

НОВАЯ ФОРМА *LOCHMAEA* (COLEOPTERA, CHRYSOMELIDAE) С ГОЛУБИКИ, ЧЕРНИКИ И БАГУЛЬНИКА

© 1998 г. А. В. Михеев

Московский государственный университет, биологический факультет, Москва 119899

Поступила в редакцию 19.12.96 г.

Описана новая биологическая форма *Lochmaea* (=“голубичная” форма) с растений семейства Ericaceae-голубики, багульника, черники и брусники. “Голубичная” форма встречается в условиях практически полной симпатрии с “ивовой” и “березовой” расами *L. capreae* и *L. suturalis*-облигатного монофага на вереске. В условия эксперимента жуки новой формы способны питаться и нормально развиваться на “своих” кормовых растениях, а также на иве и березе, но не на вереске. В то же время жуки “ивовой” и “березовой” рас *L. capreae* и *L. suturalis* не способны использовать для питания и развития кормовые растения “голубичной” формы. Временные характеристики отдельных стадий жизненного цикла “голубичной” формы (выход с зимовки, яйцекладка, стадии личинки и куколки и т.д.) более близки к таковым *L. suturalis*. Для большей части жуков новой формы характерна поэтапная смена кормовых растений – питание после зимовки на багульнике или бруснике и чернике, миграция на голубику, где развивается большая часть личинок, и обратная миграция имаго нового поколения на багульник, чернику и бруснику для дополнительного питания осенью. По мнению автора, “голубичная” форма наиболее близка к *L. capreae* s. str.

Кожанчиков (1946) первым доказательно определил статус ивового листоеда *Lochmaea capreae* L. с ивы и березы как дискретных биологических единиц – “биологических форм”. Позднее подобные биологические формы приобрели название (в общем виде) биологических рас или рас по хозяину (Майр, 1974; Diehl, Bush, 1984). Обширные и более детальные исследования экологических и генетических основ расовой дифференциации у *L. capreae* на территории России были сделаны в наших работах (Креславский, Михеев, 1993; Креславский и др., 1981, 1987; Михеев, Креславский, 1980, 1981, 1986; Михеев и др., 1984; Соломатин и др., 1984).

Имаго и личинки “ивовой” расы в европейской части России и, по-видимому, на всей территории Восточной Европы облигатно связаны с растениями семейства Salicaceae – главным образом с мягколистными ивами – такими как *Salix capreae*, *S. aurita*, *S. nigricans*, *S. fragilis* и некоторыми другими видами. Реже жуки встречаются на жестколистными ивах, например на корзиночной иве (*S. viminalis*), особенно по берегам водоемов. Кроме того жуки “ивовой” расы используют для питания и развития осину. Жуки “березовой” расы связаны преимущественно с пушистой березой (*Betula pubescens*) и реже с бородавчатой, кустарничковой и карликовыми березами (*B. verrucosa*, *B. fruticosa* и *B. nana*). Но в отличие от жуков “ивовой” расы, жуки “березовой” расы могут использовать для питания все растения “ивовой” расы, а личинки, без заметного снижения выживаемости, могут нормально развиваться на ивах и осине.

Указанные различия между расами являются наследственными: способность личинок нормально развиваться на березе наследуется как моногенный доминантный признак. Однако подобное четкое расовое деление характерно только для европейской части России, тогда как в Сибири и на Дальнем Востоке столь сильной дифференциации рас не наблюдается (Креславский, Михеев, 1993) и адаптация к кормовым растениям основана на других генетических основах.

В 1930-х гг. Контканен (Kontkanen, 1932) проводил исследования в Карелии по избирательности питания имаго *Lochmaea* с ивы, вереска и багульника. В эксперименте жуки с ивы (ивовая раса *Lochmaea capreae*) выбирали для питания только иву, жуки с вереска (*Lochmaea suturalis*) – только вереск, а жуки с багульника, кроме багульника выбирали и иву. Однако исследование Контканена было в значительной степени фрагментарным и проводилось на очень небольшой выборке жуков.

