

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ОБМЕН И ИЗОЛИРУЮЩИЕ МЕХАНИЗМЫ
У СИМПАТРИЧЕСКИХ РАС *LOCHMAEA CAPREA*
(COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

А. Г. КРЕСЛАВСКИЙ, А. В. МИХЕЕВ, В. М. СОЛОМАТИН и В. В. ГРИЦЕНКО

Биологический факультет Московского государственного университета
и Тимирязевская сельскохозяйственная академия (Москва)

В Подмоскowie выявлен высокий уровень изоляции ивовой и березовой рас жука *L. capreae*, обусловленный различиями в половом поведении и привязанностью жуков к разным кормовым растениям, на которых и происходит спаривание. Гетерономные скрещивания в эксперименте составляют лишь 20,9% от общего числа. Из помеченных в природе жуков лишь 2—4% обнаружены при повторном учете на других видах растений. Сезонная изоляция между расами отсутствует. При анализе гибридов не обнаружено посткопуляционной изоляции. Основанная на экстраполяции оценка общего уровня генетического обмена колеблется от 0,3 до 5%. Непосредственная оценка, основанная на особенностях наследования одного из признаков при межрасовых скрещиваниях,— 2,8%. Несмотря на отсутствие посткопуляционных механизмов изоляции и симпатричность, общий уровень обмена составляет не более 3%, и не исключено, что реально он ниже 1%.

Как было показано ранее (Кожанчиков, 1946; Михеев, Креславский, 1980), *Lochmaea capreae* L. образует две биологические расы, одна из которых связана с пушистой березой, а другая — с рядом видов ив, в том числе с *Salix caprea*. Расы отчетливо различаются по ряду поведенческих и физиологических признаков, связанных с адаптацией к питанию на разных кормовых растениях: они по-разному реагируют на условия микроклимата. Морфологически ивовая и березовая расы не различаются, но ивовая более изменчива. Существование двух биологических форм ставит вопрос о механизмах, поддерживающих достигнутый уровень дивергенции, о генетическом обмене между расами и о природе изоляционных барьеров. Этот вопрос был включен нами в общий план исследований экологической и генетической структуры популяций *Lochmaea capreae*, осуществляемых на базе Звенигородской биологической станции МГУ. В настоящем сообщении представлены результаты анализа генетического обмена и изолирующих механизмов между биологическими расами ивового листоеда. Значимость полученных различий оценивали с помощью критерия χ^2 и критерия Стьюдента.

В соответствии с классификацией, разработанной Майром (1968), изолирующие механизмы могут быть подразделены на прекопуляционные, препятствующие встрече особей или нормальной копуляции, и посткопуляционные, обуславливающие безуспешность оплодотворения, снижение жизнеспособности и плодовитости потомства. Среди барьеров, препятствующих встрече особей у насекомых, наибольшее значение имеют этологические (половое поведение и механизмы опознавания), экологические (выбор разных сред обитания) и хронологические (расхождение в жизненных циклах). Рассмотрим по-отдельности влияние каждого из них на характер скрещиваний в популяциях *L. capreae*.

АССОРТАТИВНОСТЬ СКРЕЩИВАНИИ

Для оценки уровня ассортативности при межрасовых скрещиваниях скрещивали особей ивовой и березовой рас в лабораторных условиях. В стеклянный садок (40 л) с дном, выстланным мхом, было посажено по равному числу самцов и девственных самок ивовой и березовой рас. Используемые в эксперименте особи предварительно были помечены нитрокраской. Жукам разных рас метку наносили на разные надкрылья. На протяжении 3 суток садок регулярно осматривали и все образовавшиеся пары удаляли. При этом подсчитывали число гомономных и гетерономных скрещиваний. Как видно из табл. 1, жуки проявляют при спа-

Таблица 1

Характер скрещиваний между жуками ивовой и березовой рас в эксперименте

Самцы	Самки					
	ивовая раса			березовая раса		
	ожидаемое число	наблюдаемые		ожидаемое число	наблюдаемые	
число		%	число		%	
Ивовая раса	7,07	13	30	8,93	3	7
Березовая раса	11,93	6	14	15,07	21	49

