

И. В. Кожанчиков

Об условиях возникновения биологических форм у *Gastroidea viridula* Deg. (Coleoptera, Chrysomelidae)

I. V. KOZHANTSHIKOV. ON THE CONDITIONS OF THE ORIGIN OF BIOLOGICAL FORMS
IN GASTROIDEA VIRIDULA DEG. (COLEOPTERA CHRYSOMELIDAE)

1. ИСТОРИЯ И ПОСТАНОВКА ВОПРОСА

Наличие биологических форм в пределах вида у насекомых, а также других беспозвоночных (Thorpe, 1930), с момента тщательно продуманных работ Walsh'a (1864—1865), обсуждалось неоднократно. Walsh впервые указал, что у насекомых (*Haltica*, *Calligrapha*), способных питаться несколькими видами растений, различные пищевые условия отдельных, нередко географически разобщенных групп могут повести к возникновению локальных форм, дифференцированных как личиночными, так и имагинальными морфологическими признаками. Позже Холодковский (1900—1908) установил наличие близких форм — биологических видов у рода *Chermes*, отличающихся слабо, хотя и вполне достоверно (Филипченко, 1916), морфологически, но имеющих очень различные циклы развития, характеризующиеся, прежде всего, их кормовыми связями и формой размножения. Аналогичные факты были установлены Cameron'ом (1914—1916), работавшим со свекловичной мухой (*Pegomyia hyoscyami*), который показал, что у этого вида имеются, по крайней мере, две формы: одна — связанная с маревыми (Chenopodiaceae), другая — с пасленовыми (Solanaceae); они внешне не отличимы, но каждая из форм питается только определенным кругом растений. Число подобных примеров позже было значительно увеличено; многие из них собраны в работах Brues'a (1924) и Thorpe (1930). Данные Walsh'a были известны Дарвину (1859); он считал возможной очень значительную дивергенцию этих разновидностей вплоть до утери в ряде случаев возможности скрещивания таких форм между собою.

Walsh (1864) в отношении изменения цветковых и структурных признаков насекомых считал, что они могут быть прямым следствием влияния химизма пищи. Возможность таких модификаций для некоторых видов позже была показана экспериментальными, впрочем достаточно слабыми, исследованиями Pictet (1905), работами Hasebroeck'a (1909), который установил также некоторые физиологические условия цветковых изменений под воздействием пищи у ряда видов бабочек, исследованиями Mellanby (1933) над структурными признаками *Lucilia*, а также работами

Harrison'a (1920), показавшего возможность наследования изменений окраски под воздействием пищи (в частности меланистических окрасок), во всяком случае, в течение нескольких поколений. И в отношении признаков „биологических видов“ Холодковский в качестве основной причины, вызвавшей дифференциацию форм *Chermes*, считал различия в условиях их питания; последний факт остался, впрочем, лишь догадкой.

Ясно сформулированное положение (так называемый „host selection principle“) возможности биологической дифференциации форм в пределах вида под воздействием пищевого фактора было дано Hopkins'ом (1917) на основании наблюдений в 1910 г. над развитием североамериканских *Scolytidae*; он указывает, что вид, который может жить на двух или более кормовых растениях, будет предпочитать питаться тем видом растения, к которому возникла адаптация в течение последнего поколения. Сам автор не дал экспериментальных доказательств этому положению, однако Craighead (1921), следуя указаниям Hopkins'a, в течение ряда лет (1914—1921) экспериментировал с видами *Cerambycidae* (*Xylotrechus*, *Cyllene*, *Callidium*, *Neoclytus*, *Molorchus*, *Liopus*, *Hylotrupes*, *Hyperplatys*), воспитывая их на определенных растениях. Полученные с разных растений особи он испытывал далее, предлагая им для яйцекладки разные виды растений. Эксперименты Craighead'a, в силу большого числа взятых видов (общим числом 12) и трудности работы с этими длительно развивающимися насекомыми, были ограничены всего одним поколением каждого вида и малым числом подопытных особей (часто единицами). Хотя автор и пришел к выводу, что у олигофагов из *Cerambycidae* вынужденное питание каким-либо растением, даже лишь в одном поколении, может индуцировать выбор его для яйцекладки в следующем поколении, тем не менее его фактический материал не систематичен и дает пеструю картину. Для полифагов Craighead отрицает такую возможность.

Данные Craighead'a и Hopkins'a хотя и не решили вопроса о возможности начала дивергенции биологических форм внутри вида под воздействием пищевых условий и не встретили признания, но вызвали ряд новых работ. Belyea (1923) изучал поведение *Pissodes strobi*, питающегося обычно веймутовой сосной при наличии посадок шотландской сосны. Несмотря на многолетнее питание первым видом в природе, жуки на высадках предпочитали нововвезенную шотландскую сосну: 60% поражений были на шотландской сосне, и только 40% — на веймутовой. С другой стороны, Harrison (1927), изучив экспериментально пилильщика *Pontania salicis*, считает, что у этого вида вынужденное питание *Salix rubra* (гибридом *S. purpurea* × *S. viminalis*) в течение 3 лет ведет к предпочтению этого растения другим, до эксперимента излюбленным, видам ив — *S. philicifolia*, *S. andersoniana*. Эти эксперименты проводились, однако, при отсутствии учета в течение нескольких лет, почему точность их вызвала ряд справедливых сомнений. Одновременно Larson (1927), работая с зерновкой *Bruchus quadrimaculatus* и воспитывая этот вид на очень разнообразных семенах бобовых, пришел к выводу, что питание этого вида в одном поколении семенами какого-либо вида *Leguminosae* совершенно не влияет на выбор его для яйцекладки; он отрицает правильность принципа Hopkins'a. Позже Sladden (1934), работая с палочником *Carausius morosus*, показал, что смена одного из кормовых растений этого вида — *Ligustrum* — на *Convolvulus* хотя и вызывает значительную смертность особей при росте, тем не менее ведет к повышению предпочитаемости вьюнка личинками, полученными от самок, выросших на этом растении; из исходного мате-

риала с бирючины избирают вьюнок 21% особей, а из потомства самок, выросших на вьюнке, выбирают это растение 35%.

Независимо от этого круга исследований, в практической работе с вредными насекомыми были обнаружены факты, сходные с тем, что описано выше. Sikora (1917) обнаружил, что головная вошь (*Pediculus capitis*), при воспитании ее на открытой коже, через четыре поколения приобретает признаки платяной вши (*P. vestimenti*), причем как биологические (способ яйцекладки), так и структурные; эти факты были проверены и подтверждены Vacot'ом (1917) и Nuttall'ом (1919). Аналогичным образом для малярийного комара (*Anopheles maculipennis*) Roubaud (1920) и Wesenberg-Lund (1921) предполагают существование формы, предпочитающей домашних животных человеку, что, однако, не разделяется рядом авторов (Barber and Hayne, 1924). Для филлоксеры (*Phylloxera vastatrix*) Janicki (1908), а позже Börner (1924—1933)¹ указывают на существование ряда форм, дифференцированных в отношении круга кормовых растений — сортов и видов винограда — и в слабой мере отличных морфологически; как показали исследования других авторов, возникновение этих форм может быть обосновано условиями питания (Grassi, 1912; Кожанчиков, 1930; Принц, 1937). В отношении кровяной тли (*Eriosoma lanigerum*) Marchal (1919) указывает, что после завоза ее в Европу и развития на европейских яблонях в течение, примерно, 150 лет она утратила способность питания и размножения на американском вязе (*Ulmus americana*).

