок», состоящей из зубца «А» на эдеагусе самцов, и выступа «С» для упора конца эдеагуса у самок. Это подтверждается меньшей степенью из-

менчивости в расположении зубца «А» при воздействии ионизирующего излучения и большей долей в популяции самок, относящихся к фенотипу «С».

Анализ возможного механизма копуляции имаго всеядной листовертки показал, что зубец «Б» необходим для правильного направления эдеагуса вдоль продольного вдавливания кутикулы внутри антрума (рис. 7, 1-ПВ, 2 – показано стрелкой). Зубец «А» служит фиксато-

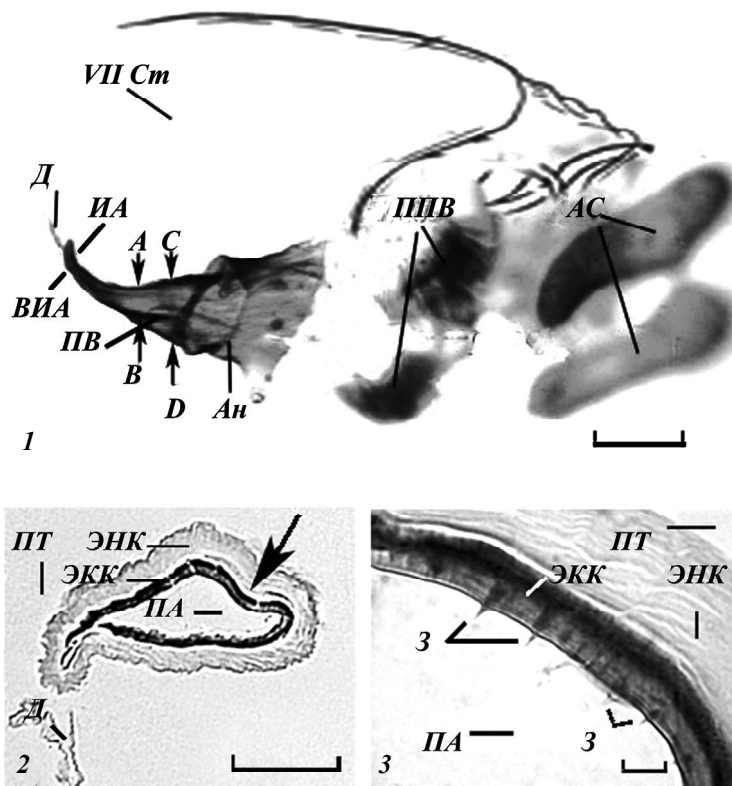


Рис. 7. Строение гениталий у самок всеядной листовертки *Archips podana* Scop. (методы световой микроскопии): 1 – общий вид гениталий самки (фото + прорисовка стернита); 2 – поперечный срез антрума по линии АВ; 3 – поперечный срез антрума по линии CD с зубчиками на экзокутикуле; Ан – антрум; АС – анальные сосочки; ИА – апикальный изгиб антрума; ВИА – выступ апикального изгиба; ПВ и стрелка на рис. 2.2 – продольное вдавливание кутикулы; ПШВ – подушкоподобные выпячивания (лопасти) поствагинальной пластинки; Д – дуктус; 3 – зубчики; ПА – полость антрума; ПТ – полость тела самки; Cm – стернит; ЭКК – экзокутикула; ЭНК – эндокутикула. Масштаб: 1 – 300 мкм, 2 – 100 мкм, 3 – 10 мкм.

ром эдеагуса в апикальном изгибе антрума (рис. 7, *ИА*). Благодаря совместному действию этих зубцов везика эдеагуса располагается напротив семенного протока самки (рис. 7, 1, 2, *Д*) и фиксируется на то время, которое необходимо для передачи самке сперматофора. Согласно предполагаемому механизму копуляции, кутикулярные выросты на изгибе антрума (рис. 7, 1, *ВИА*) необходимы для упора эдеагуса. У самцов, исходя из вышесказанных предположений, зубец «А» функционально более важен для спаривания, чем зубец «Б», что и подтверждается степенью изменчивости этих признаков под воздействием радиации. Отсутствие зубца «А» может снижать точность фиксации генитальных аппаратов. Физиологическое значение наличия двух кутикулярных выступов на антруме (фенотип «D») может быть связано с некоторой «неопределенностью» фиксирования эдеагуса без апикального зубца в гениталиях самки.

Было отмечено, что в лабораторной культуре доля самок фенотипов «L» и «D» была меньше, чем самок фенотипа «C». При изучении механизма наследования исследуемых признаков было отмечено увеличение доли самцов «Б» в потомстве от самок фенотипа «D» (Сафонкин, Куликов, 2001). Эти корреляции свидетельствуют об одновременном закреплении латерального зубца и двух кутикулярных выступов антрума как функционально значимых признаков в процессе эволюции полового аппарата у всеядной листовёртки.

Не следует считать, что система «ключ-замок» имеет абсолютный положительный эффект при спаривании, поскольку всегда присутствует определенная степень изменчивости признаков. Однако механизм, включающий направляющие и фиксирующие структуры, способствует лучшей сопоставимости везики и протока копулятивной сумки.

При изучении особенностей строения кутикулы эдеагуса в его дорзолатеральной части дистальной половины, в области расположения латерального зубца, были обнаружены мелкие многочисленные шипики (Козлов, Моторкин, 1987). Авторы предположили, что эти мелкие кутикулярные образования не выполняют сенсорной функции. Однако нами было обнаружено, что и внутри полости антрума находятся мелкие зубчики (рис. 7, 3-3). Область их расположения приблизительно соответствует области расположения шипиков на эдеагусе. Таким образом, можно предположить, что кутикулярные поля с шипиками и зубчиками имеют сенсорную функцию. Аналогичные сенсорные поля характерны для эдеагуса самцов сосновой совки (рис. 1). Эти данные подтверждают важность соответствия именно внутренних частей генитальных аппаратов самцов и самок.

Морфологическая сложность может быть объяснена не только гипотезой «ключ-замок», но также гипотезой конфликта полов. При изучении механизма копуляции муравьевидки *Sepsis cynipsea* L. (Diptera, Sepsidae) было выдвинуто предположение о том, что самцы активно вредят самкам, используя кутикулярные выросты гениталий для увеличения собственного репродуктивного успеха, что подтверждает гипотезу о конфликте полов (Blanckenhorn et al., 2002). Авторы считают, что функция шипов и зубцов состоит в затруднении или небезопасном разъединении половых аппаратов самцов и самок. Латеральный зубец у всеядной листовертки, по аналогии с *Sepsis cynipsea*, мог возникнуть первоначально и как структура для повреждения кутикулы на внутренней поверхности антрума самок. Поэтому самки во время призыва должны выбирать для спаривания самца определенного фенотипа. Эволюционное развитие системы «ключ-замок» не отрицает, кроме того, и влияние защитного отбора самок на лучшего самца. В случае с всеядной листоверткой отбор мог пойти по закреплению нового фенотипа – с латеральным и апикальным зубцами. Достоверное влияние фенотипа самки «D» на частоту появления самцов фенотипа «B» в ее потомстве предполагает возможное сцепление генетических систем, отвечающих за морфологическое проявление этих признаков (Сафонкин, Куликов, 2001).

Из табл. 1 и 2 следует, что при монандрии для всеядной, пестрозолотистой *A. xylostearia*, свинцовополосой *Ptycholoma lecheana*, серой листовенничной листовертки *Zeiraphera diniana* и яблонной плодоярки *Cydia pomonella* около половины всех самок оплодотворяется. Ниже успех оплодотворения был у розанной листовертки *A. rosana*. Важным отличием боярышниковой *A. crataegana*, дымчатой *Choristoneura diversana*, смородинной кривоусой, плодовой листовертки *Hedya nubiferana* и восточной плодоярки *Grapholytha molesta* от выше указанных видов является высокий процент спарившихся самок в варианте опыта 1 самец – 1 самка. Репродуктивный успех у этих видов определяется на прекопулятивном уровне и зависит от поиска самки самцом и от поведения ухаживания, то есть от особенностей хемотреники. Поэтому морфология генитального аппарата самцов у этих видов достаточно простая.

Таким образом, проходя этапы конкуренции полов, полового отбора, соответствия внутренних гениталий («ключ-замок»), вид формирует не только механические, но и поведенческие механизмы функциональной связи полов. Известно, что у низших чешуекрылых существует полиморфизм в морфологии структур, связанных с половым

поведением. Например, у стеблевых мотыльков рода *Ostrinia* (Hbn.) отмечена межвидовая изменчивость среднего членика ноги, несущего андрокониальные чешуйки, выделяющие вещества, активизирующие половое поведение самок (Фролов, 1991). Предполагается, что фенотипические признаки, которые самцы и самки используют для определения партнера при спаривании, могут быстро эволюционировать во время видообразования, но мало меняться внутри вида (Gavrilets, 2000; McPeck, 2008). Фенотипическая структура популяции, в том числе и по морфологическим признакам репродуктивного аппарата, находится в дальнейшем под действием стабилизирующего отбора и меняется пределах внутривидового разнообразия.

Зубцы на эдеагусе и выступы на антруме необходимы для процесса спаривания и свидетельствуют о наличии механизма «ключ-замок», который основан на соответствии внутренних гениталий самца и самки. Фенотипическое разнообразие морфологических структур закреплялось в процессе эволюции вида постепенно.

1.2.3. Схема наследуемости признака у всеядной листовертки

Наследуемость фенотипических признаков всеядной листовертки, рассматриваемых в работе, иллюстрируется материалом, собранным как из разных частей ареала, так и с различных кормовых растений. Ранее на представителях 10 видов листоверток было показано, что ядро содержит 30 хромосом (Robinson, 1971). Пол самца, как и у остальных чешуекрылых, определяется ZZ хромосомами, самок – ZW хромосомами, то есть самки являются гемизиготными, что предполагается нами и для всеядной листовертки.

Мы предлагаем обозначить аллель, ответственный за проявление морфологического признака – зубца («prong»), как P. Следовательно, аллель, ответственный за признак «зубец А» – как P¹, «зубец Б» – P². В гомозиготном состоянии фенотипически должен проявиться зубец на конце эдеагуса (P¹P¹), либо сбоку (P²P²), тогда как в гетерозиготе (P¹P²) должны проявиться оба зубца (табл. 5).

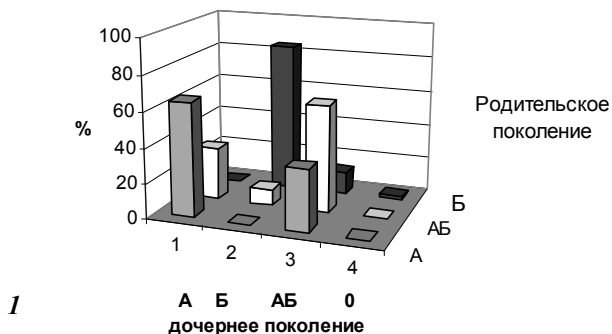
Эти предположения подтверждены материалами многолетнего анализа (1999–2010 гг.) по наследованию фенотипических признаков в чередующихся поколениях всеядной листовертки. Когда в родительской паре были самцы морфологических фенотипов «А» либо «Б», в их потомстве представлены как свои фенотипы, так и промежуточный «АБ». В потомстве самцов «АБ» представлены особи трех фенотипов. Отметим, что только в потомстве самцов «Б» был самец морфологического фенотипа «0» (рис. 8. 1).

Таблица 5. Схема возможных вариантов появления фенотипического признака «расположение и количество зубов на эдеагусе»

Генотип ♀ \ Генотип ♂	P ¹ P ¹	P ² P ²	P ¹ P ²
	Фенотипы		
P ¹ P ¹	А	АБ	А, АБ
P ² P ²	АБ	Б	Б, АБ
P ¹ P ²	А, АБ	Б, АБ	А, Б, АБ

На рисунке 8. 2 показано распределение изучаемого потомства по морфологическим фенотипам самок. В потомстве самок всех четырех анализируемых фенотипов представлены все три основных фенотипа

Модель наследуемости морфологического признака фенотипа самцов по самцам родительского поколения



Модель наследуемости морфологического признака фенотипа самцов по самкам родительского поколения

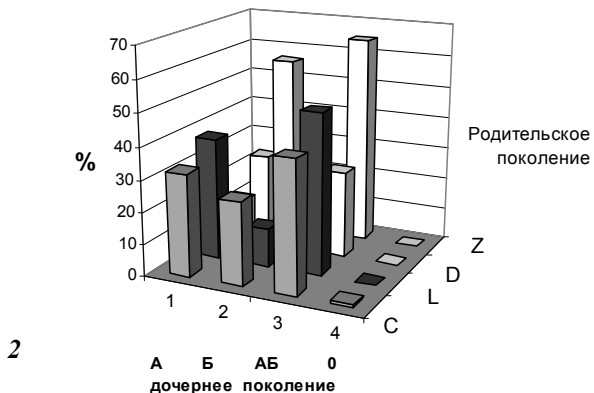


Рис. 8. Наследуемость морфологических признаков фенотипов самцов всеядной листовёртки по результатам лабораторных экспериментов.

самцов. Это свидетельствует об отсутствии прямой связи между фенотипами самцов и самок. Тем не менее, отмечается увеличение доли самцов «Б» в потомстве самок фенотипа «D» в отличие от потомства других самок. Фенотип самцов «Б» выступает в данном случае как антагонист остальным фенотипам, уменьшая их долю в потомстве. Тест χ^2 демонстрирует достоверное сходство соотношений фенотипа «Б» и остальных фенотипов в потомстве самок «С», «L», «Z» ($\chi^2 \leq 1.45$; d.f. = 1; $p > 0.20$), а также достоверное отличие доли фенотипа «Б» в потомстве самок фенотипа «D» от таковой у других самок ($\chi^2 \geq 9.42$; d.f. = 1; $p < 0.002$). Следует отметить, что форма кутикулярных выступов у самок, относящихся к группам «С» и «L», значительно варьирует не только у особей одной генерации, но и у самок дочернего поколения от одной родительской пары. Это свидетельствует об участии комплекса генов в формировании данного признака.

Наблюдаемое в эксперименте расщепление признака «расположение и количество зубцов на эдеагусе» соответствует нормальному распределению, контролируруемому одним геном с двумя аллелями, расположенным в аутосомной группе сцепления. При этом признак «отсутствие зубцов» (0) соответствует признаку «зубец «Б», т.е. является крайним проявлением невыраженности данной структуры в фенотипе.

На примере наследования цветовых форм у куколок, цвета глаз имаго у ряда чешуекрылых было показано, что гены, ответственные за исследуемые признаки, могут располагаться как в аутосоме, так и половой хромосоме (Robinson, 1971). Аутосомная локализация гена, контролирующего морфологические особенности структур, связанных с половым поведением, отмечена для щетинконосного мотылька *Ostrinia scapulalis* (Wlk.) (Lepidoptera: Pyraustidae) (Фролов, 1981). Проведенный автором генетический анализ таксономического признака «крупная голень» показал, что данный признак наследуется по принципу менделевского расщепления и расположен в аутосоме.

Ген, контролирующий признак «расположение и количество зубцов на эдеагусе», у всеядной листовертки наследуется по типу моногенного диаллельного расщепления. Ген расположен в одной из аутосомных групп сцепления. Гомозиготные самцы несут один из зубцов, гетерозиготные – оба. В потомстве гомозиготных, по исследуемому признаку, самцов и самок могут быть особи одного гомозиготного или только гетерозиготного фенотипа. В потомстве от гетерозиготного генотипа – как гомозиготные, так и гетерозиготные особи. Для самок четких закономерностей наследования кутикулярных выростов антрума выявить не удается, что связано с полигенным наследованием признака.

1.2.4. Полиморфизм и стратегии выживания особей популяции

Большинство видов состоит из географических подвидов, особи которых легко скрещиваются внутри одного, но труднее – между различными подвидами. Образование таких подвидов связывают с полиморфизмом популяций. Считается, что сначала в процессе разделения подвидов важную роль играет расстояние между локальными подвидами, затем различия в условиях окружающей среды, и только потом включается репродуктивное поведение особей (Алтухов, 1997; Richards, 1961; Robinson, 1971). Данная концепция основана на существовании между разными группами особей популяции относительной эколого-этологической, морфофизиологической и генетической изоляции (Тимофеев-Ресовский и др., 1977). В тоже время считается, что для неразделенной популяции репродуктивный полиморфизм поддерживает единство генотипического состава популяции и препятствует образованию на основе полиморфизма группового разнообразия (Берг, 1957).

На основании многочисленных исследований была разработана концепция адаптивной популяционной стратегии, подразумевающая совокупность популяционных параметров, приспособленных к определенным компонентам среды (Айала, 1981). Существенным для понимания процессов в системе популяция – среда является наличие неоднородности среды, или «зернистости» (Levins, 1968). Исходя из концепции адаптивной популяционной стратегии, полиморфизм обеспечивает регуляцию постоянных взаимодействий в системе популяция – среда (Сергиевский, 1988). Автором была высказана гипотеза, что при взаимодействии со средой организмы могут придерживаться стратегии «крупного зерна», когда среда воспринимается обобщенно, а приспособление достигается за счет неспецифических адаптивных механизмов, либо за счет специфических механизмов, обеспечивающих стратегию «мелкого зерна». В свете данных представлений в популяции существуют разные группы особей – генералисты и специалисты (Frolov, 1995; Tienderen, 1991). Например, разница их пищевых стратегий в том, что при дефиците корма насекомые-специалисты разлетаются или пережидают период дефицита, в то время как насекомые-генералисты начинают использовать альтернативные, часто менее пригодные виды корма (Papaž, 2000). На уровне вида различия между специалистами и генералистами кажутся четкими (Francis et al., 2000; Lee et al., 2003). Однако среди фитофагов, на видовом уровне являющихся полифагами-генералистами, некоторые популяции и даже особи с определенным генотипом используют только часть возможных видов кормовых растений. Между особями таких видов имеется значитель-

ный уровень генетической изменчивости по относительной приспособленности их к различным растениям (Dopman et al., 2002; Via, 1990). Для *Euphyaryas editha* (Lepidoptera: Nymphalidae) описано несколько степеней специфичности по питанию на растениях, связанных с переходом от поведения генералиста к поведению сильного специалиста (Singer, 1983).

Давно отмечена многовекторность влияния полиморфизма на жизнедеятельность организма. Для стеблевых мотыльков рода *Ostrinia* (Hbn.) (Lepidoptera: Pyraustidae) признак-маркёр разделения близкородственных видов – размер голени – связан с особенностями репродуктивного поведения, различиями в выборе растения-хозяина, срокам развития (Фролов, 1984, 1989a). На внутривидовом уровне был отмечен полиморфизм в цветовой вариации окраски куколок *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae) (Stehr, 1954, цит. по Robinson, 1971). Эксперименты со скрещиванием особей разных цветковых форм показали, что ген, определяющий данный признак, расположен на половой хромосоме. Однако необычное соотношение желтых и зеленых куколок самцов в потомстве свидетельствует о взаимодействии данного гена с аутосомным геном. Плейотропное действие некоторых генов, определяющих конкретные морфологические признаки, исследовано для мельничной или амбарной огневки *Anagasta (Ephestia) kühniella* (Hbn.) (Lepidoptera: Pyralidae) (Robinson, 1971). Например, у данного вида обнаружена аллель *a* – «красные глаза». Показано, что для гомозиготных особей по этому локусу характерен более длительный период развития, иная кривая частоты отрождения имаго в течение дня, что связано с сильным отрицательным влиянием некоторых факторов среды в течение онтогенеза. Плейотропное действие генов известно у насекомых разных отрядов: *Harmonia axyridis* (Pal.) (Coleoptera: Coccinellidae) (Soares et al., 2001), *Marchalina hellenica* (Hemiptera: Margarodidae) (Margaritopoulos et al., 2003), *Mastotermes darwiniensis* (Froggatt) (Isoptera: Mastotermitidae) (Goodisman, Crozier, 2003).

Генетические корреляции могут действовать не только внутри объединенного эволюцией комплекса признаков (Lande, 1979), но и влиять на эволюцию полового диморфизма (Lande, 1980), а также на адаптацию к многофакторной окружающей среде (Via, 1987a; Via, Lande, 1985; 1987), на поведение при спаривании (Kirkpatrick, 1987). Избирательность выбора полового партнера при спаривании в связи с полиморфизмом популяции была показана, например, для листоеда *Lochmaea caprea* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae) (Гриценко и др., 1983). Генетические корреляции определяют устойчивость к инсектицидам (Махоткин, Махоткина, 2006; Ambrose, Maran, 2001; Kwon et al., 2004). Например,

отмечена связь изменчивости ферментов эстераз внутри цветковых форм тли *Myzus persicae* (Sulzer) (Hemiptera: Aphididae) и степенью устойчивости насекомых к инсектицидам (Shigehara, Takada, 2003).

Для некоторых фенотипических признаков с неопределенным наследованием предположено существование эпигенетической изменчивости (Cherdantsev et al., 1996).

В литературе по популяционной фенетике часто поднимается вопрос о гомеостазе полиморфных популяций и механизмах его поддержания (Новожинов, Михайлов, 1998; Шмальгаузен, 1968; 1982; Hartl, 1980; Mousseau, Roff, 1987; Roff, Mousseau, 1987). Считается, что в природных популяциях существует оптимум генетического разнообразия, отклонение от которого в любую сторону приводит к неблагоприятным биологическим последствиям (Алтухов, 2003; Алтухов и др., 1996; Алтухов, Бланк, 1999). Поэтому исследование механизмов поддержания гомеостаза полиморфных популяций является актуальным вопросом популяционной фенетики.

На фенотипическом уровне изменчивость, обнаруживаемая на уровне белков и ДНК, проявляется в виде изменчивости количественных признаков. Изменчивость может поддерживаться разными формами отбора: преимуществом гетерозигот, частотно-зависимым отбором, отбором в гетерогенной среде и др. (Dobzhansky, 1970; Lewontin, 1974). На модельных объектах – малярийных комарах рода *Anopheles* - показан разнонаправленный отбор в пользу того или иного генотипа на разных стадиях онтогенеза (Стегний, 1991). Один из возможных механизмов поддержания внутривидового полиморфизма насекомых-фитофагов предложен Фроловым (1991). Он считает, что полиморфизм поддерживается, когда селективные преимущества обеспечивает и генерализованная, и специализированная стратегия использования кормового растения. Высказано предположение, что существует два механизма поддержания полиморфизма – блочная организация генома и нарушение панмиксии (Креславский, 1984). Важную роль в поддержании генного разнообразия некоторые исследователи отдают отрицательным генетическим корреляциям между компонентами приспособленности к внешним условиям (Rose, Chalesworth, 1981; Scheiner, Liman, 1989; Traw, 2002). Поэтому универсального механизма сохранения изменчивости в природных популяциях не существует (Имашева, 1998).

Таким образом, несмотря на многочисленные исследования, механизмы поддержания внутривидового разнообразия, связанные с половым поведением, а также роль репродуктивного поведения в аспекте степени специализации насекомых требуют изучения у каждого анализируемого вида.

1.3. Биологическое значение феромонов

Существует гипотеза, что ориентация насекомых в пространстве зависит от внутреннего побуждения организма, называемого мотивацией, и наличия определенных факторов внешней среды (Рук-во по физиологии ..., 1977). У насекомых преобладают три группы мотиваций – выбор оптимальных условий обитания, поиск пищи, поиск полового партнера. Для листоверток основной процесс жизнедеятельности имаго заключается в поиске полового партнера. Поэтому, из всех возможных факторов биохимического уровня, ответственных за репродуктивное поведение листоверток, наиболее актуально анализировать феромоны, которые обеспечивают хемокоммуникацию особей. Зрение и обоняние для насекомых являются важнейшими инструментами анализа окружающего мира, причем хеморецепция - восприятие химических стимулов – относится к одной из древнейших видов чувствительности (Рук-во по физиологии ..., 1977). Спектр запахов и веществ контактного действия, воспринимаемых хеморецепторными органами насекомых, чрезвычайно широк. Поэтому поведение, предусматривающее выбор места обитания, пищи, поиск полового партнера, например для низших чешуекрылых, почти полностью основано на оценке запахов (Visser, 1986).

Особое значение в жизни насекомых имеют вещества, выделяемые специальными железами в окружающую среду и воздействующие на других особей. Для таких веществ немецкие энтомологи П. Карлсон и М. Люшер предложили термин «феромон» (Рук-во по физиологии ..., 1977). Первоначально феромоны подразделяли на половые, пищевые и стимулирующие откладку яиц (Джекобсон, 1976). Однако насекомым они необходимы и для сигнализации об опасности, мечения пути к источнику пищи, привлечения к подходящему укрытию, регулирования физиологического состояния организма и т.д. (Скиркявичус, 1986). В дальнейшем были открыты вещества – афродизиаки, выделяемые самцами в период предкопуляционного поведения и стимулирующие половую активность самок (Гричанов, 2002; Birch, 1974). Для представителей разных отрядов были выделены феромоны агрегации: у жуков (Levinson et al., 1978), комаров-звонцов *Chironomus riparius* (Diptera: Chironomidae) (Downe, Caspary, 1973). С помощью метода электроантеннограмм (Behan, Schoonhoven, 1978), было исследовано влияние запаха личинок и куколок на привлечение самок и откладку ими яиц (Gentry, Well, 1982), и репеллентные свойства запаха яиц (Klijnstra, Bruggemann, 1986). Например, оптимизация места откладки яиц у самок *Spodoptera littoralis* (Boisd.) (Lepidoptera: Noctuidae)

(Hansson, 1995) и мельничной огневки *Anagasta (Ephestia) kühniella* (Hbn.) (Lepidoptera:) (Ахаев, 2005) зависит, в том числе, и от производящего отпугивающее действие запаха экскрементов личинок. Открыты следовые феромоны у гусениц чешуекрылых (Crump et al., 1987). Но наиболее детально изучена система коммуникации между самкой и самцом, что отражает особую биологическую значимость данного вида химической коммуникации насекомых (Буда, 1991).

Многочисленные наблюдения подтвердили гипотезу, что поиск полового партнера у низших чешуекрылых осуществляется с помощью половых феромонов, выделяемыми самками. В настоящее время различают до 11 стадий поведения самца при обнаружении запаха феромона (Shorey, 1976), среди которых выделяют движение антенн, вибрацию крыльями, зигзагообразный полет, визуальное обнаружение объекта с самкой и самой самки, посадку, предкопуляционное и копуляционное поведение. Каждая стадия, возможно, находится под влиянием запаха определенного компонента феромона, ответственного за данную двигательную реакцию самца. Это согласуется с тем фактом, что, например, у самок сетчатой листовертки *Adoxophyes orana* (F.R.) было обнаружено сначала 9 (Guerin et al., 1981), а позднее до 20 компонентов полового феромона (Guerin et al., 1986). Поэтому, если первоначально химический язык насекомых представлялся однословным – одно слово – феромон – несет весь смысл сообщения, то при многокомпонентности феромонов и множественности воспринимающих их рецепторов становится ясно, что процесс хемокоммуникации сложен и мало изучен (Roelofs, 1979; Linn et al., 1986). Многокомпонентность феромонов показана для абсолютного большинства исследованных видов листоверток (Witzgall et al., 2004).

Для классификации компонентов половых феромонов разными исследователями были предложены различные принципы. Например, по удельному весу половые феромоны состоят из макро- и микрокомпонентов, ответственных, соответственно, за дальнюю (более 1 м) и ближнюю ориентацию самцов (Ando et al., 1981; Roelofs, Cardé, 1977). Релофсом (Roelofs, 1976) была предложена классификация феромонных компонентов, основанная на поведении. Автор предложил разделять компоненты на первичные и вторичные. Первичные – компоненты полового феромона, активные на дальнем расстоянии. У некоторых видов только эти вещества ответственны за реакцию копуляции. Вторичные – половые компоненты не вызывающие первичной реакции полетного аномотаксиса, но их комбинация с первичными компонентами необходима для других аспектов поведения, среди которых по-

садка, складывание крыльев, копуляция. Гипотеза подтверждена рядом примеров. Так, для восточной плодоярки *Grapholitha molesta* (Busck.), *цис*-8- и *транс*-8-додеценил ацетаты в соотношении 93:7 необходимы для ориентации на дальнем расстоянии, додеканол или *цис*-8-додеценол ответственны за приземление и другие близкодистанционные ответы, включая складывание крыльев и вытягивание пениса (Charlton, Cardé, 1990a).

Особое место в исследованиях было отведено изучению распространения запаха феромона в воздухе (Скиркявичус, 1986; Elkinton, Cardé, 1984) и механизмам ориентации насекомых на источник феромона (Cardé, Charlton, 1984). Эти исследования основаны на гипотезе о последовательном влиянии компонентов феромона на половое поведение, предложенной Шореем (Shorey, 1976). В отличие от гипотезы Шорея, Линн с соавторами (Linn et al., 1986) предполагали, что вся смесь компонентов феромона увеличивает чувствительность имаго и их полетную реакцию, как на дальнем, так и на ближнем расстоянии.

1.3.1. Особенности хемокоммуникации самцов разных фенотипов всеядной листовертки

Изучение изменчивости в реакции на компоненты полового феромона всеядной листовертки было основано на учетах самцов разных фенотипов, отловленных на синтетические аттрактанты. Для западноевропейских популяций всеядной листовертки наиболее привлекательным считался аттрактант, состоящий из равного соотношения *цис*-11- и *транс*-11-тетрадеценилацетатов (*цис*-11- и *транс*-11-ТДА) (Persoons et al., 1974). На Европейской территории России лучше привлекал аттрактант из *цис*-11- и *транс*-11-ТДА в соотношении 63:37 (Мыттус, Гранат, 1983).

Результаты многолетних наблюдений доказывают, что именно спиртовые изомеры *цис*-11- и *транс*-11-ТДА играют положительную роль в аттрактивности самцов всеядной листовертки (Сафонкин, Быков, 1995).

Эксперименты с разным составом компонентов аттрактанта в смеси показали, что количество самцов, реагирующих на трехкомпонентный аттрактант, содержащий микрокомпонент – *цис*-11-тетрадеценол (*цис*-11-ТДол), на порядок превышает количество самцов, реагирующих на двухкомпонентный аттрактант, состоящий только из *цис*-11-/*транс*-11-ТДА (Сафонкин, 1998) (рис. 9, столбцы 1 и 3).

При добавлении этого изомера количество пойманных самцов в ловушку сопоставимо с уловистостью самок (рис. 9, столбцы 3 и 5). В два раза хуже привлекла 4-х компонентная смесь с добавлением *цис*-11-/*транс*-11-ТДол, еще хуже добавка одного *транс*-11-ТДол (рис. 9, столбцы 4 и 2).

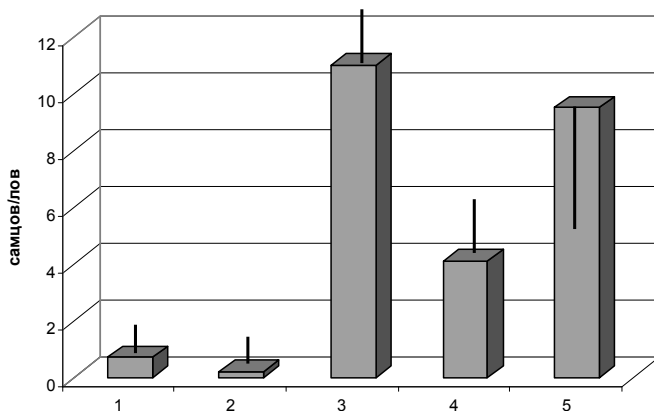


Рис. 9. Количество самцов всеядной листовёртки, отловленных ловушками с различными составами и девственными самками (по результатам экспериментов 1993–1996 гг.). По оси абсцисс – варианты опыта: 1 – макрокомпоненты *цис*-11/*транс*-11-ГДА в соотношении 63:37, 1 мг; 2 – макрокомпоненты 1 мг + *транс*-11-ГДол, 0,05 мг; 3 – макрокомпоненты 1 мг + *цис*-11-ГДол, 0,05 мг; 4 – макрокомпоненты 1 мг + микрокомпоненты *цис*-11: *транс*-11-ГДол 63:37, 0,05 мг; 5 – девственные самки; вертикальные линии $X_{cp} \pm S_{cp}$; по оси ординат – количество самцов на ловушку за учет.

Линии трендов на рисунках 10-12 позволяют оценить различия в оптимумах привлечения самцов разных фенотипов к многокомпонентным аттрактантам.

Для самцов фенотипа «Б» было показано, что наиболее привлекательным для самцов был аттрактант, где количество микрокомпонента

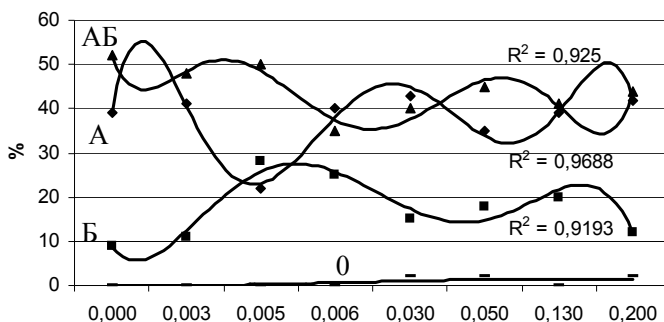


Рис. 10. Изменчивость в аттрактивности самцов всеядной листовёртки 4-х фенотипов (А, Б, АВ, О) при разных количествах *цис*-11-ТДола в смеси. По оси абсцисс – количество *цис*-изомера спирта (в мг) в 2-, 3-, 4-х компонентных аттрактантах к 1 мг макрокомпонентов; по оси ординат – % соотношение самцов разных фенотипов в уловах.

цис-спирта в смеси составляло около 0,005–0,006 мг на 1 мг макрокомпонентов (0,5–0,6%) (рис. 10). Самцы фенотипа «Б» также активно реагируют на минимальное количество *транс*-11-изомера спирта в аттрактанте (рис. 11). При этом соотношении компонентов отмечено минимальное количество отловленных самцов фенотипа «А».

В отличие от самцов фенотипа «Б», самцы фенотипа «А», лучше реагируют на более высокое содержание спирта. Доля самцов фенотипа «А» в уловах повышается с 30% до 50% при увеличении количества *транс*-11-ТДола в аттрактанте от 0,5 до 20% (рис. 11).

При добавлении смеси *цис*-11-/*транс*-11-ТДолов происходит сглаживание различий в количестве отловленных особей разных фенотипов по сравнению с добавлением отдельного спирта (рис. 12). Для самцов фенотипа «АБ» различия в уловистости ловушек с разными аттрактантами менее выражены, однако аттрактивность 3- или 4-компонентных аттрактантов обычно ниже, чем двухкомпонентных составов, содержащих *цис*-11-/*транс*-11-ТДА (рис. 10–12) (Сафонкин, 1998).

В отличие от привлечения самцов фенотипа «Б», лёт самцов фенотипа «0» в ловушки отмечен при более высоких дозах спирта в аттрактанте, не меньше чем 3–5% *цис*-11-ТДол в смеси (рис. 10, 12).

Результаты свидетельствуют, что самцы всех фенотипов положительно реагируют на добавление *цис*-11-ТДол к основным компонентам феромона. Наличие спиртов в половом феромоне самок известно для ряда видов листоверток (McDonough et al., 1987; Rotundo et al., 1991; Slessor et al., 1987). Например, из 33 видов листоверток, летающих

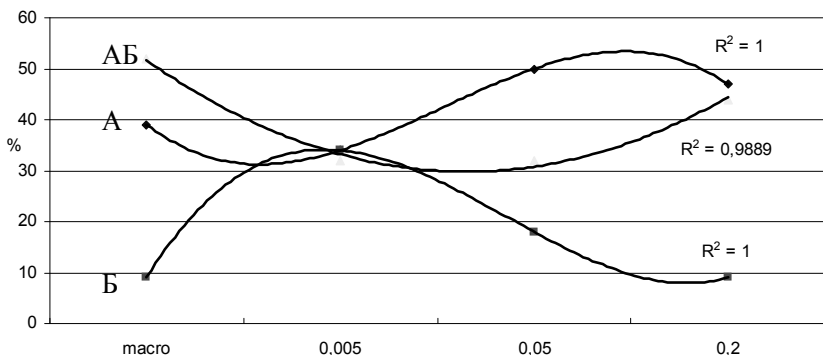


Рис. 11. Изменчивость в attractiveness самцов всеядной листовертки 3-х фенотипов (А, Б, АБ) при разных количествах *транс*-11-ТДола в смеси. По оси абсцисс состав аттрактанта: масго – макрокомпоненты аттрактанта (1 мг) + – добавка микрокомпонента (в мг) к макрокомпонентам, по оси ординат – доля самцов разных фенотипов в уловах.

на различные исследованные синтетические аттрактантные смеси, у 19 видов самцы отлавливались на смеси, в которых в качестве добавки присутствовал *цис*-11-тетрадеценол, а у 14 видов – нет (Булеза и др., 1986). Это свидетельствует, что микрокомпоненты – спирты – имеют определенное, иногда важное, значение в половом поведении самцов.

Однако в связи с тем, что всеядная листовертка является полиморфным видом, поведенческая реакция самцов на самок или синтетические аттрактанты имела сложную зависимость. Существует положительная реакция некоторых самцов на *транс*-11-ТДол. Однако величина дисперсии по количеству отловленных ловушками бабочек показывает, что *транс*-11-ТДол, в отличие от *цис*-11-ТДола, является менее “приспособленным” веществом для процесса репродуктивного поведения самцов всеядной листовертки. Это подтверждено изучением полового поведения особей разных фенотипов вблизи аттрактанта. Например, 2% *транс*-11-тетрадеценола в аттрактанте вызвали половое поведение самцов на более дальнем расстоянии от капсулы. Поэтому в ловушки с таким аттрактантом самцы практически не залетали. Чаще были отмечены незигзагообразный подлет к диспенсеру, быстрое удаление от капсулы, не всегда отмечалось трепетание крыльев. В то же время аттрактант с *цис*-изомером спирта вызывал полное половое поведение особей: зигзагообразный подлет к диспенсеру, вращающийся танец около капсулы, трепетание крыльев, выдвижение копулятивного аппарата.

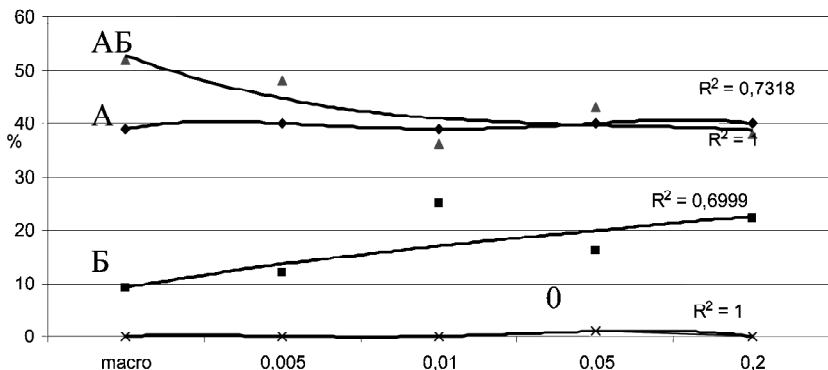


Рис. 12. Изменчивость в аттрактивности самцов всеядной листовертки 4-х фенотипов (А, Б, АБ, О) при разных количествах *цис*-11/*транс*-11-ТДола в смеси. По оси абсцисс – количество *цис*-/*транс*-изомеров спирта (в мг) в 2-, 3-, 4-х компонентных аттрактантах к 1 мг макрокомпонентов; по оси ординат – % соотношение самцов разных фенотипов в уловах.