ривании высокий уровень избирательности. Наблюдаемая неслучайность скрещиваний статистически значима ($\chi^2 = 11,90, p < 0,001$). Гетерономные скрещивания составляют лишь $20,9 \pm 6,20\%$ от общего числа зарегистрированных копуляций. Оценка полученных результатов невозможна без учета различий между экспериментальными и природными условиями. Эффективность поведенческих механизмов изоляции существенно зависит от внешних факторов. Известно, что в эксперименте удается получить скрещивания между особями разных видов, которые в природе никогда не скрещиваются между собой. Искусственное скопление особей, неизбежное в экспериментальных условиях, приводит у листоедов к расстройству нормального полового поведения и к снижению эффективности изоляционных барьеров. Это обстоятельство заставляет рассматривать полученную оценку ассортативности как нижний порог для уровня поведенческой изоляции в природе. Поскольку в эксперименте влияние факторов, не связанных с половым поведением, было исключено, полученный результат может быть объяснен только различиями в механизмах опознавания и стимуляции партнеров. Любопытно отметить, что полученная в нашем эксперименте оценка ассортативности (20%) совпадает с оценкой доли гетерономных скрещиваний, приводимой Кожанчиковым для ленинградских популяций.

Непосредственное измерение ассортативности скрещиваний между жуками ивовой и березовой рас в природных условиях затруднено из-за отсутствия морфологических различий между расами. Очень грубая оценка уровня ассортативности может быть получена на основе поведенческих различий между расами. Как было показано ранее (Михеев, Креславский, 1980), почти в 100% случаев при наличии выбора между ивой и березой жуки предпочитают иву. При шестикратной проверке почти все они попадают в группу «6—0 в пользу ивы». Напротив, среди жуков березовой расы, хотя они и проявляют меньшую избирательность в отношении кормовых растений, лишь очень редко попадают особи, которые 6 раз подряд избирают для питания иву. Это обстоятельство и было использовано нами для оценки ассортативности в природе. В естественных условиях были собраны спаривающиеся особи *L. capreae*. Жуков переносили в лабораторию, где определяли характер их пищевых предпочтений. Если жук все 6 раз избирал иву, его условно относили к

ивовой, а во всех остальных случаях — к березовой расе. Результаты анализа пищевых предпочтений у спаривающихся жуков приведены в табл. 2. Полученные отличия наблюдаемого в природе характера скрещиваний от случайного статистически значимы ($\chi^2 = 28,08$; $p < 0,001$). Гетерономные скрещивания составляют лишь $12,5 \pm 4,4\%$ от общего числа проанализированных. К сожалению, эта цифра мало что дает для

Таблица 2

Характер скрещиваний в природе жуков ивовой и березовой рас, установленный в результате анализа пищевых предпочтений

Самцы	Самки					
	ивовая раса			березовая раса		
	ожидаемое число	наблюдаемые		ожидаемое число	наблюдаемые	
число		%	число		%	
Ивовая раса	20	30	54	12	2	4
Березовая раса	15	5	9	9	19	33

количественной оценки уровня ассортативности. Отсутствие дискретных различий по пищевым предпочтениям может привести к сильному занижению оцениваемой величины. С другой стороны, использованный метод, в отличие от экспериментальных данных, не позволяет полностью вычленить компоненту, не связанную с половым поведением. Наблюдаемое в природе отклонение от случайного характера скрещиваний может быть обусловлено, помимо различий в половом поведении, различиями в выборе места для спаривания. Поскольку у *Lochmaea* спаривание в основном происходит на кормовых растениях, этот фактор может сильно влиять на оценку ассортативности. Опираясь на результаты, полученные обоими методами, можно все же констатировать наличие существенных различий в половых предпочтениях у жуков разных рас.

ВЫБОР СРЕДЫ ОБИТАНИЯ

Жуки ивовой и березовой рас в садках распределяются по растениям в соответствии со своими пищевыми предпочтениями (Михеев, Креславский, 1980). При выпуске жуков в садки большого размера лишь $26,3 \pm 3,1\%$ особей при последующих учетах обнаруживали на не собственном им виде кормовых растений. При этом привязанность к кормовому растению выше у жуков ивовой расы и ниже у березовой. Результаты этого эксперимента позволяют сделать вывод о наличии у жуков выбора среды обитания. Количественную оценку влияния этого фактора на общий уровень генетического обмена между расами в эксперименте получить невозможно, поскольку экспериментальные условия сильно отличаются от природных, а поведение жуков в эксперименте нельзя считать нормальным. Это приводит к сильному завышению оценки обмена.