Аналогичные факты установлены и для некоторых вредных нематод, клещей и некоторых других беспозвоночных, но есть немало и противоречащих этому фактов, подобных вышеприведенным данным Larson'a и Be-lyea. Весь этот материал позволяет заключить, что значение химизма растений в дифференциации биологических форм внутри вида зависит от многих факторов и само по себе не имеет в ряде случаев ведущего значения. Адаптация к различиям химизма пищи может достигаться, помимо возникновения форм, связанных с разными кормовыми растениями, изменениями во всем цикле развития, как то типично для многих тлей (*Aphidodea*) и некоторых жуков (*Meloidae*), или путем расширения объема кормовых связей, как то известно для многочисленных полифагов. За это, прежде всего, говорят факты, которые можно почерпнуть из биологии насекомых, изучая ее в природе. Многие олигофаги и многоядные виды, дающие несколько поколений в течение года, имеют нормально смену кормовых растений в разных поколениях, и это отнюдь не ведет у них к дифференциации биологических форм. Например, *Terphroclystia virgaureata* развивается на сложноцветных (*Solidago*, *Senecio*) в первом поколении и на розоцветных (*Prunus*, *Crataegus*) — во втором (Klos, 1901). Точно так же озимая совка (*Agrotis segetum*), в большей части ареала распространения, в первом поколении развивается на двудольных, преимущественно маревых (*Chenopodiaceae*), а во втором — в значительной мере на злаках (например озимая рожь) и также не дает биологической формы специализированной на злаках; подобные примеры могли бы быть умножены.

Приведенные факты показывают, что для выяснения условий возникновения биологических и именно кормовых форм внутри вида тре-

¹ В связи с работами над *Chermesidae*, Холодковский (1896—1900) давно уже высказывал соображения о возможности такой дифференциации у виноградной филлоксеры. В последнее время Börner (1933) считает, что дифференциация филлоксеры на расы *vastatrix* и *vitifolia* произошла еще в Америке, в связи с питанием на разных видах *Vitis*.

буется знание роли ряда условий: значения степени олигофагии вида, роли циклики развития вида, в частности значения числа поколений в сезон, значения различий химизма его кормовых растений, значения наличной уже дифференциации на ряд форм внутри вида (например географических форм). Настоящая работа затрагивает лишь небольшую часть указанных задач: наряду с проверкой на большом материале возможности возникновения кормовых форм у узкого олигофага (в природе монофага) *Gastroidea viridula*, она выясняет значение длительности вынужденного питания для такой дифференциации.

2. МЕТОДИКА РАБОТЫ

Для экспериментов были использованы листоеды *Gastroidea viridula* Deg.; материалом служили особи, собранные в природе и размноженные в лаборатории от одной пары жуков. Как личинки, так и жуки при разведении материала питались конским щавелем (*Rumex confertus*). Во втором поколении количество особей равнялось нескольким сотням, и этот материал послужил для экспериментов. Щавелевый листоед был использован для работы по следующим соображениям: объект, взятый для подобных экспериментов, должен быть легко воспитываем в лабораторных условиях, должен иметь малую длительность развития, чтобы в течение вегетационного периода было возможно получить 5—6 поколений, должен быть довольно узким олигофагом и, наконец, иметь небольшие размеры, чтобы было мыслимо в обычных лабораторных условиях оперировать с тысячами особей. Этим требованиям вполне удовлетворял указанный вид.

Насекомые содержались в больших стеклянных банках, высотой 10 см, с плотной крышкой, под которую помещался слой фильтровальной бумаги для поглощения избыточной влажности; на дне банки находился слой почвы в 2—3 см. Корм помещался на поверхности почвы, причем менялся ежедневно. В каждой банке содержалось по 50—100 особей. Насекомые содержались при постоянной температуре 25°С в светлом термостате. За все время работы прошло через эксперименты общим числом 10 000 особей.

Растения, служившие для опытов, кроме щавеля и птичьей гречишки (*Polygonum aviculare*), которые собирались в природе, брались из ботанического сада университета. Все растения менялись ежедневно. Изучение весового роста производилось помощью ежедневных взвешиваний на аналитических весах личинок, выращивавшихся при даче нужного растения. Выращивание для этих целей производилось в бюксах, по 10 особей в каждой; на дно бюксы помещалась почва, глубиной в 2.5—2 см. Выбор пищи как личинками, так и жуками испытывался в плоских стеклянных банках с плотной крышкой. На дно банки помещался слой влажной фильтровальной бумаги, на поверхность которой по окружности, с правильным чередованием видов, размещались разные отрезки листьев испытываемых растений. Насекомые помещались в центр чашки в числе 40—50 особей; чашки плотно закрывались и ставились в темноту в термостат при температуре 25°С; учет производился после полного распределения особей. Каждый эксперимент проводился много раз, причем брались каждый раз новые особи. В таблицах все эксперименты данной серии объединены и дано общее количество использованных особей. Для разметки жуков употреблялась белая масляная краска; точки краски наносились на переднегрудь и надкрылья.

3. РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Щавелевый листоед, *Gastroidea viridula*, в природе является монофагом; он ограничен в питании только видами щавеля (*Rumex*) и из них преимущественно *Rumex confertus* и *R. acetosa*. При отсутствии щавеля этот вид может быть вынужден к питанию некоторыми другими видами *Polygonaceae*. В природе такой переход ограничен микроклиматическим режимом; щавелевый листоед гигрофилен и слабо приспособлен к термическим колебаниям, имея оптимум температуры для развития около 20—25°С (Кожанчиков, 1939). Таким образом виды *Polygonaceae*, растущие на сухих местах или заселяющие сильно прогреваемые станции (например *Polygonum aviculare*), в природе не могут явиться пищевым субстратом щавелевого листоеда. Действительно, указания на питание щавелевого листоеда в природе касаются только видов щавеля, которым он вредит и в сельском хозяйстве, и есть лишь одно указание Verschafelt'a (1910) о питании щавелевого листоеда ревенем (*Rheum*).

В экспериментальных условиях щавелевый листоед, кроме видов *Rumex*, может питаться еще разными видами *Polygonum* (табл. 1). Личинки и жуки пытаются также грызть ревень и листья винограда (*Vitis vinifera* и *V. rupestris*). Питание ревенем не обеспечивает созревания половых продуктов жуков, и они погибают, не отложив яиц; личинки при питании ревенем погибают до линьки. Питание листьями *Vitis* еще менее благоприятно, и гибель как личинок, так и жуков наступает скорее, чем на ревене. Многочисленные другие растения (*Plantaginaceae*, *Chenopodiaceae*, *Cruciferae*, *Salicaceae*, *Fagaceae*, *Cannabinae* и мн. др.) отвергаются совершенно; личинки и жуки погибают от голода, не пытаясь даже грызть эти растения.

Питание видами *Polygonum* хотя и возможно, но неблагоприятно; при росте в тех же условиях, что и на щавеле, личинки вымирают, причем при питании некоторыми видами их более чем на 50%. *P. amphibium*, вообще, не пригодна для питания: личинки и жуки вымирают при питании ею через несколько суток.