Как было показано выше, концепция адаптивной стратегии постулирует, что в пределах одного вида могут быть как группы особей генералистов, так и группы особей специалистов (Сергиевский, 1988; Via, 1990). По критерию привлекательности самцов к разным составам синтетического аттрактанта можно судить о степени специализации особей всеядной листовертки, относящихся к разным фенотипам. Самцы, маркируемые фенотипами «А» и «Б», относятся к насекомым-специалистам, поскольку они хорошо реагируют на 3,4-компонентные аттрактанты. Самцы фенотипа «АБ» – к насекомым-генералистам, хорошо привлекаемых аттрактантом, состоящим даже из двух макрокомпонентов.

Обилие самцов разных фенотипов в уловах закономерно меняется при добавлении или изменении доли того или иного микрокомпонента. Фенотипическое разнообразие популяции полиморфного вида листоверток определяется различиями в половом поведении особей разных фенотипов. Самцы фенотипа «Б» активнее привлекаются аттрактантом, содержащим 0,5% цис-11-тетрадеценола, самцы фенотипа «А» – содержащим до 20% транс-11-тетрадеценола. Для самцов фенотипа «АБ» различия в привлекательности на все варианты аттрактантов менее значительны. На популяционном уровне существует избирательность в спаривании, связанная с фенотипом и, соответственно, генотипом самца. В популяции всеядной листовертки самцы каждого фенотипа представляют собой отдельную структурную единицу со своими нюансами в половом поведении и оптимальным восприятием различных сочетаний минорных компонентов.

1.3.2. Применение синтетических аттрактантов для снижения численности вредителя

Самцы всеядной листовертки были собраны в клеевые феромонные ловушки в плодовых садах Крыма и около г. Скерневиче, Польша (Safonkin, Pluciennik, 2009). В работе были использованы клеевые ловушки с синтетическим аттрактантом, состоящим из цис-11-/транс-11-тетрадеценил ацетатов в соотношении 63:37.

Для многих видов листоверток в перепончатой выворачивающейся части эдегуса – везике – характерно наличие корнутусов: фиксированных или выпадающих игл (Загуляев и др., 1978). Выпадающие корнутусы характерны и для эдегуса всеядной листовертки (рис. 13, 1, 3). Отличительным признаком копулировавших самцов является отсутствие корнутусов в эдегусе (рис. 13, 2). Поэтому для каждой особи фиксировали наличие или отсутствие корнутусов в эдегусе.

Таблица 6. Доля самцов разных фенотипов с корнутусами, отловленных ловушками с цис-11-/транс-11-тетрадецилацетатами в соотношении 63:37

Вариант опыта, № ловушки	Всего отловлено	Из них не спаривавшихся, %			
		Всего	А	Б	АБ
Скерневиче, Польша, 2008					
1	11	54,5	44,4	100	50
2	10	10,0	0	-	20
3	25	28,0	29,4	-	25
4	63	44,4	45,4	-	42,1
5	42	42,8	42,3	-	43,7
6	19	63,1	62,5	-	66,7
Σ	170	40,5	42,7	100	40,4
Дабровиче, Польша, 2008					
1	15	6,7	9,1	0	0
2	13	15,4	11,1	0	33,3
3	45	37,8	36,7	-	40
4	55	49,1	47,4	-	52,9
5	19	73,7	80	-	25
Σ	147	36,5	41,7	0	40,5
Σ общая	317	38,7			
Симферопольский р-н, Крым, 1987					
1	23	47,8	-	45	50
2	5	0	-	0	-
3	2	50	-	50	-
4	3	66,7	-	33,3	-
Σ	33	42,4			

По материалам работы доля самцов с корнутусами, то есть не спаривавшихся особей, в среднем составляет около 40% (таб. 6).

При отлове ловушками в местах с высоким обилием самцов, когда отлавливали 20 и более особей, среднее количество неспарившихся самцов было $41,6 \pm 7,8\%$. Там, где в ловушки попадало менее 20 сам-



Рис. 13. Корнутусы в эдегусе. 1 – общий вид эдегуса с корнутусами, фенотип А. 2 – эдегус без корнутусов, видны их основания (ОК); 3 – эдегус с корнутусами (К). Масштаб: 1 – 200 мкм, 2 – 100 мкм.

цов, количество ранее не спаривавшихся было равно $37,8 \pm 29,3\%$. Статистическая обработка материала показала, что средние значения не различаются ($t_{st} = -0,31$, $df=13$, $p=0,76$). Однако в местах, где в ловушки попадало менее 20 самцов, отмечен больший разброс в результатах ($F=14,1$, $p=0,0097$). Количество не спаривавшихся самцов, отловленных в ловушки, было в одних случаях много ниже (0–10%), в других выше (до 70%) среднего значения. Эти результаты, при использовании ловушек с синтетическим аттрактантом, состоящим из двух макрокомпонентов, не зависели от места сбора и, соответственно, фенотипического состава популяции (табл. 6).

Известно, что половая активность самок в течение ночи наступает позже, чем у самцов, и, в тоже время, считается, что при наибольшем количестве привлекающих самок может возникнуть конкуренция между ними и клеевыми ловушками с синтетическим аттрактантом (Сметник, Шумаков, 1991; Howell, 1983). Это снижает отлов самцов ловушками. Также известно, что при низкой плотности популяции наличие микрокомпонентов в феромоне увеличивает вероятность успешного обнаружения самки (Сафонкин, 1998). Можно предположить, что при небольшом обилии не копулировавшие самцы в первую очередь реагируют на феромон самок. Поэтому доля неспаривавшихся самцов в некоторых ловушках с синтетическим аттрактантом была низкой. С другой стороны, избыточное попадание неспаривавшихся самцов в ловушки может произойти из-за более раннего вылета их в течение ночи. Большая часть самцов попадает в ловушки, когда призывная активность самок в данной микростации еще не высока.

Выражаем благодарность доктору З. Плуциенник (Институт садоводства и цветоводства) за сбор и предоставление материала из плодовых садов района г. Скерневиче, Польша.

Знание внутривидовой структуры вида и особенностей поведения особей разных фенотипов не только повысит точность прогноза численности, но и позволит использовать такие аттрактанты, которые снизят количество оплодотворенных самок в природной популяции.

1.3.3. Изменчивость состава полового феромона у самок листоверток

Считается (Kaissling, Thorson, 1980), что многокомпонентность феромонов и множественность рецепторов их восприятия позволяет насекомым иметь множество специфичных феромонов при сравнительно небольшом числе используемых веществ. Такая хемокоммуникационная система находится под сильным эволюционным контролем,

поэтому маловероятно, считают Рэлофс с соавторами (Roelofs et al., 2002), что изменение структуры феромона может быть адаптивным изменением на маленьком эволюционном шаге. Возможно поэтому, в феромоне самок восточной плодовой моли доля *транс*-8-додеценил ацетата стабильна и составляет около 4,2% от *цис*-8-додеценил ацетата (Lacey, Sanders, 1992). Низкая изменчивость в соотношении компонентов феромона отмечена для самок *Holomelina lamae* (Lepidoptera: Arctiidae) (Schal et al., 1987). Вероятнее, что структурные изменения в сигнальной системе насекомых на видовом уровне могут зависеть от большого эволюционного сдвига. Это позволяет особям одной популяции продуцировать феромоны, различающиеся по составу и соотношению входящих компонентов. Изменчивость в составе половых феромонов в популяциях одного вида из разных точек ареала отмечена у листовертков (Frerot, et al., 1979; Foster, Roelofs, 1987; Foster et al., 1989) и других чешуекрылых (Лебедева и др., 2005; Barrer et al., 1987; Haynes, Hunt, 1990; Tóth et al., 1992). Возможное влияние генотипа на изменчивость феромонов было исследовано для картофельной моли *Phthorimaea operculella* (Zel.) (Ono et al., 1989), кукурузного мотылька (Peña et al., 1988), совок (Hansson et al., 1990).

Итак, важным условием существования изменчивости является отсутствие селективного пресса против широкого восприятия самцами запахов, что дает возможность воспроизведения всех крайних значений состава феромонов у потомков (Barrer et al., 1987).

Проведенный анализ компонентного состава феромона, собранного над девственными самками всеядной листовертки весенних генераций определил присутствие макрокомпонентов: *цис*-11- и *транс*-11-ТДА и микрокомпонентов *цис*-11-ТДол и *транс*-11-ТДол (Сафонкин, Триселева, 2003; Сафонкин, Быков, 2006) (рис. 14, а).

В процессе анализа состава феромонов было предположено, что через генотип самцов может передаваться наследственная информация о соотношении макро- и микрокомпонентов феромона у самок дочернего поколения. Предположение основано на результатах эксперимента, т.к. в потомстве самца-родителя генотипа P¹P² (фенотип «АБ») доля микрокомпонентов в феромоне самок составляла 18,9% от макрокомпонентов, в то время как в потомстве самцов генотипа P²P² (фенотип «Б») только 2,8–4,5% (табл. 7).

У некоторых видов чешуекрылых была прослежена связь генотипа самки с составом выделяемого ею феромона. Исследования по изменению аттрактивности самок дочернего поколения были проведены при скрещивании близкородственных видов листовертков *Choristoneura fumiferana* и *Ch. pinus* (F.) (Sanders et al., 1977) и для гибридов кистех-

Таблица 7. Состав феромона самок дочернего поколения всеядной листовертки от самцов разных фенотипов

Фенотип самца-родителя*	Соотношение изомеров, %				
	<i>транс</i> -11-ТДол	<i>цис</i> -11-ТДол	<i>транс</i> -11-ТДА	<i>цис</i> -11-ТДА	Микро/макрокомпоненты
2002**					
Б (1; 4)	-	100	≈ 45	≈ 55	2,8
2003					
АБ (1; 3)	18,7	81,3	38,0	63,0	18,9
Б (2; 8)	25,7	74,3	37,2	62,8	4,48±0,49
2005					
АБ (1; 7)	≈ 90	≈ 10	50,1	49,9	3,3
Б (2; 9)	≈ 90	≈ 10	64,8	35,2	1,58±0,13

Примечание: * – В скобках указано число повторностей и общее число самок в опыте; ** – по методу анализа *цис*- и *транс*-изомеры ацетатов и спиртов не разделены (из работы Сафонкин, Триселева, 2003).

восток *Hemerocampa pseudotsugata* (MeDun.) и *H. leucostigms* (J. Smith) (Lepidoptera: Lymantriidae) (Grant et al., 1975). Было показано, что гибридные самки дочернего поколения выделяли феромон с промежуточ-

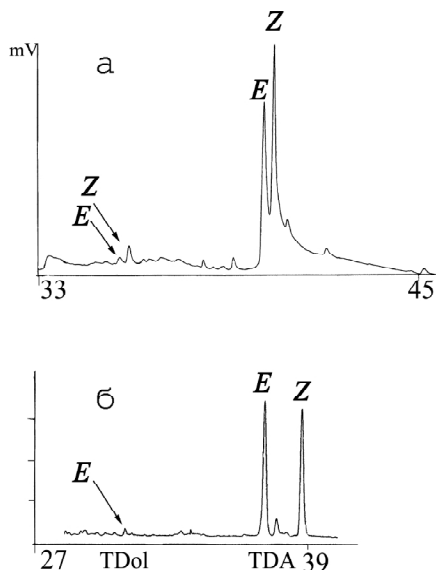


Рис. 14. Хроматограмма состава феромона всеядной листовертки от самок панмиксической лабораторной популяции (а) и после инбридинга (б). TDA – тетрадецилацетат, TDoI – тетрадецинол. Z,E – *цис*- и *транс*- изомеры соответствующих компонентов. По оси абсцисс – время удерживания вещества, по оси ординат сила сигнала.

ным, по сравнению с самками родительского поколения, соотношением компонентов. Детальное изучение химического состава феромонов у гибридов совок рода *Heliothis* показало материнское влияние на общее количество выделяемого феромона у потомков и то, что наследование четырех феромонных компонентов контролируется аутосомами (Teal et al., 1983).

В литературе нет данных, указывающих на связь состава феромона самки с ее фенотипом. Только недавно в исследованиях на жуках-щелкунах – крымском *Agriotes tauricus* Heyd. и плавневом *A. ponticus* (Step.) (Coleoptera: Elateridae), была прослежена связь фенотипа самки («dark» или «red») с изменчивостью в соотношении двух компонентов феромона (Зеленская, 2006). Одновременно было показано, что самцы одинаково реагируют на все варианты синтетических смесей из этих компонентов.

В отличие от репродуктивного поведения жуков-щелкунов, у стеблевого кукурузного мотылька была выявлена избирательность при спаривании (Фролов, 1982; Glover et al., 1987; Klum, Huettel, 1988). В природных популяциях кукурузного мотылька исследователями было выявлено три фенотипа самок, продуцирующих феромон с *цис*-11-ТДА и *транс*-11-ТДА в разных соотношениях. Частота аллеля, продуцирующего *цис*-изомер феромона была в 4 раза выше, чем частота аллеля, продуцирующего *транс*-изомер. Авторы сделали вывод, что малочисленность имаго с аллелями, продуцирующими *транс*-изомер и ответов на него в исследованных популяциях, показывает, что бабочки, наследующие эти аллели, одновременно наследуют и некоторую «неспецифическую ущербность».

Для бабочек озимой совки *Agrotis segetum* (Schiff.) (Lepidoptera: Noctuidae) было показано варьирование соотношения компонентов полового феромона как у отдельных самок, так и между двумя линиями совки (Лёфстедт, 1987). Эти данные отличались от результатов работы, проведенной на самках листовертки *Argyrotaenia velutinana* (Walk.), у которых наблюдали стабильное соотношение компонентов феромона (Miller, Roelofs, 1980). Поскольку ранее было выдвинуто предположение, что в признаках, тесно связанных с приспособленностью (в том числе и в половых феромонах), теоретически должно быть низкое генетическое отклонение, Лёфстедт считает, что варьирование соотношения компонентов полового феромона у самок озимой совки не обязательно должно быть детерминировано генетически (Лёфстедт, 1987).

Проанализировав феромон от самок всеядной листовертки, полученных в результате инбридинга (табл. 7, результаты 2005 г.), удалось показать, что в феромоне самок дочернего поколения от самцов фено-

типа «АБ» уменьшилась доля изомеров спирта. Среднее отношение спирт/ацетат в феромоне самок дочернего поколения от самцов-родителей генотипов P¹P² и P²P² стало 2,15±0,48% (табл. 7). Более важным следствием инбридинга были изменения в соотношении *цис*- и *транс*-изомеров ацетатов и спиртов. Произошло увеличение макрокомпонента *транс*-11-ТДА. Соответственно увеличилось и количество микрокомпонента *транс*-11-ТДол (табл. 7, рис. 14).

Как отмечено выше, у чешуекрылых соотношение компонентов феромона, даже при инбридинге, может быть стабильным или, с другой стороны, варьировать в зависимости от генотипа самки. Соотношение компонентов феромона всеядной листовертки зависит от генотипа самца-родителя. Сильное влияние на изменение состава феромона у всеядной листовертки оказывает близкородственное скрещивание, которое, в случае с самками от самцов-родителей фенотипа «Б» или «АБ», приводит к увеличению количества *транс*-11-ТДА и, соответственно, *транс*-11-ТДол в смеси.

Состав феромона всеядной листовертки, как и у исследованных гибридов совок или кукурузного мотылька, контролируется аутосомами, однако, в отличие от гибридных самок листоверток рода Choristoneura sp. или кистехвосток, соотношение компонентов феромона самок всеядной листовертки в дочернем поколении зависит от степени родства родителей.

1.3.4. Половая активность самцов всеядной листовертки

В середине прошлого века предпринимались попытки выяснить генетическую основу хемокоммуникационного поведения чешуекрылых. Так было показано, что ген «а»- «красные глаза» у мельничной огневки может модифицировать короткодистанционное поведение самцов (Cotter, 1959; Caspari, 1960, цит. по Robinson, 1971). Самцы, несущие данный ген, начинали ритуал ухаживания раньше и преследовали самку более упорно. Однако они были менее специализированы при завершении сложных движений ухаживания, поэтому самцы, несущие типовой набор генов, были более успешны при копуляции. Для двух видов новозеландских листоверток *Planotortrix excessana* и *Stenopseustis obliquana* было выделено 6 фенотипов, различающихся по составу феромонов, и показана их связь с гомозиготностью или гетерозиготностью особей по ряду исследуемых локусов (White, Lambert, 1995). У самцов хлопковой моли отмечена наследуемость изменчивости в реакции на половой феромон (Collins, Cardé, 1989a,b).

При изучении половой активности у самок из лабораторной культуры сухофруктовой огневки *Ephestia cautella* (Wlkr.) (Lepidoptera:

Таблица 8. Количество оплодотворенных (+) и неоплодотворенных (-) самок разных фенотипов всеядной листовертки в панмиксической лабораторной популяции (по экспериментам 1998–1999 гг.)

Самцы	Самки										K ₁
	C		L		D		Z		Σ		
	+	-	+	-	+	-	+	-	+	-	
А	3	6	1	2	1	2	1	0	6	10	0,6
Б	9	5	6	1	5	1	1	1	21	8	2,6
АБ	17	7	9	5	3	2	4	3	33	17	1,9
Σ самок	29	18	16	8	9	5	6	4	60	35	
K ₂	1,6		2,0		1,8		1,5		1,7		

Примечание: K₁ – доля оплодотворенных самок в скрещиваниях с самцами данного фенотипа; K₂ – доля оплодотворенных самок по фенотипам.

Rugulidae) были выявлены две популяционные стратегии (Greenfield, 1981). Одна стратегия была направлена на подачу очень слабого феромонного сигнала, в результате чего самки привлекали более активных самцов с лучшей поисковой способностью. Вторая стратегия поведения отмечена для особей высокоплотной лабораторной популяции этого вида, когда количество выделяемого самками феромона имело тенденцию к повышению, так же как и количество попыток самцов к беспорядочному спариванию.

Для всеядной листовертки было сделано предположение, что ген, ответственный за проявление морфологического признака «количество зубцов на эдеагусе», связан с комплексом генов, ответственных за половое поведение самцов (Сафонкин, Куликов, 2001). Изучение полового поведения имаго всеядной листовертки показало, что особи разных фенотипов имеют неодинаковый уровень репродуктивной активности. Результаты, представленные в таблице 8, свидетельствуют, что способность самцов всеядной листовертки фенотипа «А» к спариванию с самками всех фенотипов ниже, чем у самцов других фенотипов.

Самцы «Б» обладают повышенной половой активностью. Количество успешных спариваний имаго фенотипа «Б» (по наличию сперматофора в копулятивной сумке самки) к неоплодотворенным составляет 2,6.

Однако после близкородственного скрещивания у самцов дочернего поколения наблюдается иная активность. Успех спаривания между особями внутри одной линии резко снижен (табл. 9). Оценка соответствия успеха скрещивания между особями разных линий и внутри одной линии по критерию χ^2 показывает различие как в целом между успешными и неуспешными спариваниями особей в двух вариантах эксперимента, так и для самцов фенотипа «Б» ($\chi^2 \geq 7.61$, d.f.=1, $p < 0.01$).

Таблица 9. Успех репродуктивного поведения самцов и самок всеядной листовёртки в скрещиваниях между разными линиями и внутри одной линии по экспериментам 1999–2000 гг.

Фенотипы самцов	Успех спаривания	Фенотипы самок *							
		Между линиями				Внутри одной линии			
		C	L	D	K ₁	C	L	D	K ₂
Б	+	5	2	4	2,7	1	1	0	0,4
	-	3	0	1		4	0	1	
АБ	+	2	3	0	1,7	1	1	1	0,7
	-	1	2	0		1	1	2	

Примечание: * – самок редкого фенотипа Z в скрещиваниях не было; K₁ – доля оплодотворенных самок в скрещиваниях между линиями; K₂ – доля оплодотворенных самок в скрещиваниях внутри линии.

В чем заключается популяционная значимость изменчивости в составе полового феромона (раздел 1.3.3.) и активности полового поведения при инбридинге? Формирование близкородственных пар приводит к отрицательным последствиям. Например, если в родительском поколении произошло оплодотворение самки близкородственным самцом, у особей дочернего поколения повышается уровень гомозиготности, что может снизить их жизнеспособность, происходит достоверное снижение количества успешных спариваний. На биохимическом уровне в феромоне самок дочернего поколения меняется соотношение микрокомпонентов и, например, у самок, несущих признаки фенотипа Б, увеличивается доля *транс*-спирта. Такие самки в природном биоценозе начинают активнее привлекать самцов других фенотипов, что в целом повышает долю гетерозиготных особей в следующем поколении.

В процессе хемокоммуникации дифференциация по половой активности происходит не только при длиннодистанционном, но и при короткодистанционном поведении (поведении ухаживания) около самки. При привлечении самцов с дальнего расстояния главную роль играют феромонные составы. Короткодистанционное поведение имаго может включать не только восприятие компонентов феромона, но и, например, визуальные контакты или случайную встречу особей. Изучение поведения имаго всеядной листовёртки было проведено при низкой плотности и без возможности свободного выбора полового партнера. Поэтому, в отличие от поведения, например, сухофруктовой огневки, получены другие результаты. Поскольку пары имаго содержали в чашках Петри в течение всей жизни, можно предположить, что маленькая доля копулировавших самцов фенотипа «А» связана с их

низкой половой активностью. Низкая активность, в свою очередь, может быть заложена в генотипе, например, из-за более раннего вылета имаго фенотипа «А» в сезоне (см. главу Ш. 2). Повышенная половая активность первых отродившихся самцов в популяции может нарушить соотношение фенотипов в сторону уменьшения внутривидового разнообразия.

Как было показано нами ранее, самцы фенотипа «0» не несут морфологического признака фенотипа «Б», но имеют тот же генотип (P^2P^2). Однако, по поведенческим особенностям – по лёту на синтетические аналоги полового феромона самки - самцы фенотипа «0» ближе к поведению самцов фенотипа «А». Так самцы редкого фенотипа с редуцированным морфологическим признаком в строении гениталий меньше конкурируют с самцами своего генотипа P^2P^2 , но с выраженным морфологическим признаком (зубцом на эдеагусе), необходимым для успешной копуляции. Кроме того, лёт самцов фенотипа «0» можно объяснить и уровнем половой активности имаго. Самцы фенотипа «А» менее чем другие имаго, способны к проведению успешного спаривания с самками всех фенотипов. Поэтому лёт более активных самцов фенотипа «0» на феромон, в большей мере привлекающий самцов фенотипа «А», повышает вероятность оставления потомства особей с редким генотипом из-за снижения конкуренции между самцами этого генотипа (P^2P^2). Ранее указывалось, что у мельничной огневки (Robinson, 1971) есть ген, не только снижающий жизнеспособность, но также изменяющий короткодистанционное поведение особей. Из-за различий в скорости развития, имаго с таким генотипом преобладают в начале и конце периода лёта поколения. На уровне популяции это означает, что до определенного уровня будет проявляться селективное спаривание имаго. Этот вывод согласуется с предположением, что поведение при спаривании может влиять на репродуктивный потенциал имаго (Svensson, et al., 1998).

В череде поколений от особей разных фенотипов отмечается тенденция к постоянному появлению гомозиготных генотипов P^1P^1 или P^2P^2 , то есть насекомых-специалистов. Но, “Является ли специализация смертельной?” задают вопрос Келли и Фаррелл (Kelley, Farrel 1998). Рассматривая популяцию всеядной листовертки с данной позиции, отметим, что основная функция имаго – оставление потомства. Для многих чешуекрылых, в том числе и представителей семейства Tortricidae, эта функция определяется, в основном, успехом репродуктивного поведения на основе половых феромонов. Поэтому, через механизм выбора полового партнера привносится исходный материал для

гомеостаза полиморфной популяции. Популяция всеядной листовертки в стабильных условиях существования состоит из представителей всех фенотипов, но с постоянным возобновлением гетерозиготного, то есть на уровне популяции происходит “поддержка” генералистов.

У всеядной листовертки гены, ответственные за фенотипическое проявление исследуемого признака у самцов, контролируют чувствительность имаго к определенному набору или соотношению компонентов полового феромона самок, выраженность половой активности, избирательность в выборе партнера. При этом аллели P^1 и P^2 определяют как разную чувствительность к наличию цис-11-тетрадецена (а возможно, и вообще спирта) в половом феромоне, так и различную активность самцов при спаривании. В связи с этим, в популяции всеядной листовертки существует избирательность в спаривании между самцами и самками разных фенотипов. Наиболее активны в процессе спаривания самцы генотипа P^2P^2 , наименее – самцы генотипа P^1P^1 . Однако формирование близкородственных пар приводит к отрицательным последствиям, поскольку при инбридинге происходит достоверное снижение количества успешных спариваний в результате снижения половой активности имаго даже у наиболее активных самцов фенотипа «Б». При близкородственном скрещивании меняется соотношение микрокомпонентов феромона: увеличивается доля транс-11-тетрадецена. Это способствует повышению доли гетерозиготных особей в следующем поколении. Насекомые одного генотипа (P^2P^2), но разного фенотипа (фенотипы «Б» и «0»), реагируют на различные соотношения микрокомпонентов феромона, снижая внутрифенотипическую конкуренцию за самок. Самцы полиморфного вида характеризуются разной жизненной стратегией, в том числе, по особенностям восприятия запаха компонентов феромона: гомозиготные фенотипы («А», «Б», «0») маркируют насекомых-специалистов, гетерозиготный («АБ») – насекомых-генералистов.

Глава 2. КОРМОВОЕ РАСТЕНИЕ – ФАКТОР, МОДИФИЦИРУЮЩИЙ РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЛИСТОВЕРТОК

2.1. Кормовое растение и репродуктивная способность фитофага

Состав растительного сообщества биоценоза влияет на структуру популяции полиморфного полифага. Связано это с тем, что трофические связи между насекомыми-фитофагами и их кормовыми растениями играют ведущую роль в жизнедеятельности, как отдельных насекомых, так и популяции в целом, обеспечивая ее существование (Jaenike, 1990). В процессе становления пищевой специализации у насекомых наиболее консервативно поведение, связанное с поиском пищи, которое одновременно является и наиболее специализированным. Поведенческие реакции монофагов крайне специфичны в ответе на химические сигналы кормового растения. Напротив, системы детоксикации характеризуются широкой нормой реакции и потенциально способны к обезвреживанию веществ различной природы (Рапопорт, 1988).

Условия развития гусениц, особенно качество пищи и плотность популяции, влияют на длительность пре-репродуктивного периода имаго (Hillyer, Thorsteinson, 1969). Для *Choristoneura rosaceana* (Harris) (Lepidoptera: Tortricidae) «качество» самцов, а именно количество спариваний имаго, зависящее от питания на стадии гусеницы, влияет на репродуктивный успех обоих полов (Delise, Bouchard, 1995). Качество растения является ключевым фактором, определяющим плодовитость фитофагов (Awmack, Leather, 2002). Хотя у ряда видов чешуекрылых плодовитость не коррелирует с массой куколки (Fenemore, 1977; Wiklund, Persson, 1983), аксиомой считается утверждение, что у большинства насекомых при увеличении массы увеличивается плодовитость (Gilbert, 1984; Kazimirova, 1996). В обзоре А. Хонек (Honek, 1993) для 68 видов насекомых показано, что отношение масса куколки / плодовитость имаго имеет уравнение линейной регрессии. Однако эта зависимость не так пряма, как кажется, особенно у тлей и чешуекрылых (Leather, 1988). Для листовертки *Ryacionia frustrana* (Comstock) показано, что массы куколок самцов не зависят, а самок слабо различаются между генерациями (Asaro, Verisford, 2001), что может быть связано с малой изменчивостью питательной ценности хвои сосны в сезоне. С другой стороны, достоверные различия в плодовитости по-

казаны для самок одного веса, но выкормленных на разных растениях, как у листовертки *Epiphyas postvittana* (Walk.) (Lepidoptera: Tortricidae) (Danthanaravana, 1975), или происходящих из разных линий, как у репницы *Pieris rapae* (L.) (Lepidoptera: Pieridae) (Gilbert, 1986). Прямая зависимость между массой и количеством отложенных яиц показана для яблонной плодовой гусеницы, однако, отмечена тенденция к тому, что более крупные самки откладывают большее количество неоплодотворенных яиц (Deseo, 1971).

Влияние отдельных компонентов корма на насекомых исследовано в лабораторных экспериментах. Отмечены различия в количестве отложенных яиц и последующей активности питания гусениц капустной моли *Plutella xylostella* (L.) (Lepidoptera: Plutellidae) в экспериментах с изогенными линиями сурепицы яровой *Brassica rapa* (L.), имеющих глянцево- или матовые листья (Ulmer et al., 2002). Моделирование изменения ценности корма в сезоне проведено для листовертки *Choristoneura fumiferana* (Clem.), когда у гусениц 1-го и 2-го возрастов, получавших высокую концентрацию углеводов, была большая масса куколок, чем у особей, получавших такой корм с 3–4-го возрастов (Harley, 1974). Количество сахаров в ягодах винограда влияет на длительность развития и количество отложенных яиц самками гроздевой листовертки *Lobesia botrana* (Den. et Schiff.) (Stavridis, Savapoulou-Soultani, 1998; Savapoulou-Soultani et al., 1999).

В отличие от питания одним растением, при питании смешанным кормом эффективность использования усвоенного субстрата на прирост массы тела снижается из-за энергетических расходов на процессы перестройки пищеварительной и детоксикационной систем (Ижевский, 1974). Питающимся гусеницам необходимо преодолеть защитные свойства растений. В связи с этим в литературе чаще отмечаются отрицательные последствия пересадки гусениц даже на разные сорта одной и той же культуры. Пересадка приводит к изменению метаболизма насекомого, хотя адаптационные возможности по усвоению нехарактерного корма усиливаются в ряду поколений (Баранчиков, 1987).

Эффективность усвоения кормовых растений различается и в разных линиях фитофагов. В опытах на непарном шелкопряде была проанализирована способность к эффективному использованию того или иного кормового растения разными «семьями» (Lazarević et al., 1998). Отмечена значительная генетическая изменчивость в сроках развития и массе куколок самцов и самок, но не в репродуктивных особенностях самок. Эти различия возникают из-за разной скорости потребления пищи, эффективности ее переваривания и детоксикации вредных веществ, предпочтении субстратов для откладки яиц (Futuyma, Peterson,

1985). На репродуктивный потенциал насекомого-фитофага может оказывать влияние степень видового разнообразия растительности биоценоза. Например, при повышении разнообразия растительности может снижаться количество откладываемых яиц самками монофага (Asman, 2001).

Принцип фенотипической пластичности является одним из фундаментальных компонентов эволюционного учения (Tompson, 1991). Считается, что популяция может эволюционировать тогда, когда существует генетическая изменчивость по пластичности, в том числе на уровне поведения при выборе нового растения-хозяина (Jaenike, 1964). Например, на *Liriomyza sativae* (Diptera: Agromyzidae) показано, что, в среднем, самки не отдавали предпочтение какому-либо кормовому растению (Via, 1986). Однако когда исследовались различия между близкородственными особями, выращенными на разных растениях, наблюдалось значительное соответствие в выборе растения между родителями и их потомками. Самки предпочитали откладывать яйца на те растения, на которых развивались сами. Это важная основа для коэволюции фитофаг – кормовое растение, но она не была бы изучена, если бы анализ остановился на уровне популяции. То есть, если сравнения между видами вскрывают результаты эволюции, вариации внутри популяций являются исходным материалом для популяционного процесса (Via, 1990). Однако ранее считалось, что передача трофической «настроенности» от одного поколения к другому (эффект Гопкинса) редко подтверждается прямыми экспериментами (Jermy et al., 1968). Считалось, что откладка самками яиц на свое прежнее кормовое растение связана, в значительной степени, с низкой мобильностью имаго. Большая работа по анализу наследования способности использовать определенное кормовое растение проведена на непарном шелкопряде *Lymantria dispar* (L.) (Lepidoptera: Lymantriidae) (Lasarević et al., 1998). Было показано, что в то время как гусеницы из одних кладок равно хорошо выживают на любых растениях, выживаемость гусениц из других кладок значительно различается. Причем в некоторых семьях непарного шелкопряда, выращенного на мало пригодном корме, масса куколок самок была значительно выше, чем у особей с обычного корма. Количественно-генетические методы измерения значений взаимодействия «генотип + кормовое растение» подтвердили предположение, что широта диеты особей более узкая, чем для всей популяции (Fox, Morrow, 1981).

В целом следует признать, что непредсказуемость условий окружающей среды, в том числе различия в качестве кормовых растений (на внутри- и видовом уровнях), увеличивают широту диеты фитофага (Hendrick et al., 1976).

Влияние кормового растения на насекомого-фитофага значимо и влияет не только на биологию особей, но и на экологию популяций.

2.1.1. Роль растений в формировании различий в морфологии феромонной железы чешуекрылых-фитофагов

Репродуктивное поведение самок исследовано, в основном, как поведение при откладке яиц и поведение, связанное с привлечением самцов, в том числе с помощью феромонов. Данные по вопросу о роли кормового растения в процессах синтеза феромонов самками насекомых-фитофагов весьма противоречивы. Большинство исследователей отмечает отсутствие связи между растением и составом феромона фитофага. Существует мнение, что кормовые растения могут влиять на феромоны самок у отдельных долгоживущих видов опосредованно (Hendrikse, Vos-Bunnemeyer, 1987). Для листовертки *Archips semiferanus* (Walk.) утверждалось, что вещества, идентифицируемые как компоненты полового феромона данного вида, обнаружены в различных кормовых растениях (Hendry et al., 1975). Результаты этого исследования в дальнейшем были опровергнуты. Однако на самках совок *Heliothis zea* (Bod.) и *H. phloxiphaga* (Lepidoptera: Noctuidae) было показано, что летучие вещества кормового растения важны не только для проявления призывного поведения, но и для синтеза феромона (Raina, 1988). Различия в составе феромона были обнаружены у самок сетчатой листовертки, гусеницы которых питались либо на хлопке и чае, либо на персике и яблоне (Fu Weng-jung et al., 1992), и хлопковой огневке *Notarcha derogate* (Fab.) (Lepidoptera: Pyralidae) с китайского бутылочного дерева (*Firmiana simplex*) и гибискуса (*Hibiscus*) (Honda, Himana, 1992).

Об активности клеток того или иного органа можно судить по структуре ядра. Так, у личинок усача *Morimus funereus* (Muls.) (Coleoptera: Cerambycidae) увеличение размеров ядер нейросекреторных клеток A_1 и A_2 *pars intercerebralis*, а также увеличение числа и размеров ядрышек свидетельствовало об интенсивности синтеза нейрогормонов (Иванович и др., 1991). По аналогичной методике была исследована активность клеток феромонной железы всеядной листовертки после развития гусениц на различных плодовых культурах и сирени (Триселёва, Сафонкин, 2002). Были просчитаны продольный и поперечный размер ядра клеток феромонной железы и вычислен его относительный объем (табл. 10).

По результатам однофакторного анализа представленным в табл. 10, видно, что кормовые растения, как фактор модификационной из-

Таблица 10. Влияние растений на морфометрические показатели ядра (однофакторный анализ) клеток феромонной железы у самок всеядной листовёртки

Показатели	F ₁	Сила влияния (h ²)	Значимость (p)	Гипотеза
Диаметр ядра (D ₁)	3.581	-0.038	0.027	Есть влияние фактора
Диаметр ядра (D ₂)	1.401	-0.183	0.275	Нет влияния фактора
Объем ядра	3.077	-0.071	0.044	Есть влияние фактора

менчивости, играют определенную роль в изменении размеров ядер клеток феромонной железы. Наибольшие различия в объеме ядер выделены для вариантов сирени (90,3±4,1) и слива (68,6±7,0) (рис. 15).

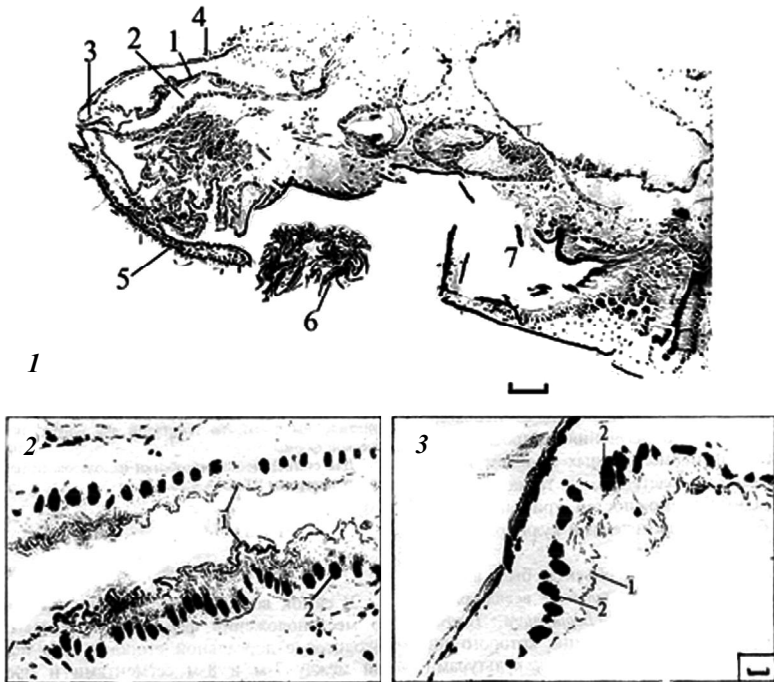


Рис. 15. Расположение и поперечный срез феромонной железы всеядной листовёртки. 1 – сагиттальный срез конца брюшка самки: 1 – феромонная железа, 2 – полость феромонной железы; 3 – проток феромонной железы; 4 – VIII сегмент брюшка; 5 – анальный сосочек; 6 – подушкоподобные выпячивания (лопасти) поствагинальной пластинки; 7 – полость антрума. 2 – железа самки, развивавшейся на сливе, 3 – развивавшейся на сирени. 1 – клетки феромонной железы, 2 – ядра. Масштаб 1 – 100 мкм, 2-3 – 10 мкм.

Таблица 11. Среднее количество самцов и процентное соотношение самцов разных фенотипов всеядной листовертки, привлеченных самками, развивавшимися на разных растениях (в пересчете на одну самку, $X \pm S_x$)

Растение	Количество самцов на самку	Доля самцов разных фенотипов, %		
		А	Б	АБ
Яблоня	30,08±5,19	37,4	16,6	46,0
Груша	31,66±5,72	33,9	16,1	50,0
Слива	13,28±8,22	30,1	23,7	46,2
Смородина	54,00±10,39	35,7	18,7	45,6
Сирень	42,10±11,88	39,2	17,3	43,5

Следует заметить, что, рассматривая вероятность влияния того или иного фактора в течение непродолжительного отрезка времени, правильнее говорить о тенденции (Rauscher, 1988). Так, самки, развивавшиеся на сливе, имели как меньший размер ядер клеток феромонной железы, так и наименьшую активность в привлечении самцов (рис. 15, а; табл. 11). Дисперсионный анализ количества привлеченных самцов выявил тенденцию к снижению числа отловленных самцов самками с этой культуры ($F=4,18$, d.f.= 2, 37, $p<0,05$). В то же время, анализ результатов изучения призывной активности самок, гусеницы которых развивались на разных культурах, показал отсутствие значимых различий в привлечении самцов разных фенотипов (табл. 11).