В 1989 г. мною в районе Звенигорода (Звенигородская биостанция МГУ, Одинцовский р-н Московской обл.) были найдены жуки *Lochmaea* на целом ряде растений семейства Ericaceae (за исключением вереска), таких как голубика (*Vaccinium uliginosum*), черника (*V. myrtillus*), багульник (*Ledum palustre*) и брусника (*V. vitis idaea*). В дальнейшем группа жуков *Lochmaea* с голубики, багульника и черники будет именоваться нами, в первом приближении, “голубичной” формой *Lochmaea*. Одно местообитание жуков на территории Звенигородской биостанции МГУ (карьер

Сима) представляет собой участок торфяного болота, поросший угнетенным сосняком, в подлеске которого изредка встречаются кусты ивы ушастой (по границам участка) и подрост березы пушистой (в центральной части участка). Другое местообитание жуков “голубичной” формы находилось приблизительно в 3 км от указанного, в сходном биотопе. Общая площадь первого участка составляла примерно 6 га; второго – существенно меньше (не более 1–1.5 га), но после осушения болота, примыкающего ко второму участку, на протяжении 5 лет наблюдалось постоянное снижение численности жуков “голубичной” формы и в 1996 г. их не удалось обнаружить. Позднее жуки с указанных кормовых растений в сходных местообитаниях были найдены в Валдайском р-не Новгородской обл.) и Иыгевасской волости Эстонии, где общие площади участков были на порядок больше. При этом, если на Звенигородской биостанции жуки *Lochmaea* (имаго и личинки) с голубики, багульника и черники встречались симпатрически с “ивовой” и “березовой” расой *L. capreae*, то на Валдае и в Эстонии к указанным группам добавлялись жуки *L. suturalis*, вида obligатно связанного с вереском. В четырех из шести местообитаний, найденных мною на Валдае, все группы встречались симпатрически, а в двух отсутствовали “ивовая” и “березовая” раса *L. capreae*. Характерно, что жуки “голубичной” формы на Валдае не встречались в местообитаниях, где отсутствовала голубика (в черничниках или участках сплошных зарослей багульника) и в то же время они не были найдены в сплошных зарослях голубики.

Сравнительный анализ морфологических признаков новой формы *Lochmaea* и *L. capreae* s. str. и *L. suturalis* (таксономические взаимоотношения с *L. capreae* s. str. и *L. suturalis* нуждаются в специальном рассмотрении, (в данном сообщении мы исходим из традиционных представлений о видовой самостоятельности указанных таксонов) показал, по нашим данным и по устному сообщению Л.Н. Медведева, отсутствие сколь-нибудь значимых различий по качественным признакам имаго, личинок и куколок указанных видов и новой формы *Lochmaea*. Вполне естественно встает вопрос как о статусе новой формы, так и ее взаимоотношениях с другими видами *Lochmaea*, за исключением *L. crataegi* – вида, связанного с растениями семейства Rosaceae, не встречающегося в местообитаниях *L. capreae* и *L. suturalis* и, кроме того, резко отличающегося по своей экологии от указанных видов: личинки *L. crataegi*, после выхода из яиц вгрызаются в плоды растений и развиваются внутри плодов, а личинки “голубичной” формы *Lochmaea*, *L. capreae* s. str. и *L. suturalis* развиваются открыто на листьях кормовых растений. Интерес к новой форме вызван тем обстоятельством, что, как это указано выше, “голубич-

ная” форма *Lochmaea*, “ивовая” и “березовая” раса *L. capreae* и *L. suturalis* нередко встречаются в условиях практически полной симпатрии в тех или иных комбинациях. Цель настоящей работы – изучение жизненного цикла и биологии новой формы в сравнении с таковыми у “ивовой” и “березовой” рас *L. capreae* и *L. suturalis* в рамках более общей задачи – оценки реального статуса новой формы и ее взаимоотношения с другими видами *Lochmaea* в симпатрических комплексах.

Статистическую оценку полученных данных проводили с использованием *U*-критерия и сравнения выборочных долей.

