

УДК 595.768.12:591.15

**ЭКОЛОГО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ РАСОВОЙ
ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ У *LOCHMAEA CAPREAE*
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) В ПОДМОСКОВЬЕ**

А. В. МИХЕЕВ, А. Г. КРЕСЛАВСКИЙ

Ранее было показано, что важными факторами расовой дифференцировки у *L. capreae* в Подмоскowie являются физиологические различия личинок по способности использовать для питания и развития березу пушистую, а также различия в пищевых предпочтениях взрослых жуков. В данной работе сделана попытка оценить на основе F_1 и F_2 гибридных и возвратных скрещиваний генетические основы расовой дифференциации по указанным признакам. Выявлено хорошее соответствие гипотезе о моногенном доминантном наследовании способности личинок к развитию на березе. Практически все различия в пищевых предпочтениях взрослых жуков (выбор березы или ивы) ассоциированы с геном, ответственным за физиологические особенности личинок. Наиболее вероятно, однако, наличие супергена, включающего ген монофагии личинок и один или несколько тесно сцепленных локусов, ответственных за пищевое поведение имаго. Рассмотрена схема возникновения и эволюции рас, по которой монофагия ивовой расы происходит из полифагии березовой за счет единичной мутации, приводящей к неспособности развития на березе. Подобный путь эволюции может иметь большое значение для насекомых-фитофагов и паразитов при симпатрическом формообразовании.

В предыдущих сообщениях нами было показано, что экологическая дифференциация ивового листоеда *Lochmaea capreae* L. в Подмоскowie проявляется в наличии двух биологических рас — ивовой и березовой (Михеев, Креславский, 1980; Михеев и др., 1984). Различия между расами по целому ряду физиологических и поведенческих признаков настолько велики, а генетический обмен настолько ничтожен, что они могут рассматриваться как отдельные симпатрические подвиды (=экотипы) (Креславский и др., 1981). Наиболее важные факторы, ответственные за расовую дифференцировку у *L. capreae*, — физиологические различия личинок по способности использовать тот или иной вид корма для питания и развития, а также различия в пищевых предпочтениях у взрослых жуков. Личинки ивовой расы не способны использовать листья *Betula pubescens*, в то время как личинки березовой расы способны к нормальному питанию и развитию на кормовых растениях ивовой расы.

Гибридные личинки, вне зависимости от направления скрещиваний, без заметного снижения жизнеспособности развиваются на кормовых растениях обеих рас. С другой стороны, имаго в потомстве внутривидовых скрещиваний ивовой расы демонстрируют практически облигатный выбор ивы в экспериментах, тогда как имаго березовой расы лишь несколько больше предпочитают березу. Как мы показали ранее (Михеев, Креславский, 1980), указанные различия наследственно обусловлены и не связаны с предшествующим развитием или воспитанием на иве или березе. В настоящей работе нами была сделана попытка оценить генетические основы расовой дифференциации у личинок и имаго *L. capreae* в Подмоскowie по двум указанным признакам.

МАТЕРИАЛ, МЕТОДИКА И РЕЗУЛЬТАТЫ

Работу проводили в 1982 г. на Звенигородской биостанции МГУ. В качестве экспериментального материала были использованы имаго ивовый и березовой рас соответственно с ивы козьей (И) и березы пушистой (Б), которые были взяты после зимовки из линий, полученных в 1981 г. До скрещивания каждого жука тестировали по описанной нами ранее методике (Михеев, Креславский, 1980) для определения индивидуальных пищевых предпочтений при шестикратном парном предложении листьев ивы козьей и березы пушистой. Каждую самку перед постановкой на скрещивание проверяли на девственность, отсаживая в отдельные чашки Петри на 10—12 дней на свежий корм. За этот срок здоровые оплодотворенные самки откладывают фертильные яйца, из которых практически в 100% случаев выводятся личинки. Некоторые самки из лабораторных линий были способны к откладке единичных яиц без оплодотворения, однако ни в одном случае нормального развития таких яиц и выхода личинок не наблюдалось.