С целью более реальной оценки уровня перемещений жуков в природе в 1978—1979 гг. проводили массовое мечение жуков в естественных условиях, с учетом их местонахождения. В 1978 г. было помечено 2666 особей, а в 1979 г. — еще 4539. Процент возвратов составил соответственно 2,0 и 7,1%. Данные по распределению меченых жуков по кормовым растениям приведены в табл. 3. Как в 1978, так и в 1979 г. подавляющее большинство особей было найдено на тех же кормовых растениях, на которых они были помечены. В 1978 г. лишь $3,7 \pm 2,6\%$ были найдены при повторном учете на другом виде кормового растения. В 1979 г. перелетевшие на другой вид растений жуки составили лишь $2,8 \pm 0,9\%$ от

Распределение меченых жуков по кормовым растениям в природе

Число меченых	Число найденных								Всего
	на иве				на березе				
	♀♀	♂♂	Σ	%	♀♀	♂♂	Σ	%	
1978 г.									
На иве	7	3	10	91	1	0	1	9	11
На березе	0	1	1	2	35	7	42	98	43
1979 г.									
На иве	220	39	259	98	3	1	4	2	263
На березе	4	1	5	8	53	2	55	92	60
1979 г. На смешанном участке									
На иве	47	13	60	97	2	0	2	3	62
На березе	2	1	3	17	15	0	15	83	18

общего числа отловленных меченых особей. Наблюдаемый уровень обмена оказался, таким образом, очень низким.

Мера, в какой приводимые цифры характеризуют реальный уровень экологической разобщенности рас, зависит от множества факторов. На участках, где березы мало, а жуки преимущественно встречаются на иве, вероятность смены кормового растения ниже, чем на участках, где оба вида растений одинаково обильны. Сопоставление данных по одному из таких «смешанных» участков с общими результатами подтверждает это предположение. Уровень обмена в этом случае оказался равным $6,3 \pm 2,7\%$. Неоднородность распределения кормовых растений по территории наряду с низкой миграционной активностью, характерной для *L. carpeae*, может быть причиной сильного завышения оценки степени привязанности к своему кормовому растению. Второе обстоятельство, которое может обуславливать занижение уровня обмена, связано с сезонными особенностями биологии жуков. Они приступают к спариванию сразу же после выхода с зимовки, и хотя копулирующие особи встречаются на протяжении всего периода жизнедеятельности имаго, массовое спаривание занимает лишь небольшой отрезок времени (1—2 недели). Если учесть, что наибольшая миграционная активность приурочена к этому периоду, а мечение жуков длится около недели, по крайней мере часть этого периода выпадает из анализа.

В целом приходится считать полученную оценку привязанности жуков к своему кормовому растению сильно завышенной. Более реалистическая оценка должна, по-видимому, учитывать как данные экспериментов в садках, так и данные по мечению жуков в природе. С учетом этого 10—15-процентный уровень обмена представляется наиболее соответствующим полученным результатам. Отметим, что как в экспериментах, так и в природе наблюдаются различия между расами по степени приуроченности к кормовым растениям. Так, в 1979 г. из жуков, помеченных на березе, на иве были обнаружены 9,1%, а из жуков с ивы на березе — только 1,5%. Здесь же можно отметить, что при анализе скрещиваний жуков ивовой и березовой рас в природе (табл. 2) 5 из 7 гетерономных пар были найдены на иве, что хорошо согласуется с односторонним характером обмена между расами. Обмен, таким образом, носит преимущественно односторонний характер. Жуки с ивы более жестко привязаны к своему кормовому растению. Если учесть, что скрещивание жуков происходит непосредственно на растениях, выбор среды наряду с различиями в половом поведении, должен быть признан важным фактором, обеспечивающим изоляцию рас в природе.

