

УДК: 577.4+632.782

А. В. Ивашов,  
А. П. Симчук ✉

## Роль генетических факторов в динамике экосистем

Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского,  
г. Симферополь

**Аннотация.** Статья посвящена анализу роли генетических факторов в динамике экосистем. Основное внимание уделяется механизмам динамики численности популяций вредителей леса (зеленая дубовая листовертка) и сельского хозяйства (картофельная моль). Полученные данные используются для обоснования концепции бесpestицидного контроля вредителей леса.

**Ключевые слова:** динамика популяции, динамика экосистемы, генетические факторы.

### Введение

Генетическая информация играет первостепенную роль в регуляции динамики биологических систем различного уровня организации. С учетом этого в последнее время интенсивно развиваются генетические подходы к исследованию динамики популяций и сообществ популяций в экосистемах [1]. Генетические механизмы экологических процессов рассматриваются экологической генетикой - относительно молодым научным направлением, возникшим на стыке экологии и генетики. И совсем уже недавно возникла генетика сообществ, изучающая генетические механизмы и факторы динамики и устойчивости сообществ живых организмов.

Первым шагом исследования динамики сообществ и экосистем должно, безусловно, стать изучение механизмов динамики составляющих сообщество популяций. Причины и механизмы вспышек массового размножения многих видов организмов до сих пор остаются загадкой для популяционных биологов. Ни одна из предложенных моделей не может достаточно полно описать динамику плотности естественных популяций, дающих вспышки массового размножения.

В то же время, периодически возникающие вспышки массового размножения лесных насекомых представляют собой классический характер хорошо известных популяционных волн [2, 3]. Однако до сих пор еще нет четкого представления о механизмах взаимосвязи плотности и генетической структуры популяции. Сложность проблемы, по-видимому, вызвана тем, что с одной стороны плотность является од-

ним из наиболее существенных факторов естественного отбора, сдвигающего частоты генотипов, а с другой стороны популяция с измененным генотипическим составом имеет иные биотический потенциал, приспособленность, что на последующем временном интервале сказывается на ее плотности. Таким образом, регистрируемые в каждый данный момент времени генотипический состав, и плотность являются результатом предыдущего взаимодействия популяции со средой и одновременно предпосылкой приспособленности к будущим влияниям средовых факторов. Генетическая обратная связь популяции с ее потребителями также как и с ее кормовыми ресурсами, по-видимому, является тем стабилизирующим механизмом, который следует иметь в виду при рассмотрении динамики любой популяции [4, 5]. Очевидно, она же является тем интегрирующим механизмом, который делает генопласт экосистемы единым целым. С другой стороны подразделенность популяции в нишах различного уровня, которую создает центральный организм консорции, специфика протекающих там популяционных процессов, также могут служить в качестве одного из стабилизирующих механизмов динамики [5, 6].

Лесные массивы Крымского полуострова являются самыми южными в Украине. Их площадь составляет в настоящее время свыше 300 тыс. га. Вдоль черноморского побережья располагается главная рекреационная зона Украины, а в недалеком прошлом и всего Советского Союза. Именно в этих живописных прибрежных лесах находятся санаторно-

✉ Корреспонденция принимается по адресу: Кафедра экологии. Таврический национальный университет им. В.И. Вернадского. Пр-кт Вернадского, 4, г. Симферополь, 95007.

курортные учреждения. Сохранение кондиционности среды для отдыха, безусловно, требует особого щадящего режима управления природными лесными экосистемами и, в частности, отказа от применения каких-либо химических препаратов при проведении лесозащитных мероприятий. Теоретической основой разработки комплекса мероприятий по контролю вредителей леса должно служить всестороннее исследование механизмов динамики популяций, в том числе и генетических.

Представленная работа посвящена анализу роли генетических факторов в динамике экосистем и, прежде всего, динамике складывающихся экосистему популяций. Основным модельным объектом служила зеленая дубовая листовертка (*Tortrix viridana* L.) – один из опаснейших вредителей дубовых лесов в Крыму, определяющий вместе с непарным шелкопрядом и зимней пяденицей лесопатологическую обстановку в регионе [7].

#### **Роль генетических факторов в экологических процессах**

Теоретически экология рассматривает генетическую структуру популяции, как важный фактор в экологических процессах, однако, на практике этот фактор редко учитывается в экологических исследованиях. Между тем, основополагающее значение в экологии генетического фактора на эвристическом уровне можно продемонстрировать на примере любых экологических отношений.