В первом поколении было поставлено примерно по 30 скрещиваний каждого типа, т. е., используя приведенные нами выше сокращения — И×И, И×Б, Б×И и Б×Б. Воспитание личинок и имаго в И×И и Б×Б скрещиваниях шло, соответственно, на иве козьей и березе пушистой, а в И×Б и Б×И — на обоих видах корма, даваемых примерно в равных количествах. Помимо этого, часть личинок в потомстве каждого скрещивания И×И проверяли на возможность развития на березе пушистой. Следует сразу же указать на то, что ни в одном случае ни в F_1 ни в F_2 не наблюдали выживания личинок потомства внутривидовых скрещиваний ивовый расы на березе, что еще раз указывает на четкость расового деления по этому признаку. Вышедших имаго F_1 содержали на соответствующих кормовых растениях до затвердевания надкрыльев, после чего определяли характер их пищевых предпочтений. Имаго F_1 после тестирования скрещивали в комбинациях И×И, Б×Б, ИБ×ИБ и ИБ×И и ИХИБ. В первых трех вариантах использовали внутрисемейные скрещивания. Возвратные скрещивания гибридов на Б не ставили, так как полученные результаты трудно было бы интерпретировать однозначно из-за отсутствия четких различий в предпочтении ивы и березы между гибридами и жуками березовой расы.

Потомство скрещиваний Б×И в силу малочисленности не использовали в получении второго поколения. Для оценки избирательности гибели и наследуемости способности личинок к развитию на березе пушистой часть только что вышедших из яиц личинок, полученных в F_2 скрещиваниях Б×Б, ИБ×ИБ, ИХИБ и ИБ×И, рассаживали по 30 штук в отдельные чашки Петри и воспитывали на березе пушистой до окукливания, после чего оценивали число и долю выживших личинок. Выживших после воспитания и отбора на березе личинок воспитывали до имаго и наряду с другими жуками F_2 использовали в экспериментах по определению пищевых предпочтений.

В табл. 1 представлены суммарные данные о пищевых предпочтениях взрослых жуков в потомстве F_1 разных типов скрещиваний. Поскольку при проверке на однородность различия между самцами и самками были незначимы, здесь и далее рассматриваются объединенные данные по полам. В скрещивании наблюдалась высокая гибель родителей по неустановленным причинам, поэтому данные этого типа весьма фрагментарны.

Как видно из данных табл. 1, потомство F_1 внутривидовых скрещиваний жуков ивовый расы (И×И) практически облигатно выбирает иву. Потомство F_1 внутривидовых скрещиваний березовой расы (Б×Б) примерно в 40% выбирает для питания иву. Гибридные личинки оказались промежуточными по характеру выбора кормовых растений. Несмотря

Пищевые предпочтения у имаго в потомстве F_1 скрещивания жуков ивовой и березовой рас

Показатель	Типы скрещивания				
	И×И	Б×Б	И×Б	Б×И	$\sum_{\substack{И×Б \\ Б×И}}$
Число имаго	233	237	180	15	195
Число испытаний	1398	1422	1080	90	1170
Доля выбора ивы	0,965	0,411	0,726	0,678	0,722

на малое число потомков в Б×И скрещивании, представляет интерес сравнить пищевые предпочтения у гибридов разных направлений скрещивания, т. е. И×Б и Б×И, для оценки возможного влияния материнского эффекта. Как видно из данных табл. 1, доля выбора весьма сходна — 0,726 для И×Б скрещивания и 0,678 для Б×И скрещивания. При сравнении долей выбора у гибридного потомства использовали статистику

$$U = \frac{\hat{p}_1 - \hat{p}_2}{S_{\hat{p}_1} - S_{\hat{p}_2}}, \text{ где } S_{\hat{p}_1} - S_{\hat{p}_2} = \sqrt{\frac{(x_1 + x_2)}{(n_1 + n_2)} \times \left(1 - \frac{x_1 + x_2}{n_1 + n_2}\right)}, \text{ где } \hat{p}_1 \text{ и } \hat{p}_2 -$$

