

Е. Н. Самойлович

ВЛИЯНИЕ ПИТАНИЯ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ РАЗВИТИЯ И РАЗМНОЖЕНИЯ КОРНЕВОЙ ФИЛЛОКСЕРЫ (*PHYLLOXERA VASTATRIX* PLANCH)

Еще в 1928 г. в Детском Селе (ныне г. Пушкин) автором было обращено внимание на существенные различия в поведении и сроках развития филлоксеры на корнях виноградной лозы, находящейся в различных периодах вегетации.

В дальнейшем выяснилось, что, наряду с температурой и влажностью среды, режим питания влияет на развитие филлоксеры. Быстрота развития филлоксеры, число генераций в году и плодовитость ее не одинаковы не только на разных сортах лозы, но и на каждом данном сорте в разные периоды его вегетации.

Биологический цикл виноградной лозы принято делить на 7 периодов.

Первый период — весенний; он характеризуется началом сокодвижения (так называемый «плач-лоза»), когда происходит растворение запасных веществ в корнях и их передвижение к точкам роста, и начинается развитие почек. Во втором периоде распускаются почки, развиваются листья, начинается ассимиляция и энергичное развитие побегов. Третий период — цветение лозы, сопровождающееся дальнейшим ростом побегов. Четвертый период — продуктивный; в это время образуются ягоды, самостоятельно участвующие в ассимиляции. К концу этого периода постепенно прекращается рост побегов, листьев и падает количество крахмала в корнях лозы. Пятый период — созревание плодов (от начала изменения окраски ягод до полной их зрелости), когда их самостоятельная ассимиляция прекращается и начинается потребление крахмала из листьев; в этот период начинается отложение запасных веществ в стеблях. После снятия урожая наступает шестой период, характеризующийся усиленным накоплением запасных веществ в стеблях и корнях и созревaniem древесины и побегов. Седьмой, или зимний, период охватывает время после опадения листьев до весеннего пробуждения лозы.

Проследив характеристику отдельных периодов вегетации виноградной лозы, естественно предположить, что и условия питания корневой филлоксеры должны меняться соответственно изменениям состава сока корней в различные периоды вегетации растения.

Различное анатомическое строение корней определяет ту неоднородность в темпах и степени развития филлоксеры, которые мы встречаем на разных сортах виноградной лозы. Как выяснено К. Ю. Абесадзе, Е. А. Макаревой и К. Е. Цхакая, степень филлоксероустойчивости распространенных грузинских сортов виноградной лозы зависит от различия анатомической структуры их корневой системы.

Бёрнер (Börner, 1927) установил, что при питании филлоксеры на старых листьях виноградной лозы яйценоски обладают меньшими разме-

рами и пониженной плодовитостью; при кормлении филлоксеры на молодых листьях размеры насекомых и их плодовитость возрастают. Быстрота развития листовой филлоксеры зависит от качества пищи, почему на различных сортах американской лозы продолжительность развития не одинакова.

Настоящая статья посвящена результатам наблюдений за развитием корневой формы на европейских сортах лозы в лаборатории Кубанского филлоксерного пункта (ст. Ладожская) в летние периоды 1929—1931 гг. Параллельно в термостате (при 25—26°) и в природных условиях прослеживался ход генераций Кубанской филлоксеры.

Методика наблюдений

Сравнительная характеристика хода генераций филлоксеры на разных сортах лозы велась в лаборатории с учетом естественных колебаний температуры на глубине почвы в 25 см (оптимальный горизонт обитания). Биологический анализ развития филлоксеры в разные периоды вегетации лозы проводился в термостате, при постоянной температуре и влажности.

Насекомые переносились в чашки Коха на корни, срезанные в различные периоды вегетации лозы (5-летнего возраста). Испытывался местный сорт Плавай, как наиболее распространенный на местных виноградниках и Каберне, сорт, дающий резкую разницу в скорости развития филлоксеры по сравнению с первым. Сроки вегетации этих двух сортов также не одинаковы, — вегетация Каберне несколько задерживается по сравнению с сортом Плавай.