Для того, чтобы организм мог жить в определенных условиях окружающей среды, его строение, физиологические и биохимические системы должны быть настроенными на эти условия, соответствовать им. Аналогичное утверждение верно и для взаимодействия живых организмов друг с другом. Например, для того, чтобы насекомое-фитофаг могло питаться тканями растения, его организм должен обладать специально приспособленной системой органов и набором ферментов, для этого предназначенных. Все эти структуры кодируются системой генов.

Полученные из пищи вещества и энергия используются на построение организма фитофага согласно информации, заложенной в соответствующих генах. Этой

информацией определяются те свойства и формы, которые примут потребленные вещества и энергия. В свою очередь, чтобы энтомофаг, паразитирующий в фитофаге, мог развиваться в его теле, он должен обладать набором белков и ферментов также для этого приспособленных. А ферменты эти тоже кодируются соответствующими генами. И аналогично, полученные от фитофага ресурсы используются на построение тела энтомофага опять же под контролем системы генов.

Таким образом, передача вещества и энергии от фитофага к энтомофагу регулируется генетическими системами обеих звеньев и эти генетические системы оказываются связанными между собой опосредованно, через взаимодействие физиолого-биохимических систем в процессе трофических отношений.

Кроме того, оба взаимодействующих звена характеризуются определенным генетическим разнообразием – полиморфизмом. Этот полиморфизм выражается в разнообразии свойств и форм самих организмов. Как правило, к определенным формам фитофага в наибольшей степени адаптированы соответствующие формы энтомофага. В результате изменчивость генетической системы фитофага также опосредованно определяет уровень варибельности, по крайней мере, части генетической системы энтомофага. Таким образом, реализуется еще одна форма связей между генетическими системами этих звеньев.

#### **Взаимосвязь экологической и генетической динамики популяции**

Сообщество существует в экосистеме, а динамика, функционирование экосистемы интегрально выражается в круговороте вещества и потоке энергии. Поэтому, определение роли генетической информации в регуляции движения вещества и энергии в экосистеме – важная задача генетики сообществ.

Положительные корреляции между генетической гетерогенностью популяций и их биопродуктивностью установлены на примере экспериментальных популяций дрозофилы с использованием смесей линий, имевших разное эколого-географическое происхождение [8].

Таблица 1. Связь между гетерозиготностью по эстеразному локусу *Est-4* и плотностью популяции зеленой дубовой листовертки ("Лавровое")

Годы	n	Плотность популяции на 1000 листьев (фаза)	Доля гетерозигот
1985	112	4,3 (депрессия)	0,17 ± 0,04
1986	84	4,5 (депрессия)	0,13 ± 0,03
1987	97	10,5 (рост)	0,28 ± 0,05
1988	123	12,6 (вспышка)	0,47 ± 0,05
1989	346	14,4 (вспышка)	0,57 ± 0,04

Значение генетических структур для динамики надорганизменных биосистем, и в частности популяций, может быть продемонстрировано наличием жесткой связи между изменениями уровня генетического разнообразия в популяции (гетерозиготности) и ее численности – одним из основных показателей популяционной биологии (Табл. 1).

Аналогичные закономерности были обнаружены и для других организмов [9, 10].

**Генетическое разнообразие и плотность популяции**

Работа по исследованию роли генетической информации в регуляции отношений популяций в трофической цепи проводилась нами в естественных популяциях зеленой дубовой листовертки (*Tortrix viridana* L.). Эта листовертка является узким олигофагом, и повреждает только различные виды дуба. Поскольку мы исследовали отношения в трофической цепи, в качестве генетических маркеров были выбраны аллозимы пищеварительного фермента - протеазы (кодируемые локусом *Pts-4*) и защитного фермента - эстеразы (локус *Est-4*). Оба фермента проявляют свою активность в кишечнике личинок насекомого. Эстераза выполняет защитную функцию, дезактивируя фенольные соединения, которые растение использует для

своей защиты от насекомых. Одновременно определяли такие параметры листьев кормового растения, как размеры листа, pH и жесткость тканей листа. Пробы брали с девяти модельных деревьев (выборки личинок и по 30 листьев).