Следовательно, кормовое растение не влияет на компонентный состав или на соотношение входящих в феромон веществ.

Развитие гусениц на разных видах растений приводит к изменению размерных показателей ядер клеток феромонной железы, что может снижать количество привлекаемых самцов. Снижение количества привлекаемых самцов не связано с преобладанием в уловах определенного фенотипа.

2.2. Морфология сенсорного аппарата антенн имаго листоверток

Морфология и функционирование сенсорного аппарата имаго листоверток (Lepidoptera, Tortricidae) были изучены на некоторых массовых и модельных видах, таких как яблонная плодожорка (*Cydia pomonella* L. (Скиржавичус и др., 1971; Шерман, 1971)), зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L. (Nieden, 1907)) и др. Однако в связи с произвольным набором видов, различными критериями по оценке сенсилл в работах приводятся противоречивые данные о сенсорном аппарате листоверток. Часто отсутствуют сведения о количестве сенсилл определенного типа, их соотношениям на антеннах самцов и са-

мок, нет единой системы обозначения исследуемых сенсилл. Возможно, в некоторой степени это связано с тем, что определенные типы сенсилл (базиконические и ушковидные) трудно различимы, другие (трихоидные) – слишком многочисленны, что предполагает возможность ошибки исследователя при подсчете. Разные названия одного типа сенсилл, выделение подтипов и разные критерии оценки затрудняют обобщение результатов.

В то же время, сравнительный метод анализа морфологии и функционирования сенсорного аппарата листоверток может способствовать объяснению некоторых особенностей поведения имаго в биоценозе. Попытка сравнения сенсорного аппарата была осуществлена для двух близких видов листоверток – розанной (*Archips rosana* L.) и пестрозолотистой (*Archips xylosteana* L.) (Събчев, 1977).

Анализ морфологического состава сенсилл жгута антенны у представителей семейства листоверток показал, что приводимое в литературе количество сенсилл всех типов (кроме целоконических и стилоконических) значительно различается (табл. 12). В то же время различия в количестве хетоидных, трихоидных и базиконических сенсилл у листоверток всеядной, розанной, пестрозолотистой, сетчатой (*Adoxophyes orana* F.R.), зеленой дубовой и елового почкоеда (*Choristoneura fumiferana* Clem.) не так велики, как у представителей другой группы – гороховой (*Cydia nigricana* F.) и яблонной плодоякорки. Виды первой группы принадлежат к подсемейству Tortricinae, второй – к подсемейству Olethreutinae. Виды этих подсемейств – таксономически давно разошедшиеся и эволюционирующие в разных направлениях. Чешуекрылые первой группы относятся к полифагам и широким полифагам. Представители Olethreutinae являются более специализированными видами – гороховая и яблонная плодоякорки – олигофаг и монофаг, соответственно (Кузнецов, Стекольников, 2001). У плодоякорки увеличено как количество члеников антенны, так и количество сенсилл на одном членике. Морфологически более сложная система обоняния, возможно, связана с эволюционными изменениями в семействе листоверток, направленными в сторону пищевой специализации.

Самцы воспринимают феромонные компоненты с помощью трихоидных сенсилл (Kaissling, Thorson 1980; Mustaparta, 1984). Из табл. 12 видно, что количество длинных трихоидных сенсилл у самцов превышает количество этих сенсилл у самок. Например, у всеядной листовертки на одном членике правого жгута их $29,51 \pm 0,20$ и $3,59 \pm 0,04$, соответственно. Для самок сетчатой листовертки показана возможность восприятия ими запаха полового феромона своего вида, но порог чувствительности клеток трихоидной сенсиллы в сотни раз выше (Den

Таблица 12. Количество сенсилл разных типов на антеннах имаго листоверток

Вид	Пол	Хвостовые	Триходавые		Базикови- ческие	Целокомические	Стилокоми- ческие	Ушковидные		Количество сегментов фаллодула	Ссылки.
			Длинные	Короткие				I	II		
<i>Topotinea Archips podana</i> Scop.	♂	69,43±12,68	1182,14±113,43	1048,0±25,67	44,71±15,30	229,71±22,52	35,0±1,41	223,28±57,68	47,71±16,56	Триесёна и др., 2003	
	♀	53,28±9,22	209,85±45,55	1050,85±94,91	20,57±6,07	169,71±11,66	30,0±3,29	148,14±28,01	42,57±13,10		
	♂	По 3 на сегмент, на последнем дистальном сегменте их больше [по 130]	1050	660	330	211	I почти на всех сегментах, кроме последнего.	Около 3-5 на сегменте.			40-43
<i>Archips xylosteana</i> L.	♀		Всего 1120	710	260	197				37-41	Съевен, 1977.
	♂				500	316				37-43	
	♀		Всего 1450		390	231				40-50	
<i>Adoxophyes orana</i> F.R.	♂, ♀	Как минимум 2 волоска [70-80] М.К.	Максимум 50 на сегмент, два волоска [до 2000] ♂ - Ф, ♀ - Ф. Пары волосков в ♀ - Р.		Около 15 на сегмент [до 600] ♀ - Р.	7 на сегмент [до 280] ♀ - Р.	1 сенсилла на сегмент, форма «рога»	Около 6 на сегмент [до 240] ♀ - или Р.		40-48	Dett Oles et al., 1978.
	♂	296-328	несколько больше, чем у ♀.			546-671	68-80			35-40	
<i>Trorax vitidana</i> L.	♀	330-362				285-476	50-71			[41]	Nielsen, 1907.
	♂	172 (143-209)** 157*, М.К.	2346 (1689-2965)** 2283* С-4 сегмента - X, 1-3 - O, 3 типа длинных сенсилл, короткие.			198-289* CO ₂ ?	32-39 Возможно -O.	Найдены у некоторых особей ♂.		[41]	
<i>Argyrotaenia velutinana</i> Wlk.	♀	136 (109-167)** 137*	1375 (1137-1657)** 1224*							45-49	Albert, Habrook, 1973.
	♂	327,4±15,2	12180*** 67 4±4,5 ****.	4060*** 20,2±1,7 Два типа. 3600*** 17,8±2,1. Только один тип.	+	+	+	+	+	43-48	Sallhan, 1975.
♀	318,2±8,8	7200*** 43,4±1,9****.								55,5±0,4	

<i>Cydia pomonella</i> L.	♂, ♀	270-340 «разношерстная» Ул. М.В.	5000-8000, у ♀ до 4000, О		250-300, О.	25-40	53,8±0,3	
	♂	130-200 «стрикандная А»	Около 5000 Ф.		300	Около 30.	68	Шерман, 1971.
	♀	Почти одинаково	Около 3000.		300, Два типа.	Около 30.	46-62	Секретапуле и др., 1971.
	♂	+	+, основные компоненты Ф.				+ минорные компоненты Ф.	Ebbinghaus et al., 1998.

Примечание: условные обозначения функций сенсиллы – М. – механорецепция, К. – контактная хеморецепция, В. – вкусовая, О – ольфакторная, Ф.- восприятие феромона, Р. – запах растения. [] – аппроксимированные данные приводимой работы, * – число сенсилл на всех сегментах, ** – на 1,5, 10, 15, 20, 30, 35, 40-м сегментах, *** – приближительная оценка автора, **** – количество сенсилл на 20-24 сегментах.

Otter et al., 1978). Аналогичная зависимость отмечена для плодоярок буковой (*Cydia fagiglandana* Z.) и каштановой (*Cydia splendana* Hbn.) (Den Otter et al., 1996). Таким образом, большое количество длинных трихоидных сенсилл у самцов связано с обеспечением важной поведенческой функции – обнаружением самок. Более того, рецепторные клетки в трихоидных сенсиллах могут быть специализированы к восприятию определенных компонентов феромона, как было показано для листовертки *Eulia ministrana* (L.) (Priesner, 1984). С другой стороны, на яблонной плодоярке было показано, что восприятие минорных компонентов феромона осуществляется имago с помощью ушковидных сенсилл (Ebbinghaus et al., 1997). В другом исследовании отмечено, что не только микрокомпоненты, но и запах кормового растения так же воспринимается ушковидными сенсиллами (Den Otter et al., 1996). В то же время у капустной белянки *Pieris brassicae* (L.) (Lepidoptera: Pieridae) обнаружено, что на запах растений реагируют рецепторы нейронов как базиконических, так и приравненных к ним коротких трихоидных сенсилл (Behan, Soonhoven, 1978; Den Otter et al., 1980).

Сравнительный анализ количества сенсилл у представителей разных видов показал, что, во-первых, несмотря на количественные и качественные различия в составах полового феромона самок количество трихоидных сенсилл на антеннах самцов внутри подсемейств сопоставимо между собой. Во-вторых, на антеннах самок исследуемых видов количество трихоидных сенсилл уменьшается относительно одинаково по сравне-

нию с таковым у самцов. Следовательно, разное количество трихоидных сенсилл у представителей двух подсемейств Tortricinae и Olethreutinae является следствием эволюции групп листоверток, что и вытекает из сравнительного анализа таблицы 12.

Базиконические сенсиллы могут быть ответственны за восприятие запаха растения (Елизаров, 1978; Иванов, 2000). Если это так, то олигофагия и монофагия, возможно, требуют большего количества сенсилл данного типа для правильной ориентации особей в биоценозе. В этом есть своя логика, так как обнаружить большую массу листвы конкретного растения или группы видов растений в биоценозе насекомому проще, чем завязь или плод определенной культуры. Взрослые листовертки не питаются, основная их функция – оставление потомства. Возможно, что одинаковая численность целоконических, стилоконических и ушковидных сенсилл на антеннах – следствие относительно менее важной функции данных типов сенсилл для листоверток.

Сенсиллы с менее специфической функцией (хетоидные, целоконические, стилоконические и, возможно, ушковидные) мало различаются по численности на антеннах у разных видов листоверток. Сенсиллы, определяющие важные функции жизнедеятельности особи (трихоидные и базиконические) больше подвержены численному разнообразию между видами. Морфологическое строение жгутика во многом определяется эволюционными направлениями в развитии подсемейств листоверток. Причем, если эволюция копулятивного аппарата шла в направлении упрощения его морфологии (согласно гипотезе Кузнецова, Стекольниковца (2001)), то морфология антенн – в сторону усложнения.

2.2.2. Кормовое растение и сенсорный аппарат антенн

Успех питания фитофагов во многом определяется эффективностью рецепторов, расположенных на антеннах и ротовых частях, участвующих в распознавании подходящего кормового субстрата (Bernays et al., 2002; Schoonhoven, Dether, 1996).

Оценка степени влияния кормового растения на сенсорный аппарат антенн была проведена для всеядной листовертки (Сафонкин и др., 2004). Был проанализирован морфологический состав сенсилл и подсчитано их количество на членике жгута имаго после питания гусениц на яблоне, смородине, сирени или сливе. Были выделены хетоидные, длинные и короткие трихоидные, базиконические, целоконические, стилоконические, и два типа ушковидных сенсилл (Триселева и др., 2003).

Показано, что общее число сенсилл на членике у самцов, в отличие от самок, увеличивается при увеличении массы куколок ($r=0,49$,

$p=0,01$). При развитии на всех растениях у самцов и самок одинаково или мало меняется число длинных трихоидных, ушковидных 2 и базиконических сенсилл. У самок, в отличие от самцов уменьшается число коротких трихоидных сенсилл в ряду яблоня ($34,8 \pm 1,2$) – смородина – сирень – слива ($28,1 \pm 1,2$) ($t_{\text{кр}}=3,9$, d.f. =11, $p=0,003$) (рис. 16). Также отмечена тенденция к уменьшению базиконических и ушковидных 1 сенсилл у самок, развивавшихся на смородине.

Специализация насекомого к определенному кормовому растению формирует особенности репродуктивного поведения (Via, 1987b). Например, у тлей были обнаружены фенотипы, более или менее специализированные к восприятию запаха, создаваемого определенным набором вторичных метаболитов кормовых растений (Powel et al., 2003). Растения выделяют вещества, которые могут быть высоко специфичными для осуществления определенного поведения насекомого. Количество сигнальных веществ растения, необходимых для распознавания кормового растения, зависит от того, питается ли насекомое на одном или на разных видах растений. Если для монофага положительная реакция на кормовое растение может зависеть от одного ключевого аттрактанта, то для полифага от нескольких. Например, гусеницы елового почкоеда *Choristoneura fumiferana* (Clem.) привлекаются *транс*, *транс*- и *цис*, *цис*- α -фарнезенем (Sutherland, Hutchins, 1973). Для стимуляции откладки яиц у яблонной плодовой жоржки необходим α -фарнезен, вещество, выделяемое яблоней (Wearing, Hutchins, 1973), *d*- α -пинен, выделяемый сосной – для елового почкоеда (Staedler, 1974). В целом, запах растения сложный. Стимуляция поискового поведения, например, у сетчатой листовёртки происходит под влиянием 4-х компонентов запаха листьев (Pers van der, 1981). Обнаружено, что в воздухе около листьев кукурузы присутствует до 90 летучих компонентов, некоторые из которых могут оказывать синергетический эффект на процесс поведения насекомого (Visser, 1986). Поэтому комплекс общих для листьев запахов создает «зеленый запах» для фитофага и является одним из факторов, влияющих на поисковое поведение, в том числе и у листовёрток (Rotundo, Tremblay, 1993). Чапман (Chapman, 1982) считает, что большое количество контактных хеморецепторов у фитофагов с неспецифическим питанием (у представителей саранчовых) и малое число сенсилл у специалистов в других группах не случайно. Недостаточная специализация приводит к формированию большего количества сенсилл, т.е. перекрестное питание придает гибкость поведению особи в биотопе. Поэтому у насекомых-фитофагов, особенно у *r*-стратегов, отбор на питание определенным растением свя-

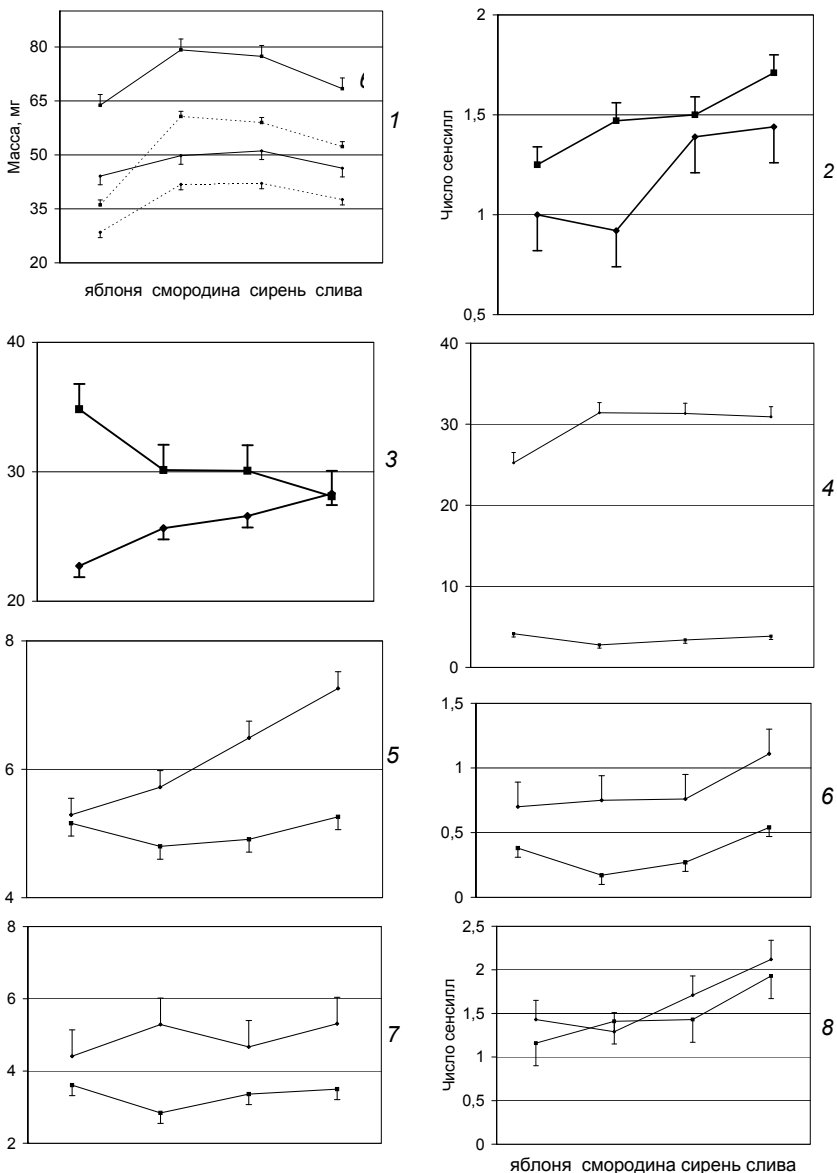


Рис. 16. Изменения (I) в массе куколок (мг; сплошная линия – I-е поколение, пунктирная II-е, данные за 1997–2001 гг.) и (2–8) количества сенсилл разных типов ($X \pm S_x$) у самцов (a) и самок (б) всеядной листовёртки при воспитании гусениц на кормовом растении: яблоне, смородине, сирени, сливе: 2 – хетоидные сенсиллы, 3 – короткие трихоидные, 4 – длинные трихоидные, 5 – целоконические, 6 – базиконические, 7 – ушковидные 1, 8 – ушковидные 2 сенсиллы.

зан с сенсорной чувствительностью (Kogan, 1976). Всеядная листовертка также относится к *r*-стратегам и отличается широкой полифагией (Сафонкин, 1989б). Отмеченные тенденции по изменению количества базиконических, коротких трихоидных и ушковидных типов сенсилл у самцов и самок данного вида, возможно, являются отражением способности поиска того растения, которым питались гусеницы.

Известно, что оптимизация места откладки яиц у самок *Spodoptera littoralis* (Boisd.) (Lepidoptera: Noctuidae) (Hansson, 1995) и мельничной огневки *Anagasta (Ephestia) kuhniella* (Hbn.) (Lepidoptera: Pyralidae) (Ахаев, 2005) зависит, в том числе, и от запаха экскрементов личинок, производящих отпугивающее действие. Возможным вариантом снижения стрессовой ситуации при повышении плотности популяции в естественном биоценозе может быть разлет самок из мест отрождения. Сигналы от целоконических и коротких трихоидных сенсилл необходимы для удерживания самок на той пище, которой питались гусеницы. Уменьшение количества коротких трихоидных сенсилл у самок на некоторых видах растений – один из возможных механизмов предотвращения стрессовой ситуации при увеличении плотности популяции или при питании «менее ценным» кормовым растением. Самки всеядной листовертки, у которых коротких трихоидных сенсилл меньше, должны легче разлетаться в поисках нового подходящего субстрата для откладки яиц.

Альтернативная гипотеза, объясняющая возможный механизм изменения количества сенсилл у насекомых, питавшихся на разных растениях, высказана профессором С.Ю. Чайкой (не опубликовано). Наблюдаемые морфологические изменения могут быть обусловлены тем, что периферическая нервная система, включающая органы чувств, в отличие от центральной нервной системы дифференцируется из покровной эктодермы. Последняя в большей степени подвержена действию факторов разной модальности, в том числе и тех, которые вызывают нарушение процесса дифференциации сенсилл. Поскольку такие факторы не оказывают какого-либо влияния на генетический аппарат, то наблюдаемые изменения не должны наследоваться, за исключением случаев, когда они становятся неотъемлемым признаком фенотипа.

Несмотря на возможно разные механизмы влияния растения на количество сенсилл на антеннах имаго, результирующий эффект будет заключаться в изменении поведения насекомого. Причем, если изменения в количестве сенсилл у самцов можно объяснить изменениями в массе тела, то для самок такой корреляции не отмечено. Это являет-

ся следствием решения разных типов задач в процессах репродуктивного поведения: для самцов важен поиск полового партнера, для самки главным является поиск подходящего субстрата для откладки яиц. Поэтому кормовое растение может сильнее влиять на сенсорный аппарат самок.

У самок функция поиска кормового растения связана с короткими трихоидными, базиконическими и ушковидными сенсиллами. Кормовое растение значимо влияет на количество коротких трихоидных сенсилл.

2.2.3. Кормовое растение и изменчивость сенсилл у особей разных фенотипов

Влияние кормового растения на количественную изменчивость сенсилл у особей разных фенотипов исследовано после развития гусениц на сирени, как менее характерном корме для их развития. Как было отмечено выше, у самцов существует зависимость между массой куколки и количеством сенсилл на членике антенны. Эта зависимость более выражена для самцов фенотипа «АБ» при развитии гусениц на сирени ($r = 0,75$, $p = 0,03$). Соотношение разных типов сенсилл у самцов фенотипов «Б» и «АБ» приведено в таблице 13.

Из таблицы 13 видно, что количество некоторых типов сенсилл у самцов фенотипа «Б» меньше, чем у самцов фенотипа «АБ», что можно объяснить разницей в их массе. Отмечены различия в количестве целоконических, ушковидных и базиконических типов сенсилл.

У самок дочернего поколения от самца любого генотипа закономерностей, связанных с влиянием массы куколки, аналогичных приведенных для самцов, не обнаружено. Поэтому растение рассматривалось как фактор, непосредственно влияющий на количественный состав сенсилл (Сафонкин и др., 2004).

Результаты показали, что при развитии на нехарактерном корме у самок меняется количество коротких трихоидных сенсилл (табл. 14). Были выявлены различия и в ушковидных сенсиллах первого типа. Количество этих сенсилл, напротив, было выше у самок от самцов фенотипа «Б» (самки Б) по сравнению с самками от самцов-родителей фенотипа (самки АБ) (табл. 14).

На плодовых культурах у самцов и самок не было выявлено различий между фенотипами ни по одному типу сенсилл (кроме хетоидных у самцов).

Существование изменчивости в сенсорном аппарате антенн у определенного фенотипа ограничено пределом адаптационных возможностей вида. В силу важности хеморецепторной системы для листо-

Таблица 13. Среднее количество сенсилл на членике антенны у самцов разных фенотипов

Сенсиллы	Фенотип самца	Сирень, $x \pm S_x$	Значимость, p	Плодовые культуры, $x \pm S_x$	Значимость, p
Общее количество сенсилл	АБ	71,08 ± 1,74	0,09	67,06 ± 3,21	0,56
	Б	65,25 ± 2,36		64,81 ± 2,20	
Короткие трихонидные	АБ	25,0 ± 0,74	0,09	23,62 ± 0,86	0,56
	Б	22,96 ± 0,83		22,77 ± 1,01	
Длинные трихонидные	АБ	29,26 ± 0,52	0,78	28,52 ± 0,84	0,90
	Б	28,92 ± 1,07		28,63 ± 0,82	
Хетоидные	АБ	1,3 ± 0,10	0,04	1,2 ± 0,11	0,02
	Б	1,01 ± 0,09		0,86 ± 0,06	
Целоконические	АБ	7,18 ± 0,22	0,02	6,28 ± 0,23	0,50
	Б	6,44 ± 0,20		6,52 ± 0,26	
Ушковидные 1	АБ	5,02 ± 0,41	0,01	4,64 ± 0,54	0,61
	Б	3,49 ± 0,34		4,07 ± 0,28	
Ушковидные 2	АБ	2,65 ± 0,14	0,00	1,68 ± 0,15	0,84
	Б	1,35 ± 0,22		1,73 ± 0,18	
Базиконические	АБ	0,67 ± 0,08	0,01	0,96 ± 0,12	0,70
	Б	0,36 ± 0,07		0,47 ± 0,09	

Примечание: в эксперимент взято 7 самцов «Б» и 10 самцов «АБ».

Таблица 14. Среднее количество сенсилл на членике антенны у самок дочернего поколения от самцов-родителей разных фенотипов

Сенсиллы	Фенотип самца-родителя	Сирень, $X \pm S_x$	Значимость, p	Плодовые культуры, $x \pm S_x$	Значимость, p
Общее количество сенсилл	АБ	47,59 ± 0,96	0,08	44,65 ± 1,74	0,33
	Б	44,61 ± 1,26		42,42 ± 1,22	
Короткие трихонидные	АБ	32,8 ± 0,84	0,00	29,67 ± 0,89	0,09
	Б	27,61 ± 0,94		27,25 ± 0,90	
Длинные трихонидные	АБ	2,59 ± 0,16	0,24	3,34 ± 0,37	0,76
	Б	2,89 ± 0,17		3,5 ± 0,37	
Хетоидные	АБ	1,48 ± 0,05	0,24	1,18 ± 0,10	0,16
	Б	1,34 ± 0,10		1,39 ± 0,10	
Целоконические	АБ	5,41 ± 0,16	0,50	5,32 ± 0,23	0,50
	Б	5,57 ± 0,16		5,09 ± 0,21	
Ушковидные 1	АБ	2,59 ± 0,13	0,00	3,7 ± 0,33	0,18
	Б	4,12 ± 0,15		3,18 ± 0,13	
Ушковидные 2	АБ	1,95 ± 0,18	0,56	1,81 ± 0,20	0,94
	Б	2,21 ± 0,26		1,83 ± 0,12	
Базиконические	АБ	0,5 ± 0,09	0,56	0,27 ± 0,05	0,65
	Б	0,58 ± 0,09		0,36 ± 0,06	

Примечание: самки от самцов фенотипа «Б» названы как самки (Б), от самцов фенотипа «АБ» – самки (АБ). В эксперимент взято 15 самок (Б) и 9 самок (АБ).

верток, различия в сенсорных органах должны быть минимальны, что подтверждается анализом количества сенсилл на антеннах. Кроме того, особи, взятые из культуры, которая ведется продолжительное время, являются близкородственными, что также может снизить уровень изменчивости в сенсорной системе антенн у разных фенотипов. Однако результаты проведенного нами исследования сенсорного аппарата антенн показали наличие некоторых различий в количестве сенсилл у имаго разных фенотипов.

Различия в количестве сенсилл у разных фенотипов самцов и самок подтверждают гипотезу о реализации стратегий “специалист” и “генералист” между особями полиморфного вида. В случае воспитания гусениц всеядной листовертки на сирени, которая, является нехарактерным кормом для их развития, у самцов фенотипов «АБ» и «Б» и самок (АБ) и (Б) от самцов-родителей соответствующих фенотипов проявляются черты “генералистов” и “специалистов”. У самцов фенотипа «АБ» не происходит изменений в количестве разных типов сенсилл, так как их число близко к средним значениям, просчитанным для всеядной листовертки ранее (Триселёва и др., 2003). Уменьшение количества некоторых типов сенсилл у самцов фенотипа «Б» и самок (Б), возможно, связано с поиском определенного растения, в отличие от “генералистов” (самцы фенотипа «АБ», самки (АБ)), большее количество сенсилл у которых способствует равномерному расселению на другие культуры.

В целом, на членике антенны ушковидных сенсилл значительно меньше, чем коротких трихоидных сенсилл. Уменьшение количества коротких трихоидных сенсилл и одновременное увеличение ушковидных сенсилл первого типа у самок (Б) может рассматриваться как передача определенной информации через генотип самца-родителя о “специализации” фенотипа «Б». Поэтому у самок (Б) с сирени количество ушковидных сенсилл приближается к таковому у самцов-“специалистов” фенотипа «Б» (табл. 13, 14).

Отсутствие различий у самцов и самок как в общем количестве сенсилл на одном членике, так и отдельных типах сенсилл между особями разных фенотипов, развитие которых проходило на наиболее привлекательных плодовых культурах, говорит о том, что, в данном случае, граница между “генералистами” и “специалистами” сглажена. Все эти культуры являются подходящими и в качестве кормового растения, и в качестве места для откладки яиц.

Фенотипы полиморфного вида различаются по количеству сенсилл, ответственных за поиск кормового растения, являясь маркерами специализации насекомых (специалисты – генералисты) при развитии популяции на менее благоприятном корме.

2.3. Кормовое растение и репродуктивные стратегии самок листоверток трибы Archipini

Репродуктивная система самок листоверток характеризуется единым морфологическим планом строения (Musgrave, 1937; Swart, 1966). Яичник состоит из 8 яйцевых трубок политрофного типа, содержащих яйцевые камеры с ооцитами на разной стадии развития. Сравнительный анализ степени развития ооцитов у только что отродившихся самок разных видов показал, что наименьший процент ооцитов, характерен для стадии вителлогенеза (табл. 15). Мало различается доля зрелых ооцитов. До половины ооцитов находится на стадии формирования яйцевых камер, на стадии превителлогенеза и подготовки к вителлогенезу.

Репродуктивная стратегия самок пестрозолотистой, розанной и боярышниковой листоверток, моновольтинных видов, приближена к К-либо К/*r*- стратегии (табл. 15). Они откладывают мало яиц, которые проходят период зимней диапаузы. Количество откладываемых яиц не может быть велико, поскольку откладка зимующих яиц требует от самок больших энергетических затрат, связанных с выделением защитной белковой оболочки вокруг яиц.

В отличие от выше рассмотренных видов трибы Tortricini, для всеядной листовертки характерна «классическая» *r*-стратегия, характеризующаяся откладкой большого количества яиц, в которых сразу начинается процесс эмбриогенеза, поливольтинизм (табл. 15). Ниже рассмотрим некоторые особенности репродуктивной стратегии самок всеядной листовертки.

Таблица 15. Особенности репродуктивной стратегии самок листоверток трибы Archipini

Вид	Стратегия	Количество зрелых яиц в самке $X \pm S_x$	Ооциты (в %)			Общая плодовитость	Зимняя диапауза	Кол-во поколений в году
			зрелые	стадия вителлогенеза	другие стадии			
<i>Archips rosana</i>	К/ <i>r</i> -отбор	67,0±4,3				≈100	На стадии яйца	Одно
<i>Archips xylosteana</i>	К/ <i>r</i> -отбор	40,2±9,2	39,8	20,2	40	≈100	На стадии яйца	Одно
<i>Archips crataegana</i>	К-отбор	36,7±4,4	27,9	16,1	56	≈40	На стадии яйца	Одно
<i>Archips podana</i>	<i>r</i> -отбор	244,2±30,2	41,4	24,6	34	≈300-600	Гусеница III возраста	Два-три
<i>Choristoneura diversana</i>	К/ <i>r</i> -отбор	36,2±3,1	33,4	21,2	36,6	≈90	Гусеница I возраста	Одно

2.3.1. Влияние массы тела самок на их плодовитость

Вслед за К. Авмак и С. Литером (Awmack, Leather, 2002) под общей плодовитостью мы понимаем количество яиц, отложенных самкой за всю жизнь, под потенциальной плодовитостью – количество эмбрионов во всех кладках от одной самки, начавших своё развитие, а под реализованной плодовитостью – количество всех отродившихся гусениц 1-го возраста. Следует учесть, что общая плодовитость – это репродуктивный потенциал данной особи, определяемый генотипом и модифицируемый условиями окружающей среды, в том числе влиянием кормового растения. Потенциальная плодовитость зависит от оплодотворения, а реализованная – от ряда факторов, в том числе абиотических, влияющих на процесс развития зародыша в яйце и на отрождение гусениц.

Средняя плодовитость самок с разных растений хорошо коррелирует с массой куколки. Коэффициент корреляции при этом достаточно велик ($r = 88,4\%$, $d.f.=6$, $p=0,004$). Однако приведенные в таблице 16 значения ошибки средней свидетельствуют о значительной изменчивости в плодовитости самок. В то же время минимальный разброс изменчивости в общей плодовитости, как в первом, так и втором поколениях, отмечен после питания гусениц на яблоне.

Корреляционных зависимостей между массой куколки и потенциальной либо реализованной плодовитостями не отмечено, что отражает влияние ряда других факторов на эти показатели. Корреляции между массой куколок и общей плодовитостью есть только на некоторых видах растений. Отметим, что для всеядной листовертки характерна достоверная разница в массах куколок между первым и вторым поколениями (табл. 16) (Сафонкин, Триселёва, 2005). В первом поколении

Таблица 16. Влияние кормового растения на массу куколок, количество отложенных яиц и плодовитость самок всеядной листовертки

Растение	По- ко- ление	Коли- чество самок	Масса куколок	Общая плодовитость, $\bar{X} \pm S_x$	Плодовитость, %	
					потенци- альная	реализо- ванная
Яблоня	I	27	66,93 ± 1,48a	315,5 ± 28,9a ₂	69,53 ± 6,63	50,54 ± 6,17
	II	23	36,97 ± 1,97a ₁	132,1 ± 26,7a ₃	47,85 ± 8,47	29,17 ± 6,14
Сморо- дина	I	14	81,29 ± 3,89b	376,4 ± 56,8b ₂	60,25 ± 8,26	30,66 ± 6,08
	II	47	62,21 ± 1,31b ₁	374,4 ± 24,0b ₃	66,69 ± 5,09	43,18 ± 4,07
Груша	I	15	69,55 ± 2,40c	302,2 ± 33,5c ₂	51,71 ± 8,51	36,83 ± 7,42
Слива	I	10	78,71 ± 4,01d	433,7 ± 66,8d ₂	69,76 ± 11,3	41,00 ± 10,5
	II	10	50,66 ± 2,46d ₁	264,8 ± 31,4d ₃	70,70 ± 10,1	52,56 ± 9,04
Сирень	I	17	80,45 ± 3,04e	402,4 ± 48,9e ₂	75,18 ± 7,59	50,93 ± 7,53
	II	14	58,18 ± 2,88e ₁	340,9 ± 36,2e ₃	67,68 ± 7,86	43,01 ± 6,43

Примечание: поколения – I – весеннее, II – летнее; значимость различий $p < 0,001$, кроме: $p < 0,05 = d_2 - d_3$; $p < 0,01 = a - b, d, e, a_3 - d_3$. Не достоверно: $b_1 - e_1$; $a_2 - b_2, d_2, e_2$; $e_2 - e_3$.

Таблица 17. Коэффициент детерминации (d_x , %) уравнения $Y = EXP(a_0)X^{a_1}$ при достоверных корреляциях между массой куколки, количеством отложенных яиц и плодовитостью самок всеядной листовертки

Растение	Покое- ление	Масса: Σ яиц	Потенциальная: реализованная плодовитости	Σ яиц: потенциальная плодовитость	Σ яиц: реализованная плодовитость
Яблоня	I	-	94	83	77
	II	30	96	80	82
Смородина	I	-	66	95	95
	II	30	80	90	68
Груша	I	-	81	72	44
Слива	I	58	67	87	78
	II	43	98	95	88
Сирень	I	-	62	-	-
	II	-	86	-	64

корреляция отмечена только для особей, воспитанных на сливе. Отношение количество яиц/масса куколки соответствует уравнению, характеризующему параболическую регрессию с небольшим коэффициентом d_{yx} ($\approx 58\%$) (табл. 17).

Во втором поколении положительная корреляция отмечается уже не только для самок со сливы, но и с яблони и смородины, но с низким d_{yx} . Исследуемая зависимость также соответствует уравнению параболической регрессии.

2.3.2. Связь показателей общей, потенциальной и реализованной плодовитостей у самок

Известно, что у тех видов листоверток, у которых бабочки питаются, вителлогенез начинается на стадии куколки, а завершается у имаго (Allegret, 1971). Поэтому, например, питавшиеся самки листовертки *Zeiraphera diniana* (Gn.) производят в два раза больше яиц, чем не питавшиеся (Benz, 1969). Самки ряда видов насекомых отрождаются с готовых к откладке яйцами, формирование которых происходит на стадии куколки (Параж, 2000).

Самки всеядной листовертки, не являясь активно питающимися на стадии имаго, способны поглощать воду. Это увеличивает их продолжительность жизни, массу тела и способствует откладке яиц. Поэтому общая плодовитость по сравнению с количеством зрелых яиц, имеющихся у только что отродившихся самок, может быть в несколько раз выше. Влияние модифицирующих факторов среды заметно для показателей реализованной плодовитости у самок второго поколения. При изменении пищевой ценности корма, например на яблоне во второй половине лета, происходит относительное уменьшение массы самок, что отража-

ется на плодовитости особей. Для самок, выращенных на смородине и сирени, растениях с разной пищевой ценностью, плодовитость в обоих поколениях одинакова, несмотря на разные массы куколок.

В некоторых случаях существует корреляция между общей и потенциальной или реализованной плодовитостями. Для первого и второго поколений листоверток есть корреляция на яблоне, смородине, груше (табл. 17). Потенциальная плодовитость по отношению к общей плодовитости самки на этих растениях характеризуется параболической регрессией (d_{yx} от 71% до 95%.) (рис. 17), хотя нет корреляции на сирени.

Для реализованной плодовитости отмечены те же закономерности, что и для потенциальной плодовитости, но, по исследуемым параметрам на сирени зависимость существует только во втором поколении (рис. 17).

Наиболее близка корреляция между потенциальной и реализованной плодовитостями. На рисунке 17 видно, что оптимум потенциальной

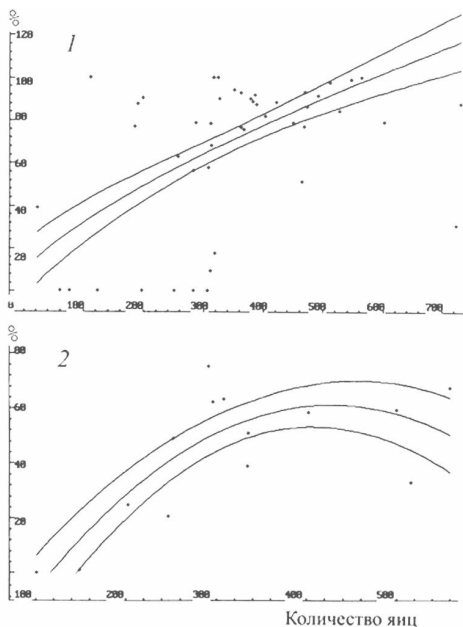


Рис. 17. Выборочное графическое изображение 1 – зависимости потенциальной плодовитости от общей плодовитости, $Y = \text{EXP}(a_0)X^{a1}$ на смородине; 2 – реализованной плодовитости, $Y = a_0 + a_1 X + a_2 X^2$ на сирени, самок всеядной листовертки во втором, летнем поколении.

и реализованной плодовитостей лежит, в той или иной степени, в пределах 300–600 отложенных самкой яиц.

Репродуктивный успех самок зависит от количества отложенных ими яиц и выживаемости потомства в каждом последующем поколении (Minkenberget al., 1992). Так как природная популяция всеядной листовертки, из которой были взяты первые самки-основательницы лабораторной культуры, обитала на яблоне, массы куколок и плодовитость имаго с этой кормовой культуры приняты нами за контроль. С этих позиций питание на остальных кормовых культурах не ухудшают условий для развития листоверток. Однако как и у яблонной плодоярки, у все-

ядной листовертки существует тенденция к уменьшению реализованной плодовитости при увеличении массы тела самок.

У всеядной листовертки нами отмечена значительная изменчивость в количестве отложенных самками яиц во всех вариантах опыта, связанная как с шириной нормы реакции, так и различиями на уровне генотипа. Известно, например, что в дикой популяции *Acrolepia assectella* (Z.) (Lepidoptera: Acrolepiidae) существует большая изменчивость по количеству откладываемых самками яиц (Arnault, Loevenbruck, 1986). Поэтому авторы предположили существование полиморфизма популяции по исследуемому признаку. По нашему мнению, в непрерывном ряду изменчивости количества откладываемых яиц нельзя выделить дискретные признаки, поэтому широта изменчивости в количестве отложенных яиц не подпадает под критерий полиморфизма.