Биология новой формы

Основные черты биологии “голубичной” формы *Lochmaea* сходны с таковыми *L. capreae* s. str. и *L. suturalis*. Зимовка проходит на стадии имаго в подстилке под мхом на кочках вблизи кормовых растений. После выхода с зимовки имаго приступают к питанию на листьях или почках кормовых растений; на это же время приходится период массового спаривания, которое проходит вблизи кормовых растений или непосредственно на них, а также массовых перемещений и перелетов жуков в пределах участка обитания. В районе Звенигородской биостанции на карьере Сима выход с зимовки “голубичной” формы (по данным 1990–1994 гг.) на 7–10 дней раньше выхода жуков “березовой” расы и на 10–15 дней раньше выхода “ивовой” расы *L. capreae*. При этом сначала жуки появляются на багульнике и бруснике, где питаются старыми листьями. Потом, по мере распускания листьев – на чернике, голубике, березе и иве. Массовое появление личинок, куколок, имаго “голубичной” формы и уход на зимовку имаго нового поколения происходит также несколько раньше, но конкретные временные разрывы определяются погодными условиями текущего года. С другой стороны сравнение фенологии жизненных циклов “голубичной” формы *Lochmaea* в районе Звенигорода и *L. suturalis* в районе станции Омутинце Владимирской обл. (участки наблюдения находятся примерно на одной широте и разделены расстоянием в 150 км.) не показало существенных различий: временные различия жизненных циклов *L. suturalis* и “ивовой” и “березовой” рас *L. capreae* были аналогичны таковым рас *Lochmaea* и “голубичной” формы на Звенигородской биостанции. Сходные данные были получены и для Валдая, где все вышеуказанные формы встречались в условиях практически полной симпатрии. Подобное смещение наблюдалось в 1989–1994 гг.; в 1995–1996 гг. временные различия были выражены не столь отчетливо, но основная тенденция оставалась неизменной.

Миграции и распределение имаго
по кормовым растениям

Для изучения весенних миграций “голубичной” формы на выбранном модельном участке на Звенигородской биостанции с начала третьей декады апреля 1993 г. по начало мая было проведено массовое мечение жуков “голубичной” формы; с конца апреля до конца первой декады мая – “ивовой” и “березовой” рас *L. capreae*. Имаго, вышедших с зимовки, собирали на кормовых растениях и тут же метили путем выжигания небольших точек на поверхности надкрыльев. Помеченных жуков выпускали на участках, где кормовые растения в непосредственной близости отсутствовали, и до середины мая проводили поиски меченых жуков. Из 511 жуков, помеченных на багульнике, 25 (4.9%) были найдены на нем же и 18 жуков (3.5%) на голубике. Из 156 жуков, помеченных на голубике, на ней же были найдены 7 жуков (4.5%) и из 87 жуков, помеченных на чернике и бруснике, 6 (6.9%) были найдены на них же и один жук (1.1%) на голубике. Из 112 жуков, помеченных на березе пушистой, на ней же было найдено 16 жуков (14.3%) и из 93 жуков, помеченных на иве ушастой, на ней же были найдены 8 жуков (8.6%) и один жук – на березе пушистой (1.1%). Результаты мечения указывают на то, что, по крайней мере, часть жуков на голубике являлась в 1993 г. мигрантами с багульника и черники и брусники.

Помимо прямой оценки миграция имаго “голубичной” формы были использованы данные учетов плотности распределения имаго на кормовых растениях. Учеты проводили путем кошения энтомологическим сачком по голубике, багульнику и чернике с брусничой (использование подобного метода для оценки распределения было непригодно для жуков с ив и берез). На Звенигородской биостанции на каждом из кормовых растений проводили по 5 серий по 50 кошений сачком, на Валдае – по 10 серий по 50 кошений. Данные учетов представлены в табл. 1.