Развитие филлоксеры в течение сезона на сортах винограда Плавай и Каберне

Предварительными исследованиями биологического цикла Кубанской филлоксеры автором было установлено, что на корнях Каберне она развивается значительно медленнее, чем на корнях сорта Плавай, что отразилось на продолжительности и количестве генераций. Задержка в развитии филлоксеры происходила исключительно за счет удлинения фазы личинки первой стадии. В то время как на корнях Плавай при средней температуре 22.4° личинки линяли первый раз через 9—10 дней после отрождения, на Каберне при той же температуре им требовалось для развития 10—14 дней и даже в одном случае 42 дня (табл. 1). С повышением температуры (при средней в 26.5°) на корнях Плавай первая линька наступила через 6—10 дней, а на Каберне — через 9—16 дней. Вследствие этого на сорте Плавай филлоксера развивалась в 7 поколениях за вегетационный период, а на Каберне она успела дать лишь 6 поколений.

Кроме задержки в развитии, на корнях Каберне наблюдалась склонность личинок к диапаузам. Кроме того, заселение корней Каберне при закладке садков происходило труднее, чем корней Плавай; личинки нередко стремились уйти с корня до первой линьки, или не закончив линек, поэтому и количество яйценок на Каберне было всегда меньше, чем на корнях Плавай.

Отмеченная разница в интенсивности развития филлоксеры, несомненно, связана с анатомо-физиологической конституцией корней. Корни Каберне менее сочны и покрыты более плотной оболочкой, чем корни Плавай. При закладке садков для правильного размещения личинок на корнях наносились иглой царапины, при этом на Плавай игла легко

Интенсивность развития филлоксеры в зависимости от температуры и генераций

Генерации и фенофазы	Плавай			Кабернэ			Генерации и фенофазы
	Длительность разви- тия в днях		Средняя темпера- тура	Длительность разви- тия в днях		Средняя темпера- тура	
	Личинки I стадии	Личинки II—IV ста- дии		Личинки I стадии	Личинки II—IV ста- дии		
I.—11 V Листообразование	9.1 (9—10)	5.0 (4—6)	22.4°	11.7 (10—14) одна 42	6.0 (6—6)	22.4°	I.—11 V Листообразование
II.—4 VI Зацветание	8.3 (6—14)	5.5 (5—7)	23.2°	12.3 (10—18)	5.6 (5—7)	26.8°	II.—4 VI Бутоны
III.—21 VI Зелёные плоды	8.0 (6—10)	4.8 (4—5)	25.7°	12.5 (9—16)	5.1 (5—6)	26.5°	III.—29 VI Зелёные плоды
IV.—6 VII Зелёные плоды	8.2 (5—11)	4.5 (3—5)	27.6°	12.5 (8—16) одна 42	5.2 (4—7)	25.8°	IV.—21 VII Зелёные плоды
V.—28 VII Зелёные плоды	8.8 (7—10)	4.5 (4—6)	26.0°	12.6 (10—17)	5.1 (5—6) одна 12	25.7°	V.—17 VIII Начало размягчения пло- дов
VI.—17 VIII Начало размягчения плодов	6.5 (5—9)	4.6 (4—5)	26.0°	12.6 (11—17)	6.2 (5—9)	23.7°	VI.—30 VIII Размягчение плодов
VII.—30 VIII Размягчение плодов	10.7 (8—14)	5.9 (5—7)	24.0°	VII генерация в диапаузе			

разрезала покровы корня, тогда как на Кабернэ требовалось некоторое усилие для нанесения царапин. Реакция корней этих сортов на сосание филлоксеры также не одинакова: на Плавай, параллельно быстрому развитию личинок, идет не менее быстрый рост крупных и рыхлых желваков, в то время как на Кабернэ небольшие плотные желваки появляются медленно.