Потенциальная плодовитость у разных видов листоверток зависит от реализации той или иной репродуктивной стратегии. Общая плодовитость для поливольтинных видов зависит от генерации, потенциальная и реализованная плодовитости имаго зависят от стратегии по откладке яиц самками родительского поколения на определенное кормовое растение. Оптимум откладываемых самками всеядной листовертки яиц находится в пределах 300–600 яиц на особь.

2.3.3. Кормовое растение и адаптационные возможности особей, относящихся к разным фенотипам

Известно, что фенотипическая пластичность к условиям окружающей среды является одним из основных свойств полиморфного вида (Via, 1993). Поэтому норма реакции популяции на кормовом растении значительно различается для большинства признаков (Туси́жет al., 1991). Эта пластичность, как было показано, может вести к различной жизнеспособности, особенно в экстремальных местах обитания. Было показано, что нормальное развитие гусениц до имаго у узкого олигофага яблонной плодовой гусеницы может происходить на разных кормах, однако основная кормовая культура – яблоня – имеет определяющее значение в жизнедеятельности вида (Триселёва, Сафонкин, 1999). Это обстоятельство важно для стабильной жизнедеятельности лабораторной популяции яблонной плодовой гусеницы, так как присутствие в паре самца или самки с исходной яблоневой среды увеличивало количество отложенных самками яиц.

Исследования пищевой ценности разных видов растений для развития гусениц всеядной листовертки показали, что оптимальными культурами были береза, яблоня, черная смородина, ива, терн, а на яблоне,

дубе, малине исследованные биологические показатели были хуже. Угнетение развития наблюдали на сирени и клёне (Литвинова, 1974).

Критерием адаптационных возможностей конкретного фенотипа у всеядной листовёртки была выбрана масса куколок, которая в значительной мере обеспечивает репродуктивный потенциал самки. Эксперимент был основан на изучении массы куколки определенного фенотипа после питания гусеницы на конкретном виде кормового растения.

Существует определенная закономерность изменчивости в массе куколок после питания гусениц всеядной листовёртки на том или ином растении (Сафонкин, 2000a). Несмотря на то, что исходная популяция листовёртки развивалась на яблоне, на этом кормовом растении масса куколок для самцов и самок, как в первом, так и во втором поколениях, была меньше, чем на других (табл. 18, 19). Таким образом, исходно яблоня является менее ценным кормом. Это согласуется с данными по пищевой специализации гусениц всеядной листовёртки (Литвинова, 1974).

Из таблицы 18 видно, что имеются различия между фенотипами «А», «Б» и «АБ» в первом поколении на груше, сирени, во втором поколении на смородине.

Из таблицы 19 видны значительные различия по массе куколок самок первого поколения у фенотипов «С» и «D» на смородине, во втором поколении – фенотипов «С» и «L» на груше.

Как было показано выше, у самцов всеядной листовёртки фенотипы «А» и «Б» являются маркерами “специалистов”, а фенотип «АБ» –

Таблица 18. Средняя масса куколок самцов всеядной листовёртки двух поколений, относящихся к разным фенам, при питании гусениц на разных растениях (в мг, $x \pm S_x$)

Растение	Поколение	Фенотипы		
		А	Б	АБ
Яблоня	I	45,80±3,63 (2)	43,17±3,83 (3)	43,48±2,08(14)
Вишня	I	53,90±5,30 (2)	51,6 (1)	47,34±2,81 (5)
Груша	I	44,90±1,60 (4)	51,99±1,80 (9)	47,17±2,60(13)
Слива	I	43,28±2,66 (4)	-	47,42±4,03 (5)
Сирень	I	47,8 (1)	50,0 (1)	54,90±1,34 (2)*
Смородина	I	57,35±2,02 (2)	-	55,6 (1)
Яблоня	II	26,66±1,46 (7)	29,08±1,44 (12)	29,40±1,26 (6)
Вишня	II	27,20±0,14 (2)	-	29,20±1,41 (2)
Груша	II	27,21±1,83 (7)	33,40±3,96 (2)	33,50±1,30 (5)*
Слива	II	31,53±2,24 (6)	42,43±2,09(12)*	39,32±1,52 (5)*
Сирень	II	41,30±2,75(4)*	40,58±1,07 (5)*	44,68±0,67 (8)*
Смородина	II	38,73±3,58(3)*	50,70±1,81 (3)*	42,65±2,10 (8)*

Примечание: в скобках – количество имаго; * – различия с яблоней по поколениям ($p < 0,05$).

Таблица 19. Средняя масса куколок самок всеядной листовёртки двух поколений, относящихся к разным фенотипам, при питании гусениц на разных растениях (в мг, $\bar{x} \pm S_x$)

Растение	Поколение	Фенотипы			
		C	L	D	Z
Яблоня	I	65,19±2,15(23)	62,65±2,45(15)	61,44±3,67(7)	67,94±4,04(6)
Груша	I	65,36±3,45(8)	66,76±3,46(8)	58,62±6,86(6)	67,80±4,51(6)
Вишня	I	70,13±5,15(3)	62,55±1,54(4)	70,0(1)	0
Слива	I	67,20±1,93(3)	65,65±6,28(4)	0	0
Сирень	I	84,33±8,39(3)*	0	0	0
Смородина	I	70,40±4,10(2)	90,50±6,86(2)*	70,25±10,78(2)	0
Яблоня	II	40,03±2,69(12)	21,00±0,71(2)	39,00±1,68(7)	0
Груша	II	39,60±3,11(3)	49,23±5,72(4)*	42,30±3,61(2)	42,60±0,57(2)
Вишня	II	50,3 (1)	41,33±2,60(3)*	0	0
Слива	II	54,55±4,03(10)*	51,05±2,08(6)*	53,05±1,84(4)*	49,13±6,93(3)
Сирень	II	58,10±1,00(4)*	66,05±1,61(4)*	60,65±5,20(4)*	47,4 (1)
Смородина	II	58,00±1,67(6)*	0	60,44±2,31(5)*	0

Примечание: в скобках количество имаго; * — различия с яблоней по поколениям ($p < 0,05$); 0 — особей данного фенотипа не отмечено.

“генералистов”. Питание гусениц на определенном кормовом растении так же характеризует статус насекомого. Большие различия по массе куколок, особенно на некоторых растениях во втором поколении, отмечены для самцов насекомых-специалистов. Средние показатели по массе куколок более характерны для насекомых-генералистов (рис. 18).

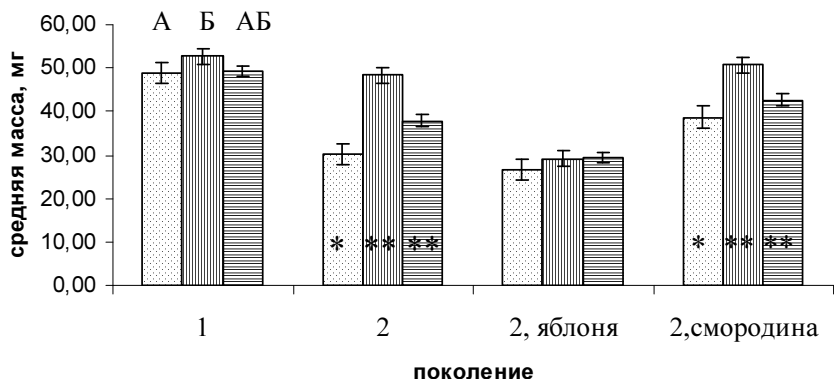


Рис. 18. Средняя масса куколок самцов всеядной листовёртки, относящихся к разным фенотипам в весеннем (1) и летнем (2) поколениях (в мг; $\bar{X} \pm S_x$ по всем растениям в эксперименте и выборочно на яблоне – смородине). *—** — достоверность различий $p < 0,05$.

В наших экспериментах способность гусениц всеядной листовертки эффективно усваивать разнообразный корм, возможно, является следствием «неопределенности» питания гусениц каждой лабораторной генерации, то есть существованием на растениях, которые не были кормом родительского поколения, однако благоприятны для развития. Неопределенность в питании, кроме того, может приводить популяцию дочернего поколения в состояние стресса. Внешним проявлением этого состояния может быть увеличение массы куколок. Явление повышенной устойчивости к стрессам более крупных особей известно у других групп насекомых (Holloway, 1986).

Генерализованная стратегия жизнедеятельности листоверток с использованием большого числа видов растений включает необходимость адаптации гусениц к различным кормам, что заложено в их генотипе. Питание гусениц на определенном кормовом растении характеризует статус насекомого. Средние показатели по массе куколок более характерны для насекомых-генералистов, большие различия отмечены для самцов насекомых-специалистов.

ГЛАВА III. ПОПУЛЯЦИОННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВСЕЯДНОЙ ЛИСТОВЕРТКИ ПО АРЕАЛУ И СТАЦИЯМ

3.1. Влияние кормового растения на структуру популяции полиморфного вида

Изменения в структуре популяции, отмечаемые на разных растениях, являются внешним выражением различий в адаптационных оптимумах самцов и самок разных фенотипов. Поэтому в комплексе с абиотическими условиями среды растение является важным фактором формирования фенооблика популяции фитофага. У представителей разных отрядов насекомых было выявлено влияние кормового растения на фенооблик популяции фитофага (Зеленская, 2006; Пиджакова, Вилкова, 1988; Фасулати, 1988; Via, 1987a, 1993). Более того, для колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* (Say.) (Coleoptera: Chrysomelidae) было отмечено изменение фенооблика популяции при питании жуков на разных сортах картофеля (Фасулати, 1987).

Фенооблик лабораторных линий при развитии гусениц на разных растениях моделирует возможные пути возникновения различий в природных популяциях. Возможная роль кормового растения в формировании фенооблика популяции при питании гусениц на «непрогнозируемом» ими растении проверена на всеядной листовертке (Сафонкин, Триселёва, 2003б). Для проверки гипотезы гусениц из индивидуальных кладок от родительских пар определенных фенотипов рассаживали на все виды растений, используемые в эксперименте, создавая эффект «случайно выбранного» самкой растения для откладки яиц, в том числе нехарактерного для питания родительского поколения.

Показатели внутрипопуляционного разнообразия (μ) и доли редких форм (h), рассчитанные по Животовскому (1982), выявили кормовые растения с разной степенью пригодности для развития листовертки разных фенотипов в двух поколениях в течение сезона (табл. 20). Уменьшение фенотипического разнообразия популяции после зимовки связано с разной выживаемостью диапаузирующих гусениц. Степень подготовленности конкретной гусеницы к переживанию неблагоприятных условий во многом определяется питанием определенным кормовым растением. После питания на яблоне, смородине (по самкам) и, особенно на груше, вероятность выживаемости гусениц во время зимовки высока для всех фенотипов. На сливе, сирени (по самкам), смородине (по самцам) разнообразие фенотипов меньше. Следовательно, фенотипический состав популяции может зависеть от питания тем или иным растением. Двухфакторный дисперсионный анализ показал,

Таблица 20. Показатель внутривидового разнообразия (μ) и доля редких форм (h) у всеядной листовертки на разных растениях в 1 и 2 поколениях

Растения	Пол имаго	μ		h	
		1	2	1	2
Яблоня	Самцы	2,470±0,199	2,986±0,038	0,177±0,066	0,005±0,013
	Самки	3,709±0,145	3,551±0,263	0,070±0,040	0,112±0,060
Груша	Самцы	2,817±0,133	2,802±0,215	0,061±0,044	0,066±0,072
	Самки	3,954±0,006	3,982±0,074	0,012±0,019	0,004±0,018
Слива	Самцы	1,993±0,472	2,886±0,110	0,336±0,157	0,038±0,037
	Самки	1,990±0,756	3,758±0,199	0,503±0,189	0,061±0,050
Вишня	Самцы	2,703±0,317	2,000±0,707	0,099±0,106	0,333±0,236
	Самки	2,836±0,642	2,000±0,816	0,291±0,161	0,500±0,204
Смородина	Самцы	1,940±0,828	2,692±0,204	0,353±0,276	0,103±0,068
	Самки	3,897±0,283	1,195±0,500	0,026±0,071	0,519±0,125
Сирень	Самцы	2,970±0,172	2,938±0,104	0,010±0,057	0,021±0,035
	Самки	1,000±1,000	3,744±0,074	0,750±0,250	0,064±0,068
Малина	Самцы	–	–	–	–
	Самки	–	2,000±1,414	–	0,500±0,353

что до 80% фенотипической изменчивости зависят от генетической изменчивости (h^2) ($F=10,58$, $d.f.= 6, 24$, $p=0,0$). На модификационную изменчивость, зависящую от питания гусениц, приходится до 4% ($F=7,34$, $d.f.=4, 24$, $p=0,0007$).

Фенооблик популяции полиморфного вида зависит от питания гусениц на определенной кормовой культуре. Уменьшение показателя внутривидового разнообразия и возрастание доли редких форм при развитии гусениц на менее характерном корме показывают, что возможность преадаптации особей разных фенотипов к разным растениям может быть основана на наследственно закрепленных различиях в способности к усвоению того или иного растения, и отражают различия в оптимумах адаптации особей в пределах нормы реакции популяции.

3.2. Кормовое растение и структура популяции полиморфного вида в биотопе

3.2.1. Растения и обилие самцов разных фенотипов биотопе

Ф.Г. Добжанским в 1951 году было высказано предположение, что существует взаимосвязь между фенотипической изменчивостью и числом занимаемых ниш особями одной популяции (Dobzhansky, 1951). У комаров *Aedes caspius caspius* (Pall.) (Diptera: Culicidae) для особей одной популяции известны факты взаимосвязи между изменчивостью в деталях строения ротового аппарата личинок и разнообразием зани-

Таблица 21. Изменения в обилии самцов всеядной листовертки в разных типах плодовых садов и на лесной растительности по уловам в ловушки с аттрактантом. Закарпатская область, Украина, эксперимент 1985–1986 гг.

Тип растительности	Фенотип, обилие, %								Отношение $\Sigma Б/\Sigma А$
	А		Б		АБ		0		
	Σ	%	Σ	%	Σ	%	Σ	%	
Яблоня	238	43,1	124	22,5	179	32,4	11	0,02	0,52
Груша	129	23,8	125	23,1	238	53,3	4	0,07	0,97
Смешанный (яблоня, слива, вишня)	81	44,0	41	22,2	58	31,6	4	2,2	0,51
Слива	48	52,7	23	25,3	20	22,0	0	0,0	0,48
Лесная (орешник, тёрн, граб и др.).	132	28,7	107	23,2	215	46,7	6	1,3	0,81

маемых ими ниш, что обеспечивает большую экологическую пластичность и повышает вероятность выживания (Ивницкий и др., 1984). В разных группах беспозвоночных, на *Mytilus edulis* (L.) (Mytiloideae: Mytilidae) (Сергиевский и др., 1997), *Callosobruchus chinensis* (L.) (Coleoptera: Chrysomelidae) (George, Verma, 1997) показана связь фенотипической изменчивости поверхностного рисунка и различий в экологических характеристиках. Возможные аналогичные закономерности были проанализированы на примере всеядной листовертки. Индекс соотношения самцов фенотипа «Б» к самцам фенотипа «А» информативно использовать для описания особенностей фенотипической структуры популяций всеядной листовертки. За индекс принимали $I_{Б/А} = \Sigma Б / \Sigma А$, где $\Sigma А$ и $\Sigma Б$ – количество всех самцов данного фенотипа, отловленных в ловушки.

Популяции листоверток этого вида, обитающие в плодовых садах, являются производными от первоначально распространенных в лесных биотопах. В Закарпатской области фенотипический состав популяции на лесной растительности характеризовался индексом 0,81 (табл. 21) (Сафонкин, 1990). В агробиоценозах структура популяции претерпевает значительные изменения. Например, в грушевом саду $I_{Б/А}$ превысил значения, полученные на лесной растительности. Здесь преобладали самцы фенотипов «Б» и «АБ».

В популяциях смешанного, яблоневого, сливиевого садов $I_{Б/А}$ составил 0,48–0,52. Тут достоверно преобладали самцы фенотипа «А» ($F_{факт} > F_{теор}$, $p=0,05$, для различий в обилии самцов фенотипа «А» к самцам фенотипа «Б»).

Из результатов работы следует, что существуют различия в предпочтении самцами разных фенотипов различных кормовых культур, поскольку самцы фенотипа «АБ» в зонах совместного распростране-

ния грушевых и яблоневого садов в большем количестве обитают на грушах.

3.2.2. Закономерности в изменчивости обилия самцов разных фенотипов по станциям

Особый интерес представляет изучение распределения фенотипов самцов на территории отдельного смешанного плодового сада (Сафонкин, 1993; 1995 а).

Небольшая территория Ботанического сада МГУ, расположенного на Воробьевых Горах, характеризуется наличием участков с разными видами растений. Поэтому в зависимости от места расположения ловушек значение $I_{Б/А}$ сильно менялось. Например, в 1991 году для листоверток, обитающих на грушевых деревьях, индекс составил 0,71, на яблонях – 0,54 (табл. 22, рис. 19).

Интересно отметить, что для бабочек, собранных с дичков яблонь, индекс составил 1,0. Это сопоставимо с результатами исследований в Закарпатской области, где состав популяции на лесной растительности характеризовался индексом 0,81, в то время как на яблонях в плодном саду он составил 0,52 (Сафонкин, 1990). Изменения в $I_{Б/А}$ по

Таблица 22. Структурный состав популяций всеядной листовертки в первом поколении в разных типах плодовых садов в г. Москве и Московской области по результатам 1989–1993 гг.

Год, растения	Фенотипы самцов, %, отношение Б/А, среднее число самцов на ловушку					
	А	Б	АБ	0	Б/А	$X \pm S_x$
Ботанический сад МГУ						
1990	35,5	21,6	41,6	1,3	0,61	9,87±1,54 а
1991	25,2	18,4	56,0	0,4	0,73	18,58±2,14b
Дикие яблони	22,4	22,4	55,2	0,0	1,00	30,75±7,73 с
Груша	27,4	19,5	53,1	0,0	0,71	17,33±7,23 b
Слива	23,2	15,6	60,2	1,0	0,67	32,00±4,21 с
Черешня, яблоня	24,5	15,8	58,7	1,0	0,64	14,27±5,05 d
Черешня, слива	32,8	18,8	48,4	0,0	0,58	13,63±2,93 d
Яблоня	31,0	16,9	51,6	0,5	0,54	24,75±7,02 b
Яблоневый сад 1						
1989	31,4	14,9	52,8	0,9	0,47	7,72±0,71 а
1990	43,9	13,4	41,5	1,2	0,31	2,56±0,32 b
Яблоневый сад 2						
1991	30,8	16,7	52,4	0,4	0,54	8,99±1,18 а
1992	37,8	13,8	47,8	0,6	0,37	13,69±0,84 b
1993	40,9	14,7	44,0	0,4	0,35	3,20±0,49 с

Примечание: а, b, c, d – уровень достоверности различий по садам 95%.

соотношению фенотипов на исследуемых культурах в целом имеют такую же тенденцию, что и изменения в обилии данного вида в этих станциях. Однако обилие всеядной листовертки значительно отличается у субпопуляций на монокультурах (слива, яблоня) по сравнению с участками со смешанным типом растительности (черешня, слива и черешня, яблоня) (табл. 22, данные 1991 года, рис. 19). Кроме того, как видно из рисунка 19, существует тенденция к уменьшению доли сам-

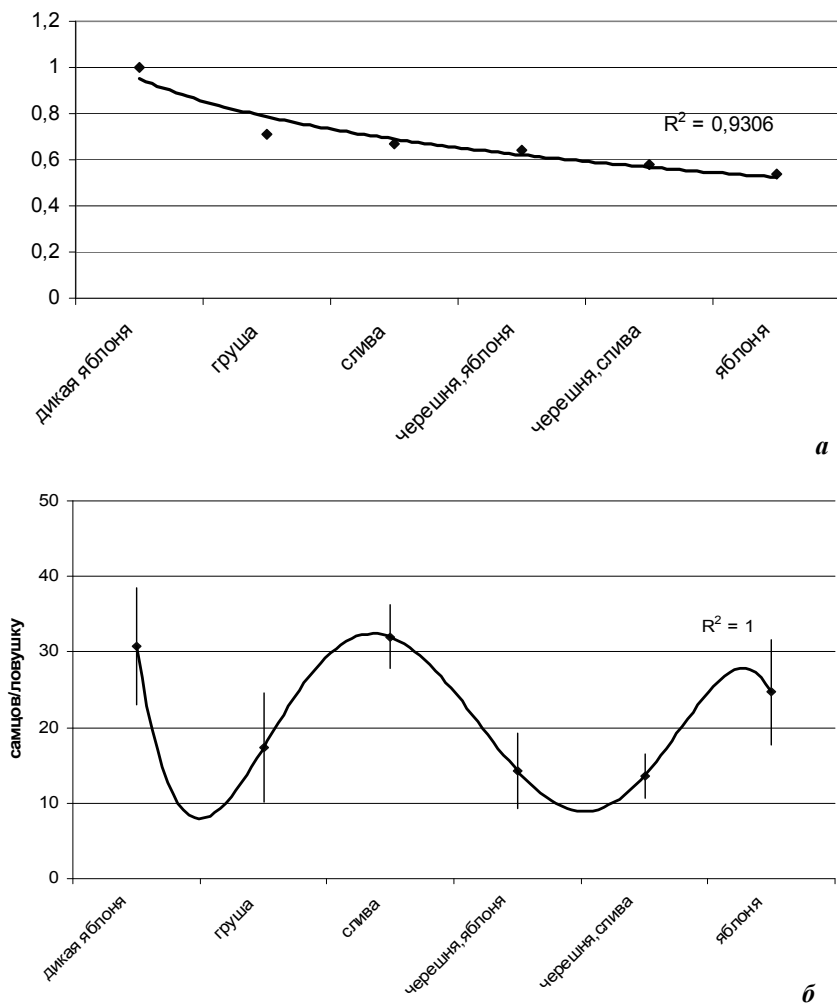


Рис. 19. Изменчивость $I_{B/A}$ (а) и среднее обилие самцов ($X \pm S_x$) (б) в условиях смешанного сада (Ботанический сад МГУ).

цов фенотипа «Б», обитающих на культурных сортах яблонь по сравнению с дичками, хотя по плотности популяции различия недостоверны.

Структура популяции на небольшой территории, содержащей разные плодовые культуры, соответствует тому, что наблюдается для тех же плодовых культур, занимающих большие пространства.

3.2.3. Влияние биотопических различий на фенооблик популяции полиморфного вида

В связи с неблагоприятными погодными условиями на территории Московского региона в 1990 и 1993 годах обилие листоверток было наиболее низким с одним поколением в сезоне (табл. 22). В структуре популяции уменьшилась доля самцов фенотипа «АБ» за счет возрастания доли особей фенотипа «А». Это естественно вытекает из-за их преимущественного распространения на севере ареала, возможно в связи с большей холодостойкостью особей этой части популяции. В неблагоприятные для вида года особенно заметен рост доли бабочек более устойчивой формы. В противоположность выше сказанному, в Ботаническом саду МГУ, расположенном в центре г. Москвы в более теплых микроклиматических условиях, рост популяции происходил за счет увеличения численности более теплолюбивой формы «АБ» и уменьшения доли самцов фенотипа «А». В связи с этим $I_{Б/А}$ изменился в сторону увеличения с 0,61 в 1990 до 0,73 в 1991.

Выше было показано, что наличие разных культур на небольшой территории (Ботанический сад) приводит к разделению популяции полиморфного вида на субпопуляции с преобладанием того или иного фенотипа. Субпопуляции формируются, несмотря на возможность свободного перемещения имаго между различными участками территории. Следовательно, гетерогенность популяции на территории зависит от питания на определенном кормовом растении.

Гетерогенность в распределении особей разных фенотипов была отмечена и на территории с одной кормовой культурой – яблоней (Сафонкин, 1993*в*; Safonkin, 1998*а*). В модельных яблоневых садах 1 и 2 (рис. 20) можно выделить участки, где в течение всех лет наблюдений отмечена более высокая плотность особей фенотипа «Б» по сравнению с особями фенотипа «А». Особенностью этих участков была разреженная посадка деревьев и, соответственно, меньшая сомкнутость крон яблонь. Это приводило к большему прогреву почвы и стволов деревьев.

В саду 1 такой участок был расположен ближе к краю территории (рис. 20, 1). Если среднее отношение «Б»/«А» в 1989 году было 0,47, в

1990 – 0,30, то внутри этого очага по годам до 2,0 и 3,0 соответственно. Вне этой области были станции, где доля самцов фенотипа «Б» в уловах была выше средней, но они варьировали по годам наблюдений. В качестве примера можно привести данные по 31 и 32 ряду яблонь. В 1990 году на 32 ряду были выделены микростанции с $I_{Б/А}$ равным 1,0. В 1989 году на близком к нему 31 ряду индекс равнялся только 0,5.

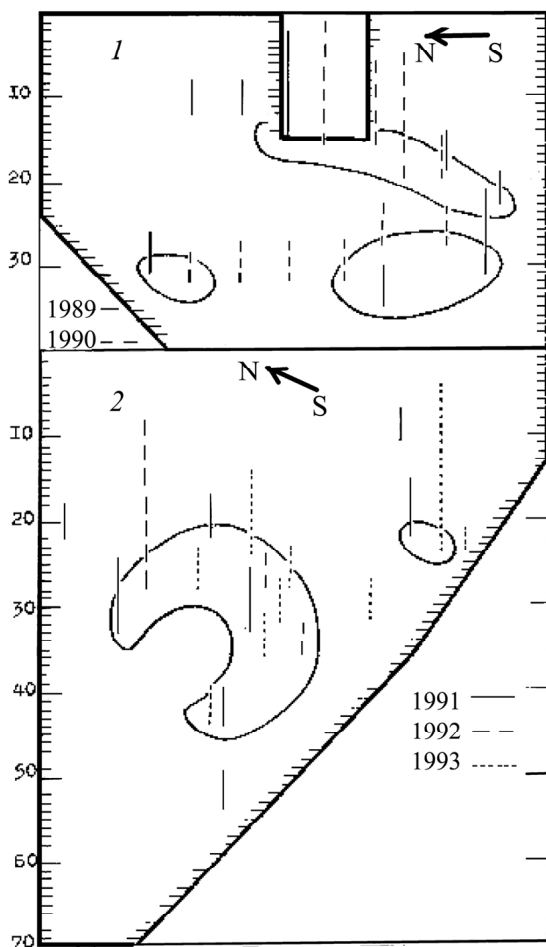


Рис. 20. Пространственное распределение самцов фенотипа «Б» всеядной листовертки на территории яблоневых садов (совхоз им. Ленина, Московская обл.) по экспериментам 1989–1993 гг. Выделены микростанции с преобладанием самцов фенотипа «Б». Ось абсцисс – длина ряда в относительных единицах, ось ординат – номер ряда, вертикальные линии – значение $I_{Б/А}$ в местах, где он более чем в 1,5 раза превышает среднее значение.

Преимущественное распространение самцов фенотипа «А» по территории сада 1 отмечено на разных участках. В течение 2-х лет наблюдений они преобладали на 8–10, 20 ряду, около очага самцов фенотипа «Б», в центре сада.

Наиболее равномерно были распределены по исследуемой территории самцы фенотипа «АБ». Только в середине 15 и 16 рядов в течение двух лет было отмечено достоверное увеличение плотности бабочек этого фенотипа.

На территории сада 2 очаг самцов фенотипа «Б» был расположен в середине между рядами 28 и 36 и имел форму месяца (рис. 20, 2). Общей характеристикой стадий в саду 2, где преобладали самцы фенотипа «Б», было то, что внутри них $I_{Б/А}$ достоверно ($F_{факт.} > F_{теор.}$, $p=0,05$) отличался от такового по ловушкам, расположенным, например, в первом учетном ряду или вокруг очага с самцами «Б». Между собой индексы по двум контрольным участкам не различались. В некоторых микростациях условия благоприятствовали развитию самцов фенотипа «А». Эти станции были расположены на 5–10, 20–22 и некоторых других рядах. Наиболее равномерно по территории были распределены самцы фенотипа «АБ».

В 1993 году, в год с низкой численностью всеядной листовертки, когда преобладали самцы фенотипа «А», в местах, где ранее преимущественно были распространены бабочки фенотипа «Б», ситуация не изменилась. В некоторых ловушках, там, где в 1992 году был высокий индекс, например, 4,0, а в 1993 году не было поймано ни одной бабочки фенотипа «Б», не отлавливались и особи фенотипа «А».

Степень специализации насекомых разных фенотипов можно охарактеризовать, основываясь на равномерности распределения особей по территории (Сергиевский, 1988). Основываясь на таком подходе, следует предположить, что по данному критерию у всеядной листовертки фенотипы «А» и «Б» также маркируют особей-специалистов, а фенотип «АБ» – особей-генералистов, поскольку самцы последнего наиболее равномерно распределены по территории.

Различия в структуре популяции полиморфного вида отмечены как для разных кормовых культур, так и для одной кормовой культуры в связи с гетерогенностью экологических условий территории: обилие самцов фенотипа «Б» выше на разреженных участках сада. По степени равномерности распределения по территории самцов всеядной листовертки фенотипы «А» и «Б» являются маркерами насекомых-специалистов, фенотип «АБ» – насекомых генералистов.

3.2.4. Различия во времени лёта самцов разных фенотипов

Изучение особенностей лёта самцов в течение сезона было проведено в Закарпатской области в 1986 г. (Сафонкин, 1990). На рисунке 21 представлены различия начала и сроков массового лёта самцов всеядной листовертки в разных биотопах.

Для исходной, обитающей на лесной древесно-кустарниковой растительности, популяции характерно близкое к единице отношение фенотипов «А» и «Б» и синхронизация сроков лета бабочек основных групп. Только в пик лета, наблюдавшийся со 2 до 10 июня 1986 г., было отловлено несколько больше самцов фенотипа «А» ($1,53 \pm 0,27$), чем самцов типа «Б» ($0,93 \pm 0,24$) на ловушку за сутки. В остальные учеты различия были недостоверны.

В яблоневом саду пик лёта самцов фенотипов «А» наблюдался с 20 по 30 мая, т. е. раньше чем в исходной популяции, обитающей на лесной растительности, на десять дней. В грушевом саду в пик лета было отловлено самцов фенотипа «А» — $0,46 \pm 0,15$, фенотипа «Б» — $0,91 \pm 0,24$ и фенотипа «АБ» — $2,94 \pm 0,52$ (ловушка/сут). Массовый лёт самцов фенотипа «АБ» во всех биотопах был смещен относительно самцов остальных фенотипов на более поздние сроки. Отметим, что первыми имаго, залетающими в ловушки в начале сезона, чаще были самцы фенотипа «А».

Существует связь между фенотипом самцов и сроком их массового лёта: наиболее ранний вылет характерен для самцов фенотипа «А», наиболее поздний — для самцов фенотипа «АБ».

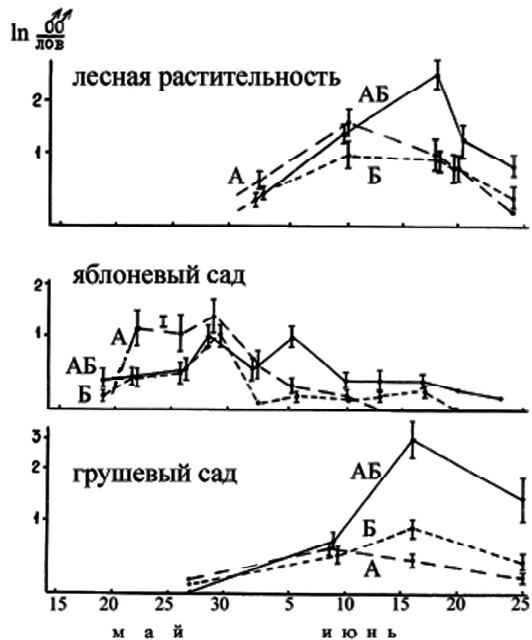


Рис. 21. Лёт самцов 3-х фенотипов всеядной листовертки в первом поколении в разных типах садов и лесном массиве в Закарпатской области по экспериментам 1986 г. (Сафонкин, 1988).

3.3. Закономерности в соотношении самцов разных фенотипов по ареалу

Всеядная листовертка относится к широко распространенным видам, её ареал охватывает всю территорию Европы. Недавно она была отмечена на Западном побережье США (LaGasa et al., 2003). В ряде исследований было изучено фенотипическое разнообразие этого вида по ареалу (Сафонкин, 1989; Козлов, Моторкин, 1990; Гричанов и др., 2001, Liblikas et al., 2004). Отметим наличие клинальной изменчивости значения индекса Б/А ($I_{Б/А}$).

Некоторые закономерности фенотипической структуры популяций по России и прилегающим регионам представлены на рисунке 22.

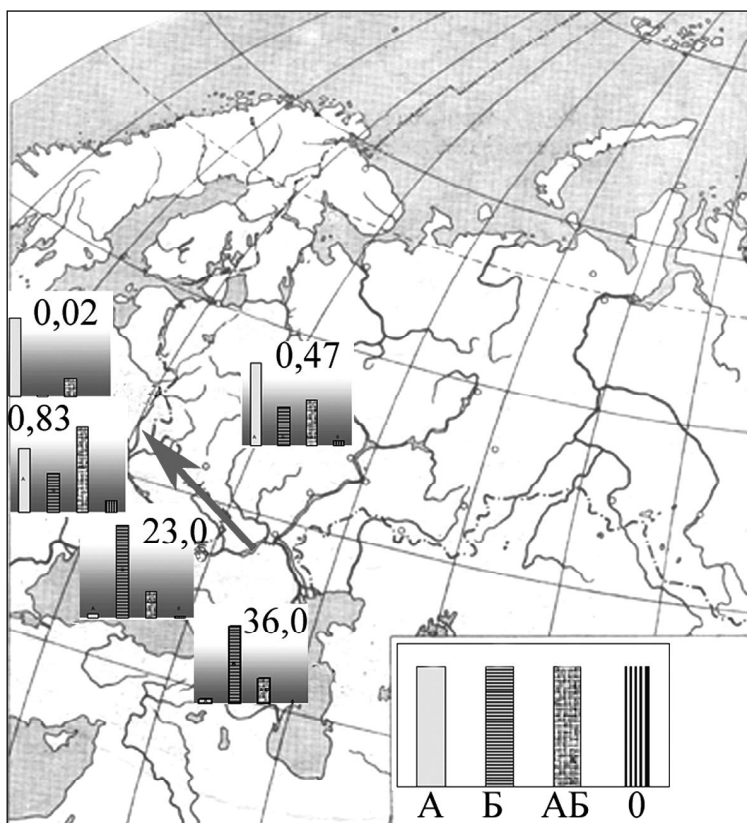


Рис. 22. Соотношение самцов всеядной листовертки 4-х фенотипов по ареалу. Цифры на графиках – отношение обилия самцов фенотипа “Б” к самцам фенотипа “А” в уловах. Стрелка – направление клинальной изменчивости $I_{Б/А}$ в сторону увеличения доли самцов фенотипа «А».

Во всех исследованных точках ареала присутствовали самцы трех массовых фенотипов «А», «Б», «АБ», но в северо-западной части ареала преобладали самцы фенотипа «А», а на южной и юго-восточной - самцы фенотипа «Б».

Так, в восточной части Польши и Брестской области Республики Беларусь $I_{Б/А}$ составил 0,02, в Закарпатской области Украины и Московской области индекс увеличился до 1,0, а на юго-западе в Крыму и Зардобском районе Азербайджана до 36,0. Доля самцов фенотипа «АБ» также возрастала от центра к южной части ареала. Аналогичные результаты получены в работе Козлова, Моторкина (1990). Эти авторы предложили выделить кавказскую группу популяций всеядной листовертки в виде особой группы, отличающейся значительным преобладанием самцов фенотипа «Б» и менее выраженной клинальной изменчивостью между популяциями. Различия в $I_{Б/А}$ между популяциями с Кавказа и популяциями остального ареала, по нашему мнению, можно объяснить значительными различиями в видовом составе кормовых растений. Это подтверждается фактом обнаружения самцов фенотипа «А» на деревьях айвы, росших в гранатовом саду, в то время как на гранатовых деревьях субпопуляция состояла из самцов фенотипов «Б» и «АБ». (Сафонкин, 1988). Следовательно, для выделения кавказских популяций всеядной листовертки в особую группу нет достаточных оснований.

Популяции всеядной листовертки на всем ареале включают в себя все известные морфологические фенотипы особей, причем структура популяций закономерно меняется по ареалу.

3.4. Внутривидовая конкуренция между самцами всеядной листовертки

Известно, что популяция стремится максимально использовать потенциальные возможности данного вида при расселении. Благодаря полиморфизму популяции реализация этой задачи может в достаточной степени приближаться к потенциальным возможностям вида. При отлове на синтетический двухкомпонентный аттрактант, содержащий макрокомпоненты феромона, в разных точках ареала было отловлено в ловушки более 11000 особей, из них 33,45% самцов фенотипа «А», 19,31% – фенотипа «Б», 46,08% – фенотипа «АБ» и 1,15% самцов фенотипа «0». Иллюстрацией взаимоотношений фенотипов в суммарной выборке по ареалу может служить анализ корреляций между обилием особей каждого фенотипа, приведенный в таблице 23.

Таблица 23. Корреляция между численностями самцов четырех фенотипов и общей численностью имаго в клеевых ловушках (Σ) по ареалу (результаты наблюдений с 1985 г.)

Формы самцов	Коэффициент корреляции	Значимость	Гипотеза
A/0	-0,199	0,282	Не отл. от 0
B/0	0,384	0,031	Отл. от 0
AB/0	-0,395	0,026	- " -
B/AB	-0,709	0,0	- " -
A/AB	-1,952	0,913	Не отл. от 0
A/B	-0,689	0,0	Отл. от 0
A/ Σ	0,114	0,548	Не отл. от 0
B/ Σ	-0,310	0,086	- " -
AB/ Σ	0,318	0,078	- " -
0/ Σ	-0,151	0,577	- " -

Примечание: число степеней свободы – 29.

Видно, что положительная корреляция наблюдается только между обилием самцов «Б» и «0». Эти данные подтверждают результаты изучения наследования данных признаков в ряду поколений – фенотипы «Б» и «0» имеют один генотип P^2P^2 . Отрицательная корреляция получена между количеством самцов «Б» или «0», с одной стороны, и «AB» или «A» – с другой. Иногда нейтральная – по самцам фенотипа «A». Эти результаты не зависят от общей численности самцов в исследуемых сборах. Как было показано выше, самцы разных фенотипов всеядной листовертки несколько различаются экологическими предпочтениями. В то же время, при возникновении условий, оптимальных для развития вида, общее увеличение обилия происходит за счет увеличения абсолютной численности самцов всех фенотипов. При возрастании обилия увеличивается и внутривидовая конкуренция между самцами за обладание самками. Изучение данного вопроса интересно и в теоретическом плане – насколько разные фенотипы самцов дифференцированы в экологической нише, и, соответственно этому, насколько самцы разных фенотипов изолированы друг от друга.