Как видно из данных, представленных в табл. 1, численность имаго на голубике во всех случаях была минимальной при начальных учетах, которые проводили в период до распускания или в самом начале распускания листьев голубики и становилась максимальной при повторных учетах, когда листья голубики были полностью раскрыты. Максимальной была и численность личинок новой формы на голубике, как в Звенигороде, так и на Валдае. В 1993 г. в Звенигороде исходная численность имаго на багульнике была была максимальной, а потом резко снижалась; в то же время на багульнике была отмечена и минимальная численность личинок. В 1996 г., на фоне достаточно отчетливого общего снижения численности имаго и личинок “голубичной” формы на Звенигородской биостанции, исходная численность

Таблица 1. Плотность распределения имаго и личинок “голубичной” формы по кормовым растениям в природе

Даты учетов	Среднее число имаго и личинок на 50 кошений			
	Гл.*	Бг.	Чр. + Бр.	Вр.
Звенигородская биостанция МГУ, 1993 г.				
Имаго, 25.04	0.4 ± 0.2	9.0 ± 1.8	1.3 ± 0.6	–
Имаго, 12.05	6.6 ± 2.0	1.2 ± 0.5	2.2 ± 0.8	–
Личинки, 25.06	35.6 ± 5.8	5.6 ± 1.1	11.4 ± 2.1	–
Звенигородская биостанция МГУ, 1996 г.				
Имаго, 3.05	0.2	0.6	2.8 ± 0.6	–
Имаго, 18.05	2.6 ± 0.6	0.4	2.0 ± 0.5	–
Личинки, 29.06	9.4 ± 1.2	1.4 ± 0.5	4.6 ± 1.0	–
Валдай, 1996 г.				
Имаго, 21.05	0.1	0.3	3.5 ± 1.0	1.8 ± 0.4
Личинки, 06.07	16.0 ± 2.4	0.6 ± 0.4	3.8 ± 0.9	4.2 ± 1.3

Примечание. Прочерк – жуки *L. suturalis* на ЗБС МГУ отсутствовали.

* – сокращения названий растений приведены в тексте.

имаго после зимовки была максимальной на чернике и бруснике, при этом на голубике жуки отсутствовали, а на багульнике численность их была крайне низкой. Через 2 недели удельная численность имаго была максимальной на голубике и на ней же была отмечена максимальная численность личинок. Сходная тенденция была отмечена в 1996 г. и на Валдае, где при первом учете имаго на голубике практически отсутствовали, а через 1.5 месяца численность личинок на ней была максимальной. Наблюдения в природе на Звенигородской биостанции в 1990–1996 гг. показали, что до 1995 г. выходящие имаго начинали питание преимущественно на старых листьях багульника и в значительно меньшей степени – на старых листьях брусники. По мере распускания листьев черники, а потом и голубики происходило перераспределение имаго, при этом предпочтение отдавалось голубике. В 1995–1996 гг., на фоне снижения общей численности жуков “голубичной” формы, в качестве основного исходного растения использовались брусника и черника, а багульник – лишь в незначительной степени. Хотя у нас нет точных количественных оценок осенних миграций жуков новой формы, наблюдения в природе показали, что после опадания листьев на голубике имаго еще в значительном количестве встречались в 1990–1994 гг. на багульнике и в 1995–1996 гг. на чернике. Наблюдения, проведенные на Валдае, показали, что с 1994 по 1996 гг. ситуация с распределением имаго и личинок по кормовым растениям была аналогичной таковой на Звенигородской биостанции в 1995–1996 гг. Можно лишь гадать, какие причины, помимо сниже-

Таблица 2. Пищевые предпочтения имаго с разных кормовых растений

Кормовое растение	Число жуков	Выбор растения в опыте %					
		ИУ	БП	Вр.	Гл.	Бг.	Чр.
Звенигородская биостанция МГУ, 1993 г.							
ИУ	87	94.4	5.6	0	0	—	—
БП	86	39.2	60.8	0	0	—	—
Гл.	68	42.3	5.7	0	52.0	—	—
Бг.	95	47.1	0	0	52.9	—	—
Чр.	36	51.4	5.1	0	48.5	—	—
Вр.	85	0	0	100	0	—	—
Звенигородская биостанция МГУ, 1996 г.							
Гл.	52	—	—	—	68.3	7.2	24.5
Бг.	37	—	—	—	65.7	8.1	26.2
Вр.	25	—	—	—	61.5	5.3	33.2
Валдай, 1996 г.							
Гл.	39	—	—	—	72.3	4.5	23.2
Бг.	21	—	—	—	67.2	8.0	24.8
Чр.	20	—	—	—	69.8	2.9	31.3*

Примечание. Прочерк — эти растения в данных сериях опытов не тестировали.