Питание филлоксеры в разные периоды вегетации лозы

Быстрота развития личинок при питании на одном сорте винограда не всегда подчиняется влиянию температуры (табл. 1). Сравнив продолжительность стадии личинок во II и VII генерациях, убеждаешься, что, несмотря на повышение температуры, развитие их на корнях периода размягчения плодов задержалось, вследствие чего первая стадия личинок VII генерации имела большую продолжительность, чем та же стадия II генерации при более низкой температуре (сорт Плавай). Это явление не случайно: оно несомненно связано с изменением режима питания филлоксеры в разные периоды вегетации лозы.¹

Для разрешения вопроса о влиянии фазы лозы на интенсивность развития филлоксеры был проведен сравнительный анализ развития

Т а б л и ц а 2

Интенсивность развития филлоксеры в различные периоды лозы в термостате при температуре 25—26°

Периоды	Фенофазы лозы	Плавай		Кабернэ	
		Длительность развития в днях		Длительность развития в днях	
		Личинки I стадии	Личинки II—IV стадий	Личинки I стадии	Личинки II—IV стадий
II	Период листообразования и рост побегов .	6.9 (5—9)	4.6 (3—6)	10.2 (7—16) одна 29	4.6 (4—6)
IV	Период роста зеленых плодов	6.5 (5—8)	4.5 (4—6)	9.9 (8—11)	4.6 (3—6)
V	Период размягчения плодов	7.3 (5—12)	4.6 (4—7)	11.1 (7—16) одна 29	4.9 (4—7)
VI	Период после снятия урожая	10.3 (7—15)	4.6 (4—6)	Наблюдений не велось	

филлоксеры на корнях тех же двух сортов виноградной лозы, находившейся в II, IV, V и VI периодах вегетации, при константной температуре термостата —25—26°; влияние меняющихся температур исключено.

Результаты анализа сведены в табл. 2, они подтвердили задержку в развитии филлоксеры на корнях Кабернэ в той же степени, что было отмечено и при колеблющейся температуре почвы. В то время как на корнях Плавай в период листообразования средняя продолжительность развития первой стадии личинок составляла 6.9 дня (с колебанием от

¹ Водинская (1932) отрицает влияние фазы вегетации лозы на продолжительность развития личинок. Значение сорта лозы в развитии филлоксеры автор не разбирает вовсе, хотя данные о ходе генераций (стр. 77) на корнях Кабернэ с несомненностью это подтверждают.

5 до 9 дней), на Каберне она затянулась до 10.2 дня (с колебанием от 7 до 16 дней и даже в одном случае до 29 дней). Эта задержка развития на Каберне оказалась постоянной и повторилась на корнях всех периодов вегетации и в условиях эксперимента.

Не менее рельефно выявилась в условиях эксперимента и разница в скорости развития филлоксеры в разные моменты вегетации лозы. Питание личинок на корнях V и VI периодов задержало развитие личинок первой стадии по сравнению с развитием их на корнях II и IV периодов. Эта разница в скорости развития филлоксеры выражена на обоих сортах.

Таким образом, на интенсивность развития филлоксеры влияет, с одной стороны, сорт, с другой стороны, период вегетации лозы.

Нимфообразование

Жмуйдзиневич (1893) высказывал мысль о слишком раннем появлении крылатых особей и нимф у филлоксеры как по наблюдениям в б. Кубанской губ., так и на основании литературных данных того времени, отмечая при этом противоречивость имевшихся данных, так как одни видели причину появления крылатых в обилии пищи, другие — в ослаблении и недостатке питания. Жмуйдзиневич пришел к заключению, что установленный факт преимущественного нахождения нимф на более здоровых кустах нуждается в ином объяснении, чем обилие питания.

Бернер связывал появление крылатых и половых особей филлоксеры с изменением качества питания, в связи с состоянием питающего растения в разные периоды вегетации. По его наблюдениям, полоноски развиваются с момента подготовки лозы к созреванию древесины и плодов.

Наблюдения в лаборатории (г. Пушкин), а также в полевых условиях Кубанского филлоксерного пункта показали, что вопрос нимфообразования филлоксеры (появление полоносок) более сложен. Нимфоз, большей частью, является следствием массового скопления на корнях личинок первой стадии. Наблюдениями в природных условиях установлено понижение интенсивности процесса нимфообразования на отдельных кустах виноградной лозы в связи с массовой миграцией личинок. Это наблюдение подтверждено лабораторными опытами по уменьшению густоты заселения корней личинками, после которого процесс нимфообразования сокращается или вовсе прекращается.