Было обнаружено, что число частых генотипов в локусах коррелировало с уровнем варибельности pH и жесткости листьев кормового растения (*Pts-4* против жесткости:  $R = 0.86$ ;  $P < 0.01$ ; *Pts-4* против pH:  $R = 0.88$ ;  $P < 0.01$ ; *Est-4* против жесткости:  $R = 0.78$ ;  $P < 0.05$ ; *Est-4* против pH:  $R = 0.68$ ;  $P < 0.05$ ). Эти результаты интерпретировались нами как следствие того, что разные генотипы имеют различные трофические микро-ниши. То есть, личинки разных генотипов питаются листьями разных свойств [6].

Это предположение было проверено непосредственно путем корреляционного анализа частот разных генотипов на дереве и частот классов распределения листьев по соответствующим признакам на каждом дереве. Этот анализ позволил установить конкретные двумерные (pH и жесткость) микро-ниши гомозиготных генотипов по данному локусам, а последующий регрессионный анализ позволил охарактеризовать обнаруженные связи количественно (Табл. 2).

Таблица 2. Двумерные пищевые микро-ниши гомозигот по локусам *Pts-4* и *Est-4* и уравнения регрессии связывающие частоту гомозиготы (q) с частотой листьев в соответствующей микро-нише (f) [6]

Генотип	Двумерная пищевая микро-ниша	Уравнение регрессии жесткость pH
<i>Pts-4</i> <sup>S/S</sup>	220 - 379 5.30 - 5.72	$q = (0.475 \pm 0.093)f + 0.033$ ; ( $P < 0.01$ )
<i>Pts-4</i> <sup>100/100</sup>	380 - 529 5.59 - 6.14	$q = (0.324 \pm 0.064)f + 0.099$ ; ( $P < 0.01$ )
<i>Pts-4</i> <sup>F/F</sup>	480 - 629 6.15 - 6.60	$q = (0.256 \pm 0.098)f + 0.061$ ; ( $P < 0.05$ )
<i>Est-4</i> <sup>100*/100*</sup>	220 - 379 5.87 - 6.42	$q = (0.330 \pm 0.129)f + 0.385$ ; ( $P < 0.05$ )
<i>Est-4</i> <sup>106*/106*</sup>	430 - 629 5.30 - 5.72	$q = (0.304 \pm 0.114)f + 0.043$ ; ( $P < 0.05$ )

*Pts-4*<sup>S</sup> = *Pts-4*<sup>67</sup>, *Pts-4*<sup>76</sup> и *Pts-4*<sup>88</sup> суммарно; *Pts-4*<sup>f</sup> = *Pts-4*<sup>106</sup>, *Pts-4*<sup>115</sup> и *Pts-4*<sup>120</sup> суммарно; *Est-4*<sup>100\*</sup> = *Est-4*<sup>100</sup> и *Est-4*<sup>115</sup> суммарно; *Est-4*<sup>106\*</sup> = *Est-4*<sup>106</sup> и *Est-4*<sup>110</sup> суммарно (детали см. [6]).

Схематически различие микро-ниш различных генотипов может быть представлено следующим образом:

max	ae	be	ce	de	ee
pH	ad	bd	cd	dd	de
	ac	bc	cc	cd	ce
min	ab	bb	bc	bd	be
	aa	ab	ac	ad	ae
	min	Жесткость			max

На этой схеме показаны двумерные микро-ниши (выделенные по pH и жесткости) гомозиготных (aa, bb ... ee) и гетерозиготных (ab, ac, ad... ..de) генотипов некоторого локуса. При этом вся площадь схемы (за исключением надписей) отражает весь спектр изменчивости пищевого ресурса, доступного для насекомого, и отдельные микро-ниши совместно определяют (ограничивают) всю популяционную нишу. Реально микро-ниши конечно же несколько перекрываются.

