

А. К. Мордвилко.
Видообразование у тлей.

A. K. Mordvilko.
Artbildung bei Blattläusen.

I. Заселение тлями новых растений; переход с более древних на более новые.

В настоящее время тли живут на некоторых папоротниках, из хвойных на некоторых *Taxaceae* (*Podocarpus*), из *Pinaceae* на некоторых *Cupressineae*: *Juniperus*, *Cupressus*, *Thuja* и на многих *Abietineae*: *Picea*, *Abies*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Pinus*, *Larix*; но главная масса их живет на разных покрытосемянных (*Anthophyta*). Разные группы тлей связаны с определенными группами растений, напр., *Adelginae* (*Chermesinae*)—только с *Abietineae*; *Cinarinae* (*Lachninae*)—преимущественно также с *Abietineae* и лишь частью с *Cupressineae*, и лишь некоторые роды их—*Longistigma* Wilson, *Stomaphis* Buckt. с древними деревянистыми покрытосемянными: *Callipterinae* связаны преимущественно с древними деревянистыми покрытосемянными: *Salicaceae*, *Betulaceae*, *Hamamelidaceae*, *Myricaceae*, *Juglandaceae*, *Fagaceae*, *Ulmaceae* и другими, и лишь отдельные роды с хвойными (*Neophyllaphis* Takah. с *Podocarpus*, *Mindarus* с *Abies* и *Picea*). *Aphidinae* встречаются на самых различных растениях: папоротниках, некоторых хвойных, но главным образом на покрытосемянных, как на древних типах, так и на новых. Ближайшие предки тлей (*Archescytinidae* Till., *Permopsyllidae* Till.) существовали уже в пермский период, когда еще не было многих групп растений, на которых теперь живут тли; и вообще растения, на которых теперь живут тли, появлялись в истории земли в разное время, одни раньше, другие позже. Если в настоящее время тли встречаются на растениях различного возраста вплоть до самых поздних, каковы, напр., сложноцветные, то это значит, что тли с более древних растений переходили на более поздние и здесь видоизменялись в новые формы.

Мы видим часто и в настоящее время, что один и тот же вид тлей живет на разных растениях, принадлежащих к разным группам, некоторые из коих оказываются более древними, другие—более поздними

Зеленые *Macrosiphum* Pass. связаны преимущественно с *Rosaceae* (*Rosales*, по Н. И. Кузнецову, относятся к промежуточным растительным типам), и напр., *M. gei* Koch живет преимущественно на стеблях *Geum urbanum*, но встречается также и на зонтичных *Anthriscus* и *Chaerophyllum*, а зонтичные относятся к новейшим растительным типам. Можно думать, что *M. gei* Koch с *Geum* переходит на указанные зонтичные, но здесь еще не видоизменился в особую форму. *Aphis medicaginis* Koch живет преимущественно на мотыльковых, но встречается и на ряде других, более поздних растений: *Salvia*, *Gossypium*, *Hibiscus* (*Malvaceae*); *Longistigma caryae* Harris живет на ветвях *Carya*, *Juglans nigra*, *Platanus occidentalis*, *Quercus marilandica*, но встречается и на более поздних растениях, как липа, клен.

Если близкие виды или роды тлей встречаются один на более древних растениях, а другой на более новых, то мы можем думать, что пока не появились более новые растения, тли жили на более древних и лишь, с появлением новых подходящих растений стали переходить на последние и здесь со временем видоизменились в новые виды или даже роды. Род *Chaitophorus* Koch первоначально был связан только с *Salicaceae*, но когда появились клены, то некоторые виды (или вид) перешли и на них, но здесь слегка видоизменились (напр., эмподиальные волоски под коготками из щетинкообразных стали лопатообразными) в род *Chaitophorinella* v. d. Goot, который дальше, в свою очередь, распался на несколько видов. В трибе *Pemphigae* род *Asiphum* Koch живет на концах побегов и частью на листьях осины (*A. tremulae* L.), на концах побегов серебристого тополя (*A. varsoviense* Mordv.). Лишь от этого рода мог произойти род *Prociphilus* Koch¹⁾, который живет на некоторых *Pomoideae*: *Crataegus* (*Pr. crataegi* Tullgr.), *Pirus* (*P. kuwanae* Monzen), на *Acer saccharinum*, на некоторых *Oleaceae* (*Fraxinus excelsior* и другие виды) и т. д., но эти растения относятся частью к промежуточным типам, (*Pomoideae*, *Aceraceae*), частью к новейшим (*Oleaceae*). В трибе *Pemphigae* род *Asiphum* Koch вообще наиболее примитивен, и от него могли произойти *Thecabius* Koch (на *Populus* группы *nigra*), *Pachypappa* Koch и *Pachypapella* Baker на разных тополях (появились соковые бугорки), *Pemphigus* Hart. (также на тополях группы *nigra*). Роды *Eucraphis* Walk. (*E. betulae* Koch) и *Calaphis* Walsh (sector radii исчез или исчезает—вторичное явление) живут на листьях берез; к ним близко примыкают, хотя на первый взгляд и кажутся различными (сильное развитие соковых трубочек), роды *Drepanosiphum* Koch и *Drepanaphis* Guercio, живущие на листьях кленов. На клены тли могли перейти только с берез и т. д.

Правда, часто трудно связать, какое растение более древнее, какое более позднее, потому что в каждом отряде могут быть и древние растения и более поздние, а для суждения об этом в каждом отдельном случае

¹⁾ У крылатых *Prociphilus media* передних крыльев из двуветвистой стала простой; соковые бугорки отсутствуют так же, как и у *Asiphum*.

геология пока дает мало материала. Кроме того, более древние растения для определенного вида или рода тлей могут оказаться более новыми, если эти растения вторично проникнут в те местности, где живет данный вид тлей и окажутся подходящими хозяевами для него. Человек, культивируя в каких-либо местностях растения из далеких стран, также дает иногда возможность местным видам тлей перейти на эти растения. Так, напр., в Европе на картофель (родина Ю. Америка) переходят *Aulacorthum pelargonii* Kalt., *Myzodes persicae* Sulz. (первичный хозяин *Persica*), *Aphis gossypii* Glow. (*frangulae* Kalt.), на табак (родина Ю. Америка) особенно нападает *Myzodes persicae* Sulz., на подсолнух (родина также Ю. Америка) нападают *Anuraphis helichrysi* Kalt. (первичный хозяин *Prunus* и *Persica*), *Aphis fabae* Scop. (первичный хозяин *Econymus*, частью *Viburnum*), *Myzodes persicae* и другие. Вместе с растениями человек широко распространил некоторые виды тлей, напр., *Myzodes persicae* вместе с комнатными и оранжерейными растениями, и эти тли в новых местностях могут переходить на новые растения.

II. Направленные мутации и отбор.

Еще Дарвин указал, что перемена условий жизни влечет за собой наследственные изменения в строении. Так, португальский домашний кролик (самка с детенышами), оставленный в XV столетии на острове Порто-Санто (близ Мадеры), изменился там в особую форму, которая уже не скрещивается с домашним кроликом в Англии (Дарвин, Прируч. животные, гл. IV). Точно так же андалузские лошади сильно изменились в Пампасах и в Пуно-Пони (гл. II.) При одомашнении животных и культуре растений также создается почва для изменений в наследственном веществе зародышевых клеток. Такие внезапно наступающие наследственные изменения называются мутациями, а особенности, передающиеся по наследству, благоденными или прирожденными, в противоположность ненаследственным изменениям, вызываемым непосредственным воздействием внешних влияний на сому развивающегося организма, которые называются соматиями. Мутации могут вызываться и искусственно, если действовать на организм в тот или иной период его жизни или развития какими-либо лучами, радием, или подвергать воздействию измененной температуры и т. д. Однако, мутации, появляются и при обычных условиях в так называемых чистых линиях, как это было, напр., у Иогансена с его бобами (фасолью).

Мутации могут быть различными—доминантными или рецессивными, касаться различных органов и иметь различное значение для организма, т. е. быть полезными, безразличными, вредными и даже летальными. О летальных и вредных не приходится говорить, зато интересно выяснить судьбу полезных мутаций, их шансы на сохранение. Предположим, что новая особенность доминантна. При скрещивании такой особи с обычной, лишенной этой особенности, все потомство (гибриды)

окажется или с этим признаком или каким-либо промежуточным. При скрещивании между собою гибридов получится четверть гомозиготов с доминантными признаками, две четверти гетерозиготов, которые дальше будут расщепляться, и четверть гомозиготов с рецессивным признаком. Если же гетерозигот скрещивается с обычной особью, то потомство на половину будет состоять из гетерозиготов, наполовину из гомозиготов с рецессивным признаком. Во всяком случае, количество особей с новой доминантной особенностью будет все увеличиваться, особенно если иметь в виду, что и животные, и растения обычно держатся в местах своего происхождения. Рецессивная, но полезная особенность также имеет шансы на сохранение, хотя в общем меньшие, чем доминантная. Первое поколение (гибриды) не будет отличаться от родителя, не обладающего таковой особенностью, и, значит, в отношении выживания будет стоять в таких же условиях, как родитель. Но потомство гибридов (гетерозиготов) при скрещивании между собою даст уже четверть гомозиготов с рецессивной особенностью; таким образом, число особей с этой особенностью несколько увеличится.

Большую часть мутации оказываются незначительными, напр., некоторые мутации в чистых линиях фасоли у Иогансена отличались лишь тем, что немного изменялась средняя величина бобов (у «длинной» мутации немного возросла длина, а у «широкой» длина немного уменьшилась, а ширина немного увеличилась). Но могут-ли незначительные мутации быть полезными, иметь селекционное значение? Ведь мы исходим из определенных видов, с рядом определенных особенностей, видов, которые существуют, которые, поэтому, более или менее приспособлены к условиям своего существования. И вот, если какая-либо особенность изменится, хотя бы и очень незначительно, в сторону более полезного, то это едва-ли будет бесполезно для организма. Но дело не ограничивается однократной мутацией: раньше или позже в ряду поколений с данной особенностью возникает новая мутация, при чем та же особенность изменится еще больше в том же направлении, хотя, конечно, могут возникать и другие мутации, касающиеся других органов или того же органа. Что новые мутации идут в том же направлении, как и предыдущие, это, повидимому, обычное явление в природе, и без этого было бы совершенно невозможно выведение человеком новых пород домашних животных и культурных растений. Человек вывел разные породы голубей: дутышей, павлиньих или веерохвостых, короткоклювых турманов, гонцов и т. д. Путем одной мутации дикого сизого каменистого голубя (*Columba livia*) никак не может произойти большой английский дутыш или веерохвостый голубь с 25—40 рулевыми перьями (у веерохвостых голубей от 14 до 42 рулевых перьев вместо 12). Значит, в каждой чистой линии голубей было много мутаций, и каждая следующая мутация не могла возникнуть без предыдущей. Следовательно, в чистых линиях голубей имеются определенные направления мутаций. Дальше, если из одного дикого вида человек вывел разные породы, то из этого следует, что у дикого голубя при его одомашнении получались разные мутации—одни

касались зоба, длины ног, другие—числа рулевых перьев и т. д., а последующие мутации шли уже в раз обозначившемся направлении и, наконец, становились заметными для человека. Конечно, в природе многие направления мутаций были бы не жизнеспособны и погибли бы, человек же сохранил их и, поддерживая чистые линии, накапливал их больше и больше. В искусственном отборе человек отбирает не только чистые линии, но и последовательные мутации в этих чистых линиях: без этого было бы невозможно улучшение пород животных или сортов растений. Мутации могут касаться не только усиления, возрастания особенности, но также и ее уменьшения, напр., уменьшения влыва у короткоклювых турманов. Так же, как с голубями, дело обстоит и с другими домашними животными и культурными растениями.

Способность организмов изменяться дальше в раз обозначившемся направлении отмечена уже Дарвином. В «Прирученных животных и возделанных растениях», гл. XXI, есть подзаголовок «Признаки продолжают изменяться в том же направлении, в котором они уже изменились». В соответствующем месте Дарвин говорит: «само по себе вероятно, что, если орган изменялся каким-либо образом, он опять будет изменяться совершенно таким же образом, если условия, прежде побудившие его к перемене, остаются, настолько мы можем судить, теми же. Это или подразумевается или прямо признается всеми садоводами; если садовник замечает один или два лишних лепестка в цветке, то он может быть уверен, что через немного поколений ему удастся развести махровый цветок, наполненный лепестками... М-р Шериф, который успешнее кого-либо разводил новые сорта пшеницы, замечает: «хорошую разновидность можно считать предвестником другой—лучшей». Саженере, говоря об усовершенствовании фруктовых деревьев, замечает, что самое важное начало есть следующее: «чем больше растения удалились от первоначального типа, тем больше они стремятся удалиться от него».