Следует заметить, что на здоровых сочных корнях наблюдается более позднее развитие нимф, чем на корнях слабых или подсыхающих, где появление единичных нимф бывает иногда неожиданно быстрым уже в первой генерации после заселения его филлоксерой. Картина нимфообразования на здоровых, сочных корнях была хорошо выражена в процессе развития филлоксеры в садках № 24 и № 57, в которых высокая продуктивность крупных яйценок I генерации вызвала массовое скопление личинок первой стадии II генерации, после чего последовало общее снижение плодovitости яйценок и появление нимф. В этих случаях массовое появление нимф служит сигналом скорой гибели корня.

Приводим данные наблюдения в садках.

Садок № 24 (температура 21—23°). На корень черного муската 27 VI перенесено 4 яйца; 20 VII на корне 3 яйценок отложили в массе яйца; 5 VIII появилось много новых яйценок II генерации; 23 VIII в массе наблюдались личинки 1-й стадии III генерации; 27 VIII появилось 9 нимф; 5 IX на корне зарегистрировано свыше 15 нимф и 1 полоноски; 10 IX отмечено питание нескольких полоносок, из которых одна отложила крупное яйцо. Корень усыхает.

Садок № 57 (температура 26—27°). На корень того же сорта виноградной лозы 31 VIII перенесены яйца. 8 IX отмечено питание 22 личинок 1-й стадии; 15 IX начали появляться яйценокски I генерации; 27 IX обнаружено 10 яйценоксок; корень облеплен массой личинок 1-й стадии II генерации, среди которых 29 IX появилась первая нимфа. Яйценокски слабеют, начинают отмирать. 9 X найдено 16 нимф и 1 полоноско; 15 X корень полон нимф; 20 X корень усыхает.

При более высокой температуре в садке № 57 нимфы появились быстрее (во II генерации), чем в садке № 24 (появление нимф в III генерации).

Своевременное уменьшение густоты колоний личинок первой стадии приостанавливает истощение корня и прекращает нимфообразование, о чем можно судить по нижеследующим опытам.

Садок № 120 (температура 25—27°). 17 VI на корень сорта Блек-Гамбург перенесены яйца; 28 VI в массе обнаружены личинки 1-й стадии, а 7 VII много яйценоксок и яиц; 26 VII среди массы личинок появились 2 нимфы; 1 VIII в колонии насчитывалось уже 11 нимф, 1 полоноско и масса личинок 1-й стадии и слабые яйценокски. 9 VIII было много нимф, несколько полоносок и масса личинок. Колонии личинок разрежены. К 17 VIII количество нимф значительно сократилось. Появились здоровые яйценокски. 20 VIII — корень живет, хотя на нем много филлоксеры. Та же картина прослежена и в садке № 115 при том же температурном режиме.

Чтобы закончить характеристику процесса нимфообразования при лабораторных опытах, следует остановиться на развитии филлоксеры, полученной путем переноса яиц листовой формы на корень (октябрь).

Воспитание проводилось в виварии с температурой 24—25°. В период массовых линек температура вивария случайно поднялась до 33°, оставаясь на этой высоте около суток, после чего была понижена до 27—26°. Яйца галловой формы переносились в массу, что дало густое заселение корней уже в I генерации. Внезапное повышение температуры до 33° вызвало в этот период приостановку в развитии личинок. Нимфообразование в данном случае началось уже в I и II генерациях, что наблюдалось в садках №№ 202 и 205.

Садок № 202 (температура 24—33—26°). 29 X были перенесены в массу яйца галловой формы на корень Блек-Гамбург; 5 XI на корне питалось 45 личинок; 12 XI личинки линяли (температура поднялась до 33°); 23 XI на корне было отмечено несколько яйценоксок; к 12 XII филлоксера размножилась в массе, множество личинок 1-й стадии II генерации; 23 XII — среди массы личинок 1-й стадии единичные, слабые яйценокски и много нимф.

Садок № 205. 31 X были перенесены в массу яйца из галла на корень сорта черный мускат; 5 XI в массе присосались личинки; 23 XI на корне было отмечено много яйценоксок и яиц, 1 нимфа; 7 XII количество нимф сильно возросло.

Во всех приведенных примерах наблюдалась одна и та же картина нимфообразования независимо от времени закладки садка и периода вегетации лозы. Опыт (садок № 9), заложенный на корне Каберне, срезанном в момент образования бутонов (31 V 1929), еще раз подтвердил обычную для начала нимфообразования обстановку.