Таблица 1

Смертность личинок *Gastroidea viridula* в течение всего периода роста при питании некоторыми видами растений

Название растения	% гибели личинок при росте	Название растения	% гибели личинок при росте
<i>Rumex acetosa</i>	0	<i>Polygonum persicaria</i> . . .	46.8
„ <i>confertus</i>	0	„ <i>luxurians</i>	52.3
„ <i>acetosella</i>	0	„ <i>cuspidatum</i>	60.0
<i>Polygonum sachalinense</i> . .	16.6	„ <i>amphibium</i>	100.0
„ <i>divaricatum</i>	20.0	<i>Rheum compactum</i>	100.0
„ <i>aviculare</i>	44.0	<i>Vitis rupestris</i>	100.0

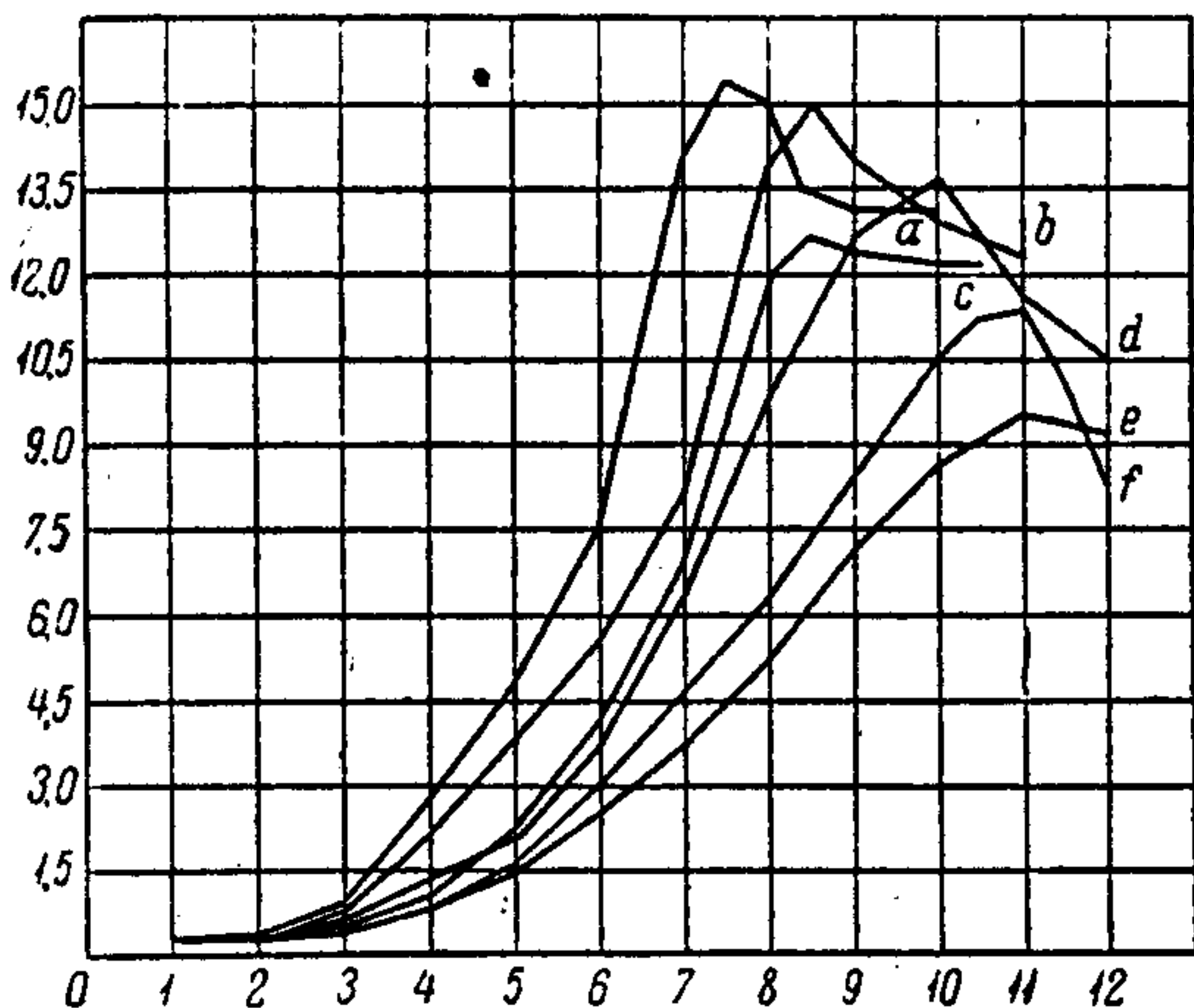
Сниженная питательность видов *Polygonum* для личинок щавелевого листоеда выражается очень ясно в величинах суточного прироста и в конечном весе особей. На фиг. 1 дана серия кривых весового роста личинок щавелевого листоеда при питании разными растениями. Наиболее

быстрый рост, наибольшие величины прироста и наибольший конечный вес может достигаться при питании *Rumex confertus* (близкие величины дает питание *R. acetosa*). Питание видами *Polygonum* приводит к снижению темпов роста и к меньшим приросту и конечному весу особей. Плодовитость при питании видами *Polygonum* заметно снижена. В отношении интенсивности роста (фиг. 1) для разных видов *Polygonum* наблюдается следующий ряд: *P. aviculare*, *P. sachalinense*, *P. luxurians* и *P. persicaria*. Этот ряд, в общем, сходен с тем, что дает смертность при росте, с той лишь разницей, что питание птичьей гречишкой сопровождается высокой смертностью, несмотря на то, что рост происходит быстрее, чем на прочих видах *Polygonum*, и достигаются большие величины конечного веса.

При питании щавелем сезонные изменения отражаются слабо на росте личинок; в течение всего вегетационного периода подрастающие листья щавеля имеют близкую питательность, видимо мало различаясь в химизме. Этого нельзя сказать в отношении видов *Polygonum*; некоторые из них, как *P. sachalinense* или *P. luxurians*, дают меньшие сезонные различия химизма и изменения в питательности для щавелевого листоеда, тогда как сезонность птичьей гречишки влияет очень сильно. Весенние листья последней имеют для щавелевого листоеда значительно большую питательность, чем летние,

как то видно из сравнения кривых *b* и *c* фиг. 1. Осенние листья птичьей гречишки (взятые в сентябре) теряют питательность, и при питании ими личинки щавелевого листоеда вымирают нацело. Наоборот, питание листьями щавеля возможно даже после заморозков, до конца октября (под Ленинградом). Как показывают наблюдения, питательность птичьей гречишки (как и других видов этого рода) очень сильно меняется в зависимости от места произрастания; растения, выросшие на сухой почве, даже весной имеют меньшую питательность для личинок щавелевого листоеда.

Привлекательность разных видов растений, в том числе и разных представителей *Polygonaceae*, для личинок и жуков щавелевого листоеда очень различна. В то время как виды щавеля максимально привлекают щавелевого листоеда, и насекомые, найдя их, прекращают поиски, остаются на них и питаются, — виды гречишек мало привлекают личинок и жуков, а некоторые из них даже явно избегаются; избегаются также и все остальные растения, кроме видов *Polygonaceae*. В табл. 2 приводятся данные по предпочтительности разных видов гречишек и одного вида ревеня, в сравнении со щавелем (*Rumex confertus*). Из этих данных видно, что наиболее предпочитаются виды *Polygonum sachalinense*,



Фиг. 1. Кривые весового роста щавелевого листоеда.

a — *Rumex confertus*; *b* — *Polygonum aviculare* (весна); *c* — *Polygonum aviculare* (лето); *d* — *Polygonum sachalinense*; *e* — *Polygonum luxurians*; *f* — *Polygonum persicaria*; ордината — вес мг (для одной особи); абсцисса — сутки.