Крайне интересны и важны опыты Иоллоса (1930—32) с получением направленных мутаций у *Drosophila melanogaster*. Для оплодотворения и откладки яиц дрозофилы помещались в термостат с температурой 25°; затем мушки удалялись, личинки через 5 суток переносились в температуру 35—36°, а через 15—23 часа опять в температуру 25° и там оставались до развития мушек. При этом погибал большой процент личинок, а часть мушек оказывалась бесплодной, но зато возрастало число мутирующих особей: на 50.000 мушек появилось свыше 100 мутаций. Мутации касались цвета глаз, окраски груди и крыла, и были наследственными. Когда мутанты и затем новые поколения мушек подвергались таким же операциям, то появлялись новые мутации, которые шли в том же направлении, как первые: глаза, первоначально красные, делались более светлыми, а scutum груди более темным; наконец получились мутации с белыми глазами, а другие (ebony)—с черными scutum и грязно-серой головой и брюшком. Результаты своих опытов Иоллос применил к объяснению ортогенетических явлений в эволюции животных.

Практика выведения пород домашних животных и растений, и опыты Иоллоса стоят в полном согласии друг с другом. У одного и того же вида могут появиться разные мутации, касающиеся разных наследственных факторов или генов, и они могут послужить основанием для целых рядов последующих мутаций; но выживут и сохранятся лишь те ряды, которые окажутся соответствующими внешним условиям существования, т. е. полезными для организмов. Естественный отбор не устраняется, не низводится на второстепенное место, как в ортогенезе Эймера, но сохраняет полное значение как единственный направляющий фактор в эволюции форм. Однако, рядом с полезными особенностями могут возникать и безразличные; это может происходить уже потому, что изменение какого-либо наследственного фактора или гена затрагивает не одну особенность или признак организма, а часто целый ряд их, и если одна особенность может быть полезной, то другая, связанная с ней,—безразличной; кроме того, путем мутаций могут возникнуть и вообще безразличные особенности, сохраняющиеся более или менее продолжительное время. Может-быть, с этой точки зрения следует рассматривать многие так называемые элементарные виды ботаников, в тех случаях, когда нельзя установить, что каждый из этих видов живет в несколько отличных условиях существования; возможно, что сюда же относятся различные наследственные окраски *Helix hortensis*, которые могут встречаться в одних и тех же условиях жизни, в одной и той же местности. Однако, при изменении внешних условий жизни, одни прежде безразличные особенности могут оказаться полезными, другие—вредными, а тогда и проявится действие отбора.

Внешние условия вызывают направленные мутации, но эти последние могут быть полезными, безразличными и вредными; выживают и сохраняются преимущественно первые; таким образом получается ряд возрастающего приспособления органа или органов к внешним условиям.

III. Расхождение форм и эволюция у тлей.

После этих замечаний возвращаемся к тлям. Предположим, что какой-либо вид перешел на новое растение или вообще в новые условия существования, которые для него оказались подходящими. Едва-ли на новом растении все условия жизни будут такие же, как на первоначальном. И вот, если появится мутация, которая поставит вид в более точное соответствие с новыми условиями жизни, хотя бы она была и очень незначительной, она все же сможет сохраниться. Когда же затем будут возникать новые мутации в том же направлении, то вид станет в еще лучшие условия существования; полезная особенность может упрочиться, возрастет число особей с этой новой особенностью, и появится новая систематическая форма, которая со временем вытеснит на новом растении прежнюю форму, как менее приспособленную, ибо им придется жить в одних и тех же условиях, в одних и тех же местах. Некоторые особенности могут быть хорошо заметны, и тогда легко может быть

выяснено их значение, напр., длина хоботка, строение конца голени и лапок, длина ног, форма тела; другие же могут касаться таких органов, на которые систематики вообще не обращают внимания: строения челюстных щетинок, состава секрета слюнных желез, а между тем эти особенности могут быть связаны с другими, на которые уже и систематики обращают внимание, напр., с величиной отдельных члеников усиков.

Если на новое растение тли перешли когда-то с более древнего и впоследствии видоизменились здесь в особую форму, то почему они не продолжают и ныне переходить на это новое растение? Ведь если бы они продолжали переходить, то мы наблюдали бы смешение на одних и тех же местообитаниях двух различающихся между собою форм, чего в действительности не наблюдается. Это происходит, вероятно, потому, что виды не остаются на одной ступени организации, но беспрерывно меняются, все более приспособляясь к своим условиям жизни. Если вид изменился на новом растении, то он не остался без изменения и на прежнем, более древнем, а изменился и на нем, хотя, может-быть и не так сильно, как на новом растении, но все-таки настолько, что уже не может переходить на новое растение.

На новом растении, в определенных на нем местообитаниях (на концах побегов, на ветвях, стеблях, нижней и верхней поверхности листьев и т. д.) встречается лишь какой-либо один вид тлей, и это вообще является правилом. Бывают лишь кажущиеся исключения; напр., на одних и тех же стеблях *Lathyrus odoratus* одинаково встречаются и *Acyrtosiphon onobrychis* Boyer de F. (*pisi* Kalt.) и *Megoura viciae* Kalt. Первая из этих тлей живет также на *Vicia sativa*, *V. cracca*, *Ononis*, *Medicago*, *Onobrychis*, *Pisum sativum*, а вторая на них не встречается, но, с другой стороны, живет на *Faba vulgaris*, на котором отсутствует *A. onobrychis*. Ясно, что оба вида произошли применительно к разным условиям жизни.—На нижней поверхности листьев берез встречается несколько видов группы *Callipteren*, принадлежащих частью к разным родам; каждый из них характеризуется специальными условиями местообитания. В Уссурийском крае на побегах одних и тех же видов дубов встречаются *Pterochlorus roboris* L. и *P. tropicalis* v. d. G., но оба они распространены различно: *P. tropicalis* связан преимущественно с юго-восточной Азией, заходя на север до Уссурийского края, и совершенно отсутствует в Европе. Очевидно, обе формы развивались хотя и из общей основы, но в разных местностях и, значит, применительно к разным дубам и к разным условиям жизни, и уже впоследствии встретились в одной и той же местности и даже на одних и тех же дубах. Вообще же в сходных или одних и тех же местностях (условиях жизни) скорее могут встретиться виды разных групп, чем виды одного и того же рода и, особенно, близкие виды. Это происходит, очевидно, потому, что из одной и той же основы в одних и тех же условиях жизни может развиться лишь одна форма, более или менее приспособленная к данным условиям. Правда, могут возникать разные

мутации и разные направления мутаций, но лишь определенные направления и определенные особенности органов (хоботка, челюстных щетинок, слюнных желез, ног) могут отвечать данным условиям жизни, и лишь эти направления будут сохраняться и упрочиваться.

Иногда у тлей встречаются две формы вида, иногда встречающиеся в разных местностях. Так у *Megoura viciae* Kalt. хвостик бывает или бурый или светлозеленый. Правда, обе формы частью различно распространены: форма с бурым хвостиком—в Германии, северной и средней полосе европейской части СССР, в Сибири, на Алтае, а с зеленым хвостиком—на юге и юго-востоке Европейской части СССР, в Великобритании. Поэтому можно думать, что обе они обособились в разных местах и применительно к несколько отличающимся условиям жизни. То же, повидимому, относится и к *Macrosiphum funestum* Macsch. (на концах побегов *Rubus*): в Италии водится бурая форма, в Закавказьи зеленая. Но у *M. rosae* L. в одних местностях, хотя и в разных местах, кроме обычной зеленой формы, встречается еще бурая, что является наследственной особенностью, потому что иногда целые колонии состоят из бурых особей. Бурая окраска, конечно, более позднее явление, но оно не изучено: неизвестно, связана ли окраска с определенными видами роз, и может ли одна окраска переходить в другую. У переселенцев *Geocica utricularia* Pass. (на корнях злаков) волоски на теле и частью на усиках большею частью оканчиваются лопаточками и загнуты над телом назад; иногда бывают и простые щетинистые волоски и чешуйчатые, а иногда только щетинистые. Конечно, первоначально волоски были только щетинистые; чешуйчатые волоски могли появиться только мутационным путем, но имеют ли они какое-либо значение при жизни в земле на корнях злаков? Развиваются ли те или другие волоски при всяких условиях или же только при определенных? Все это еще не исследовано.

Очень интересно рассмотреть вопрос о двух формах крылатых эмигрантов *Anoesia corni* Fabr. в Европе: 1) пепельной или коричневатой, с черным трапециевидным пятном на брюшке, и 2) зеленой с зеленым брюшком; обе формы, кроме окраски, отличаются рядом других признаков, особенно числом ринарий на усиках, и величиной тела. Обе формы появляются вместе на соцветиях, концах побегов и на нижней поверхности листьев *Cornus sanguinea*. Не установлено, происходят ли те и другие эмигранты от особых основательниц или от одних и тех же, и насколько эти особенности наследственны. Мы можем принять, что первоначальная форма эмигрантов была с черным пятном на брюшке, потому что такими же оазываются и полоноски; в таком случае зеленые эмигранты—позднейшее явление. Интересно, что у северо-американской *A. cornicola* Walsh эмигранты уже только зеленые, хотя полоноски остаются с черным пятном на брюшке; как будто и в Европе идет процесс замещения эмигрантов с черным пятном эмигрантами с зеленым брюшком. Если форма с зеленым брюшком возникла мутационным путем, то должны существовать два ряда форм:

один с обычными эмигрантами и другой с зелеными, хотя бы другие поколения и были почти не отличимы. В таком случае необходимо в каждом ряду провести последовательное воспитание всего ряда поколений, начиная с отдельных основательниц и кончая новыми основательницами и эмигрантами; а пока этого не сделано, нет уверенности в том, что половые особи того и другого ряда осенью не скрещиваются между собой и не дают гибридов-основательниц. Пример с *Anoecia corni* интересен в следующем отношении. Несомненно, что *Anoecia* перешла на *Cornus* (секции *Thelicrania* и подсекции *Amblycarium* Köhne) с каких-то более древних растений (*Umbelliflorae*, куда относятся и *Cornaceae*, рассматриваются Н. И. Кузнецовым, как один из новейших растительных типов), хотя мы пока и не можем сказать, с каких именно, перешли с крылатой формой, имеющей черное пятно на брюшке. В С. Америке у *A. cornicola* Walsh. эта форма эмигрантов уже заменилась зеленой, а в Европе этот процесс еще как бы в движении. Если же допустить, что зеленая форма замещает другую форму, то необходимо выяснить, какие же преимущества представляет первая.

На нижней поверхности листьев вязов *Ulmus campestris* и *U. montana*, а в Уссурийском крае и Японии — их заместителей *U. japonica* и *U. montana* subsp. живут по нескольку видов *Eriosoma* Leach и *Tetraneura* Hart. *Eriosoma patchiae* Börn. в Европе и *E. phoenax* Mordv. на Кавказе и в Туркестане сосут на концах побегов и нижней поверхности листьев, при чем междоузлия укорачиваются, а листовые черешки изгибаются и листья слегка сморщиваются. *E. ulmi* L. вызывает следующую деформацию: одна из половин листа (по одну сторону от продольной жилки) заворачивается трубкообразно вниз, иногда почти параллельно длине листа, иногда наискось, и слегка вздувается, особенно по середине длины; трубка широко открыта и на концах, и по длине. От сосания *E. lanuginosum* Hart. лист выпячивается вверх, а внизу мешок открывается наружу, слегка закручивается: получается род вполне замкнутого мешка; в Уссурийском крае соответствующая форма производит широко открытые вниз мешочки.

Из рода *Tetraneura* Hart. вид *T. pallida* Halid. (подрод *Gobashia* Mats.) производит сидячие толстостенные галлы — мешочки с волосистыми стенками, преимущественно у средней жилки листа: *T. ulmi* Deg. производит на листе между боковыми жилками стебельчатые мешочковидные галлы величиною от горошины до семени фасоли; на Дальнем Востоке, кроме этого вида, довольно сходные галлы производит еще *T. hirsuta* Baker*). — *T. rubra* Licht. производит мешетчатые, величиной с лесной или грецкий орех, с неровными стенками, короткостебельчатые галлы красного или желтого цвета. Все виды *Tetraneura* имеют общее происхождение, равно как и виды *Eriosoma*.

