

УДК 595.768.12 : 591.531.12

**СВЯЗИ С КОРМОВЫМИ РАСТЕНИЯМИ И СТРУКТУРА
ИВОВОЙ РАСЫ *LOCHMAEA CAPREAE* (COLEOPTERA,
CHRYSOMELIDAE)**

А. В. МИХЕЕВ, А. Г. КРЕСЛАВСКИЙ, В. М. СОЛОМАТНИН, В. В. ГРИЦЕНКО

Показано, что в Подмосковье симпатрические группы жуков *L. capreae* с разных кормовых растений по характеру пищевых предпочтений имаго и личинок, способности личинок развиваться на *Betula pubescens*, а также уровню репродуктивной изоляции могут быть подразделены на две биологические расы — ивовую и березовую, выделенные ранее для жуков с *Salix capreae* и *B. pubescens*. В ивовую расу входят жуки с *S. capreae*, *S. aurita*, а также реже встречающиеся жуки с других видов ив и осины; в березовую — жуки с *B. pubescens* и *B. verrucosa*. В составе ивовой расы наиболее многочисленные группы жуков с *S. capreae* и *S. aurita* относительно автономны, генетически организованы и обладают определенной воспроизводимостью в ряду поколений, несмотря на слабую репродуктивную изоляцию. Все это позволяет рассматривать их как стабильные внутривидовые группировки. Жуки с осины дифференцированы значительно слабее и образуют лишь временные группировки, существование которых поддерживается за счет постоянной колонизации осины. Связь с осинной обусловлена индивидуальными особенностями отдельных жуков в пределах ивовой расы.

Как было показано ранее, в Московской обл. ивовый листоед *Lochmaea capreae* L. представлен двумя симпатрическими расами, отчетливо различающимися по кормовым растениям и, несмотря на отсутствие посткопуляционной изоляции, в значительной степени изолированными в природе одна от другой благодаря наличию ряда прекопуляционных барьеров для скрещивания (Михеев, Креславский, 1980; Креславский и др., 1981). Все результаты, опубликованные нами ранее, были получены при сравнении жуков с ивы козьей (*Salix capreae*) и березы пушистой (*Betula pubescens*). Однако набор кормовых растений, в той или иной мере используемых *L. capreae*, не ограничивался этими двумя видами. В окрестностях Звенигорода жуки, помимо козьей ивы, в массе встречаются на ивах ушастой (*S. aurita*) и (несколько реже) пепельной (*S. cinerea*) и ряде других видов ив (*S. alba*, *S. mirsinifolia* и др.). По данным Кожанчикова (1946), под Ленинградом *L. capreae* отмечались на *Salix nigricans*, *S. borealis*, *S. pentandra*, *S. triandra*. Кроме березы пушистой, в окрестностях Звенигорода имаго (и реже личинки) встречаются на березе бородавчатой (*B. verrucosa*). В Забайкалье В. В. Жерихин отметил массовое питание *L. capreae* на *B. gmelini*. С другой стороны, в Краснодарском крае и Дагестане *L. capreae* на березах нами не найдена. Наконец, в Подмосковье имаго и личинки *L. capreae* найдены нами на осине (*Populus tremulae*). Таким образом, ивовый листоед способен использовать для питания имаго и развития личинок целый ряд видов *Salix*, *Betula* и *Populus*. Это ставит вопрос о характере взаимосвязи между группировками жуков с разных кормовых растений, об их расовой принадлежности и уровне обмена между ними. Расшифровка взаимосвязей между экологическими группировками необходима не только для выяснения путей экологической дифференциации, но и

Выбор кормовых растений взрослыми жуками

Растение, с которого собраны жуки	Выбор ИК	Слабый выбор ИК и БП, отсутствие выбора	Выбор БП	Сумма	Доля выбора, %
О с ИК	51	—	—	51	99,7
О с ИК	51	—	—	51	100,0
О с ИУ	51	3	—	54	96,3
О с ИУ	55	1	—	56	97,9
О с О	41	1	—	42	98,0
О с О	17	2	—	19	92,1
О с БП	12	50	39	101	40,0
О с БП	17	24	12	53	54,0
О с ББ	1	6	20	27	18,5
О с ББ	2	4	14	20	21,7

для понимания экологических основ генетической структурированности популяций у насекомых-фитофагов. Множественность сосуществующих на одной и той же территории экологических группировок создает возможность для возникновения сложных систем генетических взаимосвязей между ними — структур, которые не могут быть полностью описаны в рамках иерархической системы, основанной на уровне обмена генами. Между тем именно иерархический подход преобладает в исследованиях симпатрической дифференциации у насекомых-фитофагов (Шапошников, 1974; Bush, 1969, 1975).