Результаты свидетельствуют о сильной внутривидовой конкуренции между самцами, относящимися к разным фенотипам (табл. 24) (Safonkin, 1988a). Коэффициент корреляции указывает на более жесткие конкурентные отношения между особями фенотипов «A» и «AB». Это естественно вытекает из того факта, что бабочки этих фенотипов более равномерно распространены по территории, их численность выше численности бабочек фенотипа «Б», мало различается аттрактивность к многокомпонентным составам феромона. В связи с разнообразием экологических ситуаций внутри садов были прове-

Таблица 24. Расчет силы внутривидовой конкуренции (d_{yx}) и силы влияния ($d_{xy,z}$) между разными фенотипами самцов всеядной листовертки на территории яблоневых садов

Год	Отношение фенотипов	Преобладающий фенотип, сила влияния			
		А, d_{yx}	$d_{xy,z}$	Б, d_{yx}	$d_{xy,z}$
Сад 1					
1989	А/Б	0,313	АБ	0,292	АБ
	А/АБ	-0,955 a		-0,902 b	
	Б/АБ	-0,570		-0,673	
1990	А/Б	0,335	АБ	0,217	АБ
	А/АБ	-0,938 a		-0,612	
	Б/АБ	-0,635		-0,849 b	
Сад 2					
1991	А/Б	-0,490	А	0,489	АБ
	А/АБ	-0,967 a		-0,827 b	
	Б/АБ	-0,252		-0,893 b	
1992	А/Б	-0,483	А	0,694	АБ
	А/АБ	-0,940 a		-0,973 a	
	Б/АБ	-0,233		-0,472	
1993	А/Б			-0,334	А
	А/АБ			-0,842 a	
	Б/АБ			-0,227	

Примечание: уровень достоверности выше, чем: А – 99%, Б – 95%.

дены отдельные расчеты для учетных точек из мест, где преобладали самцы фенотипа «А» или фенотипа «Б». Коэффициент d_{yx} показывает, что существует около 80% вероятности того, что увеличение численности бабочек фенотипа «А» отрицательно влияет на количество особей фенотипа «АБ» в той же учетной точке. Из таблицы 24 следует, что увеличение доли бабочек фенотипа «Б» может являться следствием уменьшения доли особей фенотипов «А» и «АБ» в ловушках. При небольшом обилии всеядной листовертки, в местах преобладания самцов фенотипа «Б», сильные отрицательные конкурентные отношения отмечены между самцами фенотипов «Б» и «АБ» (табл. 24, года 1990, 1991). Однако при очень низком обилии популяции, даже в местах с преобладанием самцов фенотипа «Б», большая конкуренция отмечена для особей фенотипов «А» и «АБ» (табл. 24, сад 2, 1993 г.). Конкуренция между особями «Б» и «АБ» зависит от общего обилия всеядной листовертки и места преимущественного распространения того или иного фенотипа самцов. В местах преобладания самцов фенотипа «А» в отношениях между «Б» и «АБ» не выявлено сильной конкуренции. Значения d_{yx} свидетельствуют, что не более 36% изменений количества особей фенотипа «Б» отрицательно зависит от количества

особей фенотипа «АБ». Минимальные отрицательные, а чаще положительные корреляции отмечены между фенотипами «А» и «Б». Эти данные подтверждают популяционную значимость разнокачественности популяции в процессе репродуктивного поведения, изложенную в главе I, и основанную на различиях в выделении и восприятии компонентов феромона.

Коэффициент $d_{xy,z}$ позволяет оценить силу влияния того или иного признака, в нашем случае обилия особей определенного фенотипа - на взаимоотношения особей двух других фенотипов. Расчеты показывают, что в саду 1 наибольшую силу влияния оказывает плотность особей «АБ» (табл. 24). Это отмечено как для мест с максимальным распространением самцов фенотипа «А», так и «Б». Для сада 2 в местах с преобладанием фенотипа «А» и при низкой плотности популяции сильнее влияет обилие самцов этого фенотипа. В местах с преобладанием фенотипа «Б» сильнее влияет обилие самцов «АБ».

В зависимости от общей численности популяции меняется сила внутривидовых конкурентных взаимоотношений между самцами разных фенотипов. В основном, большая конкуренция отмечена для доминирующих в модельном биоценозе фенотипов «А» и «АБ».

ГЛАВА IV. РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ, ФЕРОМОННЫЙ ФОН И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВА ЛИСТОВЕРТОК

При обитании в любом биоценозе и при расселении в новые биотопы, особи вступают во взаимоотношения с насекомыми других видов, в том числе и с теми, которые осуществляют свое репродуктивное поведение на основе химических соединений того же класса (Carde, Baker, 1984). При изучении полового поведения самцов в присутствии запаха синтетических аналогов половых феромонов было показано существование нескольких типов влияния компонентов феромона. 1. Аддитивность – компоненты феромона активны каждый в отдельности и их действие складывается. 2. Синергизм – один компонент вызывает поведенческий ответ, другой не вызывает (Greenway et al., 1982; Kafka, Krieg, 1987). Но при совместном действии компонентов эффект аттрактивности больше, чем при действии одного. 3. Взаимный синергизм – ни одно из веществ по отдельности не вызывает ответов, активна их смесь (Priesner et al., 1986; Silverstein, 1979). 4. Ингибирование – вещество или смесь вызывают полный поведенческий ответ. Другое вещество неактивно, но при совместном действии с активным компонентом полностью или частично подавляет ответ (Beever, Campion, 1979; Davis et al., 1984; Doolittle, Solomon, 1986; Gronning et al., 2000; Peltotalo, Tuovinen, 1986; Priesner et al., 1986; Rothschild, 1974; Saglio et al., 1976; и др.).

4.1. Механизм восприятия и реакция на феромоны самцов и самок чешуекрылых

Многие исследователи, занимающиеся полевым скринингом синтетических половых аттрактантов насекомых, отмечали прилет самцов нескольких видов на один и тот же состав (Arn et al., 1974; Booij et al., 1986; Hrdy et al., 1979; Hrudová, 2003 и многие другие). Поскольку цель исследований обычно ограничивалась изучением влияния веществ на поведенческие реакции определенных видов насекомых, прилет особей других видов отмечался лишь как побочный факт. Одним из первых обратил внимание на него И. Тамаки (Tamaki, 1977) отметивший, что, хотя половой феромон, в строгом смысле этого термина есть внутривидовой химический сигнал, некоторые половые феромоны могут функционировать как межвидовые химические сигналы. Эта гипотеза была разработана им для взаимодействия близкородственных

видов, причем функция феромонов, выделяемых самками одного вида, сведена к ингибированию поведенческих реакций самцов другого вида. Гипотеза была подтверждена рядом примеров (Biwier et al., 1977). Например, изоляция двух видов совок рода *Diachrysia* (Hub.) (Lepidoptera: Noctuidae) основана на изменении соотношения 2-х компонентов феромонной смеси (Toth et al., 1988). Компонент полового феромона сливовой плодовой моли *Grapholita molesta* (Busck.) является ингибитором полового поведения самцов восточной плодовой моли *Grapholita funebrana* (Toth et al., 1991). В некоторых случаях ингибирующий эффект определенного компонента полового феромона самок для самцов другого вида является принципиальным фактором изоляции (Landolt, Heath, 1987; Quero, Baker, 1999).

До настоящего времени практически не раскрыт вопрос о возможности и, соответственно, степени влияния феромонного фона сообщества листоверток на самок своего и иных видов. Для совок *Spodoptera littoralis* (Bois.) было показано, что высокая концентрация синтетического феромона этого вида в воздухе не меняет призывного поведения самок, но подавляет процесс спаривания (Dunkelblum et al., 1987). Недавно на самках *Heliothis subflexa* впервые для совок была продемонстрирована способность к восприятию запаха феромона самок другого вида, *Heliothis virescens*, выражавшаяся в выделении большего количества макрокомпонента феромона, ингибирующего аттрактивность самцов *Heliothis virescens* (Groot et al., 2010).

Способность самок определять наличие феромона в воздушной среде исследована намного меньше, чем самцов, и в большинстве работ по изучению влияния феромонов в расчет обычно не принималась, на что обратил внимание Сандерс (Sanders, 1987). У одних видов антенна самок, по результатам электроантеннограмм, откликается на стимуляцию феромоном из собственных желез, у других видов никаких ответных реакций выявлено не было (Hansson, 1995). У тех видов, где ответ был зафиксирован, амплитуда сигнала была во много раз меньше, чем у самцов. Для каштановой плодовой моли было показано, что самки воспринимают запах полового феромона своего вида в 20–50 раз слабее самцов, однако реагируют на него (Den Otter et al., 1996). Первоначально у *Manduca sexta* (Johnson) (Lepidoptera: Sphingidae) в клетках головного мозга самцов были найдены феромон-отвечающие нейроны (Matsumoto, Heldebrand, 1981). Поэтому, считали эти авторы, только самцы способны воспринимать половой феромон благодаря воспринимающим рецепторам на антеннах и нейронам в мозге. Однако позднее был исследован механизм распознавания своего феромона у

самок *Spodoptera littoralis*. Оказалось, что самки способны настраивать антеннальные воспринимающие нейроны к главному компоненту своего полового феромона. Причем, эти нейроны так же специфичны и чувствительны, как и таковые у самцов. Сенсилл, содержащих этот тип воспринимающих нейронов, однако, в 5 раз меньше, чем у самцов, так что общая чувствительность к феромону у самок значительно ниже (Hansson, 1995). Подобная зависимость была выявлена у самок кукурузного мотылька (Hansson, 1995) и в нашем исследовании: количество длинных трихоидных сенсилл на одном членике антенны у самцов всеядной листовертки ($29,8 \pm 0,2$) значительно превышает таковое у самок ($3,6 \pm 0,1$).

4.2. Влияние феромонного фона на половое поведение самок листоверток

На двух массовых видах розанной и пестрозолотистой листовертках были предприняты попытки исследовать механизм межвидовых отношений в процессе репродуктивного поведения имаго. Первоначально было отмечено отсутствие существенного ингибирования аттрактивности розанной и пестрозолотистой листоверток для самцов при содержании самок обоих видов в одном садке (Сбъчев, 1980). Позднее, в работе А.К. Миняйло с соавторами (1985), был предложен механизм репродуктивной изоляции этих видов, где главную роль в процессе изоляции авторы отводили именно половым феромонам. Авторы пришли к заключению, что у пестрозолотистой листовертки существует преимущество на уровне хемокоммуникационного канала.

Однако из проведенных исследований осталось не ясным, влияет ли запах полового феромона одного вида на поведение самок другого, либо ингибирует половое поведение только самцов. Таким образом, механизм изоляции двух близкородственных видов во время репродуктивной активности остался не раскрытым.

4.2.1. Взаимовлияние самок доминирующих видов через феромонный фон

Нами были изучены межвидовые отношения у розанной и пестрозолотистой листоверток в плодовых садах степного отделения Никитского ботанического сада Крыма, и яблоневых садах Московской области. Розанная и пестрозолотистая листовертки на личиночной стадии характеризуются близкими экологическими характеристиками и в условиях Крыма являются доминирующими (Safonkin, 1998*б*). Изучение взаимного влияния феромонов розанной и пестрозолотистой

листоверток проведено при разном обилии исследуемых видов: низком (1996), среднем (1988, 1997) и высоком (1989).

В феромон пестрозолотистой листовертки входят *цис*-11-тетрадеценилацетат (*цис*-11-ТДА) и *транс*-11-тетрадеценилацетат (*транс*-11-ТДА), причем их соотношение 92:8 наиболее привлекательно для самцов (Ferot et al., 1983). Феромон розанной листовертки содержит *цис*-11-ТДА и *цис*-11-тетрадеценол (*цис*-11-ТДол) в соотношении 9:1 (Roelofs et al., 1976). Позже Мыттус и Гранат (1983) предположили, что феромон розанной листовертки состоит из *цис*-9-ТДА: *цис*-11-ТДол в соотношении 9:1. Поэтому в качестве макрокомпонента аттрактанта розанной листовертки в опытах по взаимовлиянию феромонов розанной и пестрозолотистой листоверток был использован предложенный ими *цис*-9-ТДА.

Дополнительно вводимый источник феромона снижал привлекательность самок листоверток по сравнению с контролем (табл. 25). Капсула с *транс*-11-ТДА полностью ингибировала аттрактивность самок розанной листовертки.

Цис-9-ТДА в 6,5 раз уменьшил число прилетевших самцов пестрозолотистой листовертки. Следовательно, отдельные компоненты половых феромонов этих видов могут оказывать сильное отрицательное влияние на процесс хемокоммуникации полов. Эта реакция свидетельствует о том, что самцы исследуемого вида перестают воспринимать выделяемые самками феромоны как характерные для своего вида. С другой стороны, в конце массового лёта вида самцы розанной листо-

Таблица 25. Изменения в количестве отловленных самками розанной и пестрозолотистой листоверток самцов своего вида при добавлении капсулы с синтетическим аналогом компонента феромона ($X \pm S_x$)

Вид листовертки	Количество привлеченных видоспецифичных самцов		
	Без аналога	С <i>цис</i> -9-ТДА	С <i>транс</i> -11-ТДА
Розанная	8,36±0,31	-*	0,0
Пестрозолотистая	2,70±0,32	0,09±0,09	-*

Примечание: * – аналог компонента феромона не добавлялся.

Таблица 26. Количество самцов розанной листовертки в ловушках с самками пестрозолотистой и в контрольных клеевых ловушках без самок и аттрактанта за сутки ($X \pm S_x$)

Год	Ловушки с самки пестрозолотистой листовертки	Контрольные ловушки
1988	0,87±0,14	0,15±0,09
1989	0,63±0,21	0,16±0,09

вертки начинали залетать в ловушки к самкам пестрозолотистой листовертки.

Привлечение самцов к самкам другого вида подтверждается тем, что в контрольные клеевые ловушки, не содержащие ни самок, ни аттрактанта, залет самцов был в 4–6 раз меньше (табл. 26). Отлов клеевыми ловушками, не содержащими привлекающих самцов факторов, следует расценивать как случайный и отражающий высокий уровень поисковой активности самцов в конце массового лёта. Это свидетельствует о повышенной активности самцов и о снижении уровня видоспецифичности поиска самки в запахе феромона иного вида. В результате происходит лёт самцов на широкий спектр запахов, характеризующих вещества и соединения класса аттрактантов. Снижение видоспецифичности восприятия является одним из вариантов успешного поиска конспецифичной самки в условиях феромонного фона, создаваемого иным массовым видом биоценоза.

Отдельные компоненты или естественные половые феромоны самок одного вида влияют на половое поведение самцов другого вида. В конце массового лёта самцы могут привлекаться самками другого вида, что является одним из механизмов поиска конспецифичной самки в условиях сложного феромонного фона.

4.2.2. Роль возраста самок, контактов между самками и эффекта плотности популяций

Возрастная динамика призывной активности самок была изучена у небольшого числа видов чешуекрылых. Сопоставление результатов показывает существование разных схем проявления половой активности самок в течение жизни. У самок бересклетовой моли *Yponomeuta cognatellus* (Hbn.) (Lepidoptera: Yponomeutidae) призывная активность увеличивается со 2-х по 6-е сутки после чего остается постоянно высокой, у мельничной огневки *Anagasta (Ephestia) kuhniella* максимальна на первые сутки и в последующем уменьшается (Буда, Каралюс, 1984а). У яблонной плодовой гусеницы – активность самок максимальна на третьи сутки жизни (Татьянскейте, 1988). Для розанной и пестрозолотистой листоверток было показано, что при одновременном помещении самок двух видов в ловушку, феромон пестрозолотистой листовертки в первую ночь не подавляет прилет самцов розанной (Миняйло и др., 1985). В последующие ночи была обнаружена обратная зависимость. Это объяснено тем, что процесс выделения феромона самками пестрозолотистой листовертки в первую ночь после отрождения не достигает максимума, в отличие от выделения феромона самками розанной листовертки.

В наших экспериментах по отлову самцов клеевыми ловушками с привлекающими самками получены иные результаты, чем в выше изложенной работе А.К. Миняйло с соавторами.

Изучение возрастной динамики половой активности самок показало, что особи как розанной, так и пестрозолотистой листовертки в первые сутки после отрождения привлекали несколько меньше самцов, чем в последующие. У розанной листовертки самки были наиболее активны на вторые – пятые сутки, после которых половая активность падала. У пестрозолотистой листовертки самки максимально привлекали самцов на вторые сутки после отрождения, после которых аттрактивность имаго постепенно уменьшалась.

Выше отмечено, что компоненты полового феромона иного вида отрицательно влияют на аттрактивность самок для самцов. Различные

Таблица 27. Количество самцов, привлеченных самками розанной (Р) и пестрозолотистой (П) листовертки

Год, №	Вид самки	Количество самцов на ловушку		Схема эксперимента
		Розанная $X \pm S_x$	Пестрозолотистая $X \pm S_x$	
1988				
1	Р.	16,00±2,47 a		
2	П.		8,22±3,33 a'	
3	Р., П.	17,47±3,96 a	2,47±0,78 b'	YZ
1989				
4	Р.	84,75±5,85 a		
5	П.		24,82±4,55 a	
6	Р., П.	14,00±7,99 b	2,00±1,46 b	YZ
7	Р., П.	52,13±8,17 c	3,75±1,75 b"	YZZ
8	Р., П.	7,22±2,47 b'	0,67±0,44 c"	YYZ
9	Р., П.	31,86±12,28 d	1,63±1,39 b	YYZZ
1996				
10	Р.	4,91±2,68 c		
11	П.		3,06±1,60 a	
12	Р., П.	1,44±0,60 d	1,22±0,72 a	YZ
1997				
13	Р.	15,50±4,09 a		
14	П.		-	
15	Р., П.	14,09±4,49 a	0,22±0,15	YZZ

Примечание: Y – самки расположены в одном садке в одной ловушке; YY – самки расположены в двух садках в одной ловушке; Z – самки выставлены в эксперимент не позже, чем через 12 часов после отрождения; ZZ – самки в эксперименте более чем через 12 часов после отрождения.

Доверительность различий по критерию Стьюдента для каждого года и вида листовертки: a:b, c; b:c – p=0,01; a':b' – p= 0,02; b':d – p=0,05; b'':c'' – p=0,1; c:d – p=0,2. $X \pm S_x$ – улов самцов в ловушку за сутки.

варианты эксперимента показали, что взаимное подавление привлекательности самок не ограничивалось ингибированием феромонов друг друга для самцов. Ингибирование аттрактивности происходило и на уровне самок, вследствие восприятия ими запаха феромона другого вида (табл. 27). В этом процессе важную роль играло обилие исследуемых видов. При высокой и низкой плотности популяции при совместном содержании самок двух видов наблюдалась различная степень снижения их привлекательности для самцов. Результаты этих опытов были близки к тем, которые были получены при добавлении к садку с самками розанной или пестрозолотистой листовертки капсул с отдельными веществами, являющимися компонентами половых феромонов других видов (раздел 4.2.1). Однако отрицательное влияние при взаимодействии самок двух видов сильнее сказывалось на привлечении самцов пестрозолотистой листовертки (табл. 27).

Половая активность самок розанной листовертки в 1,7 раза снижалась при высокой плотности пестрозолотистой листовертки (табл. 27, вар. 6–9). При низкой численности исследуемых видов аттрактивность самок практически не уменьшалась. Возможно, что расхождение с литературными данными по взаимному влиянию видов обусловлено проведением эксперимента на популяциях с разной численностью.

Роль феромонного фона была также изучена на двух других массовых видах биоценоза плодового сада: розанной и дымчатой *Choristoneura diversana* (Hbn.) листовертках (Сафонкин, Триселёва, 2000). Дымчатая листовертка зимует на стадии гусеницы первого возраста (Oku et al., 1985), а розанная – на стадии яйца (AliNiazee, 1976). Поэтому весной питание гусениц дымчатой листовертки начинается раньше. Питаются гусеницы двух видов распускающимися почками и листьями на верхушках побегов, конкурируя за пищу. Вылет имаго дымчатой листовертки происходит в сезоне несколько раньше, чем вылет розанной листовертки. Время их половой активности, по нашим наблюдениям, частично перекрывается, причем лёт дымчатой листовертки начинается раньше. При выставлении самок розанной и дымчатой листовертки в одном садке количество отловленных ловушками самцов розанной листовертки уменьшается в 1,5 раза (табл. 28).

Иная активность отмечена для самцов дымчатой листовертки. Ловушки с совместно выставленными самками этих видов привлекают самцов дымчатой листовертки даже несколько больше, чем одни конспецифичные самки. Более того, самцы дымчатой листовертки залетают в ловушки с самками только розанной листовертки, особенно в конце массового лёта поколения и в конце лёта в течение ночи. В данном

Таблица 28. Лёт самцов дымчатой листовертки в ловушки к самкам розанной листовертки ($X \pm Sx$) по экспериментам 1996–1997 гг.

Вид самки в ловушке	Самцы	1996	1997	
		Яблоня	Яблоня	Смешанный сад
Розанная	Розанная	4,67±1,93	4,24±1,77	10,67±2,04
	Дымчатая	3,11±0,57	0,10±0,06	1,00±0,74
Розанная и дымчатая	Розанная	-	-	6,29±2,04
	Дымчатая	-	-	4,13±1,94

Примечание: «-» – эксперимент не проводился.

случае механизм активации может быть объяснен составом феромонов. Феромон розанной листовертки содержит *цис*-11-ТДол, феромон дымчатой – до 95% *цис*-ТДАль (Сафонкин, Быков, 2006). Так как молекулярная масса спирта и альдегида близка, самцы дымчатой листовертки могут воспринимать спирт как компонент феромона, стимулирующий поисковое поведение.

Следовательно, и на этих видах подтверждается явление, с одной стороны, снижения видоспецифичности восприятия феромонов при высокой плотности популяции, с другой – ингибирование аттрактивности самок в феромонном фоне, создаваемом другим массовым видом.

Количество привлеченных самцов во многом определяется возрастом самки. При вывешивании около садка с только что отродившимися самками розанной листовертки (время отрождения не более 12 часов) капсулы с *транс*-8,*транс*-10-ДДолом, аттрактантом для самцов яблонной плодожорки, суммарный улов самцов был меньше, чем в контроле: 11,3±1,7 и 17,8±1,4 соответственно – в черешневом саду; 32,9±1,6 и 52,8±2,3 – в яблоневом. Но если капсула помещалась к суточным самкам, то уловистость ловушек по сравнению с контрольными почти не снижалась: для популяции из черешневого сада она составляла 15,9±0,9 и 16,7±1,0 самца в опыте и контроле (табл. 29) (Сафонкин, 1991).

Даже при сильном ингибировании привлекательности самок, например смесью додеценилацетатов, реакция самцов зависела от возраста самок: капсула, вывешенная рядом с только что отродившимися самками, почти полностью ингибировала прилет самцов (табл. 29). Если такая же капсула была рядом с садком, в котором находились самки возрастом около суток, они привлекали самцов.

В экспериментах по совместному выставлению самок розанной и пестрозолотистой листоверток, самки, возраст которых составлял ме-

Таблица 29. Количество самцов ($X \pm S_x$), привлеченных самками розанной листовертки разного возраста, в зависимости от добавления капсул с аттрактантами по экспериментам 1988 г.

Начало эксперимента после отрождения самок	Аттрактант	Количество самцов на ловушку в саду:	
		черешневом	яблоневом
Не более 12 часов	<i>Транс-8, транс-10-ДДДол</i>	11,33±1,70	32,86±1,59
	Контроль*	17,83±1,42	52,80±2,27
Около суток	<i>Транс-8, транс-10-ДДДол</i>	15,88±0,90	-
	Контроль*	16,65±1,03	-
Не более 12 часов	<i>Цис-9-/транс-9-ДДА</i>	0,50±0,37	-
Около суток	<i>Цис-9-/транс-9-ДДА</i>	2,50±1,30	-

Примечание: Контроль* – самки соответствующего возраста без добавления капсул в ловушку; «-» – эксперимент не проводился.

нее 12 часов после отрождения из куколок, привлекали в несколько раз меньше самцов, чем самки, возрастом около суток. Особенно интересны эксперименты, проведенные при высокой численности видов в 1989 году (табл. 27, индексы Z и ZZ). Молодые самки розанной листовертки привлекли самцов в 2–3 раза меньше, чем самки возрастом около суток (табл. 27, вар. 6–7, 8–9).

На еловом почкоедо было показано, что самки воспринимают запах полового феромона своего вида (Palaniswamy, Seabrook, 1978). Реакция выражается в большей двигательной активности самок. Сандерс (Sanders, 1987) исследовал роль возраста в репродуктивном поведении и показал, что запах феромона влияет на поведение старых самок елового почкоеда (без уточнения их возраста). Известно также, что насыщение воздуха запахом феромона своего вида при повышении плотности содержания елового почкоеда отрицательно сказывалось на репродуктивном потенциале самок (Palaniswamy et al, 1982), поскольку спаривание осуществлялось, когда самки неподвижны. Это согласуется с нашими лабораторными наблюдениями за поведением самок яблонной плодовой гни. Отродившиеся самки, возраст которых менее 12 ч., имели большую двигательную активность при продувании воздуха с запахом аттрактанта другого вида. Они меньше времени находились в позе призыва, чем самки такого же возраста, которые обдувались воздухом без запаха феромона. На вторые сутки таких различий не обнаруживалось.

Можно предположить, что поиск особи противоположного пола может осуществляться на близком расстоянии не только с помощью запаха, но и визуально. При близком контакте особей некоторое значе-

ние могут играть и тактильные ощущения. Возможная роль контактов в половом поведении была продемонстрирована только на самцах. У самцов непарного шелкопряда была отмечена способность к осуществлению визуального наблюдения при поиске самок на близком расстоянии, но при условии, что у них продолжалась и феромонная стимуляция полового поведения (Charlton, Cardé, 1990b).

В литературе данные о важной роли контактов между самками листоверток в аспекте влияния на их репродуктивное поведение отсутствуют. Во всех проведенных нами экспериментах с самками розанной и пестрозолотистой листоверток отмечена тенденция к снижению отрицательного влияния запаха феромона иного вида при прямом контакте особей (табл. 27, опыты с индексом Y и YY). Следует отметить, что у самок, выставленных в опыт через сутки после отрождения, снижается восприимчивость к запаху феромона другого вида, однако контактное восприятие остается. Отсутствие прямых контактов, как для молодых, так и для взрослых самок, сильнее ингибирует их привлекательность для самцов. Этот результат сопоставим с результатами опытов по добавлению капсул с аттрактантами, размещенными рядом с самкой.

Самки воспринимают запах феромонного фона в основном в первые сутки после отрождения, т.е. более чувствительны к посторонним запахам класса аттрактантов молодые самки. Запах феромона иного вида усиливает двигательную активность самок. Прямой контакт самок разных видов снижает отрицательное влияние феромонного фона на их репродуктивное поведение.

4.2.3. Синхронизация в выделении феромонов самками

Для каштановой плодовой галлицы *Cydia splendana* (Hbn.) было показано, что наличие запаха феромона своего вида заставляет самок разлетаться и синхронизировать выделение феромона (Den Otter et al., 1996). Возможности синхронизации выделения феромона самками разных видов во время их репродуктивной активности и влияние возраста самок на этот процесс ранее не изучались.

Для самок розанной и пестрозолотистой листоверток, возраст которых был более 12 часов и помещенных в один садок или находящихся в спаренных садках в одной ловушке, корреляция в привлечении самцов составляет от -0.53 до -0.68 (табл. 30). Коэффициент детерминации (d_{xy}) составлял от 25% до 50%, что свидетельствует о значительном влиянии феромона иного вида в процессе подавления репродуктивного поведения имаго.

Таблица 30. Корреляция между привлечением самцов к самкам розанной (Р) и пестрозолотистой (П) листовертки при совместном содержании самок по экспериментам 1988–1989 гг.

№, начало, схема проведения эксперимента, T °C	Корреляция количества самцов Р/П в ловушке
1988, 11.06 Y,Z	
19,2 °C	0,56±0,29
18,6 °C	0,33±0,27
1989, 15.06 YY,ZZ, 18,9 °C	-0,68±0,30
"- Y,ZZ	-0,63±0,32
1989, 19.06 Y,ZZ, 19,0 °C	-0,53±0,35
"- YY,Z	0,53±0,30
1989, 16.06 YY,Z, 18,9 °C	0,44±0,32
"-,Y,Z	0,52±0,35

Примечание: условные обозначения как в таблице 27. T° – среднесуточная температура воздуха.

Для молодых самок, выставленных в эксперимент сразу после отрождения, корреляции становятся положительными: от 0.33 до 0.56 (табл. 30). Следовательно, самки в группе ориентируются на синхронное выделение феромона, что позволяет им в норме больше привлекать самцов и повышать вероятность оплодотворения. Синхронное выделение феромона снижает энергетические затраты имаго и, поэтому, присуще репродуктивному поведению чешуекрылых. Возможно, синхронизация половой активности самок важна на популяционном уровне. Как было показано для самок озимой совки, при групповом выделении феромона особями одного вида может уменьшаться длительность выделения феромона у конкретной самки (Лёфстедт, 1987).

При одновременном выделении феромонов близкородственными видами происходит ингибирование аттрактивности самок. Это может нарушить процесс поиска особей противоположного пола. Поэтому, в процессе полового поведения особей на запахи присутствующих в биоценозе феромонов могут реагировать не только самцы, но и самки. Молодые самки в первые сутки после отрождения из куколок воспринимают запах полового феромона, что стимулирует их к разлету из мест отрождения, особенно при повышении плотности. Ограничение передвижения приводит к снижению аттрактивности бабочек. В этом случае прямые контакты самок играют определенную роль в процессе взаимоотношения листовертки в биоценозе. Возможный визуальный контакт позволяет бабочкам всеядной листовертки несколько снизить степень взаимного подавления аттрактивности. Отсутствие контакта приводит к тому, что перекрывающиеся феромонные облака сильно подавляют аттрактивность самок для самцов.

Молодые самки, воспринимая запах феромона выделяемый самками близкородственного вида, синхронизируют с ними выделение собственного феромона, несмотря на снижение своей аттрактивности для самцов.

4.3. Влияние феромонного фона на половое поведение самцов в сообществе листоверток

4.3.1. Роль сезонной динамики лёта и суточных ритмов половой активности в видовой изоляции листоверток

В большинстве исследований, связанных с полевым скринингом синтетических аналогов феромонов листоверток, приводятся данные по сезонной динамике лёта самцов каждого вида. Естественно, что из-за климатических особенностей каждого региона, эти данные различаются по годам и местам наблюдений. Для изучения роли сезонной динамики лёта в межвидовой изоляции видов по исследуемому региону необходимо анализировать сопоставимые данные.

В предгорных плодовых садах Мукачевского района Закарпатья нами была изучена сезонная динамика лёта восьми видов листоверток, относящихся как к массовым, так и к фоновым видам и обитающих в одних и тех же биотопах. Это повреждающая черешни, яблони, груши подкордовая листовертка *Enarmonia formosana* (Sc.), обитающая на яблонях и других розоцветных пугливая листовертка *Ancylys achatana* (Den. et Schiff), на ивах – *Gypsonoma sociana* (Hw.), на ивах, осинах, тополях – *G. minutana* (Hbn.), на злаковых – листовертка тимофеечная, на сложноцветных – *Stenodes alternana* (Stph.) и обитающие в корневой шейке тысячелистника *Dichrorampha plumbana* (Sc.) и *D. petiverella* (L.).

Сезонная динамика лёта этих видов листоверток представлена на рисунке 23. Из него следует, что подкордовая листовертка летела на протяжении всего сезона, пугливая листовертка с начала июня до двадцатых чисел июля, *G. sociana* - в течение июля; *G. minutana* имела два поколения, при этом первое поколение летело с середины мая до середины июля, второе – с начала августа до сентября. Лёт *D. plumbana* происходил с начала мая до конца июля, а *D. petiverella* с середины июня до конца августа. Тимофеечная листовертка и *S. alternana* имели по два поколения в сезоне. Самцы первого поколения были отловлены весной, второго – в августе–сентябре.

В разных типах садов Москвы и Московской области в 1989–1991 гг. была исследована сезонная динамика лёта некоторых массовых и фоновых видов листоверток (Safonkin, 1993). Основным доминирующим видом была яблонная плодоярка. У исследуемого вида лёт има-

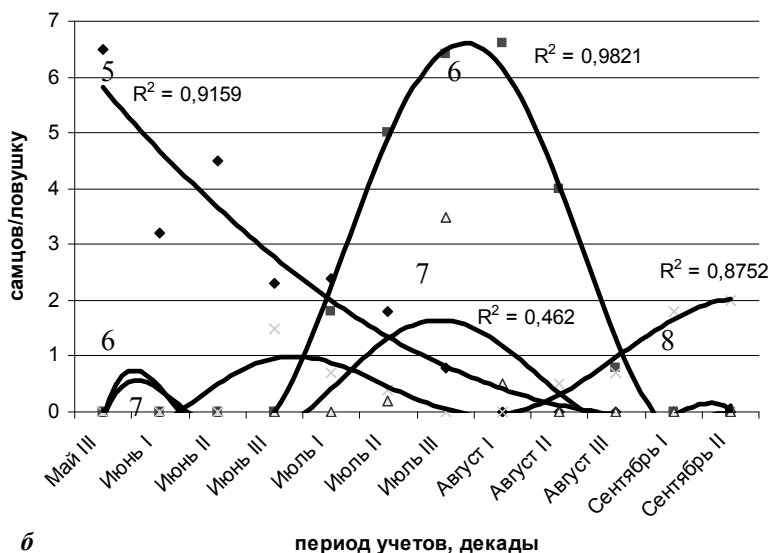
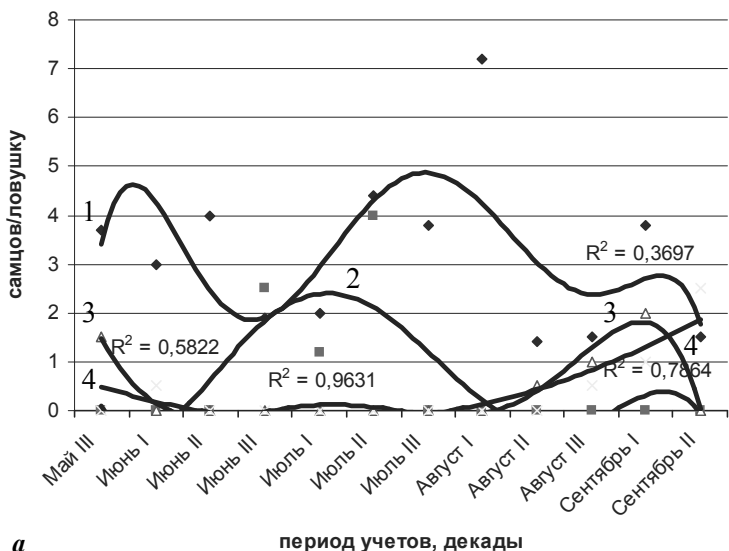


Рис. 23. Сезонная динамика лёта листоверток в предгорных садах Закарпатья. **а:** 1 – *Enarmonia formosana* Sc., 2 – *Ancylis achatana* Den. et Schiff., 3 – *Aphelia paleana* Hbn., 4 – *Stenodes alternana* Sph.; **б:** 5 – *Dichrorampha plumbana* Sc., 6 – *D. petiverella* L., 7 – *Gypsonota sociana* Hw., 8 – *G. minutana* Hbn. По оси абсцисс – время лёта в сезоне, декады; по оси ординат – обилие самцов в одной ловушке за учет.

го в ловушки происходил в течение всего летнего сезона с одним – двумя пиками массового лёта (рис. 24).

Другим массовым видом для выбранных модельных биоценозов была всеядная листовертка, фоновым – ивовая кривоусая листовертка. Оба вида листоверток имели два поколения в сезоне, лёт имаго происходил в июне и августе (рис. 24). В целом периоды их лёта значительно перекрывались.

В комплексе механизмов репродуктивной изоляции в разных группах чешуекрылых важную роль играет суточная динамика половой активности имаго (Буда, Каралюс, 1984; Greenfield, Karandinos, 1979; Greenfield, 1983; Hendrikse, 1986). Однако для листоверток суточная динамика лёта изучена, в основном, для некоторых вредоносных видов: яблонной плодовой жоржки (Буда, 1981; Batiste et al., 1973), сливовой

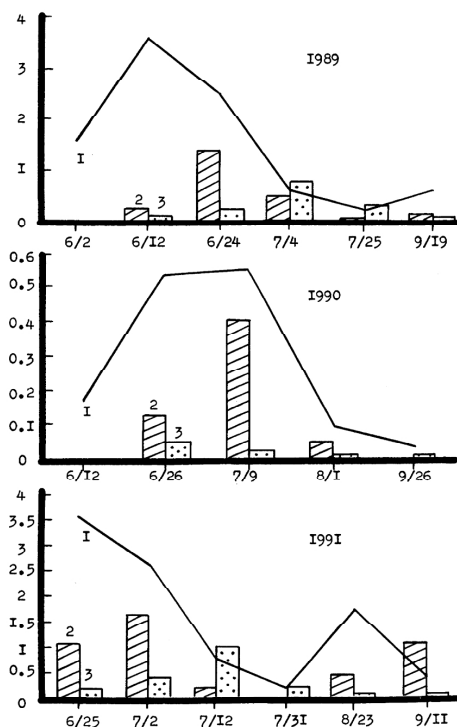


Рис. 24. Лёт самцов яблонной плодовой жоржки, всеядной и ивовой кривоусой листовертки в яблоневых садах Московской области в течение летнего сезона по экспериментам 1989-1991 гг. 1- яблонная плодовая жоржка, 2 – всеядная, 3 – ивовая кривоусая листовертка. По оси абсцисс – даты учетов (месяц/число), по оси ординат – среднее количество самцов на ловушку за учёт (по: Safonkin, 1993).

плодожорки (Рябчинская, Ликвентов, 1978), сетчатой листовертки (Дроздов, 1985) и некоторых других (Schruff, Schmieder, 1986; Sylvan, 1958; Schneider, 1984).

Приводимые в литературе данные по времени половой активности разных видов листоверток получены из разных регионов и собраны в различных экологических условиях. Поэтому для изучения взаимовлияния видов в сообществе листоверток необходимо проводить мониторинг репродуктивной активности в исследуемом биоценозе. Такие исследования были проведены в смешанном плодовом саду в Закарпатской области Украины.

В исследуемом регионе половая активность самцов яблонной плодожорки по активности лёта в ловушки с синтетическим аттрактантом начиналась до захода солнца. Через час после начала лёта наступал пик активности, хотя лёт самцов продолжался почти до рассвета (рис. 25).

Половая активность самцов всеядной листовертки начиналась после захода солнца и достигала своего максимума через 2 часа (рис. 25). Предполагается, что половая активность самок в течение ночи наступает позже, чем у самцов, и в то же время считается, что при наибольшем количестве привлекающих самок, может возникнуть конкурен-

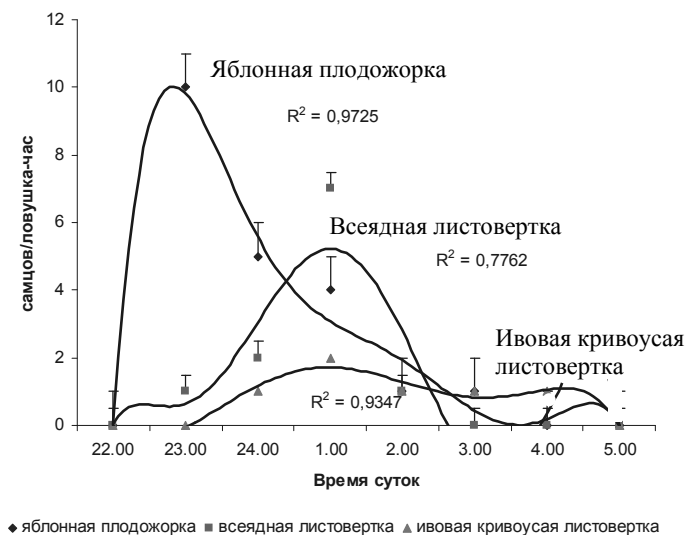


Рис. 25. Суточная динамика половой активности самцов яблонной плодожорки (1), всеядной (2) и ивовой кривоусой (3) листоверток и тренды по уловистости ловушек (эксперименты 1989–1991 гг.). По оси абсцисс – время суток, часы; заход солнца – 22³⁰, восход – 6⁰⁰. По оси ординат – количество самцов в ловушке за 1 час.