*) Одновременное нахождение сходных галлов двух близких видов может объясняться в данном случае лишь тем, что виды произошли в разных местностях и на различных вязах и лишь позднее оказались в одной и той же местности.

Как могло произойти расхождение форм? Первоначальная *Eriosoma*, вероятно, жила на концах побегов вязов и отчасти на нижней поверхности листьев, как теперешняя *E. patchiae*. Это наименее совершенная (с точки зрения полезности для тли) форма взаимодействия с растением, потому что ослабляется и почти гибнет верхушка побега и если летом не образуются новые побеги, то тлям почти нельзя жить в это время года. Путем мутации от такой эриозомы отделилась форма, которая была связана только с листовой пластинкой, а эта форма в свою очередь распалась на две: *E. ulmi* и *E. lanuginosum*, т. е. у нее появились мутации двоякого рода — одна в сторону *ulmi*, а другая в сторону *lanuginosum*; дальше новые мутации шли в том же направлении, пока не получились новые видовые формы. Конечно, закрытые мешки *E. lanuginosum* возникли не сразу, а первоначально были снизу открыты, как у уссурийской формы этого вида. Из этого мы видим, как иногда новые мутации сразу же находят себе «место» в экономике природы, так как каждая форма галлов есть «особое место» в ней, особые условия жизни; исходные мутации, в данном случае были полезны и поэтому послужили исходной формой для рядов мутаций. Лишь у *E. lanuginosum* совершенно закрытые мешки-галлы. Эта форма галлов наиболее совершенна, т. е. наиболее полезна для тлей, так как сюда не может проникнуть целый ряд врагов тлей, и эта цель достигается тем лучше, чем раньше и чем полнее закрывается галл. Специфичность галлов обуславливается, вероятно, в первую очередь специфичностью секрета слюнных желез (может быть, также строением челюстных щетинок?); таким образом, мутации должны были касаться тонкого строения слюнных желез, иначе говоря, соответствующих наследственных факторов (генов, зачатков наследственного вещества) этих органов.

Все эти соображения применимы и к роду *Tetraneura* Hart. Первоначально галлы были открытыми и не имели вполне определенной формы. Первые мутации (факторов слюнных желез, лапок) шли здесь в направлении подродов *Gobaishia* и *Tetraneura*, а в последнем дальнейшем обозначались мутации в направлении группы *T. rubra* L. и *T. ulmi* Deg., наконец, в последней группе — в направлении современных видов. Если один вид сосет у срединной жилки, а другой — между боковыми жилками, то, очевидно, у тех и у других имеется различное устройство органов принятия и усвоения пищи, различен секрет их слюнных желез и т. д. Раз обозначившись, каждый вид дальше изменяется по своему, при чем не все его особенности могут быть легко приведены в связь с условиями его жизни. У всех бескрылых *Tetraneura* лапки становятся одночлениковыми, но в подроде *Gobaishia* Mats. задние лапки еще двухчлениковые; спинные железистые группы различны не только в двух подродах, но и у каждой группы подрода *Tetraneura* и даже у отдельных видов. Подроды, группы и виды отличаются и по относительной длине члеников усиков, по числу ринариев на отдельных члениках, по длине, форме и числу волосков на разных частях тела, напр., на последнем брюшном сегменте.

В своей основе происхождение пород голубей из одного дикого вида и расхождение видовых форм в роде *Tetraneura* или *Eriosoma* совершенно сходны, но в одном случае направления мутаций выживали, потому что они соответствовали интересам человека, а в другом выживали, потому что они соответствовали условиям жизни в природе. Если бы породы домашних голубей были предоставлены самим себе, то почти нет сомнения, что они погибли бы, так как их особенности т. е. соответствующие направления мутаций, отбирались не в соответствии с условиями жизни в природе, а по совершенно другим основаниям. Во всяком случае, разнообразие пород домашних животных показывает, что могут появляться и накапливаться дальше в том же направлении разные мутации, но что очень многие из них не находят себе места в экономии природы и устраняются; сохраняются лишь немногие и именно те, которые отвечают какому-либо специальным условиям жизни или, иначе, находят свое место в экономии природы. И естественный и искусственный отбор устраняют одни направления мутаций и сохраняют другие. Но мутации не только нарастают в уже обозначившихся определенных направлениях: в этих направлениях появляются и совершенно новые мутации, касающиеся других особенностей строения, которые начинают собою новые направления. Прежние систематические единицы начинают распадаться на ряд новых, более мелких. Единственное отличие между породами домашних животных и видовыми формами в природе состоит в том, что в первом случае не отбираются направления мутаций, ведущие к физиологической или биологической изоляции форм, а во втором эти направления отбираются, иначе расходящиеся формы непрерывно скрещивались бы между собою.

Раз появившись или изменившись, какой-либо орган или особенность продолжает изменяться и дальше в том же направлении. Этот процесс продолжается и тогда, когда вид, у которого появилась данная особенность, уже распался на ряд новых. У тлей, сосущих на гладких поверхностях, особенно в подсемействе *Aphidinae*, конец голени с внутренней стороны выпячивается в виде подушечки, и эта часть голени при действии мускула сгибателя лапы может действовать в качестве присоски. У таких тлей можно обрезать концы лапок, и они все же будут ползать по стеклу не только в горизонтальной плоскости, но и вверх, и спиной вниз; очевидно, в этом случае лапы отчасти теряют свое значение и могут стать короче и меньше. Особенно далеко этот процесс редуции лапок зашел у *Mastopoda pteridis* Oestl., и *Atarsos* Gillette, сосущих на листочках папортников; у них лапка редуцирована до степени очень маленького придатка. У тлей же, сосущих на неровной поверхности побегов, стволов, корней этого не могло бы случиться, потому что они удерживаются на субстрате только при помощи коготков и твердых волосков или щетинок на конце голени. Для таких тлей редуция лапы была бы губительна. Мутации в направлении укорочения и уменьшения лапок могли происходить и у этих тлей, но эти мутации, как вредные при жизни на неровной поверхности,

устранялись естественным отбором. У тлей, сосущих на неровной поверхности побегов, стволов и корней, хоботок удлиняется, а последний членик его, кроме того, суживается и заостряется в конце (последнего явления нет лишь у тлей, сосущих на корнях злаков, хотя хоботок и у них удлиняется). Хоботок такого устройства, конечно, полезен при жизни на неровной поверхности, и мутации, ведущие к соответствующему изменению хоботка, упрочивались естественным отбором; хоботок удлинялся больше и больше, а в роде *Stomaphis* Buckt., сосущем в трещинах коры некоторых древних деревянистых растений (тополей, дубов, вязов, *Juglans*, *Liquidambar* и др.), он, повидимому даже вышел за пределы полезного: у этого рода хоботок в $1\frac{1}{2}$ —3 раза превосходит длину тела (в покое сперва идет под брюшком назад, затем подымается вверх и идет над брюшком вперед; при сосании же он направлен вперед), и повидимому маневрировать таким хоботком не очень-то удобно. Может быть, этим и объясняется тот факт, что колонии *Stomaphis* вообще крайне редки и спорадичны.

Так называемые соковые бугорки или трубочки (siphones) у тлей служат для выведения наружу экскрета, каковым у тлей несомненно является восковидное вещество, откладывающееся в особых «жировых» влечках. На конце бугорков или трубочек имеется плоская крышка, с дуговидной полулунной щелью, выпуклая сторона которой обращена вперед; совнутри и снизу в выпуклой части крышки прикрепляется мускул, идущий вниз и немного назад и другим концом прикрепляющийся к брюшной стенке соответственного брюшного сегмента (один из спиннобрюшных мускулов). При сокращении мускула, крышечка оттягивается внутрь, а при одновременном сжатии брюшка через получившееся отверстие выдавливаются наружу восковые массы, которые на воздухе быстро затвердевают. В общем роль сифонов та же, что и роль спинных железистых групп, выделяющих пучки нитей восковидного вещества; поэтому эти образования и замещают друг друга и, при сильном развитии одних, недоразвиты другие. В разных группах тлей сифоны появляются независимо, самостоятельно, отчего и происходит, что в одном и том же подсемействе *Callipterinae* они сидят в одних группах (*Callipterina*, *Chaitophorina* и др.) по бокам 6-го брюшного тергита, а в других (*Siphina*) по бокам 5-го, или даже в одной и той же группе *Hormaphidina* у одних форм (*Hormaphis*) на 6-м брюшном сегменте, а у других (*Glyphinaphis* и др.)—на 5-м. В некоторых группах тлей сифоны совершенно не появлялись (*Chermesidae*, некоторые *Pemphiginae*). Первоначально появляются сифоны в виде щелей, от одной (выпуклой) губы которых отходит спинно-брюшной мускул, но, раз появившись, они развиваются и дальше, при чем в разных группах по разному; у *Lachninae* они принимают вид больших бугров или куполов с плоской крышечкой, у *Anoesiinae* это довольно значительные бугорки, в других же группах (*Callipterinae*, *Aphidinae* и др.) принимают вид коротких или удлиненных трубочек. У некоторых *Pemphiginae* они еще не появились (*Asiphum* Kosh., *Thecabius* Kosh., и др.), у других же

они существуют в виде мелких кружков (крышечек) с отверстиями, и лишь у некоторых *Eriosomea* достигают довольно заметных размеров, напр., у переселенцев *Eriosoma* Leach. У *Euceraphis* Walk. (под листьями берез и на концах побегов) и *Calaphis* Walk. (на нижней поверхности листьев берез) сифоны еще в виде коротких трубок, а у происшедших от них *Drepanosiphum* Koch и *Drepanaphis* Guersio (на листьях кленов) они представлены уже в виде довольно значительных трубочек. У некоторых *Greenideinae* и *Macrosiphina* длина трубочек достигает половины длины тела и больше. — Значение сифонов, особенно хорошо развитых, не только в том, что через них выводятся наружу восковые экскреты, но и в том, что они служат средством защиты; восковые массы пристаю к челюстям хищника и иногда могут на время вывести его из строя.

В подтрибе *Hormaphidina* у бескрылых переселенцев *Cerataphis* Licht. (группа *Oregmini*) и *Hormaphis* Osten-Sacken тело имеет форму уплощенного кружка или широкого овала, по краю которого сверху, начиная с головы и кончая 8-м брюшным сегментом, идет круговой ряд бугорков (железистых фасеток), вокруг которых формируются восковые трубочки; кайма из этих трубочек прилегает к субстрату и обуславливает более плотное приращение к нему. Так как большинство *Oregmini* живет вообще в дождливых местностях субтропиков и тропиков, то каймы из восковых трубочек можно рассматривать как приспособление против сбивания насекомых с гладких поверхностей листьев ливнями. Как появилась краевая кайма из фасеток-бугорков? Это можно увидеть, если просмотреть ряд *Oregmini*. У *Ceratovacuna arundinariae* Takah. (1932) еще можно рассмотреть на средних сегментах тела (со среднегруди до 6-го брюшного сегмента) 6 рядов спинных железистых групп, но из них промежуточные ряды уже слабо выражены. У *Oregma montana* v. d. Goot существуют лишь медианные и маргинальные ряды округлых железистых групп (каждая из маргинальных состоит из 2 до 8 довольно крупных фасеток); у *O. lanigera* Zehntner медианных групп уже нет, а каждая из маргинальных состоит из 1 до 8 округлых фасеток, группы 8-го брюшного сегмента слились и вытянулись поперек (всего на этом сегменте от 20 до 23 фасеток); у *O. insularis* v. d. Goot маргинальные группы еще отделены одна от другой, но в каждой группе фасетки расположены параллельно краю тела; отсюда уже прямой переход к бескрылым *Cerataphis* Licht. Таким образом, у разных *Oregmini* мы видим разные этапы в развитии одного и того же явления. Это не значит, конечно, что *Cerataphis* развились из *Oregma insularis*, а эта форма из *O. lanigera*, но это означает, что современному состоянию маргинальных железистых групп *Cerataphis* предшествовало такое состояние, какое теперь наблюдается у *O. insularis*, а у *O. lanigera* мы находим такое состояние, которое раньше существовало у *O. insularis*. В группе *Hormaphidini* мы не видим таких переходов, так как у бескрылых переселенцев *Hormaphis*, живущих на плоских поверхностях, мы уже находим приблизительно такую

форму маргинальных железистых групп, какую мы встречаем у *Cerataphis*, но мы, конечно, должны думать, что такая форма развилась из 6-рядного расположения железистых групп постепенно, путем целого ряда определенно направленных мутаций. Такое направление мутаций при указанных условиях жизни оказывалось полезным, и наиболее полезная форма наблюдается у *Cerataphis* и *Hormaphis*.

