

В. Г. Шевченко

ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ ОЛЬХОВОГО ГАЛЛОВОГО КЛЕЩА
ERIORHYES (S. STR.) LAEVIS (NALEPA, 1891) NALEPA, 1898.
(ACARIFORMES, TETRAPODILI)

[V. G. SHEVTSHENKO. THE LIFE-HISTORY OF ALDER GALL MITE ERIORHYES-
(S. STR.) LAEVIS (NALEPA, 1891), NALEPA, 1898 (ACARIFORMES, TETRAPODILI)]

ВВЕДЕНИЕ

Применение комплексного метода одновременного изучения специфических черт местообитаний четырехногих клещей, их морфо-функциональных особенностей и биологических отпавлений дает возможность не только полнее изучить цикл развития этих вредителей растений, но и произвести функционально-экологическую оценку строения органов, выяснить их происхождение, а следовательно, и таксономическую значимость.

В качестве объекта такого изучения был выбран ольховый галловый клещ — *Eriophyes* (s. str.) *laevis* (Nalepa, 1891) Nalepa, 1898 — типичный представитель галлообразующих четырехногих клещей (Acariformes, Tetrapodili). Выбор этого вида объектом исследования определялся, во-первых, многочисленностью и широким распространением этого клеща в районе исследования (Ленинградская область, парк Петергофского биологического института), что давало возможность в любое время года получать материал в неограниченных количествах; во-вторых, тем, что при исследовании этого объекта представлялась возможность срезать и подвергать тотальному обследованию на пораженность галлами клещей большое количество целых растений или их ветвей, чего, естественно, нельзя было бы сделать при работе с культурными растениями; в-третьих, желанием изучать характерных представителей группы в естественных условиях обитания, без каких-либо поправок на влияние агротехники, что обычно связано с изучением видов, обитающих на культурных растениях; наконец, в-четвертых, необходимостью проверки данных по циклам развития галлообразующих видов, полученных около 30 лет назад (Nas-san, 1928).

Настоящее сообщение затрагивает в основном вопросы биологии *E. laevis* с учетом колебания численности отдельных фаз развития клещей, соотношения количества дейтогинных и протогинных самок, а также вопросы взаимоотношений полов в ходе годичного цикла развития.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала производился в течение всего вегетационного периода 1955 г. и частично летом 1954 г. Через каждые 3—5 дней с одних и тех же веток гибридной ольхи (*Alnus incana* Willd. × *Alnus glutinosa* Gärth.) брались пробы поврежденных листьев. Каждая проба включала все листья, выпшедшие из одной почки, причем в начале

работы (с 14 VI по 15 VII) брались листья, имевшие значительное количество повреждений (до 200). Когда же клещей в галлах стало много, то в пробу подбирались листья имевшие не менее 10 галлов. В общей сложности было учтено население 1000 галлов (около 30 000 экземпляров клещей).

Собранные листья просматривались с поверхности, причем особенно тщательно обследовалась нижняя сторона листа, где обычно сконцентрировано большинство свободно живущих четырехногих клещей. После подсчета этих клещей и заключения их в препараты производилось вскрытие галлов и изготовление в жидкости Фора—Берлеза препаратов из их обитателей. Под одно покровное стекло помещались все клещи из