ция между ними и клейкими ловушками с синтетическим аттрактантом (Сметник, Шумаков, 1991; Чайка и др., 1993; Howell, 1983). Это снижает отлов самцов ловушками. Начало поисковой активности самцов всеядной листовертки совпадало с максимальным уровнем запахового фона, производимого самками яблонной плодовой гнильницы в биоценозе, т.к. в это время наблюдается начало снижения лёта самцов яблонной плодовой гнильницы на синтетический аттрактант. Эти закономерности демонстрируют линии трендов суточной активности листоверток, приведенные на рисунке 25.

Лёт самцов ивовой кривоусой листовертки также начинался после захода солнца, но, по литературным данным, может иметь два пика активности: в 22⁰⁰ и в 2⁰⁰ ночи (Шапарь, 1987). По результатам наших экспериментов, лёт самцов при низкой численности популяции наблюдался с полуночи до 3⁰⁰–4⁰⁰ утра (рис. 25). Таким образом, время репродуктивной активности самцов исследуемых видов перекрывается в течение 3–4 часов после захода солнца.

Изучение сезонной динамики численности листоверток в плодовых садах показало, что лёт самцов этих видов частично или полностью перекрывается. Также суточные ритмы половой активности листоверток не могут обеспечивать полную прекопуляционную репродуктивную изоляцию изучаемых видов.

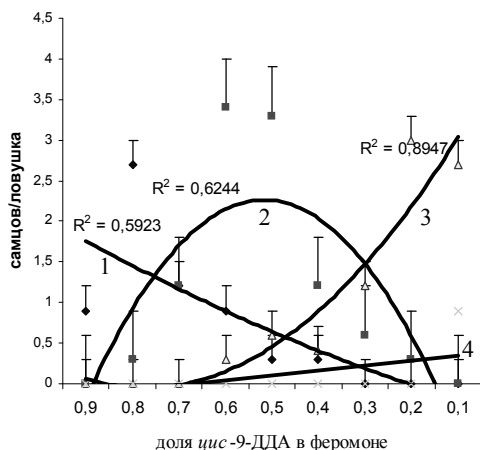
4.3.2. Роль половых феромонов в видовой изоляции листоверток

Оценке роли феромона в изоляции между видами листоверток со времени первых исследований методом полевого скрининга посвящено много работ (Berisford, 1977; Berisford et al., 1979; Fassote et al., 1986a,b; Hrdy et al., 1979; Minks, Deventer, 1972; и ряд других). Известно несколько типов влияния дополнительных соединений на аттрактивность синтетических смесей, в том числе ингибирование и синергизм. Например, на четырех видах рода *Grapholitha* (Tr.) было показано, что для самцов аттрактивны феромоны с разными соотношениями *цис*-8- и *транс*-8-додеценилацетата (*цис*-8- и *транс*-8-ДДА), однако основную роль в видовой изоляции видов играет *транс*-8-ДДА (Biewer, Descoins, 1978). То есть ингибирующий эффект определенного компонента может быть главным фактором прекопуляционной изоляции. Биологическое значение эффекта синергизма компонентов феромонов на поведение имаго других видов в естественном биоценозе не изучено.

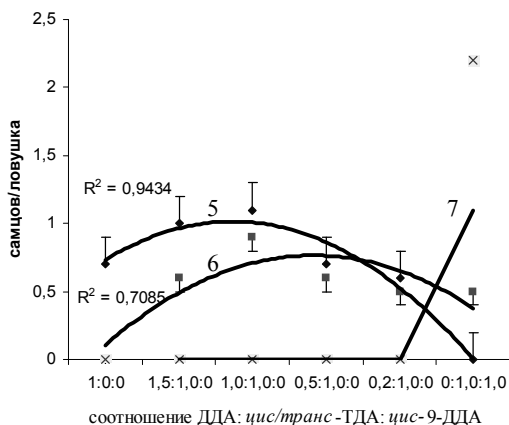
В предгорных плодовых садах Мукачевского района Закарпатья была изучена аттрактивность разных соотношений компонентов син-

тетических половых феромонов и их возможная роль в видовой изоляции восьми видов листовойток, относящихся как к массовым, так и к фоновым видам, и обитающих в одних и тех же биотопах (Сафонкин, Булеза, 1988).

На рисунке 26а представлено обилие самцов некоторых видов листовойток, отловленных на разные соотношения компонентов синтети-



а



б

Рис. 26. Обилие самцов листовойток, отловленных на разные соотношения двух-компонентного аттрактанта *цис*-9-ДДА и *транс*-9-ДДА (а) и многокомпонентного аттрактанта ДДА: *цис*-11/*транс*-11-ТДА (в соотношении 9:1): *цис*-9-ДДА (б). 1 – *Ancylis ahatana* Den. et Schiff., 2 – *Enarmonia formosana* Sc., 3 – *Dichrorampha plumbana* Sc., 4 – *Gypsonoma sociana* Hw., 5 – *Aphelia paleana* Hbn., 6 – *G. minutana* Hbn., 7 – *Stenodes alternana* Stp. По оси абсцисс – соотношение компонентов, по оси ординат – обилие самцов в одной ловушке за учет.

ческого полового аттрактанта *цис-9-* и *транс-9-*ДДА. Самцов подкоровой листовертки, массового вида, отлавливали почти на все варианты соотношений этих компонентов, но наиболее аттрактивными были смеси в пропорциях 0,5 : 0,5 и 0,6 : 0,4. На эти соотношения было отловлено более 3 самцов на ловушку. Пугливая листовертка *Ancylics achatana* и *D. plumbana* были отловлены на половину вариантов соотношений двух компонентов из тех, которые мало аттрактивны для самцов подкоровой листовертки. При этом максимум лёта самцов пугливой листовертки наблюдался при пропорции компонентов 0,8:0,2 (2,7±1,0 самца/ловушку), а лёт *D. plumbana* – на обратное соотношение 0,2:0,8 (2,9±0,6 самца/ловушку). Самцы *G. sociana* реагировали только на смесь изомеров 0,1:0,9 (0,9±0,3 самца/ловушку). Возможно, что естественный феромон самок этого вида содержит иные компоненты, повышающие специфичность ответа и, кроме того, увеличивающие широту реакции самцов на запах.

Синтез большинства компонентов, составляющих феромоны, происходит в железах самок однотипно и из одинаковых исходных веществ (Morse, Meighen, 1987). Поэтому у видов, приведенных на рисунке 26, таксономически далеких и приспособленных к разным экологическим условиям, самцы привлекаются половыми аттрактантами, отличающимися только соотношением входящих в них макрокомпонентов.

В то же время два близкородственных вида *D. plumbana* и *D. petiverella*, обитающих на одних и тех же растениях и в одном биотопе, имеют феромоны, содержащие разные компоненты, что позволяет им избегать межвидового скрещивания. Самцы *D. plumbana* летели на *цис-9-/транс-9-*ДДА, самцы же *D. petiverella* абсолютно не реагировали на эти вещества, но хорошо привлекались трехкомпонентной смесью *цис-9-/транс-9-*ДДА : *транс-11-*ТДА в пропорции 0,5 : 0,5 : 2,0 (4,5±1,1 самца на ловушку) и, даже, одним *транс-11-*ТДА (3,3±0,7 самца). При этом в последнем случае не было отловлено ни одного самца *D. plumbana*. Следовательно, вещество *транс-11-*ТДА, являясь макрокомпонентом феромона *D. petiverella*, одновременно несет функцию ингибитора для самцов *D. plumbana*.

Аналогично ситуации, описанной выше, два близкородственных вида рода *Gypsonota* имеют в составе феромона компоненты, изолирующие прилёт самцов другого вида. Если самцы *G. sociana* реагировали на *цис-9-/транс-9-*ДДА (рис. 26, б), то самцы *G. minutana* реагировали на трехкомпонентный аттрактант *цис-11-*ТДА: *транс-11-*ТДА: ДДА (рис. 26, в), в котором, по-видимому, определяющим является компонент додеценилацетат. На эту же смесь летели самцы тимофееч-

ной листовертки. Очевидно, тот факт, что самцы этих двух видов положительно реагировали на добавление додеценилацетата, не случайно связан с их таксономически далекими положением и обитанием в разных биотопах. Добавление вместо ДДА *цис*-9-ДДА вызывало положительную реакцию самцов *S. alternana*. При этом полностью блокировался лёт самцов тимофеечной листовертки и сильно подавлялся лёт *G. minutana*.

Периоды лёта в сезоне близкородственных видов могут лишь частично перекрываться, а у видов, относящихся к разным родам – полностью совпадать в течение сезона. При использовании смесей, состоящих из макрокомпонентов половых аттрактантов, у большинства видов происходит частичная межвидовая изоляция. Близкородственные виды, обитающие в одном биоценозе, имеют феромоны значительно различающиеся по составу и соотношению входящих в них макро- и микрокомпонентов.

4.3.3. Пространственное распределение самцов листоверток в разных стациях

Пространственное распределение листоверток на территории, как плодовых, так и смешанных типов садов имеет определенные закономерности. В саду 1 в 1989 году обилие яблонной плодовойжорки было сравнительно высоким (табл. 31). В 1990 году только в одном ряду, где был очаг яблонной плодовойжорки, плотность составляла 17,8 самцов на ловушку.

На территории сада 2 обилие вида было выше, чем в саду 1.

Плотность популяции всеядной листовертки в саду 1 варьировала от 2,27 до 13,10 в 1989 году, и от 1,47 до 7,0 особей на ловушку в 1990. Различная плотность отмечена и в саду 2. При этом плотность популяции всеядной листовертки была практически всегда ниже, чем яблонной плодовойжорки. В Ботаническом саду МГУ, наоборот, плотность всеядной листовертки была значительно выше, чем яблонной плодовойжорки.

Расчет коэффициента d_{xy} показывает, что в некоторых микростациях имела более чем 50% вероятность увеличения количества отловленных бабочек всеядной листовертки, когда плотность популяции яблонной плодовойжорки возрастала. Высокая вероятность такого события отмечена в 1989 году в ряду 8, в 1990 в ряду 2а, в 1991 для рядов 1 и 5 в саду 2 и рядов 1–3 в саду 3. Более того, в ряде случаев зависимость отлова бабочек одного вида от плотности популяции другого достоверно подтверждала факт их взаимовлияния (t . факт. $> t$. теор., $p < 0,05$).

Таблица 31. Количество ($X \pm S_x$) отловленных самцов яблонной плодовой мушки, всеядной листовертки и ивовой кривоусой листовертки в ловушки с синтетическими половыми аттрактантами в разных типах садов и коэффициенты корреляции (r) численности этих видов по экспериментам 1989–1991 гг.

Год, № ряда деревьев в саду	Среднее количество самцов в ловушку за сезон			Коэффициент корреляции		
	Яблонная плодовая мушка	Всеядная листовертка	Ивовая кривоусая листовертка	Я.П. В.Л.	Я.П. И.К.Л.	В.Л. И.К.Л.
	$X \pm S_x$			$r \pm S_r$		
1989	Яблоневый сад 1					
1	13.75±2.65	13.10±3.11	6.55±1.27	-0.77±0.45	0.62±0.55	-0.13±0.70
2	8.47±1.42	6.88±1.75	3.40±0.59	0.47±0.51	0.40±0.53	-0.07±0.58
3	23.82±2.46	7.33±1.37	7.04±1.18	0.61±0.28	0.71±0.25 a	0.71±0.25
4	20.39±3.00	6.05±1.48	4.83±1.15	-0.51±0.35	-0.18±0.40	0.21±0.40
5	22.96±3.28	2.27±0.44	2.58±0.50	0.62±0.29	0.29±0.36	-0.17±0.37
6	11.26±2.10	4.20±1.07	1.78±0.34	0.46±0.36	0.78±0.26 a	0.59±0.33
7	11.43±1.72	5.02±0.96	2.45±0.57	0.02±0.38	0.20±0.37	0.92±0.15 a
8	20.76±3.12	6.23±1.20	3.17±0.63	0.74±0.30	0.27±0.43	0.51±0.38
1990	Яблоневый сад 1					
1	5.77±1.43	7.00±2.21	0.09±0.09	0.17±0.70	-0.43±0.64	-0.13±0.70
2	3.35±0.63	4.07±1.27	0.65±0.24	0.63±0.45	0.48±0.51	0.15±0.57
2a	17.78±5.62	3.67±0.49	0.83±0.31	0.99±0.16 a	-0.35±0.54	-0.50±0.50
3	6.25±1.14	2.43±0.78	0.38±0.13	-0.07±0.38	-0.13±0.37	0.10±0.38
4	6.90±1.35	1.47±0.36	0.44±0.16	0.23±0.40	0.39±0.38	0.54±0.34
5	1.74±0.40	1.54±0.58	0.25±0.11	-0.12±0.41	0.37±0.38	-0.37±0.38
6	1.55±0.27	1.48±0.28	0.37±0.12	-0.31±0.36	-0.56±0.31	-0.10±0.38
7	4.12±0.71	4.04±1.17	0.06±0.06	-0.42±0.37	0.55±0.34	-0.22±0.40
8	8.10±2.03	2.00±1.15	0.50±0.27	-*	-	-
1991	Яблоневый сад 2					
1	26.09±4.07	20.17±2.85	3.42±0.92	0.88±0.24 a	-0.23±0.49	-0.44±0.45
2	19.75±2.66	12.03±1.70	4.82±1.57	0.40±0.46	0.04±0.50	0.08±0.50
3	9.72±1.95	7.18±1.41	3.33±1.06	-0.20±0.49	0.16±0.49	0.78±0.31
4	5.92±1.31	6.05±1.41	3.33±1.06	0.29±0.68	0.58±0.57	0.82±0.40
5	8.25±2.19	13.50±2.34	3.92±1.05	0.71±0.50	0.20±0.69	0.08±0.70
6	15.38±4.80	11.70±3.51	4.67±1.53	-*	-	-
1991	Яблоневый сад 3					
1	20.11±5.64	5.40±1.48	1.89±0.58	0.94±0.34	0.60±0.80	0.83±0.55
2	17.89±4.63	8.73±1.74	1.78±0.55	0.98±0.19 a	0.55±0.84	0.70±0.72
3	17.89±4.68	2.07±0.67	1.11±0.40	0.83±0.55	0.98±0.17 a	0.92±0.40
4	17.89±4.42	5.67±1.15	4.61±2.21	0.63±0.78	0.99±0.11 a	0.71±0.70
5	28.55±5.70	7.80±2.63	1.25±0.41	-*	-	-
1991	Ботанический сад					
Яблоня	1.03±0.27	9.50±2.62	2.00±0.59	0.53±0.60	0.02±0.71	-0.79±0.43
Груша	2.68±0.61	7.53±2.89	2.07±0.41	0.35±0.94	-0.79±0.61	-0.85±0.53
Черешня яблоня	0.74±0.18	5.23±1.47	4.44±1.83	0.62±0.39	0.92±0.20 a	0.42±0.45
Черешня слива	2.57±0.58	8.19±1.71	2.57±0.54	0.36±0.42	0.11±0.44	0.66±0.34
Персик	1.31±0.44	6.22±3.18	1.67±0.64	0.83±0.56	-0.15±0.99	-0.67±0.74
Дички яблони	2.06±0.72	11.58±4.26	3.08±1.32	-*	-	-

Примечание: * – корреляция не определена из-за малого количества ловушек, a – достоверность корреляции выше 95%.

В 1989 году на территории сада 1 в основном отмечена положительная корреляция между количеством отловленных самцов всеядной листовертки и плотностью яблонной плодовой жорки. В ряду 4, где корреляция составляла в среднем -0.51 ± 0.35 , были большие различия в количестве отловленных самцов между учетными точками. При пересчете корреляций для тех ловушек, где плотность бабочек была более 20 на ловушку, отмечена иная зависимость. Корреляция между количествами отловленных самцов яблонной плодовой жорки и всеядной листовертки составляла $0,99 \pm 0,66$ ($t_{\text{факт.}} > t_{\text{теор.}}$, $p = 0,001$).

Корреляции между обилием яблонной плодовой жорки и ивовой кривоусой листовертки на территории яблоневых садов были менее выражены. Достоверное увеличение обилия ивовой кривоусой листовертки отмечено и при среднем (табл. 31, 1989, ряд 6) и при высоком (табл. 31, 1989, ряд 3; 1991, ряд 3, 4) обилии яблонной плодовой жорки.

В гетерогенном биоценозе Ботанического сада МГУ обилие яблонной плодовой жорки было значительно ниже. Это связано с интенсивными обработками инсектицидами и снижением численности вредителей с помощью большого количества ловушек с аттрактантами для яблонной и сливовой плодовой жорки. Корреляционные отношения между количеством особей яблонной плодовой жорки и всеядной листовертки в ловушках были слабо положительными, но без достоверно подтвержденной зависимости. Корреляция между количеством особей яблонной плодовой жорки и ивовой кривоусой листовертки так же не была подчинена такой зависимости, как это было в случае с всеядной листоверткой. Здесь, при сравнительно одинаковом количестве имаго, отловленных ловушками, были отмечены различные корреляции: положительные ($0,92 \pm 0,20$) и отрицательные ($-0,79 \pm 0,61$ для отдельных грушевых деревьев и $-0,15 \pm 0,99$ для молодых персиковых насаждений).

Существует более чем 50% вероятность увеличения количества отловленных самцов всеядной листовертки, когда плотность популяции яблонной плодовой жорки возрастает. Корреляции между обилием яблонной плодовой жорки и ивовой кривоусой листовертки не выражены.

4.3.4. Половая активность самцов и феромонный фон сообщества листоверток

Феромон ивовой кривоусой листовертки содержит 90% *цис*-11-ТДА, 5% *цис*-9-ТДА и 5% *цис*-11-ТДол (Frerot et al., 1982). Таким образом, как в феромон всеядной, так и ивовой кривоусой листоверток входит общий макрокомпонент – *цис*-11-ТДА. Т.В. Иванова и Э.Р. Мыгтус

(1985) показали, что восприятие естественного и синтетического феромона всеядной листовертки самцами не ингибируется феромоном ивовой кривоусой листовертки. В другой работе было предложено практическое использование ловушек с совмещенными синтетическими аттрактантами для всеядной и ивовой кривоусой листовертки (Шапарь, 1988). По мнению автора, феромоны этих видов обладают слабым взаимным ингибирующим эффектом. Однако наши эксперименты показали полное отсутствие привлекательности ловушек, в которые были одновременно помещены капсулы с аттрактантами этих видов.

Неоднозначные эффекты отмечены при взаимодействии феромонов яблонной плодовой и всеядной листовертки (Сафонкин, 1988). В феромоне яблонной плодовой кроме макрокомпонента *транс*-8, *транс*-10-ДДола обнаружено еще 6 минорных компонентов (Einchorn et al., 1984; George, McDonough, 1972). Однако результаты полевых исследований, приведенные в указанной работе, показали незначительное усиление аттрактивности многокомпонентного состава по сравнению с одним макрокомпонентом. Возможно, именно макрокомпонент феромона яблонной плодовой является необходимым и достаточным для стимулирования полового поведения самцов. Ни один из этих минорных компонентов не входит в состав феромона всеядной листовертки. Поэтому присутствие чужеродных макрокомпонентов феромона всеядной листовертки в опытных ловушках ингибировало аттрактивность самцов плодовой.

Иная сложная зависимость отмечена для репродуктивной активности самцов всеядной листовертки под воздействием запаха *транс*-8, *транс*-10-ДДола (рис. 27). На близком расстоянии между капсулами с синтетическими аналогами половых феромонов был отмечен эффект усиления половой активности (рис. 27, варианты 1,2,3). При выставлении на большем расстоянии – эффект ингибирования (рис. 27, варианты 4,5,6). Для всеядной листовертки прямой эффект усиления половой активности может быть объяснен влиянием спирта *транс*-8, *транс*-10-ДДола. Как было показано выше, спиртовые изомеры компонентов феромона для ряда видов листовертки относятся к веществам, повышающим поисковую активность самцов (Булеза и др., 1986). Расположенные на небольшом расстоянии, капсулы выделяют компоненты феромонов в таких соотношениях, которые положительно сказываются на поисковой активности самцов всеядной листовертки. Когда капсулы расположены на значительном удалении, происходит либо ингибирование аттрактанта своего вида, либо активация поиска возможной самки на большем расстоянии от источника запаха.

В биоценозе с относительно стабильными условиями среды доминирующие виды, гусеницы которых конкурируют за пищу, выделяют феромоны в разное время ночи (Сафонкин, 1989а). С другой стороны, виды, половая активность которых отмечена в одно и то же время и которые не конкурируют за пищу, выделяют феромоны, мало или совсем не ингибирующие половое поведение самцов. Биоценоз – это самоорганизующаяся система, в которой видовое разнообразие поддерживается и на уровне репродуктивного поведения, когда минимально ингибируются поведенческие реакции насекомых других видов. Умозрительно нам ясно, что прямое вмешательство в репродуктивный процесс насекомых более опасно для выживания вида, чем косвенная конкуренция за пищевые ресурсы.

Повышение двигательной активности под влиянием неспецифических аттрактантов способствует активному поиску и последующему оплодотворению максимального количества самок, что в конечном итоге способствует повышению численности листоверток.

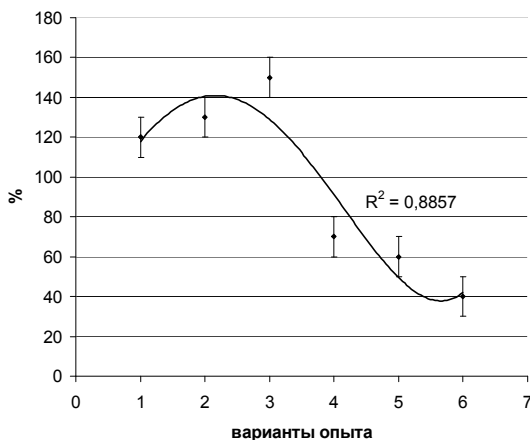


Рис. 27. Усиление половой активности (по количеству отловленных ловушками имаго) самцов всеядной листовертки под действием запаха аттрактанта для яблонной плодовой гусеницы, *транс-8, транс-10*-ДДА. Варианты опыта: *цис-11-транс-11*-ТДА 63:37, 1 мг и *транс-8, транс-10*-ДДол, 1 мг в капсулах как: 1) смесь в одной капсуле; 2) капсулы плотно соединены; 3) аттрактанты в отдельных, но соединенных ловушках; 4) капсулы на расстоянии 3–5 см в одной ловушке; 5) ловушка с аттрактантом всеядной листовертки и капсулой с аттрактантом яблонной плодовой гусеницы на расстоянии 50 см; 6) то же на расстоянии 100 см. По оси ординат – количество привлеченных в ловушки самцов всеядной листовертки в % от контроля (100%) – уловов самцов ловушками с аттрактантом для всеядной листовертки.

Положительный эффект от повышения обилия разных видов в одном биоценозе, инспирированный повышением половой активности имаго, может быть объяснен использованием разных субстратов для питания гусениц взаимовлияющих видов. Данное предположение основано на известной способности фитофагов влиять на устойчивость кормового растения (Awmack, Leather, 2002). Например, для лещиной кривоусой листовертки *Pandemis cerasana* (Hbn.) повреждающей листья и плоды, показана корреляция между количеством самцов, отловленных ловушками, и зараженностью побегов яблони, и, в свою очередь, между зараженностью побегов и поврежденностью плодов. Для всеядной листовертки, которая повреждает листья, такие закономерности не выявлены (Barbara et al., 1994). Увеличение обилия всеядной листовертки и яблонной плодовой жорки не приводит к усилению конкуренции. Более того, одновременное воздействие гусениц этих видов на плоды и листовую поверхность, возможно, снижает защитные реакции деревьев, что облегчает процесс питания на таких субстратах. Как было показано выше, при одновременном наличии в воздухе запахов феромонов яблонной плодовой жорки и всеядной листовертки, увеличение активности показано только для самцов всеядной листовертки. Это связано с тем, что репродуктивная активность яблонной плодовой жорки начинается еще до захода солнца. В начальный период поиска самок самцы еще не сталкиваются с запахом феромона всеядной листовертки. В противоположность этому, самцы всеядной листовертки уже в начале суточной половой активности могут чувствовать запах макрокомпонента феромона яблонной плодовой жорки спиртового изомера (*транс*-8, *транс*-10-ДДола). Поскольку активность самцов начинается раньше призывного полового поведения самок, ответ на постоянно присутствующий в биоценозе запах класса аттрактантов стимулирует самцов к более раннему поиску, что позволяет им быстрее найти самок своего вида.

Другой возможный механизм активации поисковой активности был изучен на имаго сетчатой листовертки (Vijpost et al., 1985). В экспериментах было показано, что в шлейфе запаха феромона своего вида самцы начинают активнее перемещаться поперек направления движения первого самца, летящего к самке, чем увеличивают вероятность обнаружения запаха от другой самки. Авторы выдвинули гипотезу, что летящий самец выделяет афродизиак, стимулирующее более активный поиск у других самцов.

В дочернем поколении количество потомков от самки ограничивается числом отложенных ею яиц, в то время как количество потомков

от самца зависит от того, сколько самок он оплодотворил (Carde, Baker, 1984). Таким образом, самки становятся лимитирующим фактором, что может лежать в основе рассмотренного выше явления повышения половой активности самцов. Способность усиливать поисковую активность под влиянием запаха феромона иного вида, а также возможно, афродизиаками, дает преимущество самцам перед теми особями популяции, которые воспринимают только запах самок их собственного вида в поисках особей противоположного пола.

Низкая плотность яблонной плодожорки в биоценозе приводит к снижению положительной корреляции между количеством плодожорок и бабочек всеядной листовертки, поскольку каждый вид независимо осуществляет свое репродуктивное поведение на основе хемокоммуникации. Подтверждением роли хемокоммуникации в рассчитанных корреляционных отношениях является низкая корреляция при низкой плотности в микростациях. Если бы корреляция отражала адаптацию видов к одним и тем же экологическим условиям, то корреляция между плотностями всеядной листовертки и яблонной плодожорки была бы высокой и при низком обилии этих видов.

Рассмотренные выше зависимости во взаимоотношениях между яблонной плодожоркой и всеядной листоверткой для ивовой кривоусой листовертки не отмечены. В первую очередь это связано с тем, что феромоны всеядной и ивовой кривоусой листоверток взаимно ингибируют половое поведение бабочек. Поэтому, наличие как положительной, так и отрицательной зависимости при разной плотности популяции характеризует другие биоценотические механизмы. Например, в низкорослых, не сомкнутых кронами молодых насаждениях персиковых деревьев в Ботаническом саду МГУ можно наблюдать отрицательную взаимосвязь при отлове ловушками. В таких микростациях со всей очевидностью прослеживается ингибирующая роль синтетических аттрактантов. С другой стороны, густые насаждения яблонь и черешни с сомкнутыми кронами, формирующие большой объем листвы, позволяют видам снизить конкуренцию на уровне феромонов. В этом случае отмечена положительная корреляция в количестве отловленных бабочек.

Самки могут снижать уровень депрессии и выбирая различные микростации. Известно, что гусеницы рода *Archips*, в том числе всеядной листовертки, развиваются в верхней и средней части кроны, в то время как гусеницы ивовой кривоусой листовертки – в нижней (Иванова и др., 1982). Однако, в исследовании Севастьянова и Кузнецова (1986) максимальная поврежденность плодов яблони гусеницами иво-

вой кривоусой листовертки отмечена для верхней части кроны. Поэтому, низкое обилие ивовой кривоусой листовертки во всех исследованных нами садах позволяет предположить, что массовое развитие этого вида подавляется обилием всеядной листовертки.

Экологическая ниша вида – это мультивекторное пространство, где одной из направляющих осей является феромонный сигнал. Феромоны всеядной и ивовой кривоусой листовертки при взаимодействии являются фактором окружающей среды, отрицательно влияющим на поиск самок. Следовательно, сосуществование двух близкородственных, по экологическим характеристикам, и конкурирующих между собой видов означает, что хемокоммуникационный канал не должен полностью совпадать. Частичное разделение времени половой активности этих видов происходит в результате смещения пика активности ивовой кривоусой листовертки на более позднее время. Подтверждением данному предположению служит наличие двух пиков активности ивовой кривоусой листовертки в течение ночи, отмеченное в работе Шапаря (1987).

Феромонный фон биоценоза модифицирует половое поведение самцов, усиливая половую активность доминирующих видов сообщества листоверток, но подавляя активность фоновых видов.

4.3.5. Эффект гетерогенности территории и феромонный фон сообщества листоверток

Отмеченное нами усиление двигательной активности молодых самок под влиянием повышенного феромонного фона играет важную роль на биоценотическом уровне. Когда молодые активные самки разлетаются из середины биотопа, большее количество их собирается по краю территории. Обычно численность всех видов листоверток в два раза выше по краю сада (табл. 32). Из-за изменения ряда абиотических факторов, в том числе из-за более интенсивного движения воздуха, здесь существует низкий уровень запахов, что способствует не только скоплению самок, но и увеличению количества откладываемых ими яиц. Но в этом случае должен меняться механизм взаимовлияния видов листоверток в процессе их репродуктивного поведения.

При обсуждении полученных результатов необходимо учесть разное качество модельных биотопов. В саду 1 ряды деревьев расположены поперек склона холма, в садах 2 и 3 на ровной территории. Кроме того, сад 3 окружен лесополосой.

Корреляции между обилием самцов яблонной плодоярки и всеядной листовертки отмечены по краю модельного биотопа только при

Таблица 32. Обилие самцов по отловам ловушками с аттрактантами, и корреляции в обилии самцов яблонной плодоярки (Я.П.), всеядной (В.Л.) и ивовой кривоусой (И.К.Л.) листовертки в середине и по краю территории яблоневого сада по экспериментам 1989–1991 гг.

Год, № сада	Обилие самцов $X \pm S_x$			Корреляции по отловам в ловушки $r \pm S_r$			
	Я.П.	В.Л.	И.К.Л.	Я.П./В.Л.	Я.П./И.К.Л.	В.Л./И.К.Л.	
Край территории сада							
1	1989, сад 1	20,67±2,07	9,00±1,16	5,68±0,73	-0,37±0,25	-0,03±0,27	-0,11±0,27
2	1990, сад 1	7,45±1,08	2,88±0,62	0,53±0,11	0,07±0,24	0,04±0,24	0,75±0,15 а
3	1991, сад 2	14,84±2,07	11,75±1,35	5,17±1,00	0,49±0,28	0,21±0,31	0,19±0,31
4	1991, сад 3	23,24±2,99	6,73±1,01	2,69±0,79	0,83±0,20 а	0,04±0,35	0,54±0,30
Середина территории сада							
5	1989, сад 1	14,67±2,05	4,29±1,01	2,65±0,43	0,14±0,31	0,19±0,31	0,52±0,27
6	1990, сад 1	2,79±0,53	1,42±0,37	0,23±0,12	-0,07±0,33	-0,13±0,33	-0,27±0,32
7	1991, сад 2	13,32±2,63	11,06±1,71	2,87±0,55	0,86±0,16 а	-0,44±0,28	-0,41±0,29
8	1991 сад 3	13,34±2,75	4,12±0,74	1,30±0,29	0,47±0,51	0,28±0,55	0,02±0,58

Примечание: а – корреляция достоверна на уровне 95%.

высокой плотности яблонной плодоярки (табл. 32, вар. 4), хотя положительные корреляции при плотности яблонной плодоярки в два раза ниже выявлены на середине того же биотопа (табл. 32, вар. 7). Положительных корреляционных закономерностей между обилием самцов яблонной плодоярки и ивовой кривоусой листовертки не отмечено.

Как положительные, так и отрицательные корреляционные закономерности были отмечены между обилием всеядной и ивовой кривоусой листовертки. Низкая плотность и, соответственно, меньшая конкуренция на уровне феромонов вызывает положительные корреляции в обилии этих видов в ловушках как на краю исследуемой территории (табл. 32, вар. 2), так и в середине сада (табл. 32, вар. 5). Повторим, при этом большое значение имеет плотность популяции. Повышение плотности всеядной листовертки снижает положительные корреляции по обилию рассматриваемых видов (табл. 32, вар. 3, 7).

Конкурентные взаимоотношения между этими видами ингибируют рост плотности ивовой кривоусой листовертки в плодовых садах и, как следствие, не приводят популяцию к той плотности, когда специфичность восприятия запаха полового феромона самцами снижается. При низкой плотности значимость видовой специфичности феромона увеличивается, что позволяет полам осуществлять свое репродуктивное поведение и в условиях, осложненных наличием других запахов.

Листовертки доминирующих видов, не конкурирующие за пищу, репродуктивное поведение которых происходит в одно и то же время, выделяют феромоны, мало или совсем не ингибирующие половое поведение самцов других видов. Феромонный фон для конкурирующих видов может подавлять репродуктивное поведение имаго. В этом про-

цессе важную роль играет степень гетерогенности биотопа, краевой эффект. На краю территории собирается большее количество активных имаго листоверток. Однако нарушение стабильности условий окружающей среды приводит к снижению влияния феромонного фона на репродуктивное поведение как массовых, так и фоновых видов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ. СИСТЕМА РЕПРОДУКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ КАК ФАКТОР ПОДДЕРЖАНИЯ ВНУТРИ- И ВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ В СООБЩЕСТВЕ ЛИСТОВЕРТОК (*Lepidoptera: Tortricidae*)

Репродуктивное поведение как целостная система, поддерживающая внутри- и видовое разнообразие сообщества листоверток, определяется комплексом взаимодействующих генетических, морфологических, биохимических, этологических факторов, направлена на оставление жизнеспособного потомства и реализуется в определенных условиях окружающей среды.

Для группы чешуекрылых, в том числе листоверток, использующих моногамную репродуктивную стратегию, важная роль в оставлении жизнеспособного потомства в процессе репродуктивного поведения отводится пре- и копулятивным механизмам. Эти механизмы во многом базируются на морфологических особенностях строения полового аппарата. В пределах общей изменчивости признаков, характеризующих вид как особую единицу, выделенные различия в морфологии репродуктивного аппарата имеют особое значение. Во-первых, они имеют определенное физиологическое значение, т.к. зубцы на эдеагусе и кутикулярные выросты на антруме необходимы для спаривания, работая по принципу ключ-замок. Во-вторых, гены, отвечающие за фенотипическое проявление признаков, связаны с комплексом генов, ответственных за процессы репродукции. Таким образом, фенотипы, выделяемые на основании особенностей репродуктивного аппарата, являются не только маркерами в изменчивости структуры вида по ареалу и стадиям, но и маркерами, позволяющими анализировать степень разнокачественности популяции в процессах репродукции и исследовать механизмы формирования и поддержания разнообразия на внутривидовом уровне.

Для листоверток механизм поддержания внутривидового разнообразия в системе репродуктивного поведения реализуется через процесс хемокоммуникации. Поэтому, например, в пределах нормы реакции в выделении самками и восприятии самцами компонентов полового феромона и половой активности имаго выявлена дискретность характеристик полового поведения, как у отдельных особей, так и у фенотипов, как особых единиц популяции.

Особи одного вида различаются по стратегии адаптации в гетерогенной окружающей среде. У полиморфного вида различия в адаптациях связаны с определенными фенотипами, которые являются марке-

рами специализированной и генерализованной стратегий адаптаций, в том числе в процессе репродуктивного поведения (табл. 33).

Например, фенотипы «А» и «Б» самцов всеядной листовертки маркируют насекомых-специалистов, фенотип «АБ» – генералистов. На популяционном уровне важную роль в поддержании разнообразия играет буферная система, существующая за счет насекомых-генералистов, которые могут быть основными «расселителями». При распространении бабочек на новые территории им важно найти особь противоположного пола, поэтому и восприятие феромона самцами фенотипа «АБ» более простое, чем у представителей двух других фенотипов.

Репродуктивное поведение самок включает не только привлечение самцов, но и поиск кормовых растений, необходимых для откладки яиц и подходящих для потомства. При расселении самки могут откладывать яйца на разные виды кормовых растений. Поэтому фенотип популяции частично зависит от питания определенным кормовым растением, в том числе и от биохимического изменения качества корма в течение сезона. Трофические связи между насекомыми-фитофагами и их потенциальным кормовым растением являются одним из главных факторов, влияющих на жизнедеятельность и отдельных особей, и структуру популяции. Питание на определенном кормовом растении влияет на морфологию некоторых органов, связанных с репродуктивным поведением. В результате меняется количество сенсилл на антеннах имаго, размерность клеток феромонной железы. Питание гусениц определенным кормовым растением влияет на биологические характеристики, в том числе на изменение массы куколок, скорость развития, меняя, таким образом, количество диапаузирующих гусениц. Насекомые с более специализированным питанием труднее переходят на новый корм. Многие полифаги, включая всеядную листовертку, способны расселяться на стадии гусеницы, поэтому гусеницы менее специализированной части популяции (фенотип «АБ» – генотип P^1P^2) легче

Таблица 33. Различия между насекомыми-специалистами и генералистами полиморфного вида

Фактор	Фенотипы		
	специалист		генералист
	«А»	«Б»	«АБ»
Оптимальное количество компонентов феромона для репродуктивного поведения	3-4, макро-, микро-	3-4, макро-, микро	2, макро-
Количество сенсилл на антеннах самцов	-	меньше	больше
Масса куколок	минимальная	максимальная	средняя
Распределение по территории	неравномерное	сильно неравномерное	равномерное

Таблица 34. Основные функции феромонного сигнала в экосистеме

Уровень	Функция	Активность компонентов
Внутривидовой	встреча полов, формирование внутрипопуляционной структуры	микро-, макро-
Видовой	межвидовая изоляция	макро-, микро-
Биоценотический	формирование макроструктуры сообщества	макро-

переходят на различные корма, чем особи более специализированных генотипов (P^1P^1 – фенотип «А», P^2P^2 – фенотипы «Б» и «0»). Различия в питании новым кормом можно считать преадаптацией вида к возможным изменениям кормовой базы и окружающей среды.

Феромоны несут три основные биологические функции: на внутривидовом уровне благодаря им осуществляется встреча полов, на видовом уровне происходит видовая изоляция и на биоценотическом уровне формируется структура конкретного сообщества листовой верток (табл. 34). Внутривидовая коммуникация между полами основана на тонкой настройке сигнала от самки и восприятии его самцом и связана с наличием микро- и макрокомпонентов. Для видовой изоляции в первую очередь важны макро-, меньше микрокомпоненты, а формирование определенной структуры сообщества листовой верток определяется запахом некоторых макрокомпонентов.