В связи с особым способом прикрепления к субстрату яиц, прилепляемых выделением парных смазочных желез, у тлей стоит редукция яйцевладного (гонапофизного) аппарата; последний наиболее развит еще у *Adelgidae* (*Chermesidae*), но и здесь уже исчезли выросты 8-го брюшного стернита, а на последнем стерните два медианных выроста соединились в один, и на его конце открывается проток особой непарной железы, выделяющей у *Adelginae* нить, один конец которой, кажется, прикрепляется в одном из полюсов яйца, а другой или к субстрату, или к другим нитям (у *Phylloxerinae* нет и этих нитей или имеются только их рудименты). В семействе же *Aphididae* в основании анального стернита расположены иногда три мелких бугорка (подушечки), покрытые волосами, но иногда, напр., у некоторых родов *Fordea* лишь два боковых (срединный же исчез), или же гонапофизы и совершенно не выражены, напр., у *Eriosoma*. От яйцевлада, хотя бы такого, как у *Psyllodea*, до рудиментов у *Aphididae* и до совершенного исчезновения должен был пройти очень длинный ряд мутаций. И если у разных форм еще существуют теперь рудименты гонапофизов, то впоследствии очевидно, и они исчезнут, как они уже исчезли, напр., у *Eriosoma*.

Эволюция многих форм тлей шла параллельно с уменьшением размеров их тела и его придатков: крыльев, усиков и других. Уменьшение крыльев обычно сопровождается редукцией жилкования. На передних крыльях это касается особенно ветвей *media*; вместо трех ветвей получаются две, а наконец остается лишь одна ветвь, и тогда *media* простая, но иногда—лишь радиального сектора; наибольшая редукция наблюдается у наиболее мелких тлей, именно у *Adelgidae*: у *Adelginae*, повидимому, исчезла совершенно *media*, а у *Phylloxerinae* радиальный сектор. Очень уменьшились у тлей задние крылья, а в связи с этим произошла и наибольшая редукция жилкования: *subcosta* сохранилась в виде рудимента, *glauca* исчез, исчезла совершенно и *media*, и из косых жилок остаются лишь две ветви *cu*, наконец, исчезает одна из этих ветвей, а у *Phylloxerinae* и обе. Крайняя редукция заднего крыла наблюдается у *Setaphidinae* и некоторых *Aphidinae*. С уменьшением размеров тела обычно уменьшается и число члеников в усиках крылатых форм: вместо 6 или 5 их получается 4 и, наконец, три (последнее у большинства *Phylloxerinae*). У крылатых хермесов остаются лишь следы прежнего подразделения на 5 члеников. Наибольшее число брюшных стигм у тлей—семь (последняя пара на 7-м брюшном сегменте), но у хермесов уже 6 и даже 5 (*Pineus*), а у *Phylloxerinae* 5 и лишь у *Phylloxerina* Börn.—шесть.

Рассмотрим еще некоторые ряды явлений. Некоторые тли, сося на тех или иных частях растений, не вызывают на них заметных изменений, другие же так или иначе изменяют и уродуют соответствующую часть растения. Эти деформации наиболее интересны, когда принимают форму замкнутых мешочков, для каждого вида определенной формы—форму «галлов». Деформации и галлы представляют собою, конечно, разные формы реакции растения на раздражение от укуса, сосания и введения внутрь растения слюны тлей. На одних и тех же частях растения разные тли вызывают разные деформации. Это значит, что каждый вид тлей производит особое раздражение, которое, вероятно, в особенности зависит от различий в секретах слюнных желез, а значит, и в тонком строении последних, а частью может быть и от строения челюстных щетинок. В трибе *Pemphigae* род *Asiphum* Koch несомненно наиболее примитивный: *media* передних крыльев двуветвистая: m_{1+2} и m_3 ; изредка сохраняется маленькая m_1 , совершенно нет сифонов, спинные железистые группы представляют типичное шестирядное расположение и т. д. От такой формы могли произойти *Pachyrappa* Koch и *Pachyrappella* Tullgr. с соковыми бугорками, *Thecabius* Koch (*media* стала простой, но сифонов еще нет), *Prociphilus* Koch и *Pemphigus* Hart. (*media* простая, у некоторых видов появляются сифоны). *Asiphum* сосут на концах побегов, на листовых черешках и частью на нижней поверхности листьев осины (*A. tremulae* Deg.), белого тополя (*A. varsoviense* Mordv.); от сосания лишь укорачиваются междоузлия, отчего листья на верхушке побега сближаются, и изгибаются черешки листьев. Виды *Pachyrappa* и *Pachyrappella* сосут уже только на нижней поверхности листьев, отчего листья выпучиваются на верхнюю сторону; при этом на листьях осины эти выпучивания или широко открыты снизу, не образуя еще и намека на мешки (*P. grandis* Tullgr.), или бока листа загибаются вниз и немного выпячиваются (*Gootiella tremulae* Tullgr.), или же—у *Pachyrappa lactea* Tullgr.—уже образуется более или менее явственный мешок. На листьях *Populus nigra* явственные, но снизу широко открытые мешки вызывает *Pachyrappa marsupialis* Koch; сходные деформации образует на *Populus alba* тля *P. vesicalis* Koch. Второе поколение *Thecabius affinis* Kalt. сосет на нижней поверхности листьев *Populus nigra*, при чем бока листьев опускаются вниз, слегка выпячиваются в стороны и покрываются мелкими пузырьками; основательница же, сося на верхней поверхности молодого листа у бокового края, вызывает образование складки, которая заворачивается наверх и образует маленький мешочек. Разные виды *Pemphigus*, сося на нижней поверхности или на черешках листьев *Populus nigra* и других тополей этой же группы (*nigra*), образуют уже совершенно замкнутые мешочки на пластинке листа, таковы: *Pemphigus populi* Coudet, *P. filaginis* Boyer de F. (вдоль срединной жилки); на черешках листьев, таковы: *P. bursarius* Tullgr., *P. spirothecae* Pass., *P. protospiraeae* Licht.; у основания листового черешка: *P. lichtensteini* Tullgr., *P. borealis* Tullgr.; весь молодой лист превращается в мешок с непре-

вильными выростами—*P. vesicarius* Pass. На других тополах той же группы образуются то сходные, то отличные галлы. В данном случае, в связи с постепенным морфологическим изменением тлей от *Asiphum* до *Pemphigus* изменяются и формы производимых ими деформаций: самые незначительные деформации производит первый род, а самые значительные — второй. Повидимому, этот постепенный ряд обозначает в то же время и возрастание приспособления для тлей. Деформации, вызываемые родом *Asiphum*, наименее совершенны с точки зрения полезности для тлей, потому что, хотя временно в пораженных частях растения и притекают соки растения и, следовательно, улучшаются условия питания для тлей, но, так как поражается верхушка побега, то ограничивается его рост, а под конец наступает даже отмирание, поэтому вместе с тем на этом побеге прекращается и возможность жизни для тлей. Когда же тли сосут на листе, то они могут погубить только этот лист, не затрагивая всего побега, и в общем для них условия жизни будут лучше. Дальше, когда тли сосут открыто, они доступны для всевозможных врагов; когда же мешки, в которых живут тли, плотно закрылись, то внутрь их не может проникнуть целый ряд врагов, во всяком случае те, которые не могут прогрызть стенок мешка. Чем раньше закрываются галлы, тем это выгоднее для тлей. Таким образом, если бы мутации не прямо вели к замкнутым галлам, то естественный отбор произвел бы выбор между мутациями и направил бы их в определенную сторону.

Сходное мы можем обнаружить и в трибе *Eriosomea*, связанной с *Ulmaceae* и особенно с *Ulmus*. В этой трибе наиболее примитивен род *Eriosoma*: *media* передних крыльев двуветвистая, у бескрылых девственниц лапки двучлениковые, однако, у бескрылых переселенцев спинные железистые группы представляют не шести-рядное, а четырех-рядное расположение (исчезли промежуточные ряды). Род *Tetraneura* несколько более видоизменен: *media* передних его крыльев простая, у бескрылых девственниц лапки одночлениковые и лишь в подроде *Gobaishia* Mats. (группа видов *G. pallida* Halid.) задние лапки еще двучлениковые; однако, у бескрылых переселенцев рода *Tetraneura* спинные железистые группы еще шести-рядные, хотя медианные и промежуточные ряды иногда очень слабо развиты и едва могут быть рассмотрены. Во всяком случае, *Tetraneura* могут быть выведены не из современных *Eriosoma* а, повидимому, из более древних, когда еще они были однодомными, а не мигрирующими формами. Род *Colopha* Monell сохраняет частью примитивные особенности (*media* двуветвистая, у бескрылых переселенцев шести-рядное расположение спинных железистых групп), а частью вторичные (на задних крыльях исчезла первая косая жилка *sc₁*, лапки бескрылых девственниц стали одночлениковыми). *Colopha* стоит вообще ближе к *Tetraneura*, чем к *Eriosoma*, но, во всяком случае, она и *Tetraneura* разошлись очень рано. Соответственно эволюции тлей и деформации на концах побегов и листьях вязов могут быть расположены в ряд: *E. patchiae* Bö gner просто укорачивает междоузлия,

частью изгибает концы побегов и черешки листьев, но самые листья слабо деформируются, *E. ulmi* L. вызывает изгибание половины листа вниз в виде трубки, слегка выпущенной, но со всех сторон широко открытой; *E. lanuginosum* из Уссурийского края образует выпячивание листьев вверх, которое еще широко открыто снизу; наконец типичная *E. lanuginosum* Hart. образует мешковидные выпячивания, которые внизу слегка закручены и этим самым замыкаются в мешок. Разные *Tetraneura* и *Colophæ* первоначально образовывали выпячивания, которые лишь в дальнейшем, со все большим изменением строения слюнных желез и их секрета, стали замкнутыми мешками. Среди *Tetraneura* подрод *Gobaishia* вообще наиболее примитивен, однако, образуемые им галлы уже вполне замкнуты; это значит, что здесь строение слюнных желез изменилось гораздо больше, чем, напр., лапки у бескрылых девственниц.

IV. Эволюция биологических циклов.

Теперь обратимся к циклам поколений у тлей; они непрерывно меняются, и часто каждый вид или род характеризуется своим циклом. Эволюцию циклов я рассматривал уже в статьях, посвященных этому вопросу (1926, 1928, 1930). Первоначально у тлей все поколения (а на первых порах этих поколений было немного) были обоеполыми и крылатыми. Затем в условиях умеренного климата с его сезонами поколения стали отличаться одно от другого; самые важные изменения состояли в том, что в первых поколениях выпали самцы, и самки стали партеногенетическими, обоеполое же поколение осталось связанным с концом сезона, так что стали зимовать, как и раньше, только оплодотворенные яйца. В семействе *Aphididae* яйцекладущие девственницы заменились живородящими, а в семействе *Adelgidae* девственницы остались яйцекладущими и по настоящее время. В некоторых родах и видах группы *Callipterea* (*Euceraphis* Walk., *Calaphis* Walsh, *Drepanosiphum* Koch, *Tuberculatus* Mordv.) мы видим и сейчас почти первоначальное состояние циклов: все девственницы крылаты, как и самцы (хотя в то же время и живородящи), и только самки стали бескрылыми. Впрочем, в Калифорнии F. Wilson, кроме бескрылых самок *D. platanoides* наблюдал и крылатых. Вообще по настоящее время крылатые самки сохранились лишь у нескольких видов из различных групп семейства *Aphididae*; у всех остальных тлей они уже бескрылы. Из всех девственниц наиболее изменяются основательницы, т. е. девственницы, развившиеся из перезимовавших оплодотворенных яиц. Уже в тех родах *Callipterea*, где основательницы крылаты, они хорошо отличаются от летних (крылатых) девственниц более короткими усиками и ногами, отчасти окраской. Эти изменения продолжались и дальше, и из всех девственниц они первые стали бескрылыми. Среди *Callipterea* есть ряд родов, в которых из всех девственниц бескрылы только основательницы. За основательницами теряют крылья и часть летних девственниц,

то в разных поколениях, то в определенных; самцы наидольше остаются крылатыми, но, наконец, теряют крылья и они. Хотя обычно основательницы оказываются не единственными бескрылыми девственницами, но они всегда видоизменены больше, чем летние бескрылые девственницы, и наконец становятся неуклюжими мешками с короткими конечностями, но зато с большой воспроизводительной способностью. Наибольшие же видоизменения, которым подвергаются половые особи, состоят в том, что они становятся личинкообразными и, наконец, безхоботковыми.