сравниваемые доли, n_1 и n_2 — общее число испытаний, x_1 и x_2 — число результативных испытаний. Статистика принимается если $|U| < U_{1-p/2}$, где p — заданный уровень значимости (Джонсон, Лион, 1980). Проведенное сравнение выявило высокую вероятность отсутствия различий ($|U| = 0,98$; $p > 0,3$), что позволяет говорить об отсутствии существенного материнского эффекта и использовать объединенные данные по гибриднему потомству.

Указанным выше методом было проведено и сравнение выбора кормовых растений у имаго гибридного потомства с теоретически ожидаемыми результатами при условии равного вклада пищевых предпочтений родителей. Теоретическая оценка доли выбора ивы равна 0,688, а в качестве числа испытаний (n) для теоретической доли выбора брали средне-взвешенное число выборов потомства скрещиваний И×И и Б×Б. Сравнение показало, что результаты по выбору кормовых растений гибридными жуками вполне укладываются в гипотезу о равенстве вклада родителей разных рас в пищевые предпочтения гибридного потомства ($|U| = 1,91$; $p > 0,05$).

Для оценки степени неоднородности данных рассматривали шесть семей с максимальным числом потомков. В анализе использовали критерий χ^2 . Результаты приведены в табл. 2. Как видно из полученных данных, гибридное потомство разных семей значимо не отличается по характеру выбора кормовых растений.

Для более точных оценок влияния различных факторов на пищевые предпочтения у потомства в F_1 был использован дисперсионный анализ — двухфакторная иерархическая схема (Ahrens, 1967). Исходные данные, в качестве которых для каждого жука брали число выборов ивы (число выборов ивы могло меняться от 0 до 6), нормировали с помощью преобразования $\sqrt{x+0,375}$ (Закс, 1976). В табл. 3 приведены результаты дисперсионного анализа пищевых предпочтений для различных типов скрещивания F_1 (И×И, Б×Б и И×Б). В каждом типе скрещивания анализировали по шесть самых больших семей. В качестве фактора А в анализе выступает тип скрещивания; в качестве фактора В — отдельные семьи в пределах каждого типа скрещивания.

Как видно из результатов анализа, тип скрещивания существенно влияет на характер выбора кормового растения у потомства ($p < 0,001$) и на него приходится примерно половина наблюдаемой изменчивости (45,55%). Значимым, хотя и небольшим оказался и вклад межсемейных

Предпочтение ивы и березы у имаго в потомстве гибридов F_1 скрещивания жуков ивовой и березовой рас

Показатель	1	2	3	4	5	6	Всего жуков
Выбор ивы	8	40	22	10	27	8	115
фактический	8,79	37,36	19,78	10,25	27,83	10,99	
теоретический							
Отсутствие выбора ивы,							
выбор березы	4	11	5	4	11	7	42
фактический	3,21	13,64	7,22	3,75	10,17	4,01	
теоретический							
Всего жуков	12	51	27	14	38	15	157

$$\chi^2 = 5,50; df = 5; p > 0,25.$$

Таблица 3

Результаты дисперсионного анализа (двухфакторный иерархический комплекс) пищевого предпочтения у имаго в потомстве F_1 скрещивания жуков ивовой и березовой рас

Фактор	Число степеней свободы	Средний квадрат	Структура среднего квадрата
A	2	24	$133,10 \hat{\sigma}_a^2 + 25,89 \hat{\sigma}_b^2 + 0,21$
B	15	0,36	$21,56 \hat{\sigma}_b^2 + 0,21$
P	384	0,21	$\hat{\sigma}_e^2 + 0,21$

$F_{A(2;14)} = 62,19^*$, $p < 0,001$; $\eta_A = 45,55\%$ (η — факторный процент изменчивости);
 $F_{B(15;384)} = 1,71$; $p < 0,05$; $\eta_B = 1,75\%$.