P. persicaria (весенние растения) и *P. divaricatum*, а *P. aviculare* ничтожно привлекает личинок и жуков щавелевого листоеда даже в весенний период развития растений.

Таблица 2

Привлекательность разных видов *Polygonaceae* для личинок 1-й стадии и жуков *Gastroidea viridula* Deg.

Испытуемые растения	п.	% личинок		п.	% жуков	
		на <i>Rumex</i>	на испытуемом растении		на <i>Rumex</i>	на испытуемом растении
<i>Polygonum sachalinense</i>	167	50.9	49.1	—	—	—
„ <i>persicaria</i>	490	53.0	47.0	32	68.8	31.2
„ <i>divaricatum</i>	294	68.0	32.0	122	73.8	26.2
„ <i>luxurians</i>	346	70.8	29.2	40	80.0	20.0
<i>Rheum compactus</i>	176	93.2	6.8	50	92.0	8.0
<i>Polygonum cuspidatum</i>	150	94.0	6.0	45	66.7	33.3
„ <i>aviculare</i>	499	97.2	2.8	202	87.7	12.3
„ <i>amphibium</i>	427	100.0	0	40	95.2	4.8

Эксперименты с вынужденным питанием личинок щавелевого листоеда, повторенные много раз частью в 1938 г., частью в течение этого сезона, показали, что питание в течение короткого периода тем или иным растением не меняет реакции личинок щавелевого листоеда в отношении выбора пищи. Так, питание их в течение всей первой стадии кисленьким щавелем и двумя видами гречишек ничтожно меняло отношение к ним в последующих стадиях; точно так же питание в течение одной из последующих стадий развития личинок слабо меняло их реакцию в отношении испытуемых растений.

Таблица 3

Значение питания личинок 1-й стадии *Gastroidea viridula* для предпочтения ими кормового субстрата

Испытуемое растение	п.	Выбор растения		п.	Выбор растения	
		при росте всех стадий на Rumex			при питании 1-й стадии на испытуемом растении	
		% на Rumex	% на испытуемом растении		% на Rumex	% на испытуемом растении
Rumex acetosella	106	57.6	42.4	140	55.0	45.0
Polygonum divaricatum . .	294	68.0	32.0	68	67.7	32.3
„ persicaria . . .	140	87.9	12.1	81	86.0	14.0

P. persicaria, использованная в экспериментах, приведенных в табл. 3, была взята в конце августа, когда привлекательность ее была значительно снижена (см. табл. 2).

Изучение продолжительного влияния вынужденного питания показало, что при развитии нескольких поколений на мало привлекательном для листоеда растении тем не менее к нему может возникнуть адаптация. Для опытов с вынужденным питанием была избрана птичья гречишка (*P. aviculare*), которая, как то видно из табл. 2, ничтожно привлекает щавелевого листоеда и в то же время является растением, на котором можно получить несколько поколений этого вида, разумеется при условии особенно тщательного выбора особо свежих растений. Использование птичьей гречишки имело еще то преимущество, что в природе питание этим растением щавелевого листоеда исключено, и потому можно надеяться, что у взятых из природы особей не было адаптаций к этому растению.

Схема экспериментов с вынужденным питанием птичьей гречишкой была следующей. Кладки яиц, полученные от одних и тех же самок (происхождение от одной самки), частью оставлялись на щавеле, частью переносились на птичью гречишку. Развившиеся особи все содержались в одних условиях, где размножались в течение трех поколений. Периодически, в зависимости от момента наступления нужной для испытания стадии развития, часть особей бралась для опытов и, после окончания наблюдений, не использовалась для дальнейшей работы (уничтожалась). Испытывались на трофотаксисы: жуки, только что отродившиеся из куколок и не питавшиеся еще никаким растением, взрослые личинки (в середине 3-й стадии), выросшие на птичьей гречишке и на щавеле, и молодые личинки, только что вышедшие из яиц и, так же как и жуки, не питавшиеся еще вообще.

Эксперименты с личинками последней стадии и с жуками дали сходные результаты; они приведены в табл. 4. Как видно из приведенных цифр, жуки, развивавшиеся в течение очень многих поколений на щавеле,¹ при даче им в одних условиях для свободного выбора щавеля и птичьей гречишки избирают почти все щавель; немногие особи (около 12%), которые вначале начинают питаться гречишкой, также вскоре (через 2—3 часа) покидают ее и переходят на щавель. После развития в течение одного поколения на птичьей гречишке картина несколько меняется: свежее отродившиеся жуки начинают питаться птичьей гречишкой в большем проценте (около 40%), причем не покидают ее. После развития второго поколения на птичьей гречишке, и при даче свежесшедшим жукам на выбор щавеля и гречишки, на птичью гречишку собираются уже около 90% особей, причем насекомые не покидают растения, но явно предпочитают гречишку щавелю.

Точно так же и личинки 3-й стадии в исходном материале предпочитали щавель на 73%, и если начинали питаться на птичьей гречишке, то скоро ее покидали. После развития одного поколения на птичьей гречишке собиралось на ней уже до 35% особей. Через два поколения она предпочиталась и на ней концентрировалось 76% особей, причем, как и в случае с жуками, личинки не только не покидали гречишки, но предпочитали ее щавелю.

¹ Материал по *Gastroidea viridula* происходил с о-ва Трудящихся. (Ленинград), где в течение 5 лет мною велись наблюдения над жизнью этого вида. Известно, что во всяком случае, за этот срок времени, т. е. в течение, примерно, 15 поколений, развитие листоедов было исключительно на конском щавеле, *Rumex confertus*.

Таблица 4

Значение питания *Gastroidea viridula* птичьей гречишкой в течение двух поколений для выбора пищи личинками и жуками

Происхождение материала	п.	Выбор кормового растения			
		Rumex confertus		Polygonum aviculare	
		п.	%	п.	%
Ж у к и					
Все поколения на Rumex confertus . .	202	176	87.7	26	12.3
Одно поколение на Polygonum aviculare .	303	179	59.6	124	40.4
Два поколения на Polygonum aviculare .	305	33	10.7	272	89.3
Л и ч и н к и 3 ст.					
Все поколения на Rumex confertus . .	206	151	73.3	53	26.7
Одно поколение на Polygonum aviculare .	167	108	65.0	59	35.0
Два поколения на Polygonum aviculare .	116	28	24.1	88	75.9

Как видно из табл. 1, рост личинок щавелевого листоеда при питании птичьей гречишкой сопровождается большой смертностью; при питании этим растением погибают в первом поколении около 44% особей, тогда как при питании щавелем и при таком же уходе гибели нет вообще. Таким образом воспитание щавелевого листоеда на птичьей гречишке влечет естественный отбор взятых со щавеля особей. Во втором поколении точный учет смертности личинок произведен не был, но глазомерно может быть отмечена меньшая смертность, чем в первом поколении. Тем не менее и здесь происходил отбор наиболее приспособленных к питанию гречишкой; глазомерно смертность во втором поколении можно определить, примерно, на 20%.