Если сопоставить разные явления в циклах тлей с условиями их жизни по сезонам, то видно, что все эти явления вообще целесообразны, т. е. хорошо отвечают условиям жизни в каждый сезон. Весною и летом, когда для тлей даны наилучшие условия питания, идет девственное размножение; когда же к концу сезона условия становятся хуже, развивается обоеполое поколение и, наконец, зимуют оплодотворенные яйца, которые наилучше могут перенести на наземных частях растения условия зимования. Бескрылые девственницы больше отвечают благоприятным условиям питания, чем крылатые, так как они в общем производят больше потомства, чем крылатые, а эти последние в свою очередь хорошо отвечают наступлению неблагоприятных условий, так как в таком случае могут перелететь на другое место, где условия лучше. Основательницы наиболее видоизменены, но весной наступают наилучшие условия питания, и эти условия тем лучше могут быть использованы, чем больше основательницы произведут потомства.

В современных циклах бескрылость основательниц предопределена уже тем, что они развиваются из оплодотворенных яиц, т. е. самой структурой яиц. Внешние условия не могут видоизменить хода их развития, ни в сторону крылатых, когда они в данном виде оказываются бескрылыми, ни в сторону бескрылых, когда, как в некоторых родах *Callipterea*, они оказываются крылатыми. Такое положение вещей соответствует тому, что с весны условия существования тлей меньше подвергаются случайностям (в роде засухи и т. п.). Но иногда и в других поколениях развитие крылатых или бескрылых оказывается предопределенным уже с момента вылупления или рождения личинки, напр., иногда у хермесов, но это только там, где условия жизни чередуются очень закономерно, напр., на хвойных или в галлах на лиственных деревьях. Вообще же из одной и той же молодой летней девственницы 1-ой или 2-ой стадии развития может развиваться как бескрылая девственница, так и крылатая. Это особенно очевидно в тех нередких случаях, когда начинает развиваться крылатая девственница, а окончательно развивается бескрылая, но с зачатками крыльев, более крупными глазами, иногда с двумя простыми глазками (у бескрылых их нет), с лишними (вторичными) ринариями на усиках. Но если в таких случаях нет предопределения для развития в сторону крылатых или бескрылых, то, конечно, развитие в ту или иную сторону определяется (стимулируется) внешними влияниями, особенно питанием и частью температурой, или тем и другим: крылатые девственницы развиваются особенно при ухудшении условий

питания, но лишь если при этом температура не очень высока, а умеренна; наоборот, улучшение питания или повышение температуры стимулируют развитие бескрылых девственниц. Обоеполость не приурочена к определенному поколению, а скорее к определенным внешним условиям жизни; она может появиться то раньше, то позже, смотря по климату местности, и у одного и того же вида. К концу сезона идет, конечно, ухудшение условий питания для тлей, понижение температуры, может быть даже образование в растениях к этому времени особых веществ, которые преимущественно и стимулируют развитие обоеполого поколения, или же какое-либо изменение в свете. Что развитие обоеполого поколения стимулируется какими-то внешними влияниями, это с несомненностью следует из того факта, что в тропиках и субтропиках обоеполое поколение совершенно выпадает даже у тех видов, у которых в умеренном климате оно появляется к концу сезона.

Таким образом, у тлей выработались не только особые формы особей, но и способность реагировать на внешние влияния развитием тех или других форм особей. Так как разные формы особей имеют приспособительное значение, то, значит, они выработались путем отбора соответствующих мутаций. В наследственном веществе имеются соответствующие зачатки, но они активируются лишь при определенных условиях, и только таким путем осуществляется целесообразное по условиям жизни развитие тех или других форм особей. При этом вероятно, что одни и те же зачатки или факторы при одних условиях дают один результат, при других — другой. Вообще путем отбора мутаций у тлей выработалась способность определенным образом реагировать на внешние влияния, в общем целесообразно для вида.

Все формы особей в циклах поколений изменялись как будто независимо одна от другой, и именно так, как если бы у соответствующих видов в их циклах других особей и не было. Основательницы первоначально были крылатыми, как они и теперь еще оказываются крылатыми в некоторых родах *Callipterea*, напр., у *Euceraphis* Walk., *Drepanosiphum* Kosh и других. Однако, уже у *Euceraphis* намечены изменения основательниц в сторону бескрылых: усики и ноги их стали короче, короче и крылья. У многих других *Callipterea* основательницы совершенно бескрылы; однако, эта бескрылость не могла возникнуть сразу, путем одной мутации, а достигалась постепенно; и, может-быть, мы заметили бы следы этой постепенности, если бы исследовали большее количество крылатых основательниц тех родов, где они еще сохранились. Во всяком случае, раз у некоторых *Callipterea* начался процесс изменения основательниц в сторону бескрылости, то этот процесс пойдет и дальше, пока они не станут совершенно бескрылыми. Но и в тех родах, где основательницы уже стали бескрылыми, процесс их видоизменения еще не закончен, а будет продолжаться и дальше, пока они не превратятся в конце концов в неуклюжие мешки с короткими конечностями, маленькими глазами, но с большой воспроизводительной способностью, как это уже осуществлено у разных *Pemphiginae* и *Adelgidae*. В то же

время у тех же видов могут видоизменяться и другие формы особей, напр., первоначально крылатые летние девственницы могут в известной части особей, в особом поколении или в разных, стать также бескрылыми. При этом, как правило, летние бескрылые девственницы имеют более развитые конечности и глаза, чем основательницы, т. е. они меньше видоизменены сравнительно с этими последними; и, может быть, это стоит в связи с тем, что они позже вступили на путь видоизменения в бескрылые формы. Однако, в общем, чем больше видоизменены основательницы, тем более видоизменяются и летние бескрылые девственницы. Пока трудно сказать, одни ли и те же факторы определяют развитие основательницы и летней бескрылой девственницы, а их различное действие объясняется специфичностью внешних влияний, при которых они активируются, или же — разные; но, во всяком случае, факторы эти продолжают изменяться и дальше.

Особенно сильно видоизменяются основательницы в тех случаях, когда тли деформируют те части растений, где они сосут, и особенно, когда основательницы вызывают образование закрытых мешечков-галлов. В этих случаях основательницы наиболее приближаются к форме мешков с короткими конечностями, и их особенности оказываются довольно целесообразными, так как им не нужно передвигаться; они поэтому почти не нуждаются и в органах чувств. Эти особенности основательниц как будто связаны с изменением слюнных желез, но едва ли то и другое обуславливается одними и теми же наследственными факторами.

Обоеполое поколение изменяется также само по себе, и здесь мы видим все переходы от крылатого обоеполого поколения до такого, когда оба пола бескрылы, и, наконец, до такого, когда они становятся личинкообразными и бесхоботковыми. Однако, такие видоизменения возможны лишь благодаря разделению труда между разными поколениями: девственные поколения чрезмерно увеличивают число особей, а, значит, и половых особей; поэтому стало безразличным, сколько яиц произведут самки, раз самих самок очень много: самки могут производить и по одному яйцу, и все-таки этих яиц будет достаточно для обеспечения вида. Далее, так как половых особей оказывается много в определенных местах на растениях, то этим очень облегчается возможность встречи обоих полов. Конечно, если бы у тлей не было разделения труда между разными поколениями, если бы у них существовали только обоеполые поколения, то не могли бы появиться бесхоботковые половые особи, так как в этом случае вид сразу же пришел бы к гибели. Мелкие личинкообразные половые особи не просто безразличны для вида, а прямо полезны, так как такие самки могут проникнуть в щели коры, под чешуйки и отложить яйца там, где последние лучше сохраняются до весны, чем если бы они были отложены просто на побегах, что только и было бы возможно при крупной величине самок. Интересно отметить, что у *Callipterea*, повидимому, первыми потеряли крылья самки обоеполого поколения, а потом уже основательницы; у тех же видов,

у которых и по настоящее время самки крылатые, а часть девственниц стала бескрылыми,—первыми потеряли крылья основательницы.

Как уже указывалось (стр. 25), в цикле поколений отдельные формы особей меняются сами по себе; но так как все их видоизменения оказываются целесообразными, то очевидно, что их специфические особенности произошли под действием естественного отбора, который устранял все нецелесообразные изменения. И самой своей формой особи обязаны естественному отбору, и ему же обязаны тли способностью целесообразно отвечать на изменения внешних условий, особенно когда дело касается бескрылых и крылатых летних девственниц, но также и девственных и обоеполого поколений. Из безразличных личиночных состояний девственниц развивается либо крылатая, либо бескрылая девственница; из безразличных зародышевых состояний развивается девственница или самка, и, наконец, может быть, из еще более ранних безразличных зародышевых состояний—самка или самец. Одна и та же девственница (полоноска) производит как самок, так и самцов, или же в некоторых случаях особая девственница (гупорага) производит только самок (у *Aphidinae*, многих *Callipterinae*), а другие девственницы — девственниц и самцов, или же одна и та же девственница — девственниц, самок и самцов, как, напр., иногда крылатая корневая *Fordea formicaria* Heyd. и другие *Fordeae*. Если одна и та же девственница производит и самок, и самцов, то, значит, оплодотворение в определении пола тлей не играет никакой роли. Правда, из оплодотворенных яиц тлей развиваются только самки (основательницы), но основательницы иногда развиваются и из неоплодотворенных яиц; напр., у *Pterochloroides persicae* Cholodk. в Туркестане самцов совершенно нет, и поэтому самки откладывают на побегах персиков только неоплодотворенные яйца; однако, из этих яиц весной развиваются только основательницы (а не самцы); равным образом, когда из галлов выходят не эмигранты, а крылатые тлососае, которые тут же на ели откладывают яйца, то из яиц выходят зимующие личинки ложноосновательниц, которые в этом случае вообще не отличимы от настоящих основательниц, развившихся из оплодотворенных яиц.

Каждая форма особей у тлей характеризуется целым рядом особенностей, правда, только в виде развития одних каких-либо признаков и недоразвития или подавления других; но эффект получается значительный. Когда в безразличном личиночном состоянии девственницы к концу второй стадии появляются слабые бугорки на боках среднегруди, а после второй линки крыловые зачатки на среднегруди и заднегруди станут явственными, то этим уже определяется развитие в крылатую особь; но вместе с крыльями получает особое развитие ряд других органов, напр., в усиках появляются вторичные ринарии (которых обычно не бывает или бывает мало у бескрылых девственниц); число члеников часто больше и самые усики длиннее; сложные глаза развиваются сильнее (у бескрылых девственниц *Pemphiginae*, *Adelgidae* и некоторых других тлей сложные глаза представлены только трехфасеточными бугорками), появляются простые глазки (у бескрылых они отсутствуют); где бывают спинные

железистые группы, они исчезают или развиваются иначе, чем у бескрылых; у *Tetrameura*, *Colopha* лапки становятся двухчлениковыми (у бескрылых девственниц остаются одночлениковыми) и т. д. У самок и девственниц также ряд своих особенностей, которые частью обнаруживаются уже с первой личиночной стадии. При развитии какой-либо формы особей развиваются одни особенности и угнетаются другие, активируются одни наследственные факторы и угнетаются другие, а произойдет ли то или другое,—это определяется внешними влияниями, хотя бы эти влияния были даны уже в особенностях дейтоплазмы яйца.