* В указанном случае ошибка составила 3.3%, во всех остальных случаях ошибка не превышала 1–2%.

ния общей численности, вызвали изменение характера и направление миграций жуков по кормовым растениям на Звенигородской биостанции. Правда 1995–1996 гг. характеризовались ранней весной и сильными заморозками, но определение конкретных причин наблюдаемых изменений, по крайней мере в Звенигороде, требует дальнейших исследований.

Выбор кормовых растений взрослыми жуками

Материал для оценки пищевой избирательности имаго *Lochmaea* собирали в непосредственной близости от выделенных модельных участков или на них; кроме того использовались сборы имаго *L. suturalis* с вереска в окрестностях станции Омутце. Оценка пищевых предпочтений производилась по стандартной методике (Михеев, Креславский, 1980; Креславский, Михеев, 1993). Всех собранных жуков тестировали индивидуально. В 1993 г. в 8-кратных испытаниях жукам с ивы ушастой (ИУ), березы пушистой (БП), голубики (Гл.), багульника (Бг.), черники (Чр.) из Звенигорода и жукам с вереска (Вр.) из Владимирской обл. (приведенные сокращения кормовых растений использованы в таблицах) предлагали на выбор в чашках Петри листья ивы ушастой, березы пушистой, голубики и вереска. В 1996 г. в 6-крат-

ных испытаниях тестировали имаго с голубики, багульника и черники, собранных в Звенигороде и на Валдае, предлагая на выбор листья голубики, багульника и черники. Испытание считалось законченным после того как жук начинал питаться на одном из растений. Результаты тестирования представлены в табл. 2.

Эксперименты, проведенные на ЗБС МГУ в 1993 г. (верхняя часть табл. 2), показали, что жуки с вереска во всех случаях выбирали свое кормовое растение, а имаго с других растений ни в одном случае не начинали питание вереском. Жуки с ивы предпочитали свое кормовое растение (94.4%), полностью отвергая голубику, и лишь изредка начинали питаться березой. Однако свое кормовое растение подобные жуки выбирали чуть реже, чем жуки с ивы, собранные на других участках (Креславский, Михеев, 1993; Михеев-Креславский, 1980). К сожалению, в данном случае проводить прямое сравнение невозможно из-за некоторых различий в методике опытов. Жуки с березы выбирали для питания только иву и березу, при этом выбор “своего” кормового растения (60.8%) приблизительно соответствовал выбору жуков с березы из других участков. Жуки с голубики, черники и багульника лишь в отдельных случаях начинали питаться березой, соответственно, 5.7, 0.0 и 5.1%. Выбор ивы и голубики у указанных групп жуков был сходен, при этом не наблюдалось существенных предпочтений ни ивы ушастой, ни голубики (сравнение полученных данных по *U*-критерию не показало значимых различий, $P > 0.1$).

Для жуков “голубичной” расы из Звенигорода и Валдая в 1996 г. (нижняя часть табл. 2) наиболее предпочитаемым растением была голубика, наименее предпочитаемым — багульник; черника занимала промежуточное положение. По характеру выбора указанных кормовых растений имаго “голубичной” формы из Звенигорода и с Валдая существенно не различались.

Выбор кормовых растений личинками.

Материал для опытов (личинки II–III возрастов) собирали в природе на модельных площадках или вблизи них в Звенигороде в 1993 г. и на Валдае в 1996 г. Тестирование личинок проводили по методике, использованной ранее (Михеев, Креславский, 1980). На дно кристаллизаторов диаметром 300 мм укладывали влажную фильтровальную бумагу, на поверхность которой в круговом порядке раскладывали листья кормовых растений — ивы ушастой, березы пушистой, голубики и черники в Звенигороде и ивы ушастой, березы пушистой, голубики и вереска на Валдае. В начале опыта в центр арены помещали по 50 личинок II–III возрастов, собранных на кормовых растениях в природе. Через 12 ч проводили подсчет личи-

нок на листьях тестируемых растений. Каждый вариант проводили в трех повторностях. Результаты эксперимента представлены в табл. 3.