СРОКИ МАССОВОГО СПАРИВАНИЯ

Еще один фактор, который может способствовать генетической изоляции симпатрических рас *L. capreae*, — расхождение в сроках массового спаривания жуков. Значение этого фактора в природных условиях, по-видимому, невелико. Выход жуков с зимовки происходит одновременно у ивовой и березовой рас. Совпадают и сроки массового спаривания. Эти утверждения справедливы, впрочем, лишь для одного и того же локального участка. На обследованной территории на более сухих и прогреваемых участках выход жуков и их спаривание происходят примерно на неделю раньше, чем на влажных и холодных. Поскольку распределение кормовых растений неравномерно (козья ива тяготеет к более светлым и прогреваемым биотопам), в целом по всей территории основная масса ивовых жуков приступает к спариванию чуть раньше, чем основная масса березовых. Это может обуславливать некоторое уменьшение вероятности межрасовых скрещиваний. Учитывая, однако, очень малое расхождение в сроках, растянутость всего периода спаривания и связь жуков ивовой расы не только с козьей, но и с ушастой и серой ивами, которые встречаются по более холодным и затененным участкам, влияние этого фактора на характер скрещиваний в исследованном нами комплексе популяций исчезающе мало по сравнению с другими рассмотренными выше механизмами изоляции этих рас.

ЖИЗНЕСПОСОБНОСТЬ ГИБРИДОВ

Общий уровень изоляции зависит, помимо других причин, от жизнеспособности и плодовитости гибридов. Для получения хотя бы грубой оценки этих факторов нами были проведены эксперименты по скрещиванию жуков ивовой и березовой рас в лабораторных условиях с последующей оценкой жизнеспособности гибридных личинок. В экспериментах девственные самки ивовой расы скрещивались с самцами березовой. Контролем служило потомство от внутрирасовых скрещиваний. Как видно из табл. 4, гибридные личинки существенно не отличаются по своей

Таблица 4

Выживаемость ивовых, березовых и гибридных личинок при питании разными растениями в эксперименте

Раса	Корм	Посажено	Погибло	Выжило	%
Ивовая	Ива	350	189	161	46
	Береза	258	258	0	0
Березовая	Ива	472	271	201	43
	Береза	427	278	149	35
Гибриды	Ива	164	75	89	54
	Береза	130	64	66	51

жизнеспособности от личинок березовой расы. Во всех линиях часть личинок дожила до имаго. В отличие от личинок ивовой расы, гибриды способны успешно развиваться на березе. Количественную оценку плодовитости гибридных особей мы не проводили, но в нескольких поставленных скрещиваниях от них было получено жизнеспособное потомство, что свидетельствует об отсутствии у них стерильности. В целом полученные результаты можно рассматривать как указание на отсутствие сколько-нибудь высокого уровня посткопуляционной изоляции при межрасовых скрещиваниях, хотя плодовитость гибридов при разных типах скрещиваний нуждается в дополнительном исследовании.

ОБЩИЙ УРОВЕНЬ ГЕНЕТИЧЕСКОГО ОБМЕНА

Приведенные выше оценки эффективности отдельных механизмов изоляции между симпатрическими расами *L. capreae* позволяют, хотя и грубо, охарактеризовать общий уровень обмена генами. Если принять, что 25% жуков попадают в течение их жизни на не свойственное им кормовое растение, и 20% из них скрещиваются с жуками другой расы, то, пренебрегая различиями в сроках спаривания, возможным уменьшением плодовитости гибридов и рядом других факторов, уровень обмена можно оценить в 5%. Если же воспользоваться максимальными из полученных оценок, то эту цифру нужно уменьшить до 0,3%. Обе оценки отнюдь не безупречны, но можно предположить, что истинный процент межрасовых скрещиваний в природе находится между ними. В связи с этим представляет интерес попытаться сравнить полученные путем экстраполяции цифры с какой-либо непосредственной оценкой межрасового обмена. Особенности наследования жизнеспособности при развитии на разных растениях обеспечили нам такую возможность. Как показано ранее (Михеев, Креславский, 1980) и как видно из табл. 4, способность к нормальному развитию личинок на березе — доминантный признак. Это позволяет, анализируя потомство скрестившихся в природе самок ивовой расы, оценить, какая часть из них была оплодотворена березовыми самцами. Если ивовая самка была оплодотворена ивовым самцом, ее личинки должны погибать при развитии на березе. Из 820 личинок ивовой расы, проверенных в 1978—1979 гг., ни одна не смогла закончить развитие на березе. Такая же картина была получена для популяций из Краснодара и Дагестана, где березовая раса отсутствует. В отличие от этого, гибридные личинки развиваются на березе нормально. Оценивая процент самок ивовой расы, личинки которых способны завершить свое развитие на березе, мы получаем непосредственную оценку уровня генетического обмена. Ряд факторов может обусловить смещение полученной таким образом оценки по сравнению с реальным уровнем. Наибольшее значение имеет то обстоятельство, что точное отнесение пойманных в природе жуков к той или иной расе невозможно. Приходится предполагать, что все собранные с ивы самки относятся к ивовой расе. Второй фактор, который может, хотя и в меньшей степени, привести к завышению уровня обмена — возможность присутствия у ивовой расы в небольших концентрациях генов, обуславливающих способность развития на березе. По данным Кожанчикова (1946), под Ленинградом 10% личинок ивовой расы оказались способны закончить на березе свое развитие. В Подмоскowie наблюдается иная картина, но полученные нами данные позволяют утверждать лишь, что доля таких личинок не превышает 1%. Два перечисленных фактора могут привести к существенному завышению оценки обмена при использовании рассматриваемого метода. Единственная причина, приводящая к ее занижению, — случайная гибель личинок на березе, не связанная с их неспособностью развиваться на этом растении. Ни один из перечисленных факторов, к сожалению, не поддается точной оценке, но можно предположить, что в целом они должны несколько завышать процент обмена по сравнению с реализующимся в природе.