V. Роль гетереции в видообразовании.

У многих тлей циклы поколений усложняются разнообразностью (гетерецией): одни поколения развиваются на одном хозяине, а другие—на другом, обычно из другого семейства или отряда. Гетереция возникла и возникает следующим образом. Уже указывалось, что, когда в истории земли появлялись новые группы растений или — что почти то же — растения из одной области проникали в другую, то тли с более древних растений переходили на более поздние или вообще на новые, и здесь со временем видоизменялись в новые формы. Однако, переходить на новые растения со всеми поколениями они могли лишь в том случае, когда основательницы были еще мало видоизменены на прежнем хозяине и не производили на нем деформаций, галлов, что должно указывать на их специализацию и их потребность в специальных условиях жизни; в этом случае, если на новом растении прижилось одно поколение, то могли прижиться и все другие. Если же основательницы на прежнем хозяине очень видоизменились и специализировались, то, хотя другие, летние поколения, как менее специализированные, и могли прижиться на новом хозяине, основательницы, для которых требуются особые условия жизни (напр., в галлах), не могли прижиться. Таким образом, на новом растении могли выживать все поколения, кроме основательниц: последние могли развиваться только в галлах на прежнем хозяине. Отсюда возникла сперва факультативная гетереция (миграция), когда один и тот же вид мог проделывать весь цикл развития поколений на одном прежнем хозяине, или же частью (основательницы и эмигранты) на прежнем хозяине, а частью (следующие летние поколения, так называемые переселенцы, *exsules*)—на новом; полоноски, появлявшиеся на новом хозяине, должны были перелетать на прежнего хозяина; если же они оставались на новом, и здесь производили обоеполое поколение, то основательницы погибали; таким образом, происходил отбор полоносок со склонностью возвращаться на прежних хозяев. Факультативная миграция со временем превращалась в закономерную, при чем вид терял способность размножаться летом на прежнем хозяине, и крылатые девственницы, появлявшиеся в конце весны или летом на прежнем хозяине, должны были перелетать на новых хозяев (эмигранты). Здесь, вероятно, сперва происходило распадение прежнего вида на две формы—одну

«автецийную» (однодомную) и другую «гетерецийную» (разнодомную), при чем гетерецийная предполагала возникновение соответствующих мутаций. Так как новые (позднее появившиеся в истории земли) растения обычно представляют для летних поколений лучшие условия питания (часто это травянистые растения, иногда корни деревянистых или травянистых, реже надземные части деревянистых растений), чем надземные части их прежних хозяев (деревянистые растения), то формы с гетерецией выживали преимущественно перед автецийной формой, и в конце концов одна только гетерецийная и сохранялась. У тех тлей, которые сравнительно недавно перешли к гетереции, мы еще застаем факультативную гетерецию, особенно в группе *Aphidinae*; но у *Adelginae*, *Pemphiginae* и *Hormaphidina*—только законченную гетерецию и лишь, как редкое исключение, факультативную (напр., у *Hormaphis hamamelidis* Fitch в С. Америке, у *Geocica utricularia* Pass. в Марокко ²⁾).

Итак, для возникновения гетереции необходимы два условия: 1) основательницы должны быть настолько видоизменены на прежнем хозяине, чтобы они не могли развиваться на других (новых) растениях, и 2) в истории земли (или вообще в данной местности), должны появиться новые, подходящие для данных тлей, растения. Но, хотя бы вид уже и стал гетерецийным, основательницы по-прежнему продолжают изменяться: они становятся все более мешкообразными, а производимые ими деформации все больше приближаются к замкнутым галлам. Обоесполое поколение в свою очередь продолжает изменяться: оно сперва становится бескрылым, затем все более мелким, личинкообразным, и, наконец, теряет хоботок. Если основательницы производят не прямо эмигрантов, а сперва бескрылых девственниц, за которыми последуют и эмигранты, то эти бескрылые девственницы также будут изменяться дальше, напр., приспособительно к жизни в закрытом помещении.

С возникновением гетереции появляется еще одна группа особей и поколений, которые развиваются на новом, вторичном, хозяине—это переселенцы (exsules). Оказывается, что переселенцы, которые на первых порах очень похожи на летних девственниц, развивавшихся на первичном хозяине, начинают изменяться так, как если бы это был вид или форма, которая попала на новое растение. Появляются (путем мутаций) особенности, которые все больше подходят к условиям жизни на вторичном хозяине. Напр., у поколений (*fundatrigeniae*), развивающихся на деформированных листьях или в галлах на первичном хозяине, хоботок короткий, а его последний членик притуплен на конце; у поколений же (переселенцев), развивающихся на корнях деревянистых растений или травянистых двудольных, хоботки длинные, а их последний членик вытянут и заострен. С этой точки зрения интересно сравнить хоботки новорожденных потомков основательниц, т. е. будущих эмигрантов, в их первой личиночной стадии (напр., у *Prociphilus bumeliae* Schr., *P. nidificus* Löw, *Trifidaphis phascoli* Pass. в галлах на листьях

²⁾ Ср. Mordvilko, 1930.

Pistacia nutica и др.) с хоботками личинок, производимых эмигрантами, таковые личинки должны уже развиваться на корнях вторичных хозяев (на корнях пихт в случае асеновых *Prociphilus*, на корнях разных травянистых двудольных в случае *Trifidaphis phaseoli*). Если же переселенцы сосут на корнях злаков, то их хоботки тоже удлинены, но последний членик не вытянут и не заострен. У переселенцев появляется ряд и других особенностей, напр., спинные железистые группы иначе развиты по сравнению с поколениями на первичном хозяине или совершенно не развиты. У основательницы *Thecabius affinis* Kalt. (в боковых складках на листьях *Populus nigra* и *P. pyramidalis*) железистые группы представляют шестирядное расположение и начинаются с головы, у бескрылых же переселенцев (на *Ranunculus*) они начинаются с 4-го брюшного сегмента и их по 4 на сегмент; усики и ноги также отличны. У многих *Fordea* поколения, развивающиеся внутри галлов на *Pistacia*, имеют спинные железистые группы, у переселенцев же большинства видов, развивающихся на корнях злаков или других растений, железистые группы совершенно не выражены. Эмигранты, развивающиеся на первичном хозяине и полоноски, развивающиеся на вторичном, иногда еще более или менее схожи, напр., у разных *Eriosomea* (первичные хозяева *Ulmaceae* и особенно *Ulmus*). Но у многих *Fordea* эмигранты и полоноски совершенно не похожи друг на друга; напр., у эмигрантов *Forda formicaria* Heyd. (в полудунных галлах на листьях *Pistacia terebinthus*) усики шестичлениковые, на последнем членике ринария почти во всю длину членика, а у полоносок (или крылатых *virginiparae*), развивающихся на корнях злаков, усики пятичлениковые, с другим отношением длины члеников, с другим числом ринарий на отдельных члениках, а постоянная ринария последнего членика относительно небольшая и вытянута дугою поперек членика. Некоторые особенности переселенцев мы еще можем поставить в связь с условиями их жизни, напр., удлинённые хоботки, иногда заостренные на конце, если переселенцы живут на корнях деревянистых растений или травянистых двудольных, — частью, пожалуй, и слабое развитие или недоразвитие спинных железистых групп. Поколения *Fordea*, развивающиеся в галлах, конечно, нуждаются в выделении воскового пухка или пыли, которые предохраняют от прилипания к их телу экскрементов, иногда скопляющихся в больших массах; поколения же, развивающиеся на корнях, посещаются муравьями, которые очищают тлей от их экскрементов; здесь спинные железистые группы недоразвиваются; конечно, переселенцы могли бы остаться с восковыми железами, но тогда они не посещались бы муравьями, а между тем муравьи оказывают тлям в земле очень большие услуги; поэтому мутации, которые вели к недоразвитию спинных железистых групп у переселенцев, могли сохраниться и упрочиться. Бескрылые переселенцы *Hormaphis hamamelidis* Fitch и *H. betulae* Mordv., живущие под листьями берез, имеют несомненно приспособительные особенности в форме тела (уплощенный кружок или широкий овал) и кольца из железистых бугорков — фасеток кругом тела;

благодаря им, они довольно плотно пристаю к поверхности листа и не могут быть сбиты дождем или текущей водой; бескрылые же переселенцы *H. spinosa* Schmer и *H. betulina* Hogn., сосущие в выпуклинах на листьях берез, между боковыми жилками, предохранены от смывания дождем уже своим местопребыванием. Они имеют более обычное строение: у них нет кольца железистых фасеток-бугорков.

Как бы то ни было, поколения тлей на первичном хозяине продолжают изменяться все больше; то же происходит и с переселенцами на вторичных хозяевах; в конце концов мы видим гетерецию с резко выраженными отличиями между поколениями, между теми и другими формами особей. Благодаря гетереции, у тлей возрастает число форм особей, доходя до 7 и даже до 9, и эти разные поколения и формы особей сменяются в цикле закономерно и вообще целесообразно. Гетереция, возникшая давно, представляет сильный полиморфизм поколений и особей, гетереция возникшая недавно, еще не успела прийти к такому полиморфизму; таковы, напр., разные *Aphidinae*, особенно в случаях факультативной гетереции. Итак, что касается циклов тлей, то существует целый ряд их: гетереция обязательная—или факультативная при которой виды тлей своими основательницами навсегда привязаны к первичным хозяевам; автеция, когда хозяева не подразделяются на первичных и вторичных, при чем виды тлей могут быть как одноядными, так и многоядными (последнее лишь как временное явление, так как с течением времени они могут распасться на ряд одноядных). Среди автецийных тлей мы видим таких, у которых уже появилось резкое разделение труда между разными поколениями, и очень видоизменены основательницы; такие тли легко могут перейти к гетереции. Существуют и такие тли, у которых основательницы еще мало отличаются от летних девственниц, эти виды еще могут переходить на новые растения со всеми поколениями, у них как на старых, так и на новых хозяевах основательницы и летние бескрылые девственницы будут изменяться дальше и дальше, пока, благодаря сильному видоизменению основательниц, такие формы не останутся навсегда привязанными к своим первоначальным хозяевам.

VI. Анолоциклия—особая форма видообразования.

Вымирают ли отдельные виды тлей? У тлей мы не наблюдаем чрезмерного развития наружных органов, которое было бы для них вредно и вело их к гибели. Единственное исключение представляют, может быть, виды *Stomaphis* Buckt. (ср. стр. 18) с очень сильно удлинённым хоботком.

Отдельные виды тлей очень привязаны к своим кормовым растениям; многие из них вполне одноядны и даже больше—на растениях они занимают совершенно определенную его часть: нижнюю, редко верхнюю поверхность листа, побеги или ствол (стебель). На одной поверхности листьев дерева или кустарника могут жить несколько видов,

но каждый в своих особых галлах. Так, на каждом виде *Pistacia* живут свои виды *Fordea*, и, кроме того, на листьях одного и того же вида живут не только разные роды, но иногда и разные виды одного и того же рода, но каждый из них вызывает характерные и только ему свойственные галлы; поэтому можно сказать, что каждый вид *Fordea* живет в своих особых условиях жизни, отличных от условий жизни других близких видов, хотя бы они встречались на одном и том же листочке. *Colopha compressa* Koch образует галлы только на листьях *Ulmus pedunculata* и не встречается на *U. campestris* и *U. montana*, точно так же *Tetraneura ulmi* Deg., *T. rubra* Licht., *T. (Gobaishia) pallida* Halid. образуют галлы на *Ulmus campestris* и *U. montana* и не встречаются на *U. pedunculata*. Отсюда понятно, что, если от каких-либо причин, напр., от перемены климата в данной местности исчезнут единственные хозяева определенных видов тлей, то вместе с растениями исчезнут и свойственные им тли. Так, в ледниковое время в Европе, а еще больше в западной и средней Сибири, исчез целый ряд растений, а с ними должны были исчезнуть и свойственные им тли. Еще в плиocene в Европе существовала веймутова сосна, *Pinus strobus*, на ней, вероятно, жил хермес *Pineus strobi* Hart.; в ледниковое время исчезли оба—и сосна, и хермес (теперь в европейские парки из С. Америки завезена эта сосна, а вместе с ней и хермес); далее, исчезло несколько других растений: *Juglans cinerea*, *Hamamelis*, некоторые виды *Ulmus* (напр., *U. minuta* Görr., родственный дальневосточному *U. parvifolia*), некоторые виды *Acer* из группы *saccharinum*, виды *Amygdalus*, близкие к *A. persica*, и т. д. Если теперь те или другие растения распространены прерывисто, напр., существуют в Европе и в Амурской области и отсутствуют в западной и средней Сибири, то раньше они, конечно, были распространены непрерывно, и в промежуточной области исчезли лишь позднее. Картину распространения таких растений более или менее повторяет и распространение их тлей. Если же те или иные растения исчезли с поверхности земли совершенно, то с ними совершенно должны были исчезнуть и тли, но только автецийные. Гетерецийные же тли при исчезновении их первичных хозяев могли сохраниться на вторичных.