Как видно из данных табл. 3, личинки с ивы и вереска в значительной мере предпочитали свои кормовые растения; значительная часть личинок с березы выбирала в опыте иву ушастую. Личинки с голубики и черники из Звенигорода примерно в равной мере выбирали иву ушастую, голубику и чернику и лишь в незначительной степени березу пушистую; на вереске личинки оказывались, по-видимому, случайно. Личинки с голубики с Валдая оказывали большее предпочтение своему кормовому растению, хотя и в этом случае выбор ивы ушастой был весьма значителен. Выбор кормовых растений личинками с ивы, березы и вереска на Валдае был весьма сходен с таковым в Звенигороде.

Как было показано нами ранее, одним из наиболее существенных факторов определяющих различия “ивовой” и “березовой” рас *L. capreae* является способность личинок использовать для роста и развития “свои” и “чужие” кормовые растения (Михеев, Креславский, 1980; Креславский, Михеев, 1993). Для того, чтобы оценить влияние указанного фактора на потенциальный статус жуков “голубичной” формы в лабораторных условиях тестировали личинок *L. capreae* с ивы ушастой и березы пушистой, *L. suturalis* с вереска и личинок “голубичной” формы с голубики, черники и багульника на возможность использовать указанные кормовые растения для нормального развития, т.е. до стадии жизнеспособной куколки. Личинок для опытов получали от оплодотворенных в природе самок с соответствующих кормовых растений после окончания периода массовых весенних миграций. Самок *L. suturalis* собирали в окрестностях станции Омутитце в 1993 г.; самок “ивовой” и “березовой” рас и “голубичной” формы – на Звенигородской биостанции в 1992–1994 гг. По 10 личинок I возраста, выведенных из отложенных самками яиц, рассаживали по чашкам Петри, предлагая для питания одно из указанных кормовых растений. Листья регулярно меняли. Опыты проводили в 12–15 повторностях, учитывая число личинок достигших стадии куколки в 10 чашках – в тех, где не отмечали массовой гибели от грибкового или бактериального заражения. Данные тестирования представлены в табл. 4.

Нормально развиваться на вереске, как это видно из результатов представленных в табл. 4, были способны только личинки, полученные от самок с вереска. Личинки других групп погибали при развитии на вереске, не достигая III возраста. Личинки с ивы и березы, кроме вереска, не могли нормально развиваться и на кормовых растениях “голубичной” формы. Оценки выживания личинок “ивовой” и “березовой” рас при развитии на

Таблица 3. Распределение личинок по кормовым растениям в опыте

Кормовые растения личинок	Доля личинок на кормовом растении в опыте, %					
	ИУ	БП	Гл.	Чр.	Вр.	вне растений
Звенигородская биостанция МГУ, 1993 г.						
ИУ	88.0	0.7	1.3	0.0	–	10.0
БП	28.0	54.6	2.0	0.7	–	14.7
Гл.	29.3	2.7	34.0	25.3	–	8.7
Чр.	27.3	4.7	29.3	27.3	–	11.2
Валдай, 1996 г.						
ИУ	72.0	1.3	8.0	–	0.7	18.0
БП	22.7	48.7	6.7	–	1.3	20.6
Гл.	15.3	2.0	52.7	–	4.7	28.6
Вр.	6.7	2.7	4.0	–	58.7	24.6

Примечание. Прочерк – указанные растения в данных сериях опытов не тестировали.