В настоящей работе представлены результаты полевых и лабораторных исследований, направленных на расшифровку структуры симпатрических рас у *L. capreae*, выполненных на Звенигородской биостанции МГУ, для экологических группировок жуков с ивы козьей, ивы ушастой, осины, берез пушистой и бородавчатой. В тексте и таблицах использованы следующие обозначения для кормовых растений, соответственно, — ИК, ИУ, О, БП и ББ. Так как разные группировки встречаются в природе с различной частотой, в частности, сбор жуков с О и ББ затруднен, набор тестов, использованных для характеристики этих групп, по необходимости сокращен. Для оценки значимости полученных различий использовались *t*- и *F*-критерии, критерий χ^2 и ряд вариантов дисперсионного анализа.

Расовая принадлежность основных экологических группировок *Lochmaea capreae*. Как указано выше, симпатрические расы *Lochmaea* в Подмоскowie были описаны для жуков с ИК и БП. При этом отмечалось, что в состав ивовой расы входят и группировки с других видов ив и осины, а в состав березовой расы — и жуки с ББ (Михеев, Креславский, 1980), но основания для подобного деления специально не оговаривались. Поэтому прежде чем перейти к анализу внутривидовой дифференциации, необходимо подробно остановиться на обосновании расовой принадлежности различных группировок жуков. Для этой цели нами были использованы два показателя, наиболее доступные и, на наш взгляд, информативные: выбор имаго при 6-кратном предложении пары листьев кормовых растений и размещение личинок по листьям кормовых растений при опытах в кристаллизаторах. Подробнее методика опытов описана в статье, посвященной *L. capreae* (Михеев, Креславский, 1980).

Результаты выбора ИК и БП жуками с ИК, БП, ИУ, О и ББ представлены в табл. 1. Случаи, когда жук 5 или 6 раз из 6 выбирал только одно из предлагаемых растений, отнесены в графу «выбор соответствующего растения»; случаи, когда соотношение по сумме выборов оказывалось 4 : 2, 3 : 3 или 2 : 4, отнесены к графе «слабое предпочтение, от-

Таблица 2

Распределение личинок с разных кормовых растений на иве козьей и березе пушистой

Тестируемые растения	Повторности					Сумма	%			
	1	2	3	4	5					
Личинки с ИК										
ИК	27	19	22	18	9	95	78,5	±3,7		
БП	4	1	3	2	3	13	21,5			
Личинки с ИУ										
ИК	41	38	44	39	37	198	85,3	±2,3		
БП	9	8	4	6	7	34	14,7			
Личинки с О										
ИК	25	23	22	24	20	89	89,9	±3,1		
БП	0	4	4	3	3	10	10,1			
Личинки с БП										
ИК	12	12	11	7	8	50	25,1	±3,1		
БП	30	31	28	32	28	149	74,9			
Личинки с ББ										
ИК	37	14	37	18	9	115	36,4	±2,7		
БП	31	47	39	46	38	201	63,6			
Критерии различий*	ИК-БП	ИК-ИУ	ИК-О	ИК-ББ	ИУ-О	ИУ-ПБ	ИУ-ББ	О-ПБ	О-ББ	БП-ББ
	χ^2	108,40	0,23	0,05	83,58	0,89	156,54	128,89	108,86	84,22
p	<0,001	>0,5	>0,8	<0,001	>0,3	<0,001	<0,001	<0,001	<0,001	<0,025

* Различия распределения личинок при парных сравнениях.