Данные для личинок 1-й стадии, еще не питавшихся никаким растением, несколько отличны (табл. 5). Прежде всего они в исходном материале

Таблица 5

Значение питания *Gastroidea viridula* в течение двух поколений птичьей гречишкой для выбора пищи молодыми личинками 1-й стадии

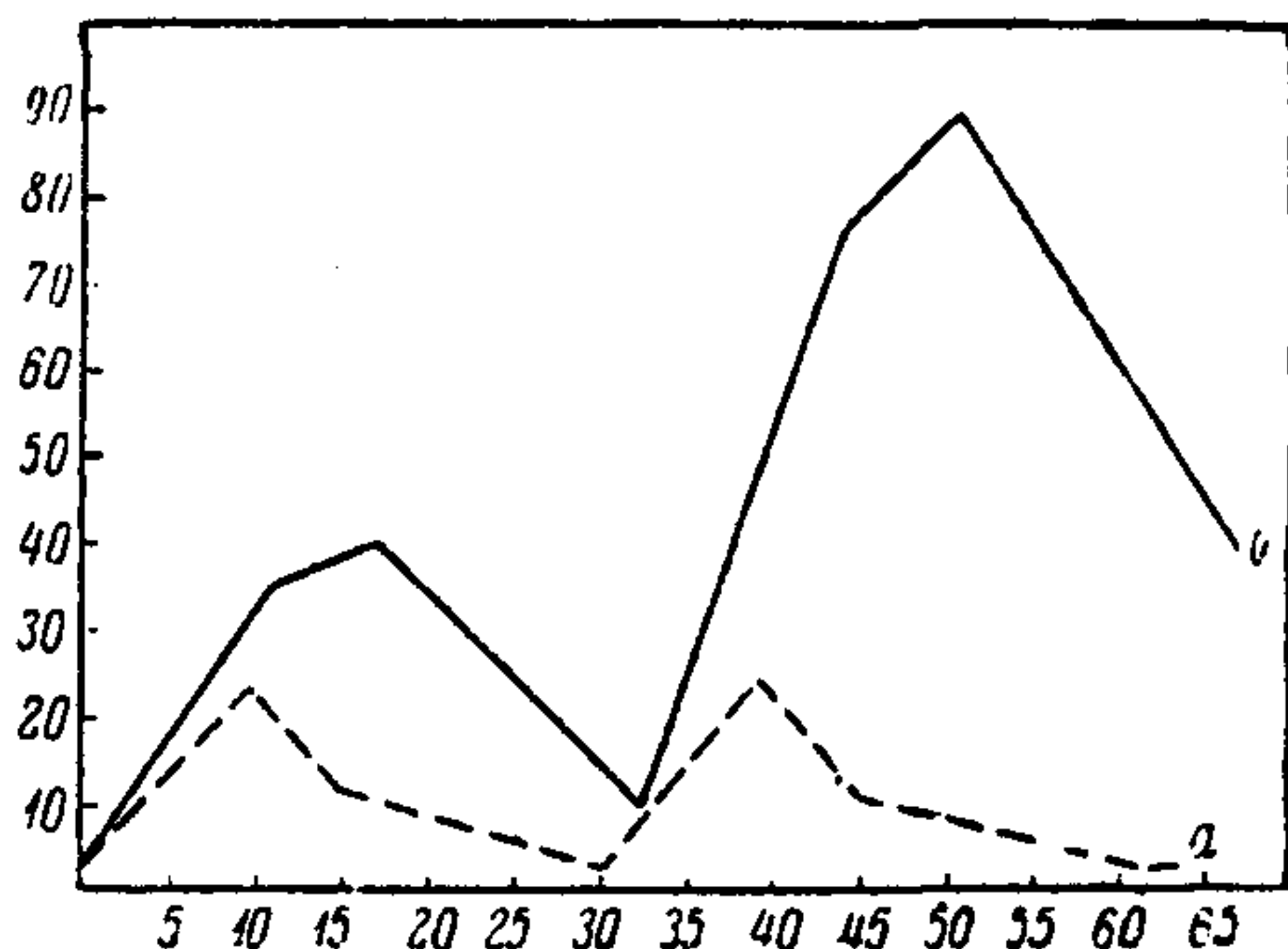
Происхождение материала	п.	Выбор кормового растения			
		Rumex confertus		Polygonum aviculare	
		п.	%	п.	%
Все поколения на Rumex confertus . . .	499	486	97.2	13	2.8
Одно поколение на Polygonum aviculare .	374	334	89.3	40	10.7
Два поколения на Polygonum aviculare .	311	185	59.4	126	40.6

значительно полнее предпочитают щавель; всего 3% особей нормально задерживаются на птичьей гречишке и, как и в предыдущих случаях, также вскоре покидают ее, тогда как около 97% особей сразу выбирают щавель. Развитие первого поколения на птичьей гречишке повышает предпочтительность ее для личинок незначительно, но после питания птичьей гречишкой в течение двух поколений ее избирают около 40% только что отродившихся личинок. Необходимо отметить, что эти личинки были получены от самок, избравших гречишку на 90% во втором поколении.

Сравнивая отношение щавелевого листоеда к птичьей гречишке в разных поколениях при питании *Rumex confertus*, можно видеть, что наиболее ограниченными в выборе пищи являются молодые личинки. С ростом наблюдается некоторое увеличение эврифагии. В период максимума роста, личинки, при свободном выборе, в меньшем проценте и с меньшей скоростью концентрируются на щавеле, хотя заметно предпочитают его другим растениям. У жуков вновь наблюдается возрастание стенофагии, и у молодых личинок, вышедших из яиц, отложенных самками, наблюдается максимум стенофагии, после чего с ростом личинок цикл повторяется (фиг. 2). Из изложенных результатов видно, что адаптация к питанию птичьей гречишкой, при вынужденном питании ею, возникает постепенно и параллельно указанному нормальному циклу пищевых отношений при питании щавелем. Наиболее легко сдвиг трофотаксисов осуществляется в поздних личиночных стадиях и у жуков, наиболее медленно — у молодых личинок. В связи с этим кривая дивергенции трофотаксисов, при вынужденном питании птичьей гречишкой, не нарастает непрерывно, но идет волнообразно в каждом поколении, достигая максимума у жуков и вновь падая на известный минимум у личинок первой стадии.

Из графика (фиг. 2) видно, что наличие вынужденного питания щавелевого листоеда в течение двух поколений птичьей гречишкой, т. е. в течение, примерно, 2 месяцев, ведет к полной дивергенции двух кормовых форм, если судить по их трофотаксисам; жуки второго поколения настолько же предпочитают птичью гречишку, насколько нормально ими предпочитается щавель. Учитывая, что яйцекладка протекает на тех же растениях, на которых кормятся самки, а личинки 1-й стадии относительно мало подвижны, можно говорить о возможности возникновения кормовой формы у *G. viridula* при вынужденном питании уже через два поколения.

Наблюдения над поведением особей, развивавшихся на щавеле и птичьей гречишке, показали, что сближение особей для копуляции стоит в известной мере в связи с дифференциацией обеих групп в отношении выбора пищи. Для таких наблюдений служили жуки, питавшиеся в одном поколении птичьей гречишкой до созревания половых продуктов вклю-



Фиг. 2. Привлекательность щавелевого листоеда (при развитии на щавеле и птичьей гречишке) птичьей гречишкой в течение двух поколений в разных стадиях; падения на минимум соответствуют моменту развития молодых личинок.