иве ушастой и березе пушистой сходны с полученными ранее: личинки “ивовой” расы в 100% случаях гибнут при развитии на березе пушистой, а личинки “березовой” расы способны нормально развиваться и на иве ушастой, хотя гибель при этом несколько выше, чем при развитии на “своем” кормовом растении. Личинки “голубичной” формы способны к нормальному развитию, как на “своих” кормовых растениях, так и на иве ушастой и березе пушистой. Их выживаемость на иве ушастой была примерно такая же, как и у личинок “березовой” расы (различия во всех парных сравнениях незначимы $P > 0.1$). Личинки “голубичной” формы достоверно хуже развивались на березе пушистой, чем на иве ушастой ($P < 0.05$), при этом различия между личинками с голубики, багульника и черники были незначимы. При развитии личинок “голубичной” формы на “своих” кормовых растениях максимальная выживаемость во всех случаях была отмечена на голубике, а минимальная – на багульнике, хотя выживаемость личинок с багульника на багульнике была выше, чем у личинок с голубики и черники. Личинки “голубичной” формы, кроме того, были протестированы на возможность развития на других видах семейства Ericaceae (кроме вереска), встречающихся на тех же модельных участках в Звенигороде и на Валдае. Были протестированы небольшие группы личинок (по 20–50 штук с каждого растения), воспитывавшиеся на бруснике, клюкве, подбеле и кассандре. Хотя смертность личинок была крайне высокой, отдельные личинки были способны к нормальному разви-

Таблица 4. Выживаемость личинок *Lochmaea* на листьях кормовых растений

Кормовые растения личинок в природе	% выживших личинок на					
	ИУ	БП	Вр.	Гл.	Чр.	Бг.
ИУ	72.0 ± 4.8	0.0	0.0	0.0	—	—
БП	55.0 ± 4.2	63.0 ± 4.2	0.0	0.0	—	—
Вр.	0.0	0.0	40.0 ± 4.2	0.0	—	—
Гл.	47.0 ± 4.6	32.0 ± 4.6	0.0	55.0 ± 4.2	53.0 ± 4.2	34.0 ± 4.0
Чр.	56.0 ± 4.6	24.0 ± 3.3	0.0	53.0 ± 5.3	52.0 ± 4.2	29.0 ± 3.9
Бг.	55.0 ± 5.0	29.0 ± 5.3	0.0	48.0 ± 5.7	42.0 ± 4.6	39.0 ± 4.2

Примечание. Прочерк — личинок с ИУ, БП и Вр. на Гл. и Чр. не тестировали.

тию особенно при развитии на бруснике; примерно 20% личинок нормально завершали развитие на бруснике.

Новая форма *Lochmaea*, по временным характеристикам жизненного цикла, как показали наблюдения и количественные учеты в природе, более сходна с *L. suturalis*. Характерно, что вышедшие после зимовки имаго и *L. suturalis* и “голубичной” формы начинают питаться на старых листьях, соответственно, вереска и багульника или брусники. Однако, если у *L. suturalis*, облигатного монофага на вереске, весенние перемещения и миграции связаны исключительно с территориальным распределением, а осенние — с выбором мест зимовки, то у большей части жуков “голубичной” формы к этому добавляется поэтапная смена кормовых растений: в Звенигороде — багульник или брусника + черника ↔ голубика, а на Валдае преимущественно брусника + черника ↔ голубика. Появление весной имаго новой формы на голубике достаточно строго коррелирует с распусканием листьев голубики, а осенью, после опадания листьев на голубике, имаго нового поколения еще в значительных количествах встречаются на багульнике или чернике и бруснике. При этом часть жуков может проходить весь цикл развития на багульнике или на чернике без смены растений. Более раннее появление жуков *L. suturalis* и “голубичной” формы *Lochmaea* вполне может иметь адаптивное значение в центральном и северо-западном районах России, так как жуки нового поколения после дополнительного питания на своих кормовых растениях быстрее уходят на зимовку, чем жуки *L. capreae* и, по-видимому, могут успешнее избегать ранних осенних заморозков. Однако пищевые предпочтения как имаго, так и личинок “голубичной” формы резко отличаются от таковых *L. suturalis*. И имаго, и личинки, даже при отсутствии выбора, не начинают питаться вереском; в свою очередь и жуки *L. suturalis* не питаются кормовыми растениями новой формы. Характерно, что такая же зависимость наблюдается и в паре *L. ca-*