существование выбора». Как видно из данных таблицы, имаго по их пищевым предпочтениям можно достаточно четко разделить на две группы, в одну из которых входят жуки с ИК, ИУ и О, а в другую — жуки с БП, ББ, т. е. на собственно «ивовую» и «березовую» расы. Для имаго, ивовый расы со всех кормовых растений (ИК, ИУ, О) характерен практически облигатный выбор козьей ивы — 92,1—100%, при этом различия между отдельными группировками имаго ивовой расы в характере выбора статистически незначимы ($p < 0,9$), но высоко достоверно отличаются от выбора имаго березовой расы ($p < 0,001$). Имаго березовой расы выбирают для питания ИК существенно реже: 40% самок и 54,0% самцов с БП и соответственно 18,5 и 21,7% с ББ. С другой стороны, достоверны и отличия между группировками с БП и ББ (по суммарным данным $\chi^2 = 22,77$, $p < 0,001$), что позволяет говорить о более высоком уровне специализации жуков с ББ.

Данные экспериментов по выбору кормовых растений личинками приведены в табл. 2. Как и в случае с имаго, группировки личинок с разных кормовых растений распадаются на те же две четкие группы по расовому признаку. Так, для личинок с ИК, ИУ, О доля предпочтения ИК при парном предложении листьев ИК и БП была равна соответственно 78,5, 85,3 и 89,9%, а для личинок с БП и ББ доля предпочтения ИК составила 25,1 и 36,4%. Межрасовые различия для всех сочетаний пар высоко достоверны ($p < 0,001$), а внутривидовые в пределах ивовой расы незначимы. В пределах же березовой расы различия существенны ($p < 0,025$), но, в отличие от имаго, избирательность у личинок с ББ меньше, чем у личинок с БП. Последний факт трудно интерпретировать од-

Скрещивание перезимовавших жуков в эксперименте *

♂♂	♀♀		♂♂	♀♀	
	ИК	БП		ИУ	БП
ИК	19 (61,3%)	2 (6,5%)	ИУ	16 (45,7%)	2 (5,7%)
БП	1 (3,2%)	9 (29,0%)	БП	1 (2,9%)	16 (45,7%)

* Частота гетерономных спариваний ИК и БП $9,7 \pm 5,3\%$, ИУ и БП— $8,6 \pm 4,7\%$.

нозначно: детально этот вопрос будет рассмотрен в следующем сообщении при анализе структуры березовой расы.

Более четко на расовую принадлежность личинок разных группировок указывает и характер выживания личинок на каждом из выбранных нами в качестве стандарта пар кормовых растений. Ранее уже было показано, что личинки I возраста в потомстве самок с ИК в 100% случаев гибнут при воспитании на листьях БП. С другой стороны, личинки в потомстве самок с БП способны нормально развиваться до имаго на листьях ИК. Аналогичное сравнение для личинок ИК и О показало, что они, как и личинки с ИК, показывают 100-процентную гибель (в каждом случае были использованы выборки более, чем по 100 личинок). В то же время личинки с ББ, начиная с I личиночного возраста, способны питаться на ИК и развиваться до имаго. К сожалению, трудности при исследовании селективного действия воспитания на несвойственном виде кормового растения не позволяют количественно оценить наблюдаемые различия в пределах группировок каждой из рас, но полученные качественные различия подтверждают реальность существования расового деления.

Реальность расового деления подтверждают и данные об уровнях репродуктивной изоляции у имаго с ИК и БП и у имаго с ИУ и БП, полученные в экспериментальных условиях при скрещивании жуков в садках. В более ранних экспериментах (Креславский и др., 1981) с молодыми жуками с ИК и БП доля гетерономных скрещиваний составила 20,9%. В табл. 3 приведены данные о характере скрещивания перезимовавших жуков с ИК и БП, при этом доля гетерономных скрещиваний была значительно меньше (9,7%), чем у молодых жуков. Анализ скрещивания в экспериментальных условиях перезимовавших жуков с ИУ и БП, приведенный в табл. 3, показывает, что и в этом случае доля гетерономных скрещиваний (8,6%) находится в пределах, характерных для пары ИК — БП. В обоих случаях отклонения распределений по частотам пар статистически значимо отличаются от случайных ($\chi^2 = 15,81$; $p < 0,001$ для ИК и БП и $\chi^2 = 28,86$; $p < 0,001$ для ИУ и БП), а проверка на однородность не показывает значимых различий между жуками с ИК и ИУ.