Полученные данные указывает на то, что генетическая структура популяции насекомого-фитофага играет определяющую, регулирующую роль в характере взаимодействия этого насекомого с кормовым растением. Приведенная выше схема дает наглядное представление о механизме этой регуляции. Очевидно, что пищевой ресурс может быть освоен с максимальной эффективностью только в том случае, если в популяции, во-первых, представлены все генотипы, а во-вторых, частоты всех генотипов в популяции соответствуют объему пищевого ресурса (в данном случае, численности листьев) в соответствующей микро-нише. Любое отклонение от такого оптимального состояния приведет к снижению эффективности использования пищевого ресурса. Таким образом, чем больше такое отклонение, тем меньше энергии может перейти с уровня продуцентов (кормовое растение) на уровень консументов первого порядка (насекомое-фитофаг). А от количества полученной энергии напрямую зависит численность популяции насекомого-вредителя. Это позволяет нам вплотную приблизиться к пониманию естественных механизмов регуляции динамики численности популяций животных, а значит и к возможности эффективного контроля этой численности. Что экономически важно как в отношении полезных, так и вредных организмов.

### Система скрещивания в регуляции динамики популяции

Естественный отбор в популяциях всегда направлен на оптимальное состояние, обеспечивающее максимальную эффективность использования пищевого ресурса (оба исследованных локуса подвержены давлению естественного отбора дифференцированного в пространстве [6, 11]). Тем не менее, в природе существуют механизмы, в том числе и внутривидовые, которые выводят популяцию из оптимального состояния. Это и не удивительно, поскольку в противном случае популяция, постоянно находящаяся в оптимальном состоянии, быстро подорвет популяцию продуцента, и, оставшись без пищевого ресурса, погибнет сама.

Наши исследования показали, что таким внутренним фактором регуляции состояния популяции посредством изменения ее генетической структуры служит система скрещиваний. Систему скрещиваний также исследовали в естественных популяциях зеленой дубовой листовёртки. Аллозимы эстеразы и протеазы использовали в качестве генетических маркеров. Кроме того, анализировали такие метрические признаки, как длина тела и крыла взрослых особей насекомого. Из популяции брали массовую выборку, а затем отлавливали копулирующие пары, что позволило оценить как избирательность формирования репродуктивной части популяции, так и ассортативность скрещиваний внутри этой части.

Анализ полученных данных показал, что самки насекомого всегда выбирали крупных самцов, тогда как выбор самцов зависел от фазы динамики численности популяции. Во время вспышки массового размножения преимущество имели мелкие самки, а перед началом падения численности, во время ее падения и на фазе депрессии популяции преимущество имели крупные самки. Поскольку от размеров самок у насекомых зависит их плодовитость, очевидно, что такой характер выбора полового партнера вносит определенный вклад в регуляцию динамики численности популяции, однако основной эффект такой системы скрещиваний, как оказалось, состоял в другом – в регуляции генетического состава и структуры популяции.

Оба локуса (эстеразный и протеазный), ответственных за межгенотипическую дифференциацию микро-ниш подвержены давлению естественного отбора, и поэто-

му оказались связанными с размерами тела особей – интегральной мерой приспособленности у беспозвоночных. Генотипы, которые находятся в избытке по сравнению с объемом ресурса в своей микронше значительно интенсивнее конкурируют между собой за один и тот же пищевой ресурс, чем генотипы, находящиеся в недостатке. Поэтому первые неспособны достичь максимальных значений размеров тела и значительно уступают в этом показателе вторым.

Поскольку зеленая дубовая листовертка мигрирует достаточно слабо [12] и скрещивания в основном происходят между особями с одного и того же дерева, то неслучайное скрещивание по размерам тела автоматически приводит к возникновению ассортативности скрещиваний по аллоферментным локусам в популяции в целом [13]. Преимущественное скрещивание между крупными самцами и крупными самками приводит к положительному ассортативному скрещиванию по аллозимным локусам, когда чаще чем это ожидается происходят скрещивания между особями, несущими один и тот же генотип. Если же скрещивания преимущественно происходят между крупными самцами и мелкими самками, то по аллозимным локусам наблюдается отрицательное ассортативное скрещивание, при котором скрещивания чаще обычного происходят между противоположными или разными генотипами.

Отрицательное ассортативное скрещивание повышает уровень генетического разнообразия в популяции. При этом в популяции появляется максимальное число возможных генотипов. Такой тип скрещивания благоприятствует достижению популяцией оптимально состояния и определяет вспышку массового размножения популяции.