preae и *L. suturalis*. Жуки *L. capreae* в свою очередь также не способны использовать кормовые растения новой формы (имаго при возможности выбора не начинают питания кормовыми растениями “голубичной” формы, а личинки в 100% случаев гибнут на любом из растений новой формы). В то же время жуки “голубичной” формы способны использовать кормовые растения “ивовой” (в большей степени) и “березовой” (в меньшей) для нормального питания и развития. Так, выбор ивы у имаго “голубичной” формы, в условиях эксперимента осуществляется только чуть реже, чем выбор голубики, а доля выживших личинок “голубичной” формы на иве примерно такая же, как и при развитии на голубике и чернике и достоверно выше, чем при развитии личинок “голубичной” формы на одном из своих кормовых растений — багульнике. В значительно меньшей степени жуки “голубичной” формы способны использовать березу как кормовое растение: при возможности выбора только отдельные имаго в единичных случаях начинают питаться березой. Впрочем, выбор березы у имаго “голубичной” формы по сути ничем не отличается от такового у имаго “ивовой” расы *L. capreae*. Более примечательным является факт выживания личинок при питании березой: чуть менее трети личинок “голубичной” формы были способны, в лабораторных условиях, к нормальному развитию на березе пушистой. Напомним, что в европейской части России личинки “ивовой” расы *L. capreae* в 100% случаев погибают при развитии на березе. В той или иной степени возможность выживания на березе личинок, полученных от ивовых самок, показана для *L. capreae* из Восточной Сибири и Дальнего Востока, из популяций, где расовая дифференциация отсутствует. Внутри жуков самой “голубичной” формы отчетливая дифференциация по кормовым растениям, как видно из полученных результатов, либо отсутствует, либо мы наблюдаем только начальные и, вероятно, обратимые процессы, которые связаны скорее с экологогенетической сегрегацией у отдельных жуков, способных более эффективно использовать дополни-

тельные кормовые растения—чернику бруснику и багульник, в то время как основная часть жуков развивается на голубике. В целом полученные результаты не позволяют однозначно ответить на вопрос о реальном статусе новой формы, хотя по нашему мнению “голубичная” форма *Lochmaea* наиболее близка к *L. capreae* s. str. и вероятно может представлять собой некий аналог предкового состояния *Lochmaea capreae*.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (95.04.12451).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кожанчиков И.В., 1946. Биологические формы ивового листоеда (*Lochmaea capreae* L.) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 8. С. 7–42.
- Креславский А.Г., Михеев А.В., 1993. Геногеография расовых различий у *Lochmaea capreae* (Coleoptera, Chrysomelidae) и проблема симпатрического видообразования // Зоол. журн. Т. 72. Вып. 11. С. 50–58.
- 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. журн. Т. 60. Вып. 1. С. 62–68. – 1987. Обмен и эколого-генетическая дифференциация в симпатрической популяционной системе у *Lochmaea capreae* (Co-

leoptera, Chrysomelidae) // Зоол. журн. Т. 66. Вып. 7. С. 1045–1053.

Майр Э., 1974. Популяции, виды и эволюция. М.: Наука. С. 1–460.

Михеев А.В., Креславский А.Г., 1980. Взаимоотношения ивовой и березовой рас *Lochmaea capreae* (Coleoptera, Chrysomelidae) с кормовыми растениями // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 5. С. 705–714. – 1981. Изменчивость морфологических признаков у ивовой и березовой рас *Lochmaea capreae* (Coleoptera, Chrysomelidae) // Зоол. журн. Т. 60. Вып. 2. С. 200–204. – 1986. Эколого-генетические основы расовой дифференциации у *Lochmaea capreae* (Coleoptera, Chrysomelidae) в Подмосковье // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 12. С. 1826–1834.

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. журн. Т. 63. Вып. 2. С. 209–217.

Соломатин В.М., Михеев А.В., Креславский А.Г., 1984. Структура березовой расы *Lochmaea capreae* (Coleoptera, Chrysomelidae) и различия экологических групп жуков по физиологическим показателям // Зоол. журн. Т. 63. Вып. 4. С. 532–539.

Diel S.R., Bush G.L., 1984. An evolutionary and applied perspective of insect biotypes // Ann. Rev. Entom. V. 29. P. 471–504.

Kontkanen P., 1932. Beitrag zur Ökologie von *Lochmaea capreae* L. (Col. Chrysomelidae) // Notulae Entom. V. 12. P. 87–89.