В целом приведенные данные, на наш взгляд, убедительно показывают реальность существования только двух рас у ивового листоеда в районе Звенигородской биостанции: ивовой* и березовой, каждая из которых, в свою очередь, подразделяется на экологические группировки; взаимоотношения между этими группировками будут рассмотрены ниже.

Структура ивовой расы. Жуки ивовой расы на территории Звенигородской биостанции и прилегающей территории Шараловского лесничества наиболее массовы на двух видах ив — козьей и ушастой и в небольших количествах встречаются на осине. Распределение растений ИК и ИУ в тех местах, где на них отмечены жуки, частично перекрывается — это, как правило, осветленные, нарушенные участки леса, просеки, вырубки, опушки, при этом ИК в целом ивовой расы к более сухим освещенным участкам, хотя и встречается в заболоченных участ-

Таблица 4

Распределение меченых в природе жуков по кормовым растениям

Пойманы на	Найдены							
	на ИК				на ИУ			
	♀♀	♂♂	Σ	%	♀♀	♂♂	Σ	%
ИК	35	11	46	73	11	6	17	27
ИУ	9	5	14	34	16	11	27	66

ках, а ИУ в большей степени тяготеет к увлажненным участкам, хотя в недавно нарушенных местообитаниях успешно произрастает на открытых участках с дренированной почвой.

Для оценки характера миграций ивовой листопада на одном из участков просеки пожарного разрыва (приблизительно 200×20 м), где обе ивы встречались примерно в равных количествах, а численность *L. sargae* была сравнительно высокой, в начале мая 1981 г. было проведено массовое мечение жуков, а затем с середины мая до 20-х чисел июня — учет меченых в природе на ИК и ИУ. Всего было помечено 368 жуков — 204 на ИК (131 ♀♀ и 73 ♂♂) и 164 на ИУ (103 ♀♀ и 61 ♂♂). В ходе учетов повторно обнаружено 104 меченых жука (28,3%). Данные по учетам найденных меченых жуков приведены в табл. 4. Как видно из табл. 4, большая часть жуков была обнаружена на тех растениях, где они были помечены: 73% для ИК и 66% для ИУ. Оценка распределения с помощью критерия χ^2 показала, что тяготение к своим кормовым растениям в ходе миграций статистически значимо ($\chi^2=13,82$; $p<0,001$), при этом частота миграций на «чужое» кормовое растение была сходной для обеих группировок и значимо не отличалась — 27% у имаго с ИК и 34% — у имаго с ИУ. Для сравнения напомним, что средний уровень миграций у имаго ивовой (ИК) и березовой (БП) рас на участках с примерно равным соотношением ИК и БП был существенно ниже (6,3%), а частота миграций значимо различалась — 3% у жуков с ИК и 17% у жуков с БП, что показало в значительной степени односторонний характер обмена между расами (Креславский и др., 1981).

Оценка характера миграций у жуков с О, проведенная по данным массового мечения 1979 г. в участках, где преимущественно встречались ИК и О, показала совершенно другую картину, чем в случае с ИУ. Из 138 жуков, помеченных на О, впоследствии было найдено только 7 (5,1%) и все на ИК. При тестировании пойманных жуков на предпочтение ИК — О, за исключением одного жука, показавшего слабое предпочтение О, остальные показали абсолютное предпочтение ИК. С другой стороны, из 3145 помеченных в 1979 г. на ИК жуков только два впоследствии были найдены на О.

В целом характер миграций свидетельствует об относительной независимости группировок с ИК и ИУ и, по меньшей мере, временном характере питания и развития жуков на О. Оценка наблюдаемых в природе миграций имаго проверялась в экспериментальных условиях в садках, где предварительно были высажены молодые растения ИК и ИУ. По 50 самок, собранных в природе с одного из кормовых растений (с ИК и ИУ), выпускали в центр садка на подстилку и через 6 ч проводили учет размещения жуков, после чего их стряхивали на мох; опыт повторялся 3 раза. Результаты опыта представлены в табл. 5. Из приведенных данных видно, что характер размещения жуков с ИК и ИУ существенно различен: 56,9% жуков с ИК и 76,8% с ИУ были найдены на «своем» кормовом растении.