Ордината — процент особей, привлекаемых гречишкой, абсцисса — время развития в сутках; кривая а — для щавелевой культуры; кривая б — для особей, питающихся гречишкой.

чительно. Они метились белой краской и выпускались на листья щавеля в плоскую чашку, закрытую стеклом, в которой находилось такое же количество особей щавелевой культуры; чашки ставились в темный термостат в температуру 25° С. Периодически чашки вынимались, и проводился учет состава копулирующих особей. В работе было две чашки: в одну помещались самцы, выросшие на щавеле, и самки, выросшие на щавеле и на птичьей гречишке, в другую — наоборот.

Таблица 6

Спаривание *Gastroidea viridula*, развивавшихся на щавеле и птичьей гречишке

♀♀ воспи- танные на	♂♂ воспи- танные на	Сутки наблюдений			
		1	2	3	Всего
Polygonum	Polygonum	1	0	0	1
Rumex	Rumex	6	17	11	34
Rumex	Polygonum	0	8	3	11
Polygonum	Rumex	2	2	0	4

Бралось равное число зрелых особей каждого пола по 10—15 пар в каждую серию, всего четыре серии, общим числом 110 особей.

Полученные результаты приведены в табл. 6. Из них видно, что из 50 наблюденных соруса (копулировали за время наблюдения не все особи) 35, т. е. 70%, были между особями, происходившими из одной группы; остальные — между самками и самцами, выросшими на разных растениях. Из рассмотрения таблицы видно, что особи, выросшие на птичьей гречишке, были менее активны, чем те, которые выросли на щавеле. Особи, выросшие на птичьей гречишке, были замечены копулировавшими между собою всего 1 раз за 3 дня наблюдений, тогда как копуляция этих же самок с самцами, развивавшимися на конском щавеле, наблюдалась 4 раза, а копуляция самцов, выросших на птичьей гречишке, с самками, выросшими на щавеле, — даже 11 раз. Главным образом, как видно, копулировали особи, происходившие с Rumex. Эти данные также показывают, что самки, развивавшиеся на птичьей гречишке, менее привлекали самцов, как выросших на щавеле, так и на гречишке, по сравнению с самками, выросшими на щавеле. Последний факт, несомненно, связан с физиологическим состоянием самок, выросших на птичьей гречишке: они менее плодовиты и реже и в меньшем числе откладывают яйца, как то выяснилось из наблюдений над яйцекладкой. Во всяком случае, приведенные факты и цифры показывают, что в связи с питанием разными растениями у щавелевого листоеда мыслима дифференциация не только по выбору кормового растения, но также и половой отбор групп особей с разных растений. Существенно отметить, что таковой происходит в связи с физиологическим состоянием особей, в частности со скоростью и полнотой созревания половых продуктов самок.

Факты меньшей полноты созревания половых продуктов самок, питавшихся птичьей гречишкой, заставили обратить внимание на потомство особей, созревавших на последней. Для этого брались свежескормившиеся жуки, развитие которых проходило во всех поколениях на щавеле, и они помещались для созревания половых продуктов на разные виды *Polygonum*. Яйца, отложенные этими особями, изолировались, и выходящие личинки испытывались на предпочтение того растения, которым питались жуки при созревании. Полученные результаты видны из табл. 7.

Таблица 7

Значение питания при созревании половых продуктов для выбора пищи молодыми личинками

Испытуемое растение	Выбор пищи молодыми личинками при созревании жуков					
	п.	на <i>Rumex confertus</i>		п.	на испытуемом растении	
		% на <i>Rumex</i>	% на испытуемом растении		% на <i>Rumex</i>	% на испытуемом растении
<i>Polygonum aviculare</i> . .	499	97.2	2.8	232	91.3	8.7
„ <i>luxurians</i> . .	245	70.8	29.2	141	68.7	31.3
„ <i>divaricatum</i> .	200	68.0	32.0	342	65.4	34.6

Как видно из приведенных данных, для всех трех испытанных растений получены согласные результаты; питание жуков при созревании половых продуктов и во время яйцекладки может сказываться на выборе пищи личинками, которые отрождаются из яиц, отложенных этими самками. Это изменение во всех случаях выражается в сторону повышения числа особей, избирающих растение, которыми питались родители при созревании половых продуктов. Повышение предпочтительности для видов, значительно привлекающих личинок, не велико, но для слабо привлекающего вида, птичьей гречишки, более значительно.

4. ОБСУЖДЕНИЕ ПОЛУЧЕННЫХ ДАННЫХ

Сравнение полученных в настоящей работе результатов с тем, что имеется в литературе, показывает, что факты, найденные Craig-head'ом, Harrison'ом, Sladden'ом, могут быть подтверждены. Нужно, однако, отметить, что у щавелевого листоеда требуется больший срок вынужденного питания, чем то найдено указанными авторами, и после развития только одного поколения нет еще значительного сдвига в выборе пищи у потомства. Наряду с этим надо подчеркнуть, что в сдвиге трофотаксисов у потомства несомненное значение имеет вымирание особей, обмен веществ которых оказался недостаточно приспособленным к измененным условиям питания, и, следовательно, отбор особей определенного физиологического типа. Наряду с этим также существенно отметить, что питание самок при созревании половых продуктов и, следовательно,

изменения в химизме обмена веществ в этот период сказываются также на трофотаксисах отрождающихся личинок.

Оценка работ, отрицающих возможность сдвига трофотаксисов потомства под воздействием измененных кормовых условий у родителей, дает следующее. Результаты Larson'a по исследованию *Bruchus quadrimaculatus*, вероятно, связаны с изучением вынужденного питания только в одном поколении, тогда как получение заметных сдвигов может требовать большей длительности воздействия. Принцип Hopkins'a (1917) также требует дополнения и расширения, помимо ряда других сторон, и в отношении факта длительности воздействия, может быть специфичного. Результаты наблюдений Belyea хотя и вошли в литературу по затронутому нами вопросу (Brues, 1924; Thorpe, 1930), но по существу они не могут обсуждаться, поскольку не были изучены кормовые связи этого вида в природе. Совершенно неизвестно, насколько *Pissodes strobi* предпочитал бы веймутову сосну при жизни на других видах *Pinus*. Возможно, что этот вид сосны, вообще, не является высоко предпочитаемым и жизнь этой смолевки на веймутовой сосне в данных экологических условиях связана просто с отсутствием более подходящего субстрата для питания. Таким образом факты, указываемые Belyea, слишком недостаточны для доводов в ту или другую сторону.

Полученные результаты показывают, что возникновение кормовых форм внутри вида в природных условиях требует изменения не только одного отношения насекомого к кормовому растению или смены трофотаксисов. Так, у щавелевого листоеда для возникновения кормовой формы на птичьей гречишке в природе требуется, чтобы, кроме предпочтения этого растения, насекомые были эвритермичны и эврихумидны и были менее чувствительны к сезонным колебаниям химизма растения или, наконец, имели иной цикл развития и иные биоценотические связи; таким образом необходимы значительно большие сдвиги, чем просто смена трофотаксисов. Можно считать, что легкий сдвиг трофотаксисов у щавелевого листоеда в сторону предпочтения птичьей гречишки не является для этого вида основным фактором для образования кормовой формы, связанной с этим растением, так как более сильными факторами для этого вида являются микроклиматические условия произрастания кормовых растений.