Переселенцы размножаются на вторичных хозяевах не только летом: их жизнь на этих хозяевах не кончается с появлением полоносок, которые должны перелететь на первичных хозяев, но продолжается и дальше, пока, наконец, или только молодые девственницы (на надземных частях растений в местностях с более или менее холодными зимами), или молодые и взрослые — на надземных частях растений в местностях с мягкими зимами, а на корнях растений в разных местностях — не перейдут к зимовке, чтобы с весны начать размножаться дальше. Такой процесс может идти из года в год: лишь каждое лето в известное время будут появляться среди девственниц крылатые полоноски, которые будут перелетать на первичных хозяев. Но если бы эти последние и исчезли, то тли могли бы существовать на вторичных хозяевах. Этим

путем переселенцы становятся независимыми от первичных хозяев, последние могут даже исчезнуть в данной местности, а переселенцы останутся на вторичных, и только полоноски потеряют свое значение. В истории земли в разных местах и в разное время происходили перемены климата, при чем в данной стране погибал ряд растений; если эти растения были первичными хозяевами гетерецийных тлей, то тли могли сохраняться на вторичных, если только последние сами выживали, что вообще могло случаться, потому что вторичные хозяева могли обнаружить иную, чем первичные хозяева, выносливость. Когда тли остаются без первичных хозяев, то полоноски еще долгое время появляются, хотя их потомство всякий раз обрекается на гибель, но наконец полоноски исчезают совсем или почти совсем. Те ряды поколений, которые непременно вели к полоноскам, погибали вместе с этими последними, и наоборот, сохранялись ряды, которые не обязательно вели к полоноскам; это же различие могло основываться на различии наследственного вещества, на различии соответствующих мутаций (одни мутации «с полоносками», другие «без них»). Таким образом, и здесь будет происходить отбор соответствующих мутаций. Раньше или позже полоноски все-таки исчезают, и происходят неполноцикловые формы, у которых из цикла поколений выпадают полоноски и те поколения, к которым они ведут. Такие формы уже не могут стать полноцикловыми, даже если бы в той же местности опять появились первичные хозяева соответствующих видов тлей. От одного и того же гетерецийного вида в разных местностях и в разное время могут произойти неполноцикловые формы (если исчезнут их первичные хозяева), при том в каждой местности самостоятельно. Неполноцикловые формы известны из разных групп тлей (*Adelginae*, *Hormaphidina*, *Pemphiginae* и даже *Aphidinae*). Их современное распространение более или менее совпадает или должно совпадать с прежним распространением их первичных хозяев, почему они могут как бы заменить ископаемый материал по этим последним. Две неполноцикловые формы *Hormaphis*, хотя и спорадично, встречаются на листьях берез почти во всей Европе и Сибири; их первичный хозяин, *Hamamelis*, обнаружен в палеогене лишь во Франции, но несомненно, в третичное время был распространен вообще и в Европе и в Сибири (как предполагают ботаники, основываясь на современном распространении *Hamamelis*: один вид в С. Америке, а два других на Дальнем Востоке: в Китае и Японии). Неполноцикловые вязовые тли *Tetraneura* сохранились в Западной и Средней Сибири, в Египте, в южной и западной Африке, на Цейлоне, на Яве и Филиппинских островах. Неполноцикловые фиштакшковые тли *Fordea* распространены также чрезвычайно широко, гораздо шире, чем теперешние виды *Pistacia*, т. е. их первичные хозяева, и не только в Старом Свете, но и в Новом (известны в Австралии, Ю. Африке, Бразилии, Аргентине и на Гренландии; на Гренландии *Trifidaphis phaseoli* Pass., первичным хозяином которой является *Pistacia mutica*. Неполноцикловая *Tr. phaseoli* на Гренландии существует на корнях травянистых двудольных, по крайней мере, с палеогена).

Неполноцикельные тли, поскольку они уже не могут стать полноцикельными, с полным правом могут рассматриваться, как особые виды, даже если их трудно отличить от переселенцев полноцикельных форм (там, где еще существуют их первичные хозяева). Таким образом, «анолоцикелья» — эта своеобразная форма видообразования, наблюдающаяся у тлей и у ржавчинных грибов. Изменяются ли, раз образовавшись, неполноцикельные формы дальше? Они могут изменяться так же, как изменяются и вообще все виды: у них может усиливаться разделение труда между крылатыми и бескрылыми девственницами, они могут лучше приспособляться к тем или другим хозяевам, когда этих хозяев первоначально было много, они могут жить в разных климатах. Но чтобы решить вопрос о степени изменчивости неполноцикельных форм тлей, их нужно тщательно сравнивать с переселенцами полноцикельных форм или сравнивать между собою неполноцикельные формы, происходящие из разных стран, с разными климатами, с разных растений. Пока же на эту сторону вопроса вообще еще мало обращали внимания.

VII. Заключение.

Итак изменение видов, «видообразование», идет непрерывно, это — непрерывный процесс. Нет застывших видовых форм, виды непрерывно изменяются, изменяются все их органы, при том каждый сам по себе, но всегда в соответствии с усилиями существования, применительно к своей роли в жизни организма, а иногда — в связи (когда действие одного наследственного фактора простирается на ряд органов), изменяются циклы тлей. Виды изменяются, даже когда они живут на одних и тех же растениях. Для простоты мы исключили из рассмотрения вопрос о растениях — хозяевах; а ведь последние также не остаются без изменений, — тем больше изменяются тли, когда они переходят на новых хозяев или, распространившись в другие области, попадают под комплекс новых, более или менее отличных, условий существования, что — как вообще предполагается — должно особенно стимулировать появление мутаций, некоторые из которых могут оказаться подходящими к новым условиям жизни. Благодаря мутациям, для тлей могут открыться «новые места» в экономике природы даже на одном и том же хозяине, на одном и том же листе, не говоря уже о том случае, когда появляются новые подходящие для них растения — хозяева. Однако, некоторые формы тлей все-таки производят впечатление как бы застывших. Так, относительно хермесов можно сказать, что их циклы сложились уже в мезозое, ибо тогда уже существовали их вторичные хозяева, а их основательницы должны были уже настолько видоизмениться, чтобы не быть в состоянии прижиться на других *Abietineae*, кроме, как на ели, еще до появления их вторичных хозяев (*Abies*, *Pinus*, *Larix*). И все таки отдельные формы хермесов могут изменяться еще и теперь: их половые особи, хотя и стали личинкообразными, но еще имеют хоботки; могут, вероятно, видоизменяться и основательницы, не говоря уже о бескрылых девствен-

нидах-переселенцах. У Кровяной яблоневой тли (*Eriosoma lanigerum* Haussm.) современный цикл поколений сложился также в мезозое, так как уже и тогда существовали, по крайней мере, некоторые из *Potoniidae* (напр., *Crataegus* в С. Америке в мелу), которые могли стать ее вторичными хозяевами; однако, этот вид, повидимому, не закончил своей эволюции и по настоящее время: основательница еще не производит закрытых галлов, еще не приобрела формы неуклюжего мешка, и ее усики еще пятичлениковые и довольно длинные. В циклах тлей менее всего меняются крылатые формы, так как преимущественно они меняют местообитания, а для этого они должны иметь и хорошо развитые крылья, и органы чувств; поэтому крылатые особи наиболее консервативны (хотя, как я показываю в другой работе об эволюции тлей, изменяются у них и крылья). Из янтаря Пруссии (нижнего олигоцена) описана и изображена «*Aphis*» *transparens* Germar; крылья и усики этой формы почти не отличаются от современного *Mindarus abietinus* Kossch, живущего на молодых, данного года, побегах *Abies*. Во всяком случае, мы можем думать, что основательницы *M. abietinus* меняются еще и теперь: они еще не производят на молодых побегах пихты галлов, и сами могут стать еще более мешкообразными; и наконец, для *M. abietinus* еще не исключена возможность перехода к гетередии.

ZUSAMMENFASSUNG.

Bei Blattläusen zieht, ebenso wie bei anderen Tieren, eine Veränderung der Lebensbedingungen, z. B. Uebergang auf neue, während der Erdgeschichte oder nur in einem bestimmten Gebiet auftretende Pflanzen, oder Ausbreitung in Gebieten mit anderen klimatischen Bedingungen, die Bildung neuer artlicher Formen nach sich. Einer jeden neuen artlichen Form liegt aber eine Reihe (oder Reihen) bestimmt gerichteter Mutationen zugrunde. Das kommt schon bei der Zucht von Haustieren zur Geltung; ein bekanntes Beispiel sind die Taubenrassen. Der Werdegang von der wilden Felsentaube bis zur fächerflügeligen oder Pfauentaube führte über eine ganze Reihe von Mutationen, von denen jede nachfolgende nur beim Vorhandensein einer bestimmten vorhergehenden und nicht direkt aus der Felsentaube entstehen konnte. Ohne bestimmt gerichtete Mutationen wäre die Zucht der Rassen der Haustiere und Kulturpflanzen nicht möglich (vgl. Darwin. Das Variieren der Tiere und Pflanzen im Zustande der Domestikation, Kapitel XXI, Untertitel: „Die Merkmale setzen ihre Veränderung in der Richtung fort, in welcher sie sich bereits verändert haben“). In neuerer Zeit hat V. Jollos bei *Drosophila melanogaster* auf künstlichem Wege durch Temperaturversuche bestimmt gerichtete Mutationen erhalten und die entsprechenden Schlüsse über Evolution der Formen gezogen.

Ist eine bestimmte Eigenschaft aufgetreten, so wächst sie unter gleichbleibenden oder auch veränderten Lebensbedingungen weiter an, manchmal sogar über das Mass des Nützlichen hinaus. In der Natur sind nicht alle Richtungen der Mutationen gleich nützlich: es kann gleichgültige oder auch schädliche geben. An den Taubenrassen sieht man, dass bei der Felsentaube verschiedene Mutationen auftraten und auftreten, welche den Anfang ganzer Reihen von Mutationen bilden könnten; wenn aber diese Reihen oder Rassen in der Natur nicht vorhanden sind, so bedeutet das, dass sie nicht an die natürlichen Lebensbedingungen angepasst waren und daher umkamen und umkommen müssen. In schon vorhandenen Mutationsreihen, resp. Rassen können neue Mutationsreihen auftreten, welche sich auf bestimmte Eigentümlichkeiten des Baues erstrecken, es findet dann ein weiteres Divergieren der Formen statt.

Beim Uebergang von einer Pflanzenart auf eine neue verändern sich die Blattläuse zu neuen Formen. Unter mannigfaltigen Mutationen können manche besonders gut den Lebensverhältnissen an der neuen Pflanze entsprechen und neue Mutationen, neue Individuengruppen und schliesslich neue systematische Einheiten ergeben. Wahrscheinlich hat irgendeine *Euceraphis*art (z. B. *betulae* Koch), von Birken auf Ahorne übergehend, sich hier zu *Drepanosiphum* und *Drepanaphis* umgewandelt. Die früher kurzen Siphone haben sich bei den auf Ahorn übergegangenen Insekten stark verlängert, d. h. sie verlängerten sich weiter, und zwar am Ahorn schneller als an Birken. Unter den neuen Verhältnissen veränderten sich auch einige andere Eigentümlichkeiten von *Euceraphis* und es entstanden *Drepanosiphum* oder *Depanaphis*. Es lassen sich viele ähnliche Beispiele anführen.

Viele Eigentümlichkeiten der Struktur bei Blattläusen spielen offensichtlich die Rolle von Anpassungseinrichtungen, aber manche sind schwer in unmittelbaren Zusam-

menhang mit irgendwelchen Lebensbedingungen zu bringen. Sie können wohl kaum schädlich, wohl aber gleichgültig sein oder korrelativ mit irgendwelchen nützlichen Eigenschaften zusammenhängen, da der Einfluss eines Gens oder Faktors sich auf eine Reihe von Organen oder Eigenschaften erstrecken kann. Wenn an einundderselben Pflanze nahestehende Blattlausarten verschiedenartige Monstrositäten oder Gallen verursachen, so hängt das wahrscheinlich von der spezifischen Wirkung des Sekrets ihrer Speicheldrüsen, vom feinen Bau der letzteren ab, also von solchen Strukturen, welche von den Systematikern überhaupt nicht beachtet werden; es ist aber möglich, dass der Bau der Speicheldrüsen korrelativ mit irgendwelchen Merkmalen an den Fühlern oder anderen Organen zusammenhängt, welche die Systematiker allgemein berücksichtigen.