Оценка различий с использованием критерия χ^2 по суммарным данным показала высокую значимость наблюдаемых отклонений от случайных ($\chi^2=35,58$; $p<0,001$).

Таблица 5
Распределение жуков по кормовым растениям в опыте

Выбираемые растения	Повторности			Σ	%	
	1	2	3			
Жуки с ИК						
ИК	20	28	22	70	56,9	} ±4,5
ИУ	26	14	13	53	43,1	
Жуки с ИУ						
ИК	9	10	12	31	23,2	} ±3,5
ИУ	48	39	28	115	76,8	

Таблица 6
Распределение личинок ивовой расы по кормовым растениям в опыте

Предлагаемые растения	Повторности					Σ	%	
	1	2	3	4	5			
Личинки с ИК								
ИК	48	49	46	37	39	219	62,0	} ±2,6
ИУ	24	27	29	32	22	134	38,0	
Личинки с ИУ								
ИК	94	102	76	—	—	272	88,9	} ±1,7
О	24	9	1	—	—	34	10,1	
Личинки с ИУ								
ИК	36	38	29	39	48	190	53,2	} ±2,6
ИУ	42	36	25	37	27	167	46,8	
Личинки с О								
ИК	34	44	31	22	30	161	74,5	} ±3,0
О	14	10	11	12	8	55	25,5	

По методике, описанной ранее (Михеев, Креславский, 1980), оценивали и различия в характере размещения личинок с ИК, ИУ и О. Результаты представлены в табл. 6. Как видно из данных табл. 6, личинки со всех анализируемых растений выбирали преимущественно ИК, однако парные сравнения (пара кормовых растений и личинки с этой же парой растений) показали значимость различий в степени предпочтения «своих» кормовых растений личинками каждой из группировок. Так, личинки с ИК и ИУ выбирали ИК соответственно в 62,0 и 53,2% случаев ($\chi^2=5,29$; $p<0,025$). Характер размещения личинок с ИК и О при возможности выбора между этими растениями также существенно различен. Выбор ИК для личинок с ИК составил 88,9%, а для личинок с О — 74,5% ($\chi^2=17,44$; $p<0,001$).

Особый интерес представляют результаты сравнительного анализа пищевых предпочтений имаго, так как именно этот признак, как было показано ранее, является одним из определяющих в расовой дифференциации *L. carpaе*. Соответствующие оценки были получены для всех трех групп с ИК, ИУ и О. Результаты индивидуального, при 6-кратном выборе пары листьев ИК — ИУ и ИК — О приведены в табл. 7.

Как видно из данных табл. 7, имаго с ИК несколько чаще выбирают для питания «свое» кормовое растение, в среднем 55,6% (50,0% ♀♀ и 64,0% ♂♂, различия между полами незначимы) при сравнении ИК и ИУ, и значительно чаще при сравнении ИК и О — в среднем 83,0% (76,0% ♀♀ и 89,9% ♂♂, различия между полами статистически значимы, $\chi^2=9,10$; $p<0,01$). Имаго с ИУ в выборе между ИК и ИУ также показали более высокий уровень предпочтения своего кормового растения, в среднем 64,9% (61,5% ♀♀ и 68,1% ♂♂, различия между полами незначимы). С другой стороны, по отношению к О реакция у жуков с ИК

Таблица 7

Выбор кормовых растений жуками с их козлей и ушастой

Растение, с которого собраны жуки	Выбор ИК	Слабое предпочтение, отсутствие выбора	Выбор ИУ	Σ	Доля выбора, ИК, %
♀ ♀ с ИК	11	28	9	48	50,0
♂ ♂ с ИК	13	17	2	32	64,0
Σ	24	45	11	80	55,6
♀ ♀ с ИУ	7	32	25	64	38,5
♂ ♂ с ИУ	4	39	31	68	31,9
Σ	11	65	56	132	35,1
♀ ♀ с ИК	30	18	2	50	76,0
♂ ♂ с ИК	45	6	—	51	89,9
Σ	75	24	2	101	83,0
♂ ♂ и ♀ ♀ с ИУ	60	17	1	78	85,0
♂ ♂ с О	16	9	1	26	76,3
♂ ♂ с О	11	4	2	17	70,6
Σ	27	13	3	43	74,1

и ИУ была примерно равной; выбор О соответственно в 27,0 и 25,0% случаев.