В природе встречается близкий к *Gastroidea viridula* вид *G. polygoni*, питающийся только птичьей гречишкой, но, к сожалению, мало изученный биологически и, тем более, физиологически; тем не менее известные факты из его биологии представляют большой интерес для сравнения с щавелевым листоедом. Этот вид развивается лишь в течение части вегетационного периода, в первую его половину, т. е. тогда, когда происходит интенсивный рост птичьей гречишки. Под Ленинградом он дает всего одно поколение, которое развивается в конце мая, в июне (и начале июля). Вышедшие из куколок жуки начинают питаться птичьей гречишкой, но половые продукты у них не созревают. Спустя некоторый срок (10—15 дней) они уходят в почву и впадают в диапаузу, оставаясь на зимовку, хотя по условиям термического режима у этого вида вполне возможно было бы развитие еще одного, а может быть, и двух поколений. Южнее, например в Полтаве (по Оглоблину), *G. polygoni* дает два поколения, хотя по условиям термического режима мог бы давать четыре поколения.

Как видно, у *G. polygoni*, кроме отличия от *G. viridula* в кормовом растении, имеется отличие также и в цикле развития; в частности,

вторая половина лета и осень, когда птичья гречишка начинает слабо расти и сильно теряет питательность, представляет период покоя в развитии этого вида. Если учесть, что в экспериментальных условиях в осеннее время и в конце лета *G. viridula* вымирает при питании птичьей гречишкой, то, может быть, возможно считать, что использование *G. polygoni*, в качестве пищи, этого растения потребовало также возникновения и адекватного цикла. В экспериментальных условиях диапауза жуков *G. polygoni*, собранных под Ленинградом и полученных из яиц в лаборатории, наблюдалась у всех особей после развития одного поколения.

Вопрос о смене циклов развития при возникновении кормовых форм в природе приводит к так называемым „биологическим видам“, которые, помимо кормовых связей, отличаются цикликой развития и, в частности, формой размножения, как то описывал еще Холодковский для *Chermesidae*. Так, отсутствие амфигонии у форм *Chermes*, например у *Ch. abietis*, развивавшихся на промежуточном кормовом растении, может быть связано с влиянием химизма пищи при созревании половых продуктов. Действительно, данные по влиянию кормовых растений на плодовитость показывают, как то еще раз подтверждено для щавелевого листоеда, что уклонение кормового растения от оптимума ведет, прежде всего, к депрессии половой активности. Таким образом возникновение неполноциклов форм хермесов в эволюции этой группы насекомых могло иметь своей основой действие отбора в связи с разностью химизма кормовых растений и с влиянием химизма кормового растения на половую систему. Точно так же и возникновение неполноциклов форм у других *Aphidodea* может быть связано не только (или даже не столько) с отсутствием основного хозяина, но и с влиянием так называемого промежуточного растения на созревание половых продуктов и, в связи с этим, на выпадение полового поколения. Подтверждением такой возможности являются факты, известные для виноградной филлоксеры (*Phylloxera vastatrix*), — отсутствие полового поколения при питании европейскими сортами винограда (*Vitis vinifera*) и возникновение полового поколения у дочерних особей, перенесенных и выращенных на американском винограде (*V. labrusca*, *V. riparia*, *V. rupestris* и др.). Это все показывает очень сложное и биологически крайне важное влияние питания на половую систему насекомых.

5. ВЫВОДЫ

1. Вынужденное питание щавелевого листоеда в течение нескольких стадий или в одном поколении птичьей гречишкой не ведет к дифференциации трофотаксисов и к предпочтению этого растения видам щавеля.

2. Для возникновения такой дифференциации у жуков и у взрослых личинок достаточно развития, при вынужденном питании птичьей гречишкой, в течение двух полных поколений.

3. Дивергенция реакций щавелевого листоеда к кормовым растениям идет не непрерывно, нарастая по стадиям, но параллельно степени эврифагии разных стадий развития этого вида; наиболее быстро сдвиг трофотаксисов происходит у взрослых личинок и жуков и наиболее медленно у личинок 1-й стадии.

4. Возникновение дивергенции трофотаксисов происходит при посредстве естественного отбора при росте на испытуемом растении;

вынужденное питание птичьей гречишкой ведет к вымиранию, примерно, половины особей щавелевого листоеда в первом поколении.

5. Дифференциация особей, развивавшихся в течение двух поколений на птичьей гречишке, не ограничивается отношением их к кормовым растениям; темпы созревания половых продуктов и половая активность особей, развивавшихся на щавеле или птичьей гречишке, различны, что ведет и к половому отбору форм дифференцированных условиями питания.

6. Наличие специфичной реакции к кормовому растению, которая может осуществиться в экспериментальных условиях, например у щавелевого листоеда, через два поколения при вынужденном питании, в ряде случаев еще недостаточно для возникновения соответствующей кормовой формы в природе. Для возникновения таковой в природе требуется наличие еще ряда изменений в реакции особей на термический режим, условия влажности или изменений во всем цикле развития и биоценологических связях вида.

7. Возникновение биологических форм внутри вида в природе, в ряде случаев, у насекомых может быть понято на основе дифференциации их в связи с условиями питания и в связи с влиянием кормовых условий на половую деятельность. Такое влияние несомненно для виноградной филлоксеры и вероятно, например, для видов *Aphididae*.

Summary

The present work was performed in order to study the rôle of forced feeding during some generations in the change of the food-habits in insects. The common beetle — *Gastroidea viridula* Deg. — was used for this purpose. The culture of *G. viridula* was bred in laboratory from one pair of beetles collected in the early spring of 1939 in nature; the beetles were kept at the constant temperature of 25°. The larvae and beetles were fed with leaves of *Rumex confertus*; after two generations in laboratory were obtained some hundreds of beetles, which were used for the experiments. The forced feeding was performed during three generations with *Polygonum aviculare*; besides these continuous experiments, some other short ones with different *Polygonum*-species and some other plants were conducted. The following summary of the results can be given.

1. The forced feeding of *G. viridula* by *Polygonum aviculare* during some stages of the larval period or during only one generation is not long enough to enable the change of the food-habit of progeny.

2. In order to induce a complete change in the host-selection in beetles of *G. viridula* or in the larvae of the third stage, it is necessary to breed beetles during two complete generations, feeding them with the leaves of *P. aviculare*. In this case more than 75% of larvae and nearly 90% of beetle showed preference to the new food-plant (*P. aviculare*.)

3. The induction of the new food-habit in *G. viridula* during two whole generations shows no direct increase from one generation to the other; the easiest induction of the new food-habit was observed in grown larvae and in beetles of *Gastroidea*, the most euryphagous stages of the life cyclus, but not in the young newly hatched larvae, which in each generation showed a much weaker induction of the new food-habit. They showed however much increased preference of the *P. aviculare* in the second generation than it was observed in the first and moreover in comparison to the preference of this species of *Polygonum* in the original material.

4. The above mentioned arising of the new food-habit in *G. viridula* represents the result of the natural selection of a special physiological type of beetles by feeding with *P. aviculare*; nearly one half of the individuals died out during the first generation, while submitted to the forced feeding; they represent certainly not enough adapted ones for the nutrition on *P. aviculare*.