* Приближенная оценка значения F и числа степеней свободы была найдена по схеме, предложенной Шеффе (1963).

различий ($p < 0,05$; 1,75%). В пределах ивовой расы потомство однородно и практически облигатно выбирает иву. Гибридное потомство, как было показано выше, также достаточно однородно. С другой стороны, ранее нами было показано для полусибсов, что пищевые предпочтения у потомства березовой расы частично определяются пищевыми предпочтениями родительских самок. В нашем случае влияние семей также в значительной мере ограничено скрещиваниями Б×Б.

Анализ наследуемости пищевых предпочтений у жуков березовой расы проводили с использованием однофакторного линейного регрессионного анализа: наследуемость потомков оценивали в зависимости от среднего выбора родителей. При использовании среднего значения признака у родителей коэффициент наследуемости равен коэффициенту регрессии $h^2 = R_{yx}$ (Falconer, 1960). В качестве исходных данных брали, как и выше, число выборов ивы с использованием того же нормирования. Всего в анализе использовали 12 наиболее многочисленных семей, которые были распределены, в зависимости от среднего выбора родителей, на четыре группы: в пределах каждой группы потомство анализировали совместно, разбивая по степени предпочтений на шесть классов. Данные для регрессионного анализа представлены в табл. 4. Полученное значение коэффициента наследуемости невелико — $h^2 = 0,41 \pm 0,16$ ($t = 2,48$; $df = 179$; $p < 0,02$) и по нижнему пределу вполне соответствует оценке наследуемости, проведенной ранее для потомства самок березовой расы, где $h^2 = 0,24$ (Михеев, Креславский, 1980).

Таблица 4

Выбор кормовых растений в потомстве F_2 скрещивания жуков березовой расы в зависимости от среднего выбора родителей

Средний выбор ивы у родителей	Выбор ивы у потомства						
	2,52	2,32	2,09	1,84	1,54	1,17	0,61
2,26	5	2	5	4	5	3	2
2,03	10	5	4	6	10	10	9
1,77	3	7	9	6	6	10	15
1,42	2	1	6	10	8	7	11

Таблица 5

Выживание личинок F_2 различных типов скрещивания при развитии на березе пушистой*

Тип скрещивания	Б×Б	ИБ×ИБ	$\sum \frac{ИБ \times И}{И \times ИБ}$	Всего
Число семей	12	9	9	30
Посажено личинок	296	242	238	776
Число выживших личинок				
наблюдаемое	264	148	119	531
теоретическое	263,50	161,57	109,53	—

* $\chi^2 = 2,75$; $df = 2$; $p > 0,2$.

Данные для оценки характера наследования жизнеспособности личинок при развитии на березе пушистой были получены сравнением выживаемости личинок в F_2 потомстве от скрещиваний Б×Б, ИБ×ИБ, ИБ×ИИ и И×ИБ. Поскольку в двух последних типах скрещивания не наблюдали статистически значимых различий в выживаемости личинок — соответственно 0,507 и 0,497, данные были объединены. Результаты анализа жизнеспособности личинок в F_2 приведены в табл. 5. Так как гибриды F_1 скрещиваний Б×И и И×Б нормально выживают на березе, моногенной гипотезе определения признака, влияющего на выживаемость личинок при развитии на березе пушистой, соответствует соотношение выживаемости: —1,00 (Б×Б) : 0,75 (ИБ×ИБ) : 0,50 (ИБ×ИИ+И×ИБ). Соответствующие теоретические частоты были получены из уравнения: $296(1-x) + 242(1-x) \times 0,75 + 238(1-x) \times 0,50 = 531$, где x — вероятность гибели личинок по случайным причинам (доля гибели личинок в скрещивании Б×Б). Результаты оценивали с помощью критерия χ^2 . Полученная оценка показала сравнительно хорошее соответствие ($\chi^2 = 2,75$; $df = 2$; $p > 0,20$) полученных экспериментальных данных гипотезе о моногенном доминантном наследовании способности личинок ивового листоеда к развитию на березе.