Жуки с О в выборе между листьями ИК и О оказывали предпочтение ИК, в среднем 74,1% (76,3 ♀♀ и 70,6% ♂♂), при этом, как видно из приведенных данных, заметна тенденция к несколько большему предпочтению «своего» кормового растения у самцов. Сравнение выбора у имаго с ИК и ИУ листьев ИК и ИУ по объединенным данным показало весьма значительное расхождение в пищевых предпочтениях ($\chi^2=26,61$; $df=2$; $p<0,001$). Значительны различия и в отдельности между самками ($\chi^2=6,54$; $p<0,005$) и самцами ($\chi^2=25,74$; $p<0,001$). Сравнение выбора листьев ИК и О

у имаго соответствующих группировок, проводившееся дифференцированно по полам, показало, что различия между самками незначимы ($p<0,9$), а между самцами значимы на 5-процентном уровне ($\chi^2=4,85$; $p<0,05$).

Выше при обосновании расового деления мы уже обсуждали результаты по оценкам межрасового скрещивания, в которых наблюдалось преимущественно гомомомное скрещивание у жуков с ИК и БП или ИУ и БП (уровень гетеромомных скрещиваний у перезимовавших жуков был соответственно 9,7 и 8,6%). Проведенное по аналогичной методике экспериментальное скрещивание перезимовавших жуков с ИК и ИУ показало, как это видно из результатов табл. 8, что характер скрещивания в этом случае носит случайный характер ($\chi^2=0,31$; $p<0,5$), и доля гетеромомных скрещиваний составляет более трети (39,4±8,5%) зафиксированного числа копуляций.

Остается подвести некоторые итоги рассмотрения симпатрической дифференциации в пределах ивовой расы ивового листоеда. В Подмос-

Таблица 8

Скрещивание жуков с козлей и ушастой ивы в эксперименте *

♂♂	♀♀	
	ИК	ИУ
ИК	6 (18,2%)	7 (21,2%)
ИУ	6 (18,2%)	14 (42,4%)

* Частота гетеромомных спариваний 39,4±8,5%.

ковье ивовая раса представлена двумя до некоторой степени автономными группировками особей, одна из которых связана с козьей, а другая — с ушастой ивой. Хотя ассортативность при скрещивании между жуками этих групп отсутствует, эксперименты и результаты мечения свидетельствуют о наличии у каждой из них тенденции держаться преимущественно на своем кормовом растении, т. е. о существовании некоторой степени репродуктивной изоляции между ними в природе. Различия в ряде поведенческих и физиологических показателей как у имаго, так и у личинок, наследственный характер которых был показан ранее (Михеев, Креславский, 1980), свидетельствуют о наличии определенных генетических различий у этих групп. Таким образом, речь идет не просто о существовании в пределах популяции случайной генотипической изменчивости по отдельным поведенческим и физиологическим показателям, а о наличии определенной организации этой изменчивости.

В то же время уровень генетического обмена между группировками жуков с ИК и ИУ значительно выше, чем между каждой из них и березовой расой. Это не позволяет рассматривать их не только как самостоятельные расы, но и как отдельные популяции. Речь идет о внутривидовых группах — экоэлементах, вполне сходных с описанными нами ранее для *Chrysochloa casaliae* (Креславский и др., 1976), не изолированных сколько-нибудь существенным образом друг от друга, но в то же время обладающих воспроизводимостью в ряду поколений. Во втором сообщении мы рассмотрим вопрос о том, в какой степени ответствен за их существование отбор собственно на приспособление к различным кормовым растениям. Отметим лишь то, что при слабости изоляционных барьеров для объяснения различий между экоэлементами приходится предполагать и различные направления отбора.