31 V в садок № 9 были перенесены яйца, из которых 11 VI отродились личинки (на корне оставлено 3); 19—23 VI — три яйценокски; 16 VII все три яйценокски погибли, оставив большое потомство; 22 VII — 45 яйценоксок, много яиц и личинок разных стадий; 31 VII — 127 яйценоксок,

масса яиц и личинок 1-й стадии; среди личинок 2 нимфы; 16 VIII корни погибают.

Прежде чем делать выводы, следует остановиться на сроках появления нимф в природе на Кубанском филлоксерном пункте. Высокая продуктивность Кубанской филлоксеры и наслонения одной генерации на другую дают сильное заселение корней оптимального горизонта ее обитания на протяжении июля, августа и частью сентября. Это массовое заселение корней и мочек вызывает, с одной стороны, гибель последних, а с другой, — нимфообразование и миграцию личинок 1-й стадии. Наблюдениями в природе установлен факт понижения интенсивности нимфообразования на отдельных кустах, в связи с массовой миграцией личинок 1-й стадии. Кусты, давшие большое количество бродяжек на поверхности почвы, были бедны нимфами.

Нимфоз и лёт крылатых наблюдался в следующие сроки:

Т а б л и ц а 3

Годы	Нимфообразование		Лёт крылатых	
	начало	конец	начало	конец
1929	18 VI	5 VII	5 VII	26 VIII
1930	12 VII	21 VII	21 VII	31 VIII

Таким образом, начало появления нимф не связано ни с осенним ослаблением жизнедеятельности питающего растения, ни с моментом подготовки лозы к созреванию древесины и плодов, так как к 18 VI, как указано в табл. 1, виноградная лоза только что успела завязать плоды. Массовое нимфообразование и лёт действительно совпадают с моментом созревания плодов, но не всегда: запись дневника от 27 VI 1931 отмечает массовый нимфоз и образование полоносок на молодых корешках сорта Шарадзули. Следует отметить, что корни этих лоз были сильно прорежены вследствие частичной гибели их от филлоксеры, а также вследствие ежегодной обрезки с целью учета густоты заселения филлоксерой. Сокращение корневой системы, естественно, вызвало массовое скопление филлоксеры на оставшихся корнях лозы и усиление на них процесса нимфообразования.

На основании всего вышеизложенного несомненна связь нимфообразования у филлоксеры с изменением условий питания личинок 1-й стадии в сторону обеднения его, — недостатка питания, связанного большей частью с их массовым скоплением на корнях.

Это положение несколько не противоречит наблюдениям ряда авторов, на которых ссылался В. Жмуйdziнович, говоря об обилии пищи на здоровых, молодых кустах, так как последние способствуют массовому размножению филлоксеры, которое, в свою очередь, влечет за собой последующее ослабление питания и как следствие — нимфоз. Что касается зависимости появления крылатых особей от изменения качества питания, в связи с определенным состоянием растения по времени года, то наблюдения показали, что воспитание единичных личинок на корнях любой фазы виноградной лозы нимфоза не дает, если не принимать в расчет редких исключений, когда воспитание проводилось на заведомо слабых, подсыхающих корнях.

Таким образом, массовое нимфообразование в момент созревания плодов является следствием массового размножения к этому периоду филлоксеры. Сущность изменения условий питания, вызывающего нимфоз, может быть выяснена только биохимическим анализом. До этого вопрос будет оставаться в стадии накопления наблюдений и фактов. То же следует сказать и о влиянии питания на интенсивность развития и размножения филлоксеры.

ЛИТЕРАТУРА

В о д н я с к а я К. И. 1932. Материалы по биологии филлоксеры в Туапсе. Тр. защ. раст. (I), 4 : 73—93. — Ж м у й д з и н о в и ч В. И. 1893. Современное состояние наших сведений по биологии филлоксеры. Тр. Лаб. Сакарск. питомн. американских лоз, II : 237—243. — B ö r n e r С. 1927. Über den Einfluss der Nahrung auf die Entwicklungsdauer von Pflanzenparasiten nach Untersuchungen an der Reblaus. Zeitschr. f. angew. Entom., XIII : 1—108.

Институт прикладной зоологии
и фитопатологии,
Ленинград