Результаты тестирования пищевых предпочтений имаго F_2 приведены в табл. 6. В верхней части таблицы приведены данные по имаго, не подвергавшихся вынужденному воспитанию на березе пушистой; в нижней части — данные по имаго, развивавшимся на личиночной стадии на березе. Эти данные можно использовать для оценки наследования пищевых предпочтений имаго. В предположении о моногенном наследовании пищевых предпочтений имаго в потомстве ИБ×ИБ скрещивания (без отбора личинок на березе) теоретическая частота выбора ивы составляет $(f_{и} + f_{в} + 2f_{ив})/4$, где f_i — соответственно частоты выбора ивы у имаго обеих рас и их гибридов F_1 . Для скрещиваний И×ИБ и ИБ×И (без отбора личинок) частота выбора составляет $(f_{и} + f_{ив})/2$. В эксперименте, как видно из данных табл. 6, во всех указанных типах скрещивания ча-

Пищевые предпочтения у имаго в потомстве F_2 скрещивания жуков ивовой и березовой рас

Тип скрещивания	ИБ×ИБ	И×ИБ	ИБ×И	И×ИБ ИБ×И
Без отбора на березе пушистой				
Число жуков	88	57	163	220
Число выборов	$\frac{1290^*}{528}$	$\frac{—}{342}$	$\frac{—}{978}$	$\frac{1284}{1320}$
Доля выбора ивы	$\frac{0,705}{0,879}$	$\frac{—}{0,868}$	$\frac{—}{0,880}$	$\frac{0,845}{0,877}$
После отбора на березе пушистой				
Число жуков	41	13	38	51
Число выборов	$\frac{1254}{246}$	$\frac{—}{78}$	$\frac{—}{228}$	$\frac{1170}{306}$
Доля выбора ивы	$\frac{0,618}{0,606}$	$\frac{—}{0,756}$	$\frac{—}{0,772}$	$\frac{0,722}{0,761}$

* Над чертой — теоретические оценки, под чертой — фактические.

стота предпочтения ивы была выше теоретически ожидаемой. Наблюдаемые различия были значимыми для ИБ×ИБ ($|U|=7,28$; $p<0,01$; для объединенных данных по возвратным скрещиваниям $|U|=2,48$; $p<0,05$).

Данные, приведенные в нижней части табл. 6, указывают на то, что отбор, обусловленный принудительным воспитанием личинок на березе, приводит к значительному уменьшению доли выбора ивы у взрослых жуков во всех типах скрещивания. Так как этот отбор фактически связан с элиминацией личинок, томозиготных по гену, ответственному за неспособность личинок к развитию на березе, сравнение результатов пищевых предпочтений у имаго, подвергавшихся и не подвергавшихся отбору, позволяет нам оценить степень сцепления генов, ответственных за пищевое поведение имаго и физиологический признак у личинок.

Гипотеза об отсутствии сцепления отвергается с высокой вероятностью ($p<0,01$). Гипотезе о полном сцеплении соответствуют теоретические частоты $(f_{IB} + 2f_{IB})/3$ для скрещивания ИБ×ИБ и f_{IB} для скрещиваний ИБ×И и И×ИБ. Проверка результатов двух последних типов скрещивания на однородность не показала значимых различий ($|U|=0,28$; $p>0,78$) и поэтому они рассматриваются совместно. При сравнении экспериментальных данных для скрещивания ИБ×ИБ наблюдается высокая степень соответствия полученных результатов гипотезе о полном сцеплении ($|U|=0,37$; $p>0,71$). Сходный результат был получен и для суммарных данных для скрещиваний ИБ×И и И×ИБ ($|U|=0,56$; $p>0,56$). Таким образом, практически все различия в пищевых предпочтениях взрослых жуков оказываются ассоциированными с геном, ответственным за физиологические особенности личинок.