Хотя в экспериментах обмен носит асимметричный характер, отсутствие асимметрии в опытах по мечению жуков в природе не позволяет считать его в столь значительной степени односторонним. Жуки с осины проявляют в экспериментах еще более слабый уровень дифференциации, чем тот, который имеет место между жуками с ИК и ИУ. В экспериментах они обнаруживают лишь очень слабые отличия от других групп жуков, иногда связанные лишь с одним полом. Результаты мечения позволяют даже сомневаться в какой-либо генетической оригинальности жуков с О, но последняя все же подтверждается данными экспериментальных тестов. Кроме того, личинки обнаруживаются в природе на О даже там, где она растет в некотором удалении от ближайших ив, что свидетельствует о неслучайном попадании личинок на О. Некоторые самки, во всяком случае, не отвергают осину при откладке яиц. В то же время доля таких самок в природе очень невелика. Плотность как имаго, так и личинок на порядок меньше, чем на растущих поблизости ивах. В целом все данные свидетельствуют о том, что связь с осинной обуславливается индивидуальными особенностями отдельных жуков в пределах ивовой расы: говорить о какой-либо самостоятельности этой группы жуков не приходится.

ЛИТЕРАТУРА

- Кожанчиков И. В., 1946. Биологические формы ивовой листоида (*Lochmaea sarcophaea* L.). — Тр. ЗИН АН СССР, 8, 7—42.
- Креславский А. Г., Михеев А. В., Соломатин В. М., Гриценко В. В., 1976. Внутривидовая экологическая дифференциация у жука-листоида *Chrysochloa casaliae*. — Зоол. ж., 55, 8, 1163—1171. — 1981. Генетический обмен и изолирующие механизмы у симпатрических рас *Lochmaea sarcophaea* L. (Coleoptera, Chrysomelidae). Там же, 60, 1, 62—68.
- Михеев А. В., Креславский А. Г., 1980. Взаимоотношения ивовой и березовой рас *Lochmaea sarcophaea* L. (Coleoptera, Chrysomelidae) с кормовыми растениями. — Зоол. ж., 59, 5, 705—714.
- Шапошников Г. Х., 1974. Популяция, вид, род как живые системы и их структура у тлей. — Тр. ЗИН АН СССР, 53, 106—173.

Bush G. L., 1969. Sympatric host race formation and speciation in frugivorous flies of the genus *Rhagoletis* (Diptera, Tephritidae).— *Evolution* k., 23, 237—251.— 1975. Sympatric speciation in phytophagous parasite insect.— In. *Evolutionary strategies of parasite insects and mites*. N. Y.— London: Plenum Press, 187—206.

Биологический факультет МГУ,
Тимирязевская сельскохозяйственная
академия (Москва)

Поступила в редакцию
14 февраля 1983 г.

RELATIONS HOST PLANTS AND STRUCTURE
OF A WILLOW RACE OF *LOCHMAEA CAPREAE*
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

A. V. MIKHEEV, A. G. KRESLAVSKY, V. M. SOLOMATIN, V. V. GRITSENKO

Biological Faculty, State University of Moscow, and K. A. Timiryazev
Agricultural Academy (Moscow)

Summary

In the Moscow District the sympatric groups of beetles *L. capreae* from different host plants can be divided by the food preferences of imago and larvae, the ability of larvae to develop on *Betula pubescens*, and the level of reproductive isolation in two biological races: willow and birch, which were earlier established for the beetles from *S. capreae* and *B. pubescens*. The willow race comprises the beetles from *S. capreae*, *S. aurita*, as well as less frequently occurring beetles from the other willow and aspen species, while the birch race comprises the beetles from *B. pubescens* and *B. verrucosa*. Within the willow race the most abundant groups from *S. capreae* and *S. aurita* are relatively autonomous, genetically organized and definitely reproducible in a sequence of generations, in spite of a low level of reproductive isolation. All this allows to consider them as stable intrapopulation groups. The beetles from the aspen are differentiated much weaker and form temporary groups only which are maintained by the constant colonization of the aspen. The relations with the aspen is due to individual properties of beetles within the limits of the willow race.