Расширение фенотипической пластичности вида способствовало расширению ареала и обитанию вида в разнообразных стадиях. Расширение мест распространения вида усилило роль хемокоммуникации, как «инструмента» межвидового общения в биоценозе, и привело к её усложнению. При расселении на новые участки и во время длительного обитания в одном биоценозе вид находится в постоянном взаимодействии с другими видами, занимающими сходные экологические ниши. Половые феромоны листовой верток являются составной частью комплекса факторов, которые поддерживают стабильность экосистемы на видовом уровне. Более того, феромоны могут быть важным фактором и играть заметную роль в процессе адаптации вида в самоорганизующейся системе сообщества листовой верток. Феромонный фон сообщества листовой верток в конкретном биоценозе, создаваемый доминирующим видом, может стимулировать двигательную активность самцов и самок других видов. Для самцов повышение двигательной активности играет положительную роль. Для самок – отрицательную, поскольку только что отродившиеся самки под влиянием феромонного фона разлетаются, либо снижают аттрактивность. У самцов повышается поисковая активность и снижается специфичность восприятия

феромона своего вида. В результате этих разнонаправленных процессов, связанных с репродуктивным поведением, поддерживается относительная стабильность сообщества листовой верток определенного биоценоза.

Поддержание стабильности в биологической системе базируется на внутри- и видовом разнообразии. Биологические системы, находящиеся в постоянном движении и развитии, сохраняют определенную форму существования, благодаря существованию ряда внутренних, присущих системе, и внешних механизмов. Одним из наиболее важных внутренних механизмов, определяющих особенности популяции, вида и сообщества является репродуктивное поведение. Биотические факторы модифицируют структуру популяции, но, благодаря полиморфизму, вид сохраняет обилие и способность адаптироваться в изменяющихся и непредсказуемых условиях среды.

БЛАГОДАРНОСТИ

Я благодарен ответственному редактору, заслуженному деятелю науки РФ, доктору биологических наук, профессору Нине Александровне Тамариной за неоценимую помощь, оказанную мне при подготовке рукописи. Выражаю искреннюю благодарность члену-корреспонденту РАН, доктору биологических наук, профессору Белле Рафаиловне Стригановой, доктору биологических наук, главному научному сотруднику Алексею Алексеевичу Панову, рецензентам работы доктору биологических наук, профессору Станиславу Юрьевичу Чайке и доктору биологических наук Алексею Васильевичу Сузову за высказанные ценные советы и замечания по материалам монографии. Эта монография не появилась бы без активного участия в сборах, обработке материала и обсуждении результатов с научным сотрудником, кандидатом биологических наук Татьяной Алексеевной Триселёвой и без помощи в проведении полевых и лабораторных исследований главного специалиста подразделения Елены Евстафьевны Крючковой. Исследование состава феромонов осуществлено при непосредственном участии доктора химических наук, главного научного сотрудника Виктора Ивановича Быкова; ряд материалов работы обсужден с доктором биологических наук Мариной Владимировной Холодовой, доктором биологических наук Алексеем Михайловичем Куликовым, за что я им бесконечно благодарен. Некоторые направления исследований были поддержаны Российским фондом фундаментальных исследований (гранты 95-04-11389; 00-04-48756), государственной программой «Биологическое разнообразие» (грант 073), Программами Отделения биологических наук РАН «Фундаментальные основы управления биологическими ресурсами» (грант 2.3.12), «Биологические ресурсы России: фундаментальные основы рационального использования» (грант 2.2.19) и «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» (грант 1.4.13).

Литература

- Айала Ф.Х. 1981. Естественный отбор, генетический полиморфизм и стабильность среды обитания // Генетика и размножение морских животных. Владивосток. С. 8-19.
- Алтухов Ю.П. 1997. Вид и видообразование // Соросовский образоват. журн. № 4. С.1-10.
- Алтухов Ю.П. 2003. Генетические процессы в популяциях. М.: С. 1-431.
- Алтухов Ю.П., Бланк М.Л. 1999. Генетическая динамика популяционных систем, представленных малыми субпопуляциями: аналитическое моделирование и численные результаты // Генетика. Т.35. № 11. С.1572-1584.
- Алтухов Ю.П., Корочкин Л.И., Рычков Ю.Г. 1996. Наследственное биохимическое разнообразие в процессах эволюции и индивидуального развития // Генетика. Т.32. № 11. С.1450-1473.
- Ахаев Д.Н. 2005. Роль метаболитов гусениц в хемокоммуникации мельничной огневки *Ephestia kuehniella* Zell. (Phycitidae, Lepidoptera). Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: МГУ. 24 с.
- Баранчиков Ю.Н. 1987. Трофическая специализация чешуекрылых. Красноярск: ИЛИД СО АН. 168 с.
- Берг Л.Р. 1957. Типы полиморфизма // Вестник Ленингр. Университета. №21. С.115-135.
- Буда В.Г. 1981. Особенности феромонной коммуникации яблонной плодовой гусеницы *Laspeyresia pomonella* L. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М. 16 с.
- Буда В.Г. 1991. Современные тенденции в исследованиях химической коммуникации насекомых // В.Е. Соколов (ред.). Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука. С.12-24.
- Буда В.Г., Каралюс В.А. 1984. Суточная и возрастная динамика призывного поведения самок бересклетовой горностаевой моли (*Yponomeuta cognatellus* Hbn.) и мельничной огневки (*Ephestia kuehniella* Zell.) (Lepidoptera, Yponomeutidae et Pyralidae) // Хеморецепция насекомых. Вильнюс. № 8. С.5-11.
- Булеза В.В., Сафонкин А.Ф. 1986. Лёт листоверток на комплекс синтетических феромонов своего и чужого вида // Феромоны листоверток- вредителей сельского и лесного хозяйства. Тарту. Ч. 2. С.134-139.
- Булеза В.В., Сафонкин А.Ф., Мытгус Э.Р., Ланмаа М.К. 1986. Половые аттрактанты листоверток-вредителей сада // Химическая коммуникация животных. Теория и практика. М.: Наука. С.57-64.
- Гричанов И.Я. 2002. Феромоны самцов в связи с происхождением феромонной системы чешуекрылых.
<http://www.ussr.to/Russia/grichanov/PHEROMON.html>
- Гричанов И.Я., Либликas И., Мытгус Э., Николаева З.В., Ояранд А., Овсянникова Е.И. 2001. Изменчивость *Archips podana* (Lepidoptera: Tortricidae) // Устойчивое развитие горных территорий. Тез. докл. участн. 4 международ. конф., 23-26 сент. 2001. Владикавказ. С.365-367.
- Гриценко В.В., Креславский А.Г., Северцов А.С., Содоматин В.М. 1983. Концепция вида и симпатрическое видообразование. М.: МГУ. 193 с.
- Джекобсон М. 1976. Половые феромоны насекомых. М.: Мир. 391 с.

- Дроздов Ю.И. 1985. Результаты полевых испытаний синтетического полового феромона сетчатой листовертки // Новые методы в защите растений. Кишинев. С.26-30.
- Елизаров Ю.А. 1978. Хеморецепция насекомых. М.А. Островский, Г.А. Мазохин-Поршняков (ред.). М.: МГУ. 231 с.
- Ескартия Е.Г., Гергедава М.Г. 1998. Диагностическое значение отдельных склеритов генитального аппарата самок листоверток // Проблемы энтомологии в России. Т.1. С.143-144.
- Животовский Л.А. 1982. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука. С.38-44.
- Загуляев А.К., Кузнецов В.И., Стекольников А.А., Сухарева И.Л., Фалькович М.И. 1978. Определитель насекомых европейской части СССР. М.И. Фалькович, Г.С. Медведев (ред.). Л.: Наука. Т.4. Чешуекрылые. Ч.1. 710 с.
- Зеленская О.М. 2006. Оптимизация экологического контроля размножения шелкоунов (Coleoptera, Elateridae) на основе применения феромонов. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Краснодар: 24 с.
- Иванов В.П. 2000. Органы чувств насекомых и других членистоногих. Ю.В.Мамкаев (ред.). М.: Наука. 280 с.
- Иванова Т.В., Мытгус Э.Р. 1985. О взаимном ингибировании феромонов некоторых плодовых листоверток и яблонной плодовой яблони // Изв. АН ЭССР. Биология. Т.34. №1. С.29-33.
- Иванова Т.В., Мытгус Э.Р. 1986. Гетерогенность географических популяций всеядной листовертки // Химическая коммуникация животных. Теория и практика. В.Е.Соколов. (ред.). М.: Наука. С.79-82.
- Иванова Т.А., Праля И.И., Сазонов А.П. 1982. Синтетические половые феромоны листоверток и их применение для изучения видового состава и учёта численности вредителей // Ученые записки ТГУ. Вып.616. С.111-118.
- Иванович Е.П., Станяч В., Раушенбах И.Ю., Янкович-Хладни М., Ненадович В., Будкер В.Г. 1991. Влияние питательной среды на нейроэндокринную систему в онтогенезе усача *Morimus funereus* (Insecta) // Журн. Общ. Биол. Т. 52. №2. С. 205-213.
- Ивницкий С.Б., Тамарина Н.А., Креславский А.Г. 1984. Изменчивость числа зубцов в гребне сифона в лабораторной популяции *Aedes caspius caspius* и её связь с экологией особей // Зоол. Журн. Т. 63. Вып. 5. С.687-695.
- Ижевский С.С. 1974. Адаптивные особенности пищеварительных систем непарного и кольчатого шелкопрядов // Научн. Труды МЛТИ. Вып. 65. С. 171-180.
- Имашева А.Г. 1998. Генетическая изменчивость в популяциях: исследования на дрозофиле как модели // Успехи современной биологии. Т.118. №4. С. 402-420.
- Кайданов Л.З. 1996. Генетика популяций. С.Г. Инге-Вечтомов (ред.). М.: Высшая школа. 320 с.
- Козлов М.В. 1990. Использование изменчивости гениталий самцов листоверток (Papilionidae, Tortricidae) для изучения популяционной структуры вида // Успехи энтомологии в СССР: насекомые перепончатокрылые и чешуекрылые. С.173.
- Козлов М.В. 1991. Изменчивость гениталий самцов листовертки *Pandemis heparana* Den. et Schiff. (Lepidoptera: Tortricidae) и методы ее анализа // Биол. науки. №3. С.48-59.

- Козлов М.В., Кравчук А.Н. 1991. Особенности восприятия синтетического аттрактанта различными формами самцов листовертки *Archips podana* // Журн. Эволюц. биохимии и физиологии. Т. 27. №2. С. 182-189.
- Козлов М.В., Моторкин М.Е. 1987. Индивидуальная изменчивость гениталий самцов всеядной листовертки // Бюлл. Всес. НИИ защиты раст. Т. 68. С.53-55.
- Козлов М.В., Моторкин М.Е. 1990. Географическая изменчивость всеядной листовертки *Archips podana* (Lepidoptera: Tortricidae) // Зоол. Журн. Т.69. Вып.7. С.55-62.
- Креславский А.Г. 1984. Экологическая структура популяций и организация изменчивости // Бюлл. МОИП. Отд. Биол. Т. 89. Вып. 5. С.50-63.
- Кузнецов В.И., Стекольников А.А. 2001. Новые подходы к системе чешуекрылых мировой фауны. Э. П. Нарчук (ред.). СПб.: Тр. Зоол. Ин-та. Т. 282. 462 с.
- Лебедева К.В., Вендило Н.В., Плетнев В.А. и др. 2005. Исследование феромона капустной совки С-черное *Mamestra (Barathra) brassicae* (L.) (Lepidoptera: Noctuidae) // Агрехимия. № 4. С. 53-58.
- Лёфстедт Х. 1987. Феромонная коммуникация бабочек озимой совки *Agrotis segetum* Schiff. // Хеморецепция насекомых. Вильнюс. № 9. С. 123-129.
- Литвинова А.Н. 1974. О пищевой специализации листоверток (Lepidoptera, Tortricidae) всеядной (*Archips podana* Scop.) и других // Вопросы энтомологии: Минск: БелГУ. С. 97-112.
- Махоткин А.Г., Махоткина Л.Я. 2006. К вопросу о связи фенотипической изменчивости и резистентности вредной черепашки к инсектицидам // Биологическая защита растений – основа стабилизации агроэкосистем. Краснодар. Вып. 4. С. 420-422.
- Миняйло А.К., Миняйло В.А., Пойрас А.А. 1985. О механизме изоляции симпатрических видов листоверток *Archips rosana* и *Archips xylosteana* (Lepidoptera: Tortricidae) // Зоол. Журн. Т. 64. Вып. 2. С. 300-301.
- Мыттус Э.Р., Гранат Д.А. 1983. Применение феромонов для защиты растений Таллин. 30 с.
- Новоженков, Ю.И., Михайлов Ю.Е. 1998. Полиморфизм в периферийных популяциях жесткокрылых насекомых (Coleoptera) // Проблемы энтомологии в России. Т.2. С.56-57.
- Пиджакова Г.В., Вилкова Н.А. 1988. Особенности внутривидовой изменчивости гессенской мухи по сортам-дифференциаторам пшеницы // Изменчивость насекомых-вредителей в условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве. К.В. Новожилов (ред.). Л. С.37-45.
- Рапопорт Е.Г., 1988. Вторичный обмен растений и становление пищевой специализации насекомых-фитофагов // Изменчивость насекомых-вредителей в условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве. К.В. Новожилов (ред.). Л. С.23-30.
- Руководство по физиологии органов чувств насекомых. 1977. Г.А. Мазохин-Поршняков (ред.). М.:МГУ. 223 с.
- Рябчинская Т.А., Ликвентов А.В. 1978 . Суточный ритм активности бабочек сливовой плодожорки *Grapholitha funebrana* Tr. // Бюлл. ВИЗР. № 44. С.68.
- Сафонкин А.Ф. 1987. Инфраструктура популяции всеядной листовертки *Archips podana* Sc. (Lepidoptera: Tortricidae) в связи с приуроченностью к разным кормовым растениям // Докл. АН СССР. Т.296. №2 . С.510-512.

- Сафонкин А.Ф. 1988. Реакция самцов *Archips podana* и *Laspeyresia pomonella* (Lepidoptera, Tortricidae) при взаимодействии половых аттрактантов этих видов // Зоол. Журн. Т.67. №9. С.1423-1426.
- Сафонкин А.Ф. 1989а. Экологическая роль половых феромонов в процессе репродуктивного поведения листоверток фауны плодового сада. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. М.: 24 с.
- Сафонкин А.Ф. 1989б. Сложность состава феромонного сигнала и репродуктивная стратегия листоверток (Lepidoptera: Tortricidae) // Докл. АН СССР. Т.309. №6. С.1502-1505.
- Сафонкин А.Ф. 1990. Полиморфизм и экологическая пластичность всеядной листовертки *Archips podana* Sc. (Lepidoptera: Tortricidae) // Журн. Общ. Биол. Т.51. №3. С.393-400.
- Сафонкин А.Ф. 1991. Феромонный фон и его влияние на поведение листоверток // Проблемы химической коммуникации животных. В.Е. Соколов (ред.). М.: Наука. С.147-155.
- Сафонкин А.Ф. 1993. Структура и пространственное размещение полиморфного вида в гетерогенном биотопе // Докл. АН СССР. Т.333. №2. С.268-270.
- Сафонкин А.Ф. 1995а. Стратегия адаптации полиморфного вида в биотопе // Экология популяций: структура и динамика. Материалы Всеросс. совещания. 15-18 ноября 1994 г. Пущино. М.: Наука. С.909-918.
- Сафонкин А.Ф. 1998. Роль хемокоммуникации в поддержании полиморфизма популяции // Изв. АН. Серия биологич. №3. С.404-407.
- Сафонкин А.Ф. 2000а. Влияние перемены корма на развитие полифага *Archips podana* Sc. (Lepidoptera: Tortricidae) // Экология. №3. С.224-227.
- Сафонкин А.Ф. 2000б. Полиморфизм и хемокоммуникация *Archips podana* (Scop.) (Lepidoptera: Tortricidae) // Бюлл. МОИП. Отд. Биолог. Т.105. Вып.2. С.21-25.
- Сафонкин А.Ф. 2008. Репродуктивное поведение, полиморфизм и хемокоммуникация как факторы поддержания разнообразия в семействе листоверток (Lepidoptera: Tortricidae). Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. докт. биол. н. М.: Цифровичек. 48 с.
- Сафонкин А.Ф. 2010. Гипотеза «ключ-замок» в свете влияния ионизирующего излучения на кутикулярные структуры гениталий всеядной листовертки (*Archips podana*, Lepidoptera, Tortricidae) // Зоол. Журн. Т.89. Вып.11. С.1331-1339.
- Сафонкин А.Ф., Булеза В.В. 1988. роль половых феромонов в межвидовой изоляции листоверток (Lepidoptera, Tortricidae) // Журн. Общей биол. Т. 49. № 3. С. 396-400.
- Сафонкин А.Ф., Быков В.И. 1995. Различия в реакции самцов полиморфного вида *Archips podana* (Lepidoptera: Tortricidae) на компоненты полового феромона // Зоол. Журн. Т. 74. Вып. 7. С. 32-37.
- Сафонкин А.Ф., Быков В.И. 2006. Изменчивость состава полового феромона всеядной листовертки *Archips podana* Sc. (Lepidoptera; Tortricidae) // Известия РАН. Серия биологич. №5. С. 591-595.
- Сафонкин А.Ф., Куликов А.М. 2001. Генетические основы гетерогенности популяции всеядной листовертки *Archips podana* Sc. (Lepidoptera: Tortricidae) по морфологическим и поведенческим признакам // Генетика. Т.37. №3. С.317-324.

- Сафонкин А.Ф., Триселёва Т.А. 2000. Влияние кормовых растений на развитие и репродуктивное поведение розанной *Archips rosana* и дымчатой *Choristoneura diversana* листоверток (Lepidoptera: Tortricidae) // Известия РАН. Серия биологич. №4. С.478-481.
- Сафонкин А.Ф., Триселёва Т.А. 2003а. Идентификация компонентов полового феромона всеядной листовертки *Archips podana* Sc. (Lepidoptera: Tortricidae) // Агрохимия. №3. С.62-64.
- Сафонкин А.Ф., Триселёва Т.А. 2003б. Фенотипический состав лабораторной культуры всеядной листовертки *Archips podana* (Scopoli, 1763) (Lepidoptera: Tortricidae) на разных растениях // 2-я Межд. Научн. Конф. “Биоразнообразие и роль зооценоза в естественных и антропогенных экосистемах” Белгород. С.162-163.
- Сафонкин А.Ф., Триселёва Т.А., Крючкова Е.Е. 2004. Влияние кормового растения на количество сенсилл антенн у всеядной листовертки *Archips podana* Sc. (Lepidoptera; Tortricidae) // Зоол. Журн. Т.83. №5. С.575-580.
- Сафонкин А.Ф., Триселёва Т.А. 2005. Плодовитость всеядной листовертки *Archips podana* Sc. (Lepidoptera; Tortricidae) на разных кормовых растениях // Известия РАН. Серия биологич. №2. С.253-256.
- Севастьянов И.Н., Кузнецов Н.И., 1986. К фауне и биологии плодовых листоверток Крыма // Вредители и болезни плодовых субтропических и декоративных культур / Сб. научн. трудов Никитского бот. сада. Ялта: С. 31-39.
- Сергиевский С.О. 1988. Генетический полиморфизм и адаптивные стратегии популяции // А.В. Яблоков (ред.). Фенетика природных популяций. М.: Наука. С. 190- 201.
- Сергиевский С.О., Сухотин А.А., Стрелков П.П., Васильева А.Б., Воронков А.Ю. 1997. Популяционная фенетика беломорских мидой (*Mytilus edulis*) // А.В. Яблоков (ред.). Популяционная фенетика. М.: Наука. С.7-24.
- Скиркявичус А.В. 1986. Феромонная коммуникация насекомых. В. Контримавичус (ред.). Вильнюс: Мокслас. 292 с.
- Скиркявичус А.В., Татьянскайте Л.Й., Вайнилавичюте Г.И. 1971. Морфология феромонной железы самки яблонной плодовой (*Carpocapsa pomonella* L.) и рецепторных органов антенн обоих полов насекомых этого вида // Хеморецепция насекомых. Материалы I Всес. Симпоз. по хеморецепции насекомых. Вильнюс. 8-10. 09. 1971. С. 199-207.
- Сметник, А.И., Шумаков Е.М. 1991. Перспективы применения синтетических половых феромонов в практике карантина и защиты растений // В.Е. Соколов (ред.). Проблемы химической коммуникации животных. М.: Наука. С.167-180.
- Стегний В.Н. 1991. Популяционная генетика и эволюция малярийных комаров / Н.Н. Ильинских (ред.). Томск: ТГУ. 136 с.
- Събчев М. 1980. Феромонные железы и аттрактивность самок *Archips rosanus* (L.) и *Archips xylosteanus* (L.) (Lepidoptera, Tortricidae) // Экология. София: №6. Июнь. С. 84-89.
- Татьянскайте Л.Й. 1988. Некоторые особенности спаривания самок яблонной плодовой *Laspeyresia pomonella* L. // Хеморецепция насекомых. Вильнюс. №10. С. 121-125.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Воронцов Н.Н., Яблоков А.В. 1977. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука. 297 с.

- Триселёва Т.А., Сафонкин А.Ф. 1999. Влияние питательной среды на биологические характеристики *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera: Tortricidae) // Зоол. Журн. Т. 78. Вып. 4. С. 451-455.
- Триселёва Т.А., Сафонкин А.Ф. 2002. Структура феромонной железы *Archips podana* (Scopoli) (Lepidoptera: Tortricidae) и призывная активность самок с разных растений // Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. Биол. Т. 107. Вып. 1. С. 3-7.
- Триселёва Т.А., Сафонкин А.Ф., Крючкова Е.Е. 2003. Сравнительный анализ строения антенн всеядной, *Archips podana* и некоторых других листоверток (Lepidoptera, Tortricidae) // Зоол. Журн. Т. 82. Вып. 12. С. 1454-1461.
- Триселёва Т.А., Сафонкин А.Ф. 2006. Изменчивость сенсорного аппарата антенн у разных фенотипов всеядной листовертки, *Archips podana* Scop. (Lepidoptera: Tortricidae) // Известия РАН. Серия биологич. №6. С. 698-703.
- Фасулати С.Р. 1987. Внутривидовая структура колорадского жука *Leptinotarsa decemlineata* Say. (Coleoptera: Chrysomelidae) и популяционно-биологические аспекты устойчивости к нему сортов картофеля. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Л.: ВИЗР. 20 с.
- Фасулати С.Р. 1988. Микроэволюционные аспекты воздействия сортов картофеля на структуру популяций колорадского жука // К.В.Новожилов (ред.). Изменчивость насекомых-вредителей в условиях научно-технического прогресса в сельском хозяйстве. Л. С.71-84.
- Фролов А.Н. 1981. Генетический анализ «крупной» голени – таксономического признака щетконогого мотылька *Ostrinia scapularis* Wlk. (Lepidoptera, Pyraustidae) // Генетика. Т.17. №12. С.2160-2166.
- Фролов А.Н. 1982. Репродуктивная изоляция между видами рода *Ostrinia* (Lepidoptera: Pyraustidae) как критерий их дифференциации. 1 Анализ предкопуляционных барьеров // Зоол. Журн. Т.61. Вып.3. С.364-376.
- Фролов А.Н. 1984. Биотаксономический анализ вредных видов рода *Ostrinia* Hbn. // Этология насекомых. Тр. ВЭО. Т.66. С.4-100.
- Фролов А.Н. 1989. Дифференциация видов и форм рода *Ostrinia* по способности развиваться на кукурузе // Зоол. Журн. Т.68. Вып.2. С.206-217.
- Фролов А.Н. 1989. Популяционная структура не повреждающих злаки видов рода *Ostrinia* на Украине, Северном Кавказе и в Закавказье // Зоол. Журн. Т.68. Вып.11. С.71-79.
- Фролов А.Н. 1991. Дифференциация видов и форм рода *Ostrinia* по способности развиваться на растениях-хозяевах: различия в физиологии и поведении при питании // Зоол. Журн. Т.70. Вып.3. С.38-45.
- Чайка В.Н., Черний А.М., Пантелейчук Р.М. 1993. Исследование концентрации естественных и синтетических феромонов на хеморецепторном уровне у *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyraustidae) // Зоол. Журн. Т. 72. Вып. 1. С. 54-62.
- Шапарь М.В. 1987. Биообоснование приёма использования синтетического полового аттрактанта ивовой кривоусой листовертки (*Pandemis heparana* Den.et Schiff.) в системах защиты плодового сада. Автореф. дисс. на соиск. уч. степ. канд. биол. н. Л.: 19 с.
- Шапарь М. В. 1988. Совместное применение феромонных ловушек яблонной плодожорки и ивовой кривоусой листовертки в защите плодового сада // Феромо-

ны насекомых и разработка путей их практического использования. Л.: С.80-87.

- Шварц С.С. 1980. Экологические закономерности эволюции. М.: Наука. 278 с.
- Шерман Л.В. 1971. Морфология чувствительных органов антенн яблонной пло-
дожорки *Laspeyresia pomonella* L. // Хеморецепция насекомых. Материала I
Всесоюзн. Симпоз. по хеморецепции насекомых. Вильнюс. 8-10.09.1971. С.
61-65.
- Шмальгаузен И.И. 1968. Факторы эволюции. М.: Наука. 452 с.
- Яблоков А.В. 1980. Фенетика: эволюция, популяция, признак. М.: Наука. 135 с.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И. 1985. Введение в фенетику популяций. М.: Наука. 160 с.
- Albert P.J., Habrook W.D. 1973. Morphology and histology of the antenna of the male
eastern spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Clem.) (Lepidoptera: Tortricidae)
// Canad. J. Zool. Vol.51. No.4. P.443-448.
- Allegret P. 1971. Periodes de fonotionnement apparent et de fonotionnement reel et
utile des gonades chez les lepidopteres // Ann. Zool-Ecol. Anim. Vol.3. No.4. P.417-
426.
- AliNiasee M.T. 1977. Bionomics and life history of a filbert leafroller, *Archips rosanus*
(Lepidoptera : Tortricidae) // Ann. Entomol. Soc. Amer. Vol.70. No.3. P.391-401.
- Ambrose D.P., Maran S.P.M. 2000. Polymorphic diversity in salivary and haemolymph
proteins and digestive physiology of assassin bug *Rhynocoris marginatus* (Fab.)
(Het., Reduviidae) // J. Appl. Entomol. Vol.124. No.7-8. P.315-318.
- Ando T., Kuroko H., Nagasaki S., Saito O., Oku T., Takahashi N. 1981. Multi-component
sex attractants in systematic field test of male Lepidoptera // Agric. Biol. Chem.
Vol.45. No.2. P.487-495.
- Arn H., Schwarz C., Zimacher H., Mani E. 1974. Sex attractant inhibitors of the codling
moth *Laspeyresia pomonella* L. // Experientia. Vol.30. No.10. P.1442-1444.
- Arnault C., Loevenbruck C. 1986. Influence of host plant and larval diet on ovarian
productivity in *Acrolepiopsis assectella* Z. (Lepidoptera: Acrolepiidae) // Experientia.
Vol.42. No.4. P.448-450.
- Arnqvist G. 1998. Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection
// Nature. Vol.393. P.784-786.
- Arnqvist G., Danielsson I. 1999. Copulatory courtship, genital morphology and male
fertilization success in water striders // Evolution. Vol.53. Iss.1. P.147-156.
- Asaro Ch., Berisford C.W. 2001. Seasonal changes in adult longevity and pupal weight
of the Nantucket pine tip moth (Lepidoptera: Tortricidae) with implications for
interpreting pheromone trap catch // Envirom. Entomol. Vol.30. No.6. P.999-1005.
- Asman K. 2001. Vegetational diversity as strategy for reducing pest oviposition in field
vegetables // Autoreferate of the Thesis of Doctor. Uppsala: Acta Univer. Agricult.
Sueciae. Agraria. 84 p.
- Awmack C.S., Leather S.R. 2002. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects
// Annu. Rev. Entomol. Vol.47. P.817-844.
- Barbara C., Pasqualini E., Antropoli A. 1994. *Pandemis cerasana* (Hb.) e *Archips podana*
(Scop.): definizione di soglie di intervento basate sulle catture di trappole a feromoni
sessuali // Boll. Inst. Entomol. "Guido Grandi" Univers. Bologna. Vol.49. P.165-173.
- Barrer P.M., Lacey M.J., Shani A. 1987. Variation in relative quantities of airborne sex
pheromone components from individual female *Ephestia cautella* (Lepidoptera:
Pyrallidae) // J. Chem. Ecol. Vol.13. No.3. P.639-653.

- Batiste W.C., Olson W.H., Berlowitz A. 1973. Codling moth: dial periodicity of catch in synthetic sex attractant and female-baited traps // *Environ. Entomol.* Vol.2. No.4. P.673-676.
- Beever P.S., Campion D.G. 1979. The field use of "inhibitory" components of Lepidopterous sex pheromones and pheromone mimics // *Chemical ecology: odour communication in animals.* P. 313-325.
- Behan M., Schoonhoven L.M. 1978. Chemoreception of an oviposition deterrent association with eggs in *Pieris brassicae* // *Entomol. Exp. appl.* Vol.24. No.2. P. 163-179.
- Berisford C.W. 1977. Inhibition of male attraction of the Nantucket pine tip moth by a synthetic pheromone for the pitch pine tip moth // *Environ. Entomol.* V.6. No.2. P.245-246.
- Berisford C.W., Harman D.M. et al. 1979. Sex pheromone cross-attraction among four species of pine tip moths *Rhyacionia* species // *J. Chem Ecol.* Vol.5. No.2. P. 205-210.
- Bernays E.A., Chapman R.F., Hartmann T. 2002. A taste receptor neurone dedicated to the perception of pyrrolizidine alkaloids in the medial galeal sensillum of two polyphagous arctiid caterpillars. *Physiol. Entomol.* Vol. 27. P. 312-321.
- Benz G. 1969. Influence of mating, insemination, and other factors on oogenesis and oviposition in the moth *Zeiraphera diniana* // *J. Insect. Physiol.* Vol.15. Iss.1. P. 55-71.
- Birch M. 1974. Aphrodisiac pheromones in insects // *Pheromones.* Amsterdam-L.N.-Y. 115 p.
- Biwer G., Descoins C. 1978. Approche dan mecanisme disolement sexuel entre quatre especes de Tortricidae du genre *Grapholitha* // *C.R. Acad. Sci.* Vol.286. No.11. Ser. D. P. 875-877.
- Biwer G., Descoins C., Gallois M., Priesner F., Chambon J.-P., Genestier G., Martines M. 1977. Etude de la secretion pheromonale de la femelle vierge de la Tordeuse des cereals: *Cnephasia pumicana* Zeller (Lepidoptera: Tortricidae) // *Ann. Zool. Ecol. Anim.* Vol.10. No.1. P.129-138.
- Blanckenhorn W.U., Hosken D.J., Martin O.Y., Reim C., Teuschl Y., Ward P.I. 2002. The cost of copulating in the dung fly *Sepsis cynipsea* // *Behav. Ecol.* Vol.13. No.3. P.353-358.
- Booij C. J. H., Voerman S., Willemse L.P.M. 1986. Conifer-infesting tortricids in Western Europe: a search for more potent and selective sex attractants // *J. Appl. Entomol.* Vol.102. No.3. P.253-259.
- Callahan P.S. 1975. Insect antennae with special reference to the mechanism of scent detection and the evolution of the sensilla // *Int. J. morphol. and Embryol.* Vol.4. No.5. P.381-430.
- Carde R.T., Baker T.C. 1984. Sexual communication with pheromones / *Chemical ecology of insects.* Bell J., Carde R.T. (eds.). P. 356-383.
- Carde R.T., Charlton R.E. 1984. Olfactory sexual communication in Lepidoptera: strategy, sensitivity and selectivity // *Insect communication.* L. P.241-265.
- Cavalli-Sforza L.L., Bodmer W.F. 1971. *The genetics of human populations* / San Francisco: W.H. Freeman.
- Chapman R.F. 1982. Chemoreception: the significance of receptor numbers // *Adv. Insect Physiol.* Vol. 16. P. 247-356.

- Chapman R.F., Lee J.C. 1991. Environmental effects of number of peripheral chemoreceptors on the antennae of the grasshopper // *Chem. Senses*. Vol.16. P.607-616.
- Chapman T., Arnqvist G., Bangham J., Rowe L. 2003. Sexual conflict // *Trends in Ecol. and Evol.* Vol.18. Iss.1. P.41-47.
- Charlton R.E., Carde R.T. 1990a. Behavioral interactions in the courtship of *Lymantria dispar* (Lepidoptera: Lymantriidae) // *Ann. Entomol. Soc. Am.* Vol.83. No.1. P.89-96.
- Charlton R.E., Carde R.T. 1990b. Orientation of male gypsy moths, *Lymantria dispar* (L.), to pheromone sources: the role of olfactory and visual cues // *J. Insect behav.* Vol.3. No.4. P.443-469.
- Cherdantsev V.G., Kerslavsky A.G., Severtsov A.S. 1996. Episelective evolution / *Evolution theory*. № 11. P.69-87.
- Collins R.D., Carde R.T. 1989a. Selection for altered pheromone-component ratios in the pink bollworm moth, *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Gelechiidae) // *J. Insect behav.* Vol.2. No.5. P.609-621.
- Collins R.D., Carde R.T., 1989b. Heritable variation in pheromone response of the pink bollworm moth, *Pectinophora gossypiella* (Lepidoptera: Gelechiidae) // *J. Chem. Ecol.* Vol.15. No.12. P.2647-2659.
- Crump D., Silverstein R.M., Williams H.J., Fitzgerald T.D. 1987. Identification of trail pheromone of larva of eastern tend caterpillar *Malacosoma americanum* (Lepidoptera: Lasiocampidae) // *J. Chem. Ecol.* Vol.13. No.3. P.397-403.
- Danielsson I. 1998. Mechanism of sperm competition in insects // *Ann. Zool. Fennici*. Vol.35. P.241-257.
- Danthanarayana W. 1975. Factors determining variation in fecundity of the light brown apple moth, *Epiphyas postvittana* (Walker) (Tortricidae) // *Aust. J. Zool.* Vol.23. P.439-451.
- Davis H.G., McDonough L.M., Burditt A.K., Bierl-Leonhardt J.R. 1984. Filbertworm sex pheromone identification and field tests of (E,E)- and (E,Z)-8,10-dodecadien-1-ol acetates // *J. Chem. Ecol.* Vol.10. No.1. P.53-61.
- Delise J., Bouchard A. 1995. Male larval nutrition in *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae) – an important factor in reproductive success // *Oecologia*. Vol.104. P.508-517.
- Den Otter C. J., Schuil H. A., Sander-van Oosten A. 1978. Reception of host-plant odours and female sex pheromone in *Adoxophyes orana* (Lepidoptera: Tortricidae): electrophysiology and morphology // *Entomol. Exp. Appl.* Vol.24. P.571-578.
- Den Otter C.J., Behan M., Maes F.W. 1980. Single cell responses in female *Pieris brassicae* (Lepidoptera: Pieridae) to plant volatiles and conspecific egg odours // *J. Insect. Physiol.* Vol.26. No.7. P.465-472.
- Den Otter C. J., Cristofaro A. De, Voskamp K. E., Rotundo G. 1996. Electrophysiological and behavioural responses of chestnut moths, *Cydia fagiglandana* and *Cydia splendana* (Lepidoptera: Tortricidae), to sex attractants and odour of host plants // *J. Appl. Entomol.* Vol.120. P.413-421.
- Deseo K.V. 1971. Study of factors influencing the fecundity and fertility of codling moth, (*Laspeyresia pomonella* L., Lepid.: Tortr.) // *Acta phytopathol. Acad. Sci. Hung.* Vol.6. P.243-252.
- Dobzhansky Th. 1951. *Genetics and the origin of species* / N.-Y.-L. 350 p.

- Dobzhaysky Th. 1970. Genetics of the evolutionary process / N.-Y.: Columbia Univer. Press. 505 p.
- Doolittle, R.E., Solomon, J.D. 1986. Stereoselective synthesis of (Z,E)-3,5-tetradecadienyl acetate: sex attractant for carpenterworm moth, *Prionoxystus robiniae* (Peck) (Lepidoptera: Cossidae) and effect of isomers and monounsaturated acetates on its attractiveness // J. Chem. Ecol. Vol.12. P.619-633.
- Dopman E.B., Sword G.A., Hillis D.M. 2002. The importance of the ontogenetic niche in resource-associated divergence: evidence from a generalist grasshopper // Evolution. Vol. 56. No.4. P.731-740.
- Downe A.E.R., Caspary V.G. 1973. The swarming behaviour of *Chironomis riparius* (Diptera: Chironomidae) in the laboratory // Canad. Entomol. Vol.105. P.165-171.
- Dunkelblum E., Kehat M., Harel M., Gordon D. 1987. Sexual behaviors and pheromone titre of the *Spodoptera littoralis* female moth // Entomol. Exp. Appl. Vol.44. No.3. P.241-247.
- Dustan G.G. 1964. Mating behavior of the oriental fruit moth, *Grapholita molesta* (Busch) (Lepidoptera – Olethreutidae) // Cand. Entomol. Vol.96. No.6. P.1087-1093.
- Ebbinghaus D., Losel P.M., Lindemann M., Scherckenbeck S., Zebitz C.P.W. 1997. Detection of major and minor sex pheromone components by the male codling moth *Cydia pomonella* (Lepidoptera: Tortricidae) // J. Insect. Physiol. Vol.44. No.1. P.49-58.
- Eberhard W.G. 1985. Sexual selection and animal genitalia // Harvard Univ. Press, Cambridge, MA. 244 p.
- Eberhard W.G., 1996. Female control: sexual selection by cryptic female choice / Princeton University Press, Princeton, NJ. 501 p.
- Einhorn J., Beauvais F., Gallois M., Descoins Ch., Cousse R. 1984. Constituants secondaires de la pheromone sexuelle du carpocapse des pommes, *Cydia pomonella* L. (Lepidoptera, Tortricidae) // C. R. Acad. Sci. Ser. 3. Vol.299. No.19. P.773-778.
- Elkinton J.S., Carde R.T. 1984. Odor dispersion / Bell J., Carde R.T. (eds.). Chemical ecology of insects. P.73-91.
- Fenemore P.G. 1977. Oviposition of potato tuber moth, *Phthorimaea operculella* Zell. (Lepidoptera: Gelechiidae): fecundity in relation to mated state, age and pupal weight // N.Z. J. Zool. Vol.4. P.187-191.
- Fassote Ch., Frerot B., Chambon J.-P., Descoins C. 1986a. Piegage sexuel de seize especes de microlepidopteres nuisibles en vergers de pommiers Belges. // VII Symposium lutte integree dans les vergers. Bull.SROP. Vol.9. No.4. P.145-152.
- Fassote Ch., Frerot B., Chambon J.-P., Descoins C. 1986b. Piegage sexuel de *Pandemis heparana* D.et S. et de *Clepsis spectrana* Tr. (Lep.,Tortricidae) en Milieux Proches de vergers de pommiers.” // VII Symposium lutte integree dans les vergers. Bull.SROP. Vol.9. No.4. P.153-159.
- Ford E.B. 1940. Polimorphism and taxonomy // The New systematics. Oxford: Clarendon Press. P.461-503.
- Foster S.P., Roelofs W.L. 1987. Sex pheromone differences in populations of the brownheaded leafroller, *Ctenopseustis obliquana* // J. Chem. Ecol. Vol.13. No.3. P.623-629.
- Foster S.P., Clearwater J.R., Mcggleston S.J. 1989. Intraspecific variation of two components in sex pheromone gland of *Planotortrix excessana* sibling species // J. Chem. Ecol. Vol.15. No.2. P.457-465.