Полученные нами результаты недостаточны для сколько-нибудь продуктивного обсуждения причин отклонения моногенной гипотезы наследования пищевых предпочтений в потомстве F_2 гибридных и возвратных скрещиваний. Тот факт, что это отклонение связано исключительно с томозиготами по гену монофазии личинок, свидетельствует скорее в пользу того, что оно вызвано различиями в жизнеспособности, а не влиянием той небольшой наследственной гетерогенности по характеру пищевых предпочтений, которая наблюдается в пределах березовой расы. Можно, конечно, предположить, что физиология личинок и пищевое поведение

нимаго определяются одним геном. Однако, на наш взгляд, более вероятным представляется наличие супергена, включающего ген монофагии личинок и один или несколько тесно сцепленных локусов, ответственных за поведение взрослых жуков.

ОБСУЖДЕНИЕ

В теоретических моделях симпатрической дивергенции (Maynard Smith, 1966; Кондрашов, Молчанов, 1980; Кондрашов, 1980, 1980а, б) важное значение имеет характер наследования признаков, ответственных за различия в приспособленности в разных нишах и механизмы изоляции. Чем более простым является наследование таких признаков, тем мягче оказываются условия, необходимые для эффективной дивергенции популяции. Еще относительно недавно распространенной была точка зрения, в соответствии с которой изолирующие механизмы и признаки, обуславливающие первичное расхождение по разным экологическим нишам, имеют в основном высокополигенную основу (Майр, 1974).

Накапливающиеся данные свидетельствуют о том, что это далеко не всегда так. У насекомых полиморфизм, обуславливающий расхождение по разным экологическим нишам, может и часто определяется моногеном. Так, у гессенской мухи система взаимодействия отдельных биотипов (= рас) и сортов пшеницы построена по принципу «ген на ген». Устойчивость сорта, как правило, определяется доминантным геном, а выживаемость гессенской мухи — рецессивным (Hutchett, Gallun, 1970). Подобная система эволюции устойчивости известна из практики защиты растений и широко распространена и у других организмов: грибов, бактерий, вирусов, высших растений и нематод (Day, 1974). У пестрокрылок рода *Procecidochares*, как показали эксперименты по межвидовому скрещиванию видов-близнецов *P. australis* и *P. actitis*, выбор кормового растения определяется парой аллелей одного гена. Гомозиготные самки выбирают только свое кормовое растение; гетерозиготы не проявляют избирательности (Huettel, Bush, 1971).

Простой характер наследования поведенческих и физиологических признаков, ответственных за адаптацию к разным экологическим нишам, выявлен и в ряде других случаев (Thind, Muggleton, 1981; McGovern et al., 1974). Буш (Bush, 1974, 1975) на основании собственных и литературных данных предполагает, что эффективная дивергенция у паразитов и фитофагов может достигаться на основе различия всего двух диаллельных локусов, один из которых определяет выбор хозяина или кормового растения, а другой — жизнеспособность личинок.

Модель, пригодная для объяснения симпатрического видообразования у полифагов, была предложена на основе исследования генетики межвидовых различий у двух видов *Chrysopa*. Различия в окраске и фотопериодической реакции у *Ch. downesi* и *Ch. carnea* имеют простое наследование. Предполагается, что на первом этапе отбор одиночной мутации привел к появлению окраски, обеспечивающей криптический эффект в новом местообитании. На втором этапе закрепление дигенных различий в характере фотопериодической реакции привело к расхождению жизненных циклов и сроков спаривания. На третьем этапе под защитой репродуктивных барьеров происходили накопление мелких различий и модификация действия генов (С. А. Таубер, М. J. Таубер, 1977, 1977а).

Рассмотренные выше данные по *L. capreae* вполне укладываются в рамки ступенчатой модели дивергенции. Кожанчиков (1946) предположил без особых, впрочем, оснований, что березовая раса произошла от ивовой в результате появления мутации, обусловившей возможность развития и питания на березе. Не менее вероятна, однако, и другая гипотеза: происхождение монофагии ивовой расы из полифагии березовой. В пользу этой гипотезы свидетельствует то обстоятельство, что монофа-

гия наследуется моногенно. Трудно представить себе возникновение случайной единичной мутации, позволяющей использовать новое, ранее не пригодное для питания растение. Процесс адаптации в данном случае скорее должен быть постепенным. Появление же одиночной мутации, ведущей к частичному нарушению развития, вполне вероятно.

Можно предположить следующую последовательность событий, приведших к возникновению обособленных симпатрических рас у ивового листоеда. На первом этапе существовала единая раса, для которой береза являлась основным кормовым растением, а ива — дополнительным, используемым лишь в редких случаях. В этих условиях мутация, приводящая к неспособности развиваться на березе, могла иметь адаптивное преимущество в данной субнише в связи с более низкой плотностью жуков на дополнительном кормовом растении и постоянной эмиграцией жуков с иным генотипом на основное кормовое растение. Таким образом, специалисты выигрывают не потому, что побеждают исходную форму в своей субнише, а из-за способности эксплуатировать ее в большей степени.

У таких уклоняющихся особей и только у них автоматически возникает жесткий отбор на предпочтение ивы, так как все мутантные жуки, переходящие на питание березой, не оставляют потомства. Такой отбор будет содействовать быстрому накоплению различий по генам, ответственным за поведение жуков. Поскольку оба признака обеспечивают максимальную адаптивность лишь в определенной комбинации, отбор будет благоприятствовать их тесному сцеплению. Последнее предположение, впрочем, не является обязательным. Учитывая функциональную связь между физиологией питания личинок и пищевыми предпочтениями имаго, блок генов, обеспечивающих совместное наследование обоих признаков, мог возникнуть в эволюции раньше и сохраняться в филумах на уровне родов или даже триб.

Рассмотренная схема возникновения изоляции, основанная на выборе среды обитания, представляет собой один из возможных путей симпатрического видообразования в ходе специализации к питанию дополнительным хозяином. Для ее реализации не требуется специальных механизмов, таких, как привыкание, временная изоляция и т. д. Представляется, что такое видообразование происходит чаще, чем внезапный переход на новое кормовое растение, требующий преадапций и экосистемных изменений, без которых трудно объяснить одновременную утрату способности жить на прежнем хозяине и приспособление к новому. В предлагаемой модели процесс может осуществляться постепенно и включает три этапа: адаптацию к питанию на дополнительном хозяине, распространение мутации, ведущей к специализации, и перестройку поведения в результате отбора на выбор среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Джонсон Н., Лион Ф., 1980. Статистика и планирование эксперимента в технике и науке. Методы обработки данных. М.: Мир, 1—610.
- Закс Л., 1976. Статистическое оценивание. М.: Статистика, 1—598.
- Кожанчиков И. В., 1945. Биологические формы ивового листоеда (*Lochmaea capreae* L.). — Тр. ЗИН АН СССР, 8, 7—42.
- Кондрашов А. С., 1980. О роли ассортативного скрещивания в процессе симпатрического видообразования. 2. Имитационные модели. В кн.: Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. Пушино, 121—135. — 1980а. Многолокусная модель симпатрического видообразования. Один количественный признак. Пушино, 1—20. — 1980б. Многолокусная модель симпатрического видообразования. Два количественных признака. Пушино, 1—14.
- Кондрашов А. С., Молчанов А. М., 1980. О роли ассортативного скрещивания в процессе симпатрического видообразования. 1. Аналитические модели. — В кн.: Факторы разнообразия в математической экологии и популяционной генетике. Пушино, 101—121.

- Креславский А. Г., Михеев А. В., Соломатин В. М., Гриценко В. В., 1981.— Генетический обмен и изолирующие механизмы у симпатрических рас *Lochmaea capreae* (Coleoptera, Chrysomelidae).— Зоол. ж., 60, 1, 62—68.
- Майр Э., 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1—460.
- Михеев А. В., Креславский А. Г., 1980. Взаимоотношения ивовой и березовой рас *Lochmaea capreae* (Coleoptera, Chrysomelidae) с кормовыми растениями.— Зоол. ж., 59, 5, 705—714.
- Михеев А. В., Креславский А. Г., Соломатин В. М., Гриценко В. В., 1984. Связи с кормовыми растениями и структура ивовой расы *Lochmaea capreae* (Coleoptera, Chrysomelidae).— Зоол. ж., 63, 2, 209—217.
- Шеффе Г., 1963. Дисперсионный анализ. М.: Физматгиз, 1—240.
- Akrens H., 1967. Varianzanalyse. Berlin: Acad. Vlg., 1—198.
- Bush G. L., 1974. The mechanism of sympatric host race formation in true fruit flies (Tephritidae).— In: Genetic analysis of speciation mechanisms. Aust. and New Zealand Book Co., 3—23.— 1975. Models of animal speciation.— Ann. Rev. Ecol. Syst., 339—364.
- Day P. R., 1974. Genetics of host-parasite interaction. San-Francisco: W. H. Freeman and Co., 1—238.
- Falconer D. S., 1960. Introduction to quantitative genetics. N. Y.: Ronald Press, 1—234.
- Hatchett J. H., Gallun R. L., 1970. Genetics of the ability of the Hessian fly (*Mayetiola destructor*) to survive on wheats having different genes for resistance.— Ann. Entomol. Soc. Amer., 63, 1400—1404.
- Huettel M. D., Bush G. L., 1971. The genetics of host selection and its bearing on sympatric speciation in *Procecidochares* (Diptera, Tephritidae).— Entomol. Exptl. Appl., 15, 465—480.
- Maynard Smith J., 1966. Sympatric speciation.— Amer. Natur., 100, 637—650.
- McGovern W., Cross W. H., Leggett J. E., Hardee D. D., McKibben G. H., Johnson W. L., 1974. Mutants of the boll weevil as genetic markers; abnormal field behaviour of an ebony pearl stain.— J. Econ. Entomol., 67, 5, 701—712.
- Tauber C. A., Tauber M. J., 1977. A genetic model for sympatric speciation through habitat diversification and seasonal isolation.— Nature, 268, 5622, 702—705.— 1977a. Sympatric speciation based on allelic change at three loci: evidence from natural population in two habitats.— Science, 197, 430, 1298—1300.
- Thini B. B., Miggleton J., 1981. Inheritance of the ability of strain of *Sitophilus oryzae* L. (Coleoptera, Curculionidae) to bred on split-pes (*Pisum sativum*).— Bull. Entomol. Res., 3, 419—427.

Биологический факультет
МГУ

Поступила в редакцию
24 июля 1985 г.

ECOLOGICAL AND GENETIC PRINCIPLES
OF RACE DIFFERENTIATION OF *LOCHMAEA CAPRAE*
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) IN MOSCOW DISTRICT

A. V. MIKHEEV, A. G. KRESLAVSKY

Biological Faculty, State University of Moscow

Summary

It was shown earlier that larval physiological differences in ability to utilize the downy birch for feeding and development as well as differences in food preferences of adult beetles are the main factors of the race differentiation of *L. capreae* in Moscow District. An attempt was made in this work to estimate genetic principles of the race differentiation by the characters mentioned using the F₁ and F₂ hybrids and back crossings. A good correspondence with the hypothesis on monogene dominant inheritance of larval ability to develop on the birch has been revealed. In fact, all differences in food preference of adult beetles (the birch or willow choice) are associated with a gene responsible for the larval physiological peculiarities. It is most possible, however, that there is a supergene (=linkage group) including a gene of larval monophagy and one or several closely linked loci responsible for the larval feeding behaviour. A scheme of the race origins and evolutions has been considered in which the willow race monophagy develops from the birch race polyphagy on the account of a single mutation resulting in inability to develop on the birch. Such a way of evolution may be of great importance for phytophagous insects and parasites in the course of sympatric speciation.