Положительное ассортативное скрещивание понижает уровень генетического разнообразия в популяции. Значительно сокращается число генотипов, в основном гетерозиготных, в популяции. Это приводит к отклонению от оптимального состояния, сужению популяционной ниши, а весь репродуктивный потенциал популяции направляется в узкий диапазон микронш гомозиготных генотипов. Это при-

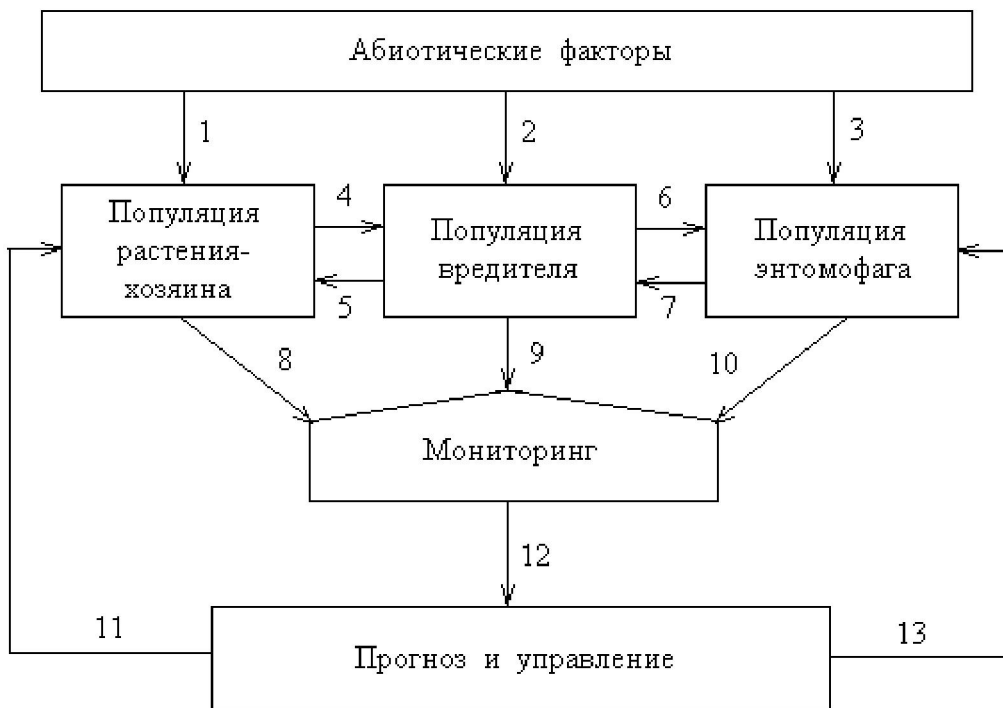
водит к резкому возрастанию внутривидовой конкуренции за пищевой ресурс и, как следствие, к массовой гибели особей в популяции. Эта система скрещиваний определяет падение численности популяции и ее депрессию.

Таким образом система скрещиваний играет первостепенную роль в регуляции динамики популяций и, следовательно, в регуляции взаимоотношений популяций в цепях питания. Регуляция самой системы скрещиваний пока до конца не изучена. Нами была предложена гипотеза согласно которой система скрещиваний регулируется отбором по двум фенотипам, один из которых определяет выбор фенотипически схожего, а другой – фенотипически отличного партнера [14]. Такая модель позволяет легко объяснить существование и широкую распространенность частотно-зависимого полового отбора – так называемого феномена «преимущества редкого типа», однако, вопрос еще требует дальнейших исследований. Тем не менее, уже полученные данные позволяют разработать эффективную систему прогноза вспышек массового размножения вредителя, основанную на мониторинге генетической структуры и системы скрещивания в популяции.

#### **Концепция ограничения использования инсектицидов**

Анализ современного использования пестицидов показал, что парадигма следующего столетия должна базироваться не на биопестицидах, а на регуляторных возможностях биосистем [15]. Учитывая уникальность природных комплексов Крыма и особенно его Южного берега, их оздоровительные свойства, безусловно, основу лесозащитных мероприятий должна составлять концепция ограниченного использования всех типов инсектицидов. Концепция, безусловно, должна учитывать то, что новые методы ведения лесного хозяйства должны максимально приближаться к естественным принципам, снижающим риск вспышек массового размножения [16].