Для оценки генетического обмена мы собрали с козьей ивы 450 оплодотворенных самок. От 326 из них удалось получить личинок, которых помещали в чашки Петри и выкармливали березой. Из этого числа потомство 317 самок погибло на березе пушистой, а у 9 самок смогло нормально закончить свое развитие. Таким образом, не более 2,8% самок ивовой расы были оплодотворены березовыми самцами. Основывающаяся на непосредственном измерении оценка обмена хорошо согласуется с цифрами, полученными при экстраполяции. В целом можно считать, что уровень обмена между расами на обследованном участке не превы-

шает 3%, и не исключено, что он гораздо ниже 1%, так как большинство из полученных нами оценок явно завышено.

Результаты анализа изолирующих механизмов и общего уровня обмена свидетельствуют о том, что генетическая изоляция симпатрических рас *Lochmaea* в Подмоскowie поддерживается на высоком уровне за счет выбора среды обитания и ассортативности скрещиваний, несмотря на отсутствие существенных различий в морфологии и жизненном цикле. Применяя формально репродуктивный критерий, эти расы можно было бы считать самостоятельными видами. Однако нам представляется более правильным рассматривать их как симпатрические формы подвидового ранга (Креславский, 1973).

ЛИТЕРАТУРА

- Кожанчиков И. В., 1946. Биологические формы ивового листоеда (*Lochmaea capreae* L.). Тр. Зоол. ин-та АН СССР, 8: 7—42, Л.
- Креславский А. Г., 1973. Репродуктивная изоляция как критерий вида. Ж. общ. биол., 34, 4: 617—619.
- Майр Э., 1968. Зоологический вид и эволюция: 1—350, Изд-во «Мир», М.
- 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.

GENETIC EXCHANGE AND ISOLATING MECHANISMS IN SYMPATRIC RACES OF *LOCHMAEA CAPREAE* (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE)

A. G. KRESLAVSKY, A. V. MIKHEEV, V. M. SOLOMATIN and V. V. GRITZENKO

*Biological Faculty, State University of Moscow,
Timirjaziev Agricultural Academy (Moscow)*

Summary

A high level of isolation of the willow and birch races of *L. capreae* was shown to be due to differences in sexual behaviour and attachment of the beetles to different food plants on which the mating takes place. The heteronomous crosses in the experiment amount to 20.9% of the total number only. Out of the beetles marked in the nature, only 2 to 4% were found repeatedly on another plant species. The seasonal isolation between the races is absent. No postmating isolation was found when analysing the hybrids. The estimate of the total level of genetic exchange based on extrapolation varies from 0 to 5%. The immediate estimate based on the patterns of inheritance of one of the characters in interracial crosses amounted to 2.8%. In spite of the absence of postmating isolation and the sympatry, the total level of exchange does not exceed 3% and may, indeed, be below 1%.