- Francis F., Haubruge E., Gaspar C. 2000. Influence of host plants on specialist/ generalist aphids and on the development of *Adalia bipunctata* (Coleoptera: Coccinellidae) // Eur. J. Entomol. Vol.97. No.4. P.481-485.
- Frerot B., Descoins C., Lalanne-Casson B., Saglio P., Beanvais F. 1979. Essais de piégeage sexuel des lepidopteres Tortricidae des vergers de pommiers par des attractifs de synthese // Ann. Zool. Ecol. anim. Vol.11. No.4. P.617-636.
- Frerot B., Gallois M., Lettere M., Einhorn J., Michelot D., Descoins C. 1982. Sex pheromone of *Pandemia heparana* Den. et Schiff (Lepidoptera: Tortricidae) // J. Chem. Ecol. Vol.8. No.3. P.663-670.
- Frerot B., Renov M., Gallois M., Descoins C. 1983. Un attractif sexuel pour la tordeuse des bourgeons: *Archips xylosteana* L. (Lepid., Tortricidae, Tortricinae) // Agronomie. Vol.3. No.2. P.173-178.
- Frolov A.N. 1995. Evolutionary transformations in the European corn borer and allied forms of the genus *Ostrinia* (Lepidoptera: Pyralidae) // Actias. Moscow: KMK Press. Vol.2. No. 1-2. P.37-43.
- Fox L.R., Morrow P.A. 1981. Specialization: species property or local phenomenon? // Science. Vol.211. P.887-891.
- Fu Weng-jun, Huang Chang-ben, Chen Guo-ming, Vu Song-yun. 1992. Sex pheromone polymorphism of summer fruit tortrix moth *Adoxophyes orana* (Lepidoptera: Tortricidae) in China // Prop. 19th Internat. Entomol. Congr. Beijing. June 28-July 4. P.219.
- Futuyma D.J., Peterson S.C. 1985. Genetic variation in the use of resources by insects / Annu. Rev. Entomol. Vol.30. P.217-238.
- Gavrilets S. 2000. Rapid evolution of reproductive isolation driven by sexual conflict / Nature. Vol.403. P.886-889.
- Gehring R.D., Madsen H.F. 1963. Some aspects of the mating and oviposition behavior of the codling moth, *Carpocapsa pomonella* // J. Econ. Entomol. Vol.56. P.140-143.
- Gentry C.R., Well J.M. 1982. Evidence of an oviposition stimulant for peachtree borer / J. Chem. Ecol. Vol.8. No.8. P.1125-1132.
- George D.A., McDonough L.M. 1972. Multiple sex pheromones of the codling moth, *Laspeyresia pomonella* L. // Nature. Vol.239. No.5366. P.109.
- George J., Verme K.K. 1997. Variability in *Callosobruchus chinensis* (L.) and evolution of polymorphism in *Callosobruchus* (Coleoptera, Bruchidae) // Russian J. Entomol. KMK Sci. Press. Vol.6. No.1-2. P.41-48.
- Gilbert N. 1984. Control of fecundity in *Pieris rapae* I. The problem // J. Anim. Ecol. Vol.53. P.581-588.
- Gilbert N. 1986. Control of fecundity in *Pieris rapae* IV. Patterns of variation and their ecological consequences // J. Anim. Ecol. Vol.55. P.317-329.
- Glover T.J., Tang X.-H., Roelofs W.L. 1987. Sex pheromone blend discrimination by male moths from E and Z strains of European corn borer // J. Chem. Ecol. Vol.13. No.1. P.143-152.
- Grant G.G., Frech D., Grisdale D. 1975. Tussock moths: pheromone cross stimulation, calling behavior and effect of hybridization // Ann. Entomol. Soc. Am. Vol.68. P.519.
- Greenfield, M.D. 1981. Moth sex pheromones: an evolutionary perspective // Fla. Entomol. Vol.64. P.4-17.
- Greenfield M.D. 1983. Reproductive isolation in clearwing moths (Lepidoptera: Sesiidae): a tropical-temperature comparison // Ecology. Vol.64. No.2. P.362-375.
- Greenfield M.D., Karandinos M.G. 1979. Resource partitioning of the sex communication

- channel in clearwing moths (Lepidoptera: Sesiidae) of Wisconsin // Ecol. Monogr. Vol. 49. No.4. P. 403-426.
- Greenway A.R., Wall C., Perry J. N. 1982. Compounds modifying activity of two sex attractants for males of the pea moth, *Cydia nigricana* (F.) // J. Chem. Ecol. Vol.8. No.2. P. 397-408.
- Groot A.T., Claben A., Staudacher H., Schal C., Heckel D.G. 2010. Phenotypic plasticity in sexual communication signal of a noctuid moth // J. Evol. Biol. doi: 10.1111/j.1420-9101.2010/02124.x
- Guerin P.M., Arn H., Buser H., Charmillot P.J. 1981. The sex pheromone of *Adoxophyes orana* – preliminary findings from a reinvestigation // Les mediatures chimiques, Versailles (INRA Publ. 1982). P. 267-269.
- Guerin P.M., Arn H., Buser H., Charmillot P.J. 1986. Sex pheromone of *Adoxophyes orana*: additional components and variability in ratio of (Z)-9- and (Z)-11-tetradecenyl acetate // J. Chem. Ecol. Vol. 12. P. 763-772.
- Hansson B.S. 1995. Olfaction in Lepidoptera // Experientia. Vol. 51. P. 1003-1027.
- Hansson B.S., Toth M., Lofstedt Ch., Szocs G., Subchev M., Lofqvist J. 1990. Pheromone variation among eastern european and western asian population of the turnip moth *Agrotis segetum* // J. Chem. Ecol. Vol. 16. No.5. P. 1611-1622.
- Harley G.T. 1974. Nutritional studies of eastern spruce budworm (Lepidoptera : Tortricidae). I. Soluble sugars // Canad. Entomol. V. 106. No.4. P. 353-365.
- Hartl D.L. 1980. Principles of population genetics // MA. Sutherland : Sinauer Associates.
- Haynes K.F., Hunt R. E. 1990. Interpopulational variation in emitted pheromone blend of cabbage looper moth, *Trichoplusia ni* // J. Chem. Ecol. Vol.16. No.2. P.509-519.
- Hendrik P.W., Ginevan M.E., Ewing E.P. 1976. Genetic polymorphism in heterogeneous environments // Ann. Rev. Ecol. Syst. Vol. 7. P. 1-32.
- Hendrikse A. 1986. Intra- and interspecific sex pheromone communication in the genus *Yponomeuta* // Physiol. Entomol. Vol.11. No.2. P. 159-169.
- Hendrikse A., Vos-Bunnemayer E. 1987. Role of host-plant stimuli in sexual behavior of small ermine moth (*Yponomeuta*) // Ecol. Entomol. Vol. 12. P. 363-371.
- Hendry L.B., Wichmann J.K., Hindenlang D.M., Mumma R.O., Anderson M.E., 1975. Evidence for origin of insects sex pheromones presence in food plants // Science. Vol. 188. No.4183(4). P. 59-63.
- Hillyer R. J., Thorsteinson A. J. 1969. The influence of the host plant or males on ovarian development or oviposition in the diamondback moth *Plutella maculipennis* (Curt.) // Canad. J. Zool. Vol. 47. No. 5. P. 805-816.
- Holloway G.J. 1986. A theoretical examination of the classical theory of inheritance of insecticide resistance and the genetics of time to knockdown and dry body weight in *Sitophilus oryzae* (L.) (Coleoptera: Curculionidae) // Bull. entomol. research. Vol.76. No. 4. P. 661-670.
- Honda H., Himano K.-K. 1992. Female sex pheromone of the cotton leaf-roller, *Notarcha derogata* (Lepidoptera: Pyralidae) on different plants // Prop. 19th International Entomological Congress, Beijing, China. P. 220.
- Honek A. 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship // Oikos. Vol. 66. No. 3. P. 483-492.
- Hosken D.J., Stockley P. 2003. Sexual selection and genital evolution // Trends in Ecol. and Evol. Vol. 19. P. 87-93.

- House C., Lewis Z. 2007. Genital evolution: blurring the battle lines between the sexes // *Current Biol.* Vol.17. Iss.23. P.R1013-R1014.
- Howell J.F. 1983. Codling moth (Lepidoptera: Olethreutidae) determining the drawing range of virgin females // *J. Econom. Entomol.* Vol.76. No.3. P.436-439.
- Hrdy I., Marek J., Krampal F., 1979. Sexual pheromone activity of 8-dodecenyl and 11-tetradecenyl acetates for males of several lepidopteran species in field trials // *Acta Entomol. Bohemoslov.* Vol.76. No.2. P.65-84.
- Hrudova E. 2003. The presence of non-target lepidopteran species in pheromone traps for fruit tortricid moths // *Plant Protect. Sci.* Vol.39. No.4. P.126-131.
- Jaenike J. 1990. Host specialization in phytophagous insects // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol.21. P.243-273.
- Jermy T., Hanson F.E., Dethier V.G. 1968. Induction of specific food preference in lepidopterous larvae // *Entomol. exp. appl.* Vol.11. P.211-230.
- Kafka W.A., Krieg W. 1987. Attraction, inhibition and source displacement: field tests on the synergism of pheromone gland constituents with the codling moth *Cydia pomonella* L. // *Bull. SROP* Vol.10. No.3. P.51-52.
- Kaissling K.E., Thorson J. 1980. Insect olfactory sensilla: structural, chemical and electrical aspects of the functional organization // Sattelle D.B., Hall L.M., Hildebrand J.G. (eds.). *Receptors for neurotransmitters, hormones and pheromones in insects / Press. of the workshop in neurotransmitter and hormone receptors in insects.* Cambridge. 10–12 September, 1979. Elsevier / North-Holland Biomed. Press. Amsterdam. P. 261-282.
- Kazimirova M. 1996. Influence of larval crowding and mating on lifespan and fecundity of *Mamestra brassicae* (Lepidoptera: Noctuidae) // *Europ. J. Entomol.* Vol.93. No.1. P.45-52.
- Kelley S.T., Farrell B.D. 1998. Is specialization a dead end? The phylogeny of host use in *Dendroctonus* bark beetles (Scolytidae) // *Evolution.* Vol.52. No.6. P.1731-1743.
- Kirkpatrick M. 1987. Sexual selection by female choice in polygynous animals // *Annu. Rev. Ecol. Syst.* Vol.18. P.43-70.
- Klijnstra J.W., Bruggemann I.E.M. 1986. Oviposition deterring pheromone of *Pieris brassicae* // *Agr. Ecosystem Environm.* Vol.21. P.129-131.
- Klum J.A., Huettel M.D. 1988. Genetic regulation of sex pheromone production and response: interaction of sympatric pheromonal types of European corn borer, *Ostrinia nubilalis* (Lepidoptera: Pyralidae) // *J. Chem Ecol.* Vol.14. No.11. P.2047-2061.
- Kogan M. 1976. The role of chemical factors in insect/ plant relationships // *Proc. XV Int. Congr. Entomol., Washington D.C.* P.211-227.
- Kwon D.H., Choi B.R., Park H.M., Lee S.H., Miyata T., Clark J.M. 2004. Knockdown resistance allele frequency in field populations of *Plutella xylostella* in Korea // *Pesticide biochem. Physiol.* Vol.80. No.1. P.21-30.
- Lacey M.J., Sanders C.J. 1992. Chemical composition of sex pheromone of oriental fruit moth and rates of release by individual female moths // *J. Chem. Ecol.* Vol.18. No.8. P.1421-1435.
- LaGasa E.H., Hertzog P., Bowden D., Fair B. 2003. *Archips podana* (Scopoli) (Lepidoptera: Tortricidae) host survey 2002 – Northwest Washington occurrence of an old world tree-fruit pest new to the United States // 2001 Entomol project report / WSDA PUB 080 (N/02/03).
- Lande R. 1979. Quantitative genetic analysis of multivariate evolution, applied to bairn: body size allometry // *Evolution.* Vol.33. P.402-416.

- Lande R. 1980. Sexual dimorphism, sexual selection and adaptation in polygenic characters // *Evolution*. Vol.34. P.292-305.
- Landolt P.J., Heath R.R. 1987. Role of female-produced sex pheromone in behavioral reproductive isolation between *Tricoplusia ni* (Hubner) and *Pseudoplusia includens* (Walker) (Lepidoptera: Noctuidae, Plusiinae) // *J. Chem. Ecol.* Vol.13. No.5. P.1005-1018.
- Lazarević J., Peric-Mataruga V., Ivanovic J., Andjelkovic M. 1998. Host plant effect on the genetic variation and correlations in the individual performance of the Gypsy moth // *Functional Ecol.* Vol.12. P.141-148.
- Leather S.R. 1988. Size, reproductive potential and fecundity in insects: things aren't as simple as they seem // *Oikos*. Vol.51. No.3. P.386-389.
- Lee K.P., Raubenheimer D., Simpson S.J., 2003. A correlation between macronutrient balancing and insect host-plant range: evidence from the specialist caterpillar *Spodoptera exempta* (Walker) // *J. Insect. Physiol.* Vol.49. P.1161-1171.
- Levins R. 1968. *Evolution in changing environments* / New Jersey: Princeton Univ. Press. 120 p.
- Levinson H.Z., Levinson A.R., Jen T.-L., Williams J.L.D., Kahn G., Francke W. 1978. Production site, partial composition and olfactory perception of a pheromone in the male hide beetle. *Naturwissenschaften*. Bd.65. S.543.
- Lewis S.M., Austad S.N. 1994. Sexual selection in flour beetles: the relationship between sperm precedence and male olfactory attractiveness // *Behav. Ecol.* Vol.5. P.219-224.
- Lewontin R. 1974. *The genetic basis of evolutionary change* / N.-Y.: Columbia Univ. Press.
- Liblikas I, Mittus E., Nikolaeva Z.V., Ojarand A., Ovsyannikova E.L., Grichanov I.Ya., Ivanova T.V., Yemeljanov V.A. 2004. Variability of genitalia and pheromone communication channels of *Archips podana* (Scopoli) (Lepidoptera: Tortricidae) // *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol. Ecol.* № 53 (2). P.75-87.
- Linn C. E., Campbell M. G., Roelofs W. L. 1986. Male moth sensitivity to multicomponent pheromones: critical role of female-released blend in determining the functional role of components and active space of the pheromone // *J. Chem. Ecol.* Vol. 12. No.3. P.659-668.
- Lloyd J.E. 1979. Mating behavior and natural selection // *Fla. Entomol.* Vol.62. P.17-34.
- Margaritopoulos J.T., Bacandritsos N., Pekas A.N., Stamatis C., Mamuris Z., Tsitsipis J.A. 2003. Genetic variation of *Marchalina hellenica* (Hemiptera: Margarodidae) sampled from different hosts and localities in Greece // *Bull. Entomol. Research*. Vol.93. No.5. P.447-453.
- Matsumoto, Heldebrand. 1981. / *Feromon biochemistry*. Prestwich G.D., Blomquist G.J. (eds.). Acad. Press Univ. Oklachoma Lib. P.15.
- McDonough L.M., Davis H.G., Voerman S. 1987. Blackheaded fireworm: laboratory and field studies of its sex pheromone // *J. Chem. Ecol.* Vol.13. No.5. P.1235-1242.
- McPeck M.A., Shen Li, Torrey J.Z., Farid H. 2008. The tempo and mode of three-dimensional morphological evolution in male reproductive structures // *American Naturalist*. Vol.171. No.5. P.E158-E178.
- Mikkola K. 1992. Evidence for lock-and-key mechanisms in the internal genitalia of the *Apamea* moths (Lepidoptera, Noctuidae) // *Syst. Entomol.* Vol.17. P.145-153.
- Mikkola K. 2008. The lock-and-key mechanisms of the internal genitalia of the Noctuidae (Lepidoptera): How are they selected for? // *Europ. J. Entomol.* Vol.105. P.13-25.

- Miller J.R.T., Roelofs W.L. 1980. Individual variation in sex pheromone component ratio in two populations of the redbanded leafroller moth, *Argyrotaenia velutinana* // *Environ. Entomol.* Vol.9. P. 359.
- Minkenberg O.P.J.M., Tatar M., Rosenheim J.A. 1992. Egg load as a major source of variability in insect foraging and oviposition behavior // *Oikos*. Vol.65. No.1. P.134-142.
- Minks A.K., Deventer P. van. 1992. Practical applications: the European scene / Insect behaviour. Modifying chemicals: applications and regulation. Monograph British crop protection. 10 p.
- Morse D., Meighen E. 1987. Pheromone biosynthesis: enzymatic studies in Lepidoptera // Prestwich G.D., Blomquist G.J. (eds.). Pheromone biochemistry. N.-Y.: Acad. Press. P.121-158.
- Mousseau T.A., Roff D.A. 1987. Natural selection and the heritability of fitness components // *Heredity*. Vol.59. P.181-197.
- Musgrave A.J. 1937. The history of the male and female reproductive organs of *Ephestia kuhniella* Zeller (Lepidoptera). I. The young imagines. // *Proc. Zool. Soc. London* (B). Vol.107. P.337-364.
- Mustapata H. 1984. Olfaction // *Chemical ecology of insects* / Eds. Bell W.J., Carde R.T. Massachusetts; Sinauer associates, inc. Publ. Sunderland. P.37-70.
- Nieden F. 1907. Der sexuelle dimorphismus der antennen bei den Lepidopteren. // *Z. Wiss. Insectenbiol.* Vol.3. P.293-301.
- Oku T., Wadou M., Ohira Y. 1985. *Choristoneura diversana* Huebner (Lepidoptera: Tortricidae), an occasional pest of fruit trees in Tohoku district [Japan] // *Bull. Fruit tree Res. Station. Ser. C. Morioka*. Vol.12. P.61-76.
- Ono T., Charlton R.E., Carde R.T. 1989. Variability in pheromone composition and periodicity of pheromone titer in potato tuberworm moth, *Phthorimaea operculella* (Lepidoptera: Gelechiidae) // *J. Chem. Ecol.* Vol.16. No.2. P.531-542.
- Otronen M. 1990. Mating behavior and sperm competition in the fly, *Dryomyza anilis* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* Vol.26. P.349-356.
- Palaniswamy P., Seabrook W.D. 1978. Behavioral responses of the female eastern spruce budworm *Choristoneura fumiferana* (Lepidoptera; Tortricidae) to the sex pheromone of her own species // *J. Chem. Ecol.* Vol.4. P.649-655.
- Palaniswamy P., Ross R.J., Seabrook N.D. et al. 1982. Mating suppression of caged spruce budworm (Lepidoptera : Tortricidae) moths in different pheromone atmospheres and high population densities // *J. Econom. Entomol.* Vol.75. No.6. P. 989-993.
- Papaj D. R. 2000. Ovarian dynamics and host use // *Annu. Rev. Entomol.* Vol.45. P.423-448.
- Peltotalo P., Tuovinen T. 1986. Specificity of pheromone preparates for lepidopterous pests // *Ann. Agricult. Fenniae*. Vol.25. No.2. P.139-146.
- Peña A., Arn H., Buser H.-R., Rauscher S., Bigler F., Brunetti R., Maini S., Toth M. 1988. Sex pheromone of European corn borer, *Ostrinia nubilalis*: polymorphism in various laboratory and field strains // *J. Chem. Ecol.* Vol.14. No.5. P.1359-1366.
- Pers van der J.N.C. 1981. Comparison of electroantennogram response spectra to plant volatiles in seven species of *Yponomeuta* and in the tortricid *Adoxophyes orana* // *Entomol. Exp. Appl.* Vol.30. P.181-192.
- Persoons C.J., Minks A.K., Voerman S., Roelofs W.L., Ritter F.J. 1974. Sex pheromone of the moths *Archips podana*, isolation, identification and field evaluation of two synergistic geometrical isomers // *J. Insect. Physiol.* Vol.20. P.1181-1188.

- Powell G., Holmes N.D., Hardie J., Tosh C.R. 2003. Reproductive response of generalist and specialist aphid morphs with the same genotype to plant secondary compounds and amino acids // *J. Insect. Physiol.* Vol.49. No.12. P.1173-1182.
- Priesner E. 1984. The pheromone receptor system of male *Eulia ministrana* L., with notes on other Cnephasiini moths // *Z. Naturforsch.* Bd.39 C. S.849-852.
- Quero C., Baker T.C. 1999. Antagonistic effect of (Z)-11-hexadecen-1-ol on the pheromone-mediated flight of *Helicoverpa zea* (Boddie) (Lepidoptera: Noctuidae) // *J. Insect Behavior.* Vol.12. No.5. P.701-710.
- Radwan J. 1996. Intraspecific variation in sperm competition success in the bubl mite: a role for sperm size. // *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* Vol.263. P.855.
- Raina A. K. 1988. Host plant, hormone interaction and sex pheromone production and release in *Heliothis* species // Schnal E., Zabra A., Denlinger D.L. (eds.). *Endocrinological frontiers in physiological insect ecology.* Wroclaw. P.33-36.
- Rauscher M.D. 1988. Is coevolution dead? // *Ecology.* Vol.69. P.898-901.
- Richards O.W. 1961. Insect polymorphism // *Nature.* Vol.192. No.4801. November 4. P.412-414.
- Robinson R. 1971. *Lepidoptera genetics* / Oxford: Pergamon Press. 687p.
- Roelofs W.L. 1979. Production and perception of Lepidopterous pheromone blends // *Cemical. Ecol.: Odour Comm. in animals.* North-Holland Biomed. Press. P.159-168.
- Roelofs W.L., Hill A., Carde R., Madsen H., Vakenti J., 1976. Sex pheromone of european leafroller *Archips rosanus* (Lep., Tortricidae) // *Envir. Entomol.* Vol.5. No.2. P.362-364.
- Roelofs W.L., Carde R.T. 1977. Responses of Lepidoptera to synthetic sex pheromone chemicals and their analogues // *Ann. Rev. Entomol.* Vol.22. P.377-405.
- Roelofs W.L., Liu W., Hao G., Jiao H., et al. 2002. Evolution of moth sex pheromones via ancestral genes // *Proc. National Acad. Sci. USA.* Vol. 99. No.21. P.13621-13626.
- Roff D.A., Mousseau T.A. 1987. Quantitative genetics and fitness: lessons from *Drosophila* // *Heredity.* Vol.58. P.103-118.
- Rose M.R., Charlesworth B. 1981. Genetics of life history in *Drosophila melanogaster*. I. Sib analysis of adult females // *Genetics.* Vol.97. P.173-186.
- Rothschild G.H.L. 1974. Problems in defining synergistics and inhibitors of the Oriental fruit moth pheromone by field // *Entomol. Exp. Appl.* Vol.17. No.2. P.294-302.
- Rotundo G., Glacometti R., Cristofaro de A. 1991. Individuazione di una miscela attrattiva per maschi di *Pammene fasciana* L. (Lepid.: Tortricinae) mediante studio elettroantennografico e di campo // *Boll. Lab. Entomol. Agr. Filippo Silvestri.* Vol.48. P.89-104.
- Rotundo G., Tremblay E. 1993. Electroantennographic responses of chestnut moth (Lepidoptera: Tortricidae) and their parasitoid *Ascogaster quadridentatus* Wesmael (Hymenoptera: Braconidae) to volatiles from chestnut (*Castanea sativa* Miller) leaves // *Redia.* Vol.76. No.2. P.361-373.
- Safonkin A.F. 1993. Ecological aspects of pheromone communication of leafrollers and spatial distribution of species // *J. Appl. Entomol.* Vol.115. P.441-453.
- Safonkin A.F. 1998. Polymorphism and adaptation of *Archips podana* (Scopoli, 1763) (Lepidoptera: Tortricidae) to different biotopes // *Russian J. Entomol. KMK Sci. Press.* Vol.7. No.1-2. P.83-88.
- Safonkin A.F., Pluciennik Z. 2009. Phenotypic structure of *Archips podana* Scop. in the Central part of Poland // *J. Fruit and Ornamental plant res.* Vol.17, No.2. P.203-209.

- Saglio P., Descoins C., et al., 1976. Etude de la pheromone sexuelle de la *Cochylis* de la vigne *Eupoecilia (Clusia) ambiguella* Hb. Lepidoptere Tortricoidea Cochylidae // Compte rendu de la reunion sur les pheromones sexuelles des Lepidopteres. Bordeaux. P.118-126.
- Sanders C.J. 1987. Research on mating behavior and its importance for developing techniques of mating disruption // Mating disruption: behavior of moths and molecules / Bull. SROP. Vol.10. No.3. P.30-31.
- Sanders C.J., Daterman G.E., Ennis T.J. 1977. Sex pheromone responses of *Choristoneura* spp. And their hybrids (Lepidoptera: Tortricidae) // Canad. Entomol. Vol.109. No.9. P.1203-1220.
- Savopoulou-Soultani M., Nikolaou N., Milonas P.G. 1999. Influence of maturity stage of grape berries on the development of *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae) larvae // Entomol. Soc. Am. Vol.92. No.3. P.551-556.
- Schal C., Charlton R.E., Carde R.T. 1987. Temporal patterns of sex pheromone titers and release rates in *Holomelina latae* (Lepidoptera: Arctiidae) // J. Chem. Ecol. Vol.13. No.5. P.1115-1129.
- Scheiner S.M., Lyman R.F. 1989. The genetics of phenotypic plasticity. 1. Heritability / J. Evol. Biol. Vol.2. P.95-107.
- Schneider V.I. 1984. Untersuchungen zur uberwachung des eichenwicklers, *Tortrix viridana* L. (Lepidoptera: Tortricidae) mit seinem pheromone // Z. angew. Entomol. Bd.98. H.5. S.474-483.
- Schruff G., Schmieder C. 1986. Der ruflug von manchen des einbindigen traubenwicklers (*Eupoecilia ambiguella* Hbn.) zur pheromone-und weibchen – Fallen // Die wein-wissenschaft. H.6. S.413-417.
- Schoonhoven L.M., Dethier V.G. 1996. Sensory aspects of host-plant discrimination by lepidopterous larvae // Archiv. Need. Zool. Vol.16. P.497-530.
- Shapiro A.M., Porter A.H. 1989. The lock-and-key hypothesis: evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia // Ann. Rev. Entomol. Vol.34. P.231-245.
- Shigehara T., Takyda H. 2003. Changes in genotypic composition of *Myzuz persicae* (Hemiptera: Aphididae) on tobacco from decades in Japan // Bull Entomol. Res. Vol.93. No.6. P.537-544.
- Shorey H.H. 1976. The adaptiveness of pheromone communication // Proceed. XV International congress of entomology. Washington. P.294-307.
- Simmons L.W., Parker G.A. 1992. Individual variation in sperm competition success of yellow dung flies *Scatophaga stercoraria* // Evolution, Vol.46. P.366-375.
- Singer M.C. 1983. Determinations of multiple host use by a phytophagous insect population // Evolution. Vol.37. P.389.
- Sirot L.K. 2003. The evolution of insect mating structures through sexual selection // Florida Entomol. Vol.86. No.2. P.124-133.
- Slessor K.N., Raine J., King G.G.S., Clements S.J., Allan S.A. 1987. Sex pheromone of blackheaded fireworm *Rhopobota naevana* (Lepidoptera: Tortricidae), a pest of cranberry // J. Chem. Ecol. Vol.13. No.5. P.1163-1170.
- Soares A.O., Coderre D., Schanderl H. 2001. Fitness of tow phenotypes of *Harmonia axyridis* (Coleoptera: Coccinellidae) // Europ. J. Entomol. Vol.98. No.3. P.287-293.
- Soto I.M., Carreira V.P., Fanara J.J., Hasson E. 2007. Evolution of male genitalia: environmental and genetic factors affect genital morphology in two *Drosophila* sibling species and their hybrids // Evol. Biol. Vol.7. P.77.

- Staedler E. 1974. Host plant stimuli affecting oviposition behavior of the eastern spruce budworm // Entomol. Exp. Appl. Vol.17. P.176-188.
- Stavridis D.G., Savopoulou-Soultani M. 1998. Larval performance on and oviposition preference for known and potential hosts by *Lobesia botrana* (Lepidoptera: Tortricidae) // Europ. J. Entomol. Vol.95. No.1. P.55-63.
- Swart P.L. 1966. Anatomy and histology of external and internal reproductive organs in the male and female false codling moth, *Argyroplote leucotreta* Meyr. (Lepidoptera) // Ann. univ. Stellenbosch. Vol.41. Ser. A. No.12. P.600-652.
- Svensson M.G.E., Marling E., Lofqvist J. 1998. Mating behavior and reproductive potential in the turnip moth *Agrotis segetum* (Lepidoptera: Noctuidae) // J. Insect behav. Vol.11. No.3. P.343-359.
- Sylvan E. 1958. Studies of fruit leaf tortricids (Lepidoptera) with special reference to the periodicity of the adult moths // Statens vaxtskyddsanstalt. Meddelanden. Stockholm. Vol.11. No.74. P.136-296.
- Sutherland O.R.W., Hutchins R.F.N. 1973. Attraction of newly hatched codling moth larvae (*Laspeyresia pomonella*) to synthetic stereo-isomers of farnesene // J. Insect. Physiol. Vol.19. P.723-727.
- Tamaky Y. 1977. Complexity, diversity and specificity of behavior-modifying chemicals in Lepidoptera and Diptera // Chemical control of insect behavior: theory and application. N.Y.-L. P.253-285.
- Tienderen van P.H. 1991. Evolution of generalists and specialists in spatially heterogeneous environment // Evolution. Vol.45. P.1317-1331.
- Teal P.E.A., West R.J., Laing J.E. 1983. Identification of a blend of sex pheromone components of the potato stem borer (Lepidoptera: Noctuidae) for monitoring adults // Proc. Entomol. Soc. Ont. Vol.114. P.15-19.
- Topmson J.D. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change // Trends in ecology and evolution. Vol.6. P.246-249.
- Torres-Vila L.M., Gragera J., Rodriguez-Molina M.C., Stockel J. 2002. Heritable variation for female remating in *Lobesia botrana*, a usually monandrous moth // Anim Behav. Vol.64. P/899-907.
- Toth M., Szöcs G., Molnár J., Szarukán I. 1988. Field tests with sex attractants of *Diachrysis chrysitis* and *D. tutti* (Lep.:Noctuidae) at several sites in Hungary // Z.Naturforsch. Bd.43. S.463-466.
- Toth M., Sziraki G., Szöcs G., Sáringer E. 1991. A pheromone inhibitor for male *Grapholitha funebrana* Tr., and its use for *G. molesta* Busck. (Lepidoptera: Tortricidae) // Agric., Ecosys. Envir. Vol.35. P.65-72.
- Toth M., Lofsted C., Blair B.W., Cabell T., Farag A.J., Hansson B.S., Kovalev B.G., Maini S., Nesterov E.A., Pajor J., Sasonov A.P., Shamshev I.V., Subchev M., Szoch. 1992. Attractant of male turnip moths *Agrotis segetum* (Lepidoptera: Noctuidae) to sex pheromone composition and their mixtures at 11 sites in Europe, Asia and Africa // J. Chem. Ecol. Vol.18. No.8. P.1337-1347.
- Traw M.B. 2002. Is induction response negatively correlated with constitutive resistance in black mustard? // Evolution. Vol.56. No.11. P.2196-2205.
- Tucic N., Milošević M., Gliksman I., Milanović D., Aleksić I. 1991. The effects of larval density on genetic variation and covariation among life-history traits in the bean weevil (*Acanthoscelides obtectus* Say) // Functional ecology. Vol.5. No.4. P.525-534.

- Ulmer B., Gillott C., Woods D., Erlandson M. 2002. Diamondback moth, *Plutella xylostella* (L.), feeding and oviposition preferences on glossy and waxy *Brassica rapa* (L.) lines // Crop Protect. Vol.21. No.4. P.327-331.
- Van der Kraan C., Van der Straten M., 1988. Effects of mating rate and delayed mating on the fecundity of *Adoxophyes orana* // Entomol. Exp. Appl. Vol.48. P.15-23.
- Via S. 1986. Genetic covariance between oviposition preference and larval performance in an insect herbivore // Evolution. Vol.40. P.778-785.
- Via S. 1987a. Genetic constraints on the evolution of phenotypic plasticity // Loeschcke V. (ed.). Genetic constraints on adaptive evolution. Berlin: Springer Verlag. P.47-71.
- Via S. 1987b. Quantitative genetics analysis of feeding and oviposition behavior in the polyphagous leafminer *Liriomyza sativae* // Huettel M. (ed.). Evolutionary genetics of invertebrate behavior. N.-Y.: Plenum.
- Via S. 1990. Ecological genetics and host adaptation in herbivorous insects: The experimental study of evolution in natural and agricultural systems// Ann. Rev. Entomol. Vol.35. P.421-446.
- Via S. 1993. Adaptive phenotypic plasticity: target or by-product of selection in a variable environment? // Am. Nat. Vol.142. P.352-365.
- Via S., Lande R. 1985. Genotype-environment interaction and evolution of phenotypic plasticity // Evolution. Vol.39. P.505-523.
- Via S., Lande R. 1987. Evolution of genetic variability in a spatially heterogeneous environment: effects of genotype-environment interaction // Genet. Res. Vol.49. P.147-156.
- Visser J.H. 1986. Host odour perception in phytophagous insects // Ann. Rev. Entomol. Vol.31. P.121-144.
- Wall C. 1978. Morphology and histology of the antenna of *Cydia nigricana* (F.) (Lepidoptera: Tortricidae) // Int. J. Insect morphol. Embryol. Vol.7. No.3. P.237-250.
- Wearing C.H., Hutchins R.F.N. 1973. ?-farnesene, a naturally occurring oviposition stimulant for the codling moth, *Laspeyresia pomonella* // J. Insect. Physiol. Vol.19. P.1251-1256.
- Wedell N. 1991. Sperm competition selects for nuptial feeding in a bushcricket // Evolution. Vol.55. P.1975-1979.
- White Ch.S., Lambert D.M. 1995. Genetic continuity within, and discontinuities among, populations of leafroller moths with distinct sex-pheromones // Heredity. Vol.75. No.3. P.243-255.
- Wiklund C., Gotthard K., Nylin S. 2003. Mating system and the evolution of sex specific mortality rates in two nymphalid butterflies // Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. Vol.270. P.1823-1828.
- Wiklund C., Persson B., 1983. Fecundity, and the relation of egg weight variation to offspring fitness in the speckled wood butterfly *Pararge aegeria*, or why don't females lay more eggs? // Oikos. Vol.40. P.53-63.
- Witzgall P., Lindblom T., Bengtsson M., Toth M. 2004. The Pherolist / www.pherolist.slu.se
- Wunderer H., Hansen K., Bell T.W., Schneider D., Meinwald J. 1986. Sex pheromone of two Asian moths (*Cretonotes transiens*, *C. Gangis*, Lepidoptera – Arctiidae): behavior, morphology, chemistry and electrophysiology // Exp. Biol. Vol.46. No.1. P.11-27.

Оглавление

Введение	3
ГЛАВА 1. РОЛЬ ПОЛИМОРФИЗМА И РЕПРОДУКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ В ПОДДЕРЖАНИИ ВНУТРИВИДОВОГО РАЗНООБРАЗИЯ	4
1.1. Определение и сущность полиморфизма	4
1.2. Влияние стратегий спаривания на полиморфизм репродуктивного аппарата	5
1.2.1. Полиморфизм репродуктивного аппарата листоверток	8
1.2.2. Физиологическая роль кутикулярных структур гениталий	17
1.2.3. Схема наследуемости признака у всеядной листовертки	22
1.2.4. Полиморфизм и стратегии выживания особей популяции	25
1.3. Биологическое значение феромонов	28
1.3.1. Особенности хемокоммуникации самцов разных фенотипов всеядной листовертки	30
1.3.2. Применение синтетических аттрактантов для снижения численности вредителя	34
1.3.3. Изменчивость состава полового феромона у самок листоверток	36
1.3.4. Половая активность самцов всеядной листовертки	40
Глава 2. КОРМОВОЕ РАСТЕНИЕ – ФАКТОР, МОДИФИЦИРУЮЩИЙ РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ ЛИСТОВЕРТОК	45
2.1. Кормовое растение и репродуктивная способность фитофага	45
2.1.1. Роль растений в формировании различий в морфологии феромонной железы чешуекрылых-фитофагов	48
2.2. Морфология сенсорного аппарата антенн имаго листоверток	50
2.2.2. Кормовое растение и сенсорный аппарат антенн	54
2.2.3. Кормовое растение и изменчивость сенсилл у особей разных фенотипов	58
2.3. Кормовое растение и репродуктивные стратегии самок листоверток трибы Archipini	61
2.3.1. Влияние массы тела самок на их плодовитость	62
2.3.2. Связь показателей общей, потенциальной и реализованной плодовитостей у самок	63
2.3.3. Кормовое растение и адаптационные возможности особей, относящихся к разным фенотипам	65
ГЛАВА III. ПОПУЛЯЦИОННОЕ РАЗНООБРАЗИЕ ВСЕЯДНОЙ ЛИСТОВЕРТКИ ПО АРЕАЛУ И СТАЦИЯМ	69
3.1. Влияние кормового растения на структуру популяции полиморфного вида	69
3.2. Кормовое растение и структура популяции полиморфного вида в биотопе	70
3.2.1. Растения и обилие самцов разных фенотипов биотопе	70
3.2.2. Закономерности в изменчивости обилия самцов разных фенотипов по станциям	72
3.2.3. Влияние биотопических различий на фенооблик популяции полиморфного вида	74
3.2.4. Различия во времени лёта самцов разных фенотипов	77
3.3. Закономерности в соотношении самцов разных фенотипов по ареалу	78
3.4. Внутривидовая конкуренция между самцами всеядной листовертки	79

ГЛАВА IV. РЕПРОДУКТИВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ, ФЕРОМОННЫЙ ФОН И ВИДОВОЕ РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВА ЛИСТОВЕРТОК	83
4.1. Механизм восприятия и реакция на феромоны самцов и самок чешуекрылых	83
4.2. Влияние феромонного фона на половое поведение самок листоверток	85
4.2.1. Взаимовлияние самок доминирующих видов через феромонный фон ...	85
4.2.2. Роль возраста самок, контактов между самками и эффекта плотности популяций	87
4.2.3. Синхронизация в выделении феромонов самками	92
4.3. Влияние феромонного фона на половое поведение самцов в сообществе листоверток	94
4.3.1. Роль сезонной динамики лёта и суточных ритмов половой активности в видовой изоляции листоверток	94
4.3.2. Роль половых феромонов в видовой изоляции листоверток	98
4.3.3. Пространственное распределение самцов листоверток в разных станциях	101
4.3.4. Половая активность самцов и феромонный фон сообщества листоверток	103
4.3.5. Эффект гетерогенности территории и феромонный фон сообщества листоверток	108
Заключение	111
Благодарности	115
Литература	116

Научное издание

Сафонкин А.Ф.

**РАЗНООБРАЗИЕ СООБЩЕСТВА ЛИСТОВЕРТОК:
ВКЛАД РЕПРОДУКТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ**

М.: Товарищество научных изданий КМК. 2012 . 136 с.

Отпечатано в ООО “Галлея-Принт”

121099 Москва, 5-я Кабельная ул., 2б.

Подписано в печать 16.04.2012. Заказ № 354

Формат 60×90/16. Объём 8,5 печ.л. Бум. офсетная. Тираж 400 экз.