Концептуальная схема беспестицидной защиты леса, в основе которой лежит использование естественных регуляторных механизмов динамики численности популяций может быть представлена следующим образом:



1 – 13 – основные связи

Как видно из схемы, в природных биогеоценозах регуляция популяционных параметров осуществляется с помощью петель обратной связи, существующей между популяцией и кормом - с одной стороны, и популяцией и ее потребителями - с другой. Следует иметь в виду, что положительные и отрицательные обратные связи между деревьями и насекомыми-дефолиаторами могут вызывать циклические процессы. Таковые, например, четко проявляются у пяденицы *Epirrita autumnalia* на березе *Betula pubescens* в Скандинавии [17, 18]. И в таком случае подъемы численности следует рассматривать как нормальный, естественный процесс.

Абиотические факторы играют роль модификаторов, сдвигающих равновесие в ту или другую сторону. Вспышки массового размножения вредных видов лесных насекомых характеризуют такое состояние природной популяции, при которой плотность далеко превышает оптимальную для биогеоценоза, а природные механизмы не способны достаточно быстро вернуть ее в нормальное положение. Устранению этого положения служат регулирующие воздействия со стороны управляющей подсистемы -

лесохозяйственных предприятий. Лесотехнические и агротехнические мероприятия с пролонгированной направленностью должны составлять основу превентивной стабилизации численности вредителей в лесных экосистемах на эндемическом уровне [16]. Суть управляющих воздействий сводится к эффективному усилению обратных связей (стрелки 5, 7) с использованием биологических регуляторов. Блок слежения (мониторинга) обеспечивает процесс сбора всей информации, необходимой прежде всего для осуществления прогноза и принятия решений. Такова, в общих чертах, содержательная сторона концепции. Остановимся на конкретных особенностях, указанных стрелками связей, применительно к проблеме беспестицидной защиты леса в условиях санаторно-курортных зон Крыма.

**Генетические аспекты динамики системы «фитофаг-микрорпатоген»**

Аллоферментные маркеры были использованы и при исследовании взаимоотношений в системе «насекомое-хозяин – микрорпатоген». Исследования на непарном шелкопряде показали существенную роль генетического фактора в процессе взаимодействия лабораторных популяций

насекомого с микропатогенами вирусной природы. Более детальные исследования в системе «картофельная моль – *Bacillus thuringiensis*» показали, что во взаимодействии популяций насекомого-хозяина и микропатогена существенную роль играют естественные селективные процессы. В первую очередь микропатоген ограничивал неприспособленные генотипы в популяции, причем генетически различные штаммы делали это по-разному. Это означает, что эффективность микропатогена в популяции зависит от генетических характеристик самого микропатогена и от генетической структуры и генетических процессов в популяции насекомого.

### Заключение

Выполненные исследования позволяют констатировать первостепенную важность генетической информации в регуляции не только популяционных систем, но и сообществ популяций. Фактически мы сейчас уже можем говорить о возникновении новой ветви экологической генетики – генетике сообществ. Цель этого направления – исследовать роль генетической информации в регуляции функционирования сообществ, изучить генетическую структуру сообщества – так называемый генопласт [1], разработать подходы к управлению генопластом, и на этой основе – управлением функционированием естественных сообществ.

Понятно, что пока делаются только первые шаги на пути исследования механизмов динамики сообществ живых организмов, но уже полученные первые данные позволяют по-новому подойти к такой актуальной, прежде всего для Крыма, проблеме, как прогноз вспышек массового размножения и беспестицидный контроль вредных организмов. Как показали наши исследования, мониторинг генетической структуры популяции вредителя и исследование системы скрещиваний может служить надежной основой прогноза вспышек массового размножения вредителей леса. Превентивное управление, очевидно, должно основываться на разбалансировке генотипического состава фитофага внутри индивидуальных консорций (внутри крон отдельных деревьев). При этом усиление разбалансировки между определенными генотипами и условиями питания в микронизах будет вызывать усиление внутривидовой конкуренции, понижение усвоения корма, в результате чего не будет происходить резкого

возрастания плотности, расселения и миграции. Как следствие популяция не приобретает гетерозисного состояния и вспышка массового размножения не наступит. Комплексные химико-микробиологические обработки при близких к пороговым плотностям могли бы вызвать такую разбалансировку и запустить механизмы стабилизации плотности