5. The difference in two types of beetles bred on *Rumex confertus* and on *Polygonum aviculare* was observed, not only in the food-habits, but also in the sexual activity. The intensity of maturation and the sexual activity in both sexes of these two types were different, and beetles of each group preferred for copulation individuals bred on the adequate food-plant but not on a different one. This shows the possibility of sexual selection as a result of the physiological difference induced by the difference in the food-plants in both groups.

6. The arising of a specific reaction to a new food-plant which was observed in *G. viridula* under experimental conditions during two generations, in many cases is not enough for differentiation of a biological race under natural conditions. For a biological race in *G. viridula* adopted to the feeding on *P. aviculare*, besides the preference of this plant, are necessary the changes in their adequate reactions to temperature and humidity or even a complete change of the whole life cyclus.

7. The arising of biological races in some other cases under natural conditions and especially among insects could be understood on the ground of the changed food-conditions, which develop the difference, not only in food-habits of insects, but also change their sexual activity. Such a biological differentiation of food-races exists in *Phylloxera vastatrix* and probably in many other *Aphididae*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

- Bacot A. — The Louse Problem. Proc. Roy. Soc. Med., 10, 1917, pp. 61—94.
- Börner C. — Das Problem der Reblausarten. Verh. Dtsch. Ges. ang. Entomol., 4. Mitglievers., Frankfurt a/ M., 10—13, VII, 1924, p. 33.
- Börner C. — Reblausrassen in Seeligers „Der neue Weinbau“, 1933, pp. 61—72.
- Brues C. — Aberrant Feeding among Insects and its Bearing on the Development of Specialised Food-Habits. Quart. Rev. Biol., II, Baltimore, 1936, pp. 305—319.
- Brues C. — The Specificity of Food-plants in the Evolution of Phytophagous Insects. Amer. Natural., 68, 1924, pp. 127—144.
- Cameron A. — Some Experiments on the Breeding of the Mangold Fly (*Pegomya hyosciami* Panz.) and the Dock Fly (*P. bicolor* Wied.). Bull. Entomol. Res., 7, 1916, pp. 87—92.
- Cameron A. — A Contribution to the Knowledge of the Belladonna Leafminer, *Pegomya hyosciami* Panz., Life-history and Biology. Ann. Appl. Biol., 4, 1914, pp. 43—76.
- Cholodkovsky N. — Ueber den Lebenszyklus der Chermes-Arten und die damit verbundenen allgemeinen Fragen. Biol. Cbl., 20, 1900, pp. 265—283.
- Cholodkovsky N. — Zur Frage über die biologischen Arten. Biol. Cbl., 28, 1908, pp. 769—782.
- Craighead F. — Hopkins' Host-selection Principle as Related to Certain Cerambycid-beetles. Journ. Agric. Res., 22, 1921, pp. 189—220.
- Darwin Ch. — On the Origin of Species by Means of Natural Selection or the Preservation of Favored Races in the Struggle for Life. John Murray, London, 1859.
- [Filipčenko G.] Филипенко Ю. — Биологические виды чермесов и их статистическое различие. Русск. зоол. журн., I, 1916, стр. 261—285.
- Grassi B. e collaboratori. — Contributo alla conoscenza delle fillosserine ed in particolare della fillossera della vite. Roma, 1912.
- Harrison J. — The Inheritance of Melanism in the Genus *Tephrosia* (*Ectopis*) with some Considerations of Unit Characters under Crossing. Journ. Genet., 10, 1920, pp. 61—85.

- Harrison J. — Experiments on the Egg-laying Instincts of the Sawfly, *Pontania salicis* Chr. and their Bearing on the Inheritance of Acquired Characters with some Remarks on a New Principle in Evolution. Proc. Roy. Soc., B, 101, 1927, pp. 115—126.
- Hasebroeck K. — Industrie und Grossstadt als Ursache des neuzeitlichen vererblichen Melanismus der Schmetterlinge in England und Deutschland. Zool. Jahrb. (Physiol.), 53, 1933/1934, p. 411.
- Hopkins A. — Economic Investigations of the Scolytid Bark- and Timberbeetles of North America. U. S. Dep. Agric. Progr. Work., 1917, p. 353.
- Janicki C. — Ergebnisse der neuen Forschungen in Italien über die Biologie der Phylloxeriden. Zool. Cbl., 15, 1908 pp. 353—378.
- Klos R. — Zur Lebensgeschichte von *Tephroclystia virgaureata* Dbld. Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 51, 1901, p. 785.
- [Kozhantshikov I.] Кожанчиков И. — О расах и модификациях филлоксеры (*Phylloxera vitifolii*). Критический очерк. Русск. энтомол. обзор., 30, 1930, стр. 69—77.
- [Kozhantshikov I.] Кожанчиков И. — Роль тепла в развитии и распространении овощных листоедов, *Gastroidea viridula* Deg. и *Phaedon cochleariae* L. Изв. Высш. курсов прикл. зоол., 9, 1939, стр. 5—29.
- [Kozhantshikov I.] Кожанчиков И. — Роль химизма кормовых растений в трофотаксисах и в росте насекомых фитофагов. Зоол. журн., 18, 1939, стр. 806—823.
- Larson A. — The Host-selection Principle as Applied to *Bruchus quadrimaculatus*. Ann. Amer. Entomol. Soc., 20, 1927, pp. 87—91.
- Marchal P. — Le cycle évolutif du Puceron lanigère du pommier (*Eriosoma lanigera* Haus.). C. R. Acad. Sci. Paris, 169, 1919, pp. 211—216.
- Mellanby K. — Diapause and Metamorphosis of the Blowfly, *Lucilia sericata* Meig. Parasitology, 30 (3), 1938, pp. 392—402.
- Nuttall G. — The Systematic Position, Synonymy and Iconography of *Pediculus humanus* and *Phthirus pubis*. Parasitology, 11, 1919, pp. 329—346.
- Pictet A. — Contribution à l'étude de la sélection naturelle et de la protection chez les insectes Lépidoptères. Bull. Soc. Lépid. Genève, I, 1905, pp. 9—30.
- Pictet A. — Influence de l'alimentation et de l'humidité sur la variation des papillons. Mém. Soc. Phys. et Hist. Nat. Genève, 35, 1905, pp. 45—127.
- [Prinz J.] Принц Я. — Об изменении вирулентности у биотипов филлоксеры. Защита раст., 12, 1937, стр. 137—141.
- Roubaud E. — Les conditions de nutrition des Anopheles en France (*Anopheles maculipennis*) et le rôle du bétail dans la prophylaxie du paludisme. Ann. Inst. Past., 84, 1920, pp. 181—228.
- Sikora H. — Zur Kleiderlaus-Kopflausfrage. Arch. f. Schiffs- u. Tropen-Hygiene, 21, 1917, pp. 275—284.
- Sladden D. — Transference of Induced Food-habits from Parent to Offspring. Proc. Roy. Soc., B, 114, 1934, pp. 441—450.
- Thorpe W. — Biological Races in Insects and Allied Groups. Biol. Rev., 5, 1930, pp. 177—212.
- Walsh D. — On the Phytophagic Varieties of Phytophagous Species with Remarks on the Unity of Coloration in Insects. Proc. Entomol. Soc. Philad., 4, 1865, pp. 194—216.
- Walsh D. — On Phytophagic Varieties and Phytophagous Species. Idem, 3, 1864, pp. 403—430.
-