Eine jede neue artliche Form setzt eine bestimmte Stelle im Haushalt der Natur voraus, auch wenn diese Stellen an den Blättern einundderselben Pflanze oder manchmal gar an einunddemselben Blatt gegeben sind. Es kann eine Mutation der Speicheldrüsen entstehen, welche die betreffenden Individuen an die Unterseite des seitlichen Blatteils bindet, und eine andere Mutation, die sie an die Mittelader des Blattes bindet, u. s. w.; diese Mutationen werden bestimmten Reihen zu Grunde liegen und schliesslich werden Formen mit etwas verschiedenem Aufenthaltsort entstehen. Die eine kann eine Vorwölbung des seitlichen Blatteils der Ulme nach oben, die andere eine ähnliche Vorwölbung bei der Mittelader verursachen, und so vergrössert sich die Zahl der Plätze im Haushalt der Natur. Durch weitere Mutation der Gene in derselben Richtung verwandeln sich die anfangs einfachen Vorwölbungen in geschlossene sackförmige Gallen, welche die vollkommenste Behausung für Blattläuse darstellen, da sie Schutz vor vielen Feinden gewähren. Dieses Beispiel sehen wir an verschiedenen Arten der Gattung *Tetraneura*. Gallen an der Mittelader verursacht die Untergattung *Gobaishia*, an den Seitenteilen—die Untergattung *Tetraneura*. Unter *Tetraneura* arten können weiter Gallen vom Typus *rubra* und vom Typus *ulmi* an gleichartigen Ulmen auftreten, und an verschiedenen Ulmen sowie in verschiedenen Gebieten gehen die Differenzen noch weiter. Bei recenten *Gobaisha* und *Tetraneura* sehen wir schon keine geschlossene Kette von Erscheinungen mehr, sondern nur ihr Endstadium. Aber in der Gattung *Eriosoma* können wir einen allmählicheren Uebergang verfolgen: *E. patchiae* Börn. (Verstümmelung der Endtriebe, weniger der Blätter)—*E. ulmi* L.—*E. lanuginosum ussuriense* (sackartige, unten weit geöffnete Gallen am Blatt)—*E. lanuginosum*, europäische Form (geschlossene Säcke). Ebenso bei den Pappeln-Pemphigen: *Asiphum* Koch saugt an den Enden der Triebe; *Pachypappa* und *Pachypappella*—an der Unterseite der Blätter, welche mehr oder weniger aufgebläht werden; *Pemphigus* lebt in geschlossenen Säcken. Die von *Eriosoma patchiae* und *Asiphum* verursachten Schädigungen sind vom Gesichtspunkt der Blattläuse am unvollkommensten, da sie zum Absterben der Endtriebe führen; diejenigen Arten, welche an den Blättern saugen, können nur diese abtöten; diejenigen endlich, die im Inneren geschlossener Säcke saugen, sind überdies vor vielen Feinden sicher. Dieser Reihe von Beschädigungen entspricht wenigstens bei den Pappeln-Pemphigen die Reihe der Blattlausformen, insofern als *Asiphum* Koch morphologisch die primitivste Form ist und *Pemphigus* Hart. die am meisten spezialisierte. Aber die wichtigsten Eigentümlichkeiten dieser Blattläuse, welche die verschiedene Form der Gallen bedingen, hängen augenscheinlich mit dem Bau der Speicheldrüsen zusammen, und erst mit diesen sind wahrscheinlich andere, zur Gallenbildung in keiner direkten Beziehung stehende Eigenschaften verbunden.

Je nach der Beschaffenheit der Oberfläche, an welcher die Blattläuse saugen, hat ihr Saugrüssel verschiedenen Bau und verschiedene Länge. Bei unebener Rinde der Zweige und Stämme ist der Rüssel lang und sein Endglied verlängert und zugespitzt, ebenso an den Wurzeln von Dicotyledonen. An Gramineenwurzeln haben die Arten ebenfalls einen verlängerten, aber am Ende nicht zugespitzten Saugrüssel. Bei *Cinارين*, welche an Koniferennadeln saugen, ist der Rüssel kurz und stumpfspitzig, bei *Cinارين* an Nadelholz-

rinde ist bereits lang, und bei *Stomaphis*, welche in Ritzen der Baumrinde saugen, ist er $1\frac{1}{2}$ —3 mal länger als der Körper; offenbar hat er sich hier über das Mass des Nützlichen hinaus entwickelt.

In der Subtribus *Hormaphidina* existieren bei *Carataphis* und *Hormaphis* extreme Formen flügelloser virginiparae-exsules: ihr Körper ist flach scheibenförmig, am Rande mit einer Höckerreihe; um jeden Höcker bildet sich ein Wachsröhrchen. Der aus den Wachsröhrchen gebildete Saum liegt dem Substrat fest an und schützt offenbar das Insekt vom Fortgespültwerden bei tropischen und subtropischen Regengüssen. Die Höcker am Körperrand sind modifizierte marginale Drüsengruppen. Durch ganz allmähliche Veränderungen entstand aus der gewöhnlichen Körperform flügelloser Individuen mit 6-reihiger Anordnung der dorsalen Drüsengruppen, wie z. B. bei *Ceratovacuna arundinariae* Takah., die oben beschriebene Struktur. Wenn bei *Cerataphis* und *Hormaphis* dieses Extrem erreicht zu sein scheint, so wird es bei verschiedenen Zwischenformen noch erreicht werden.—Weitere Beispiele findet man im russischen Text.

Die Zyklen der Blattläuse evolutionierten unter den Bedingungen eines gemässigten Klima mit seinen Jahreszeiten: ausgehend vom Zyklus mit mehreren, mehr oder weniger gleichartigen bisexuellen geflügelten Generationen, und abschliessend mit Zyklen mit grossem Polymorphismus der Formen und Generationen. In der Unterfamilie *Callipterinae* sieht man noch eine ganze Reihe Uebergänge von Formen, bei denen alle Individuen, virginiparae und sexuales, geflügelt sind (manche *Drepanosiphum*) über Formen mit flügellosen fundatrices, teilweise ebenfalls ungeflügelten Sommer-virgines und Weibchen zu Formen wie *Hormaphis* und *Astegopteryx*. Je grösser der Polymorphismus, desto besser die Anpassung an die Existenzbedingungen bei jeder Form der Individuen. Die Zyklen bleiben aber nicht auf der erreichten Stufe stehen: sie verändern sich fortwährend, bis eine solche Form erreicht ist, bei welcher die fundatrices formlosen Säcken mit kurzen Extremitäten gleichen, aber ein riesiges Reproduktionsvermögen besitzen, während die sexuales larvenähnlich und flügellos geworden sind (Mordvilko, 1928, 1930).—Bei vielen Blattläusen wird noch Heteroezie beobachtet, wobei gewisse Generationen (sexuales, fundatrices, Emigranten) sich an einer Pflanze, dem sog. primären Wirt, entwickeln, die übrigen Generationen aber (flügellose und geflügelte virgines (im Sommer)—an einer anderen, dem sog. sekundären Wirt. Bei heteroezischen Blattläusen ist der Polymorphismus der Generationen viel stärker ausgeprägt als bei autoezischen, und die Zahl der Formen steigt manchmal bis 8—9, da die exsules ebenfalls an die Lebensbedingungen an ihren sekundären Wirten angepasst sein müssen. Auch hier haben wir eine Reihe Uebergänge und die Arten mit starkem Polymorphismus stammen natürlich von Formen mit geringerem Polymorphismus ab, angefangen von sog. fakultativer Heteroezie, bei welcher der ganze Generationszyklus sowohl am Primärwirt allein als auch abwechselnd an ihm und am Sekundärwirt verlaufen kann. Die exsules weichen immer mehr von der Ausgangsform der virgines ab, aber diese Veränderungen (z. B. des Sauggrüssels) entsprechen gut ihren Existenzbedingungen. Heteroezie entstand und entsteht bei verschiedenen Arten unter folgenden Bedingungen. Die fundatrices müssen sich so verändern, dass sie nur an ihrem primären Wirt leben und sich entwickeln können; andererseits müssen im betreffenden Gebiet neue, der Blattlausart zusagende Pflanzen erscheinen, an denen die Sommergenerationen leben können. In diesem Fall entsteht zuerst fakultative Heteroezie und dann gesetzmässige. Bei allen Blattläusen verläuft die Evolution der Zyklen sozusagen nach einer Schablone; bei manchen beginnt sie erst, bei anderen steht sie schon an ihrem Ende, und dort, wo sie noch nicht beendet ist, wird sie weiter gehen, bis sie zu einer vorerst fakultativen und später gesetzmässigen Heteroezie geführt hat u. s. w. Alle diese Veränderungen sind zweckmässig, entsprechen den Lebensbedingungen bestimmter Arten im gemässigten Klima, in welchem die Blattläuse entstanden sind, und müssen daher als Resultat der natürlichen Zuchtwahl angesehen werden.

Bei Blattläusen entwickeln (oder reduzieren) sich also ununterbrochen verschiedene Organe, bei ihnen evolvieren die Generationszyklen, überhaupt—die Arten verändern sich ununterbrochen: die Artbildung ist bei ihnen ein fortwährender Prozess. Arten, die in ihrer Evolution stehen geblieben sind, gibt es nicht. Wahrscheinlich verändern sich sogar so konservative Formen wie *Mindarus*, welche schon im preussischen Bernstein existierte; auch bei ihr können sich die fundatrices weiter verändern (sie sind noch nicht sackförmig), ebenso die sexuales (sie haben noch ihren Saugrüssel), und sie können schliesslich noch zur Heteroece übergehen sobald passende sekundäre Wirte erscheinen.

Bei manchen heteroezischen Blattläusen entsteht Anolozykliе, — gewöhnlich dann, wenn bei klimatischen Veränderungen in einer gewissen Gegend die primären Wirte der Blattläuse verschwinden. Diese bleiben dann nur an den sekundären Wirten, falls diese erhalten bleiben, als flügellose und geflügelte *virgines-exsules*; die Generationen am primären Wirt fallen aus, die Stelle der geflügelten *sexuparae* nehmen schliesslich geflügelte *virginiparae* ein; die Generationsreihen mit *sexuparae* fallen aus und die Reihen mit *virginiparae* bleiben nach — es geschieht Zuchtwahl entsprechender Mutationsreihen. Anolozykliе ist also eine besondere Form der Artbildung, welche nur bei heteroezischen Blattläusen und bei Rostpilzen vorkommt.

ЛИТЕРАТУРА.

- Дарвин, Ч. Сочинения. Прирученные животные и возделанные растения. Изд. С. Поповой, СПб, 1900.—Eimer, Th. Die Entstehung der Arten auf Grund von Vererben erworbener Eigenschaften nach den Gesetzen organischen Wachstums. Jena, 1888.—Idem. Orthogenesis der Schmetterlinge. Ein Beweis bestimmt gerichteter Entwicklung und Ohnmacht der natürlichen Zuchtwahl bei der Artbildung. Leipzig 1897.—Goot, P. van der. Zur Kenntnis der Blattläuse Java's. Contrib. a la Faune des Indes Néerlandaises, I, fasc. III, 1917, Buitenzorg.—Johannsen, W. Über Knospenmutation bei *Phaseolus*. Zeitschr. Ind. Abst. Ver., I, 1908.—Idem. On nonge Mutationen in réne Linier. Biol. Arbeider, [tilegn. E. Warming, Kjöbenhavn, 1911.—Jollis, V. Studien zum Evolutionsproblem. I. Über die experimentelle Hervorrufung und Steigerung von Mutationen bei *Drosophila melanogaster*. Biolog. Zentralbl., 50. Bd., 1930. Heft 9, p. 541—554.—Idem. Genetik und Evolutionsproblem. Zool. Anz., V. Suppl. band. Verh. Deutsch. Zool. Ges. E. V. 1931, pp. 252—295.—Он же. Экспериментальное получение мутаций и его значение для эволюционной проблемы. Труды Лаборатории Генетики, № 9, Изд. Акад. Н. 1932, стр. 181—192.—Мордвилко, А. (Mordvilko, A.). Эволюция циклов и происхождение гетероции (миграций) у тлей. Заш. Раст. от вред., II, № 7, 1926, стр. 476.—Idem. The evolution of cycles and the origin of Heteroecey (migrations) in plant-lice. Ann. Mag. Nat. Hist. (10) II, 1928, pp. 570—582.—Idem. About the origin of heteroecey in plant-lice. Compt. Rend. Acad. Sci. URSS, A, 1930, pp. 257—260.—Idem. Die anolozyklischen Pistazien-Blattläuse und die Verbreitung der Pistazien in der Tertiärzeit. Ibid., 1929, p. 61—66.—Idem. Anolozyclic elm aphids *Eriosoma* and the distribution of elms during the tertiary and glacial periods. Ibid., 1929, pp. 197—202.—Idem. Aphids of the subtribe *Hormaphidina*. Ibid., 1930, pp. 168—172.—Idem. Notes on Aphids. Ibid., p. 277—280.—Idem. On the evolution of Aphids. Arch. Naturg. (печатается).—Филиппенко, Ю. Генетика. Гос. Изд., 1929.—Plate, L. Selektionsprinzip und Probleme der Artbildung. 4. Aufl., 1913.—Takahashi, R. Additions to the Aphid fauna of Formosa. Philippine Journ. Sci., 1932. Manila, pp. 69—73.—Weber, H. Biologie der Hemipteren. Berlin, 1930.