### Литература

1. Голубец М.А. Актуальные вопросы экологии. - Киев: Наук. думка, 1982. – 158 с.
2. Дубинин Н.П., Глембоцкий Я.Л. Генетика популяций и селекция. – М. 1967. – 592 с.
3. Четвериков С.С. О некоторых элементах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журнал эксперим. биологии. – 1926. – Вып. 1. – С. 3-54.
4. Pimentel D. Animal population regulation by the genetic feedback mechanism // Amer. Nat. – 1961. – V. 95. – P. 65-79.
5. Ивашов А.В. Популяционные системы и их атрибуты // Журн. общ. биологии. – 1987. – Т. 50. – № 5. – С. 614-625.
6. Simchuk A.P., Ivashov A.V., Companiytsev V.A. Genetic patterns as possible factors causing population cycles in oak leafroller moth, *Tortrix viridana* L. // Forest Ecology and Management. – 1999. – V. 113. – P. 35-49.
7. Апостолов Л.Г., Ивашов А.В., Колодочка А.А. Ретроспективный анализ и оптимизация защитных мероприятий в лесных и лесопарковых насаждениях Крымского южного бережья // Ученые записки СГУ. – Симферополь. – 1998. – №7. – С. 11-19.
8. Ayala F.J. Genotype, environment and population numbers // Science. – 1968. – V. 162. – P. 1453-1459.
9. Новоженев Ю.И. Основные итоги изучения полиморфизма у насекомых. Успехи энтомологии на Урале. – Екатеринбург, 1997. – С. 148-152.
10. Gruppe A. Isoenzymatische variation beim Buchdrucker Ips typographus: Vortr. Entomologentag., Bayreuth, 18-22 Marz, 1997. – Mitt. Dtsch. Ges. allg. und angew. Entomol. – 1997. – 11, N 1-6. – С. 659-662.
11. Ивашов А.В. Симчук А.П. Внутривидовая генетическая изменчивость зеленой дубовой листовёртки по протеазному локусу Pts-4 и ее связь с фенологией кормового растения // Журн. общ. биол. – 1991. – Т. 52, № 2. – С. 239-248.
12. Креславский А.Г. Неслучайная миграция. Последствия для изменчивости количественных признаков // Журн. общ. биологии, 1987. – Т. 48, № 5. С. 602-613.
13. Симчук А.П. Ассортативность скрещиваний в естественной популяции дубовой зелёной листовёртки (*Tortrix viridana* L.) // Генетика. – 1991. – Т. 27, № 3. – С. 552-555.
14. Симчук А.П. Частотно-залежный статевий добір в природній популяції зеленої дубової листовійки (*Tortrix viridana* L.) // Цитология и генетика. – 2001. – Т. 35, № 5. – С. 25-29.
15. Gaugler R. Alternative paradigms for commercializing biopesticides // Phytoparasitica. – 1997. – V.25, № 3. – P. 179-182.
16. Führer E. Faktoren der Latenzstabilisierung bei Waldinsekten-populationen im Dienste des präventiven Waldschutzes // Vortr. Entomologentag., Got-

- tingen, 27 Marz-1. Apr., 1995. *Mitteldeutsche Gesellschaft allgemeine und angewandte Entomologie*. – 1995. – В. 10, № 1-6. – S. 3-19.
17. Haukioja I., Niemela P. Retarded growth of a geometrid larva after mechanical damage to leaves of its host tree // *Ann. Zool. Fenn.* – 1977. – V. 134. – P. 48-52.
18. Haukioja, E. Cyclic fluctuations in density: interactions between defoliator and its host tree // *Acta oecologica*. – 1991. – V. 12. – P. 77-78.

---

**Анотація.** А. В. Ивашов, А. П. Симчук **Роль генетических факторов в динамике экосистем.** Стаття присвячена аналізу ролі генетичних чинників в динаміці екосистем. Основна увага приділяється механізмам динаміки чисельності популяцій шкідників лісу (зелена дубова листовійка) і сільського господарства (картопляна моль). Отримані дані використовуються для обґрунтування концепції безпестицидного контролю шкідників лісу.

**Ключові слова:** динаміка популяції, динаміка екосистеми, генетичні чинники.

**Abstract.** А. В. Ивашов, А. П. Симчук **Роль генетических факторов в динамике экосистем.** The article is addressed to the analysis of role of genetic factors in ecosystem dynamics. Main attention is focussed on the mechanisms of numerical dynamics in populations of forest (oak leafroller) and agricultural (potato tube worm) pests. Findings are used for producing of conception for pesticide-free control of forest pests.

**Key words:** population dynamics, ecosystem dynamics, genetic factors.

Поступила в редакцию 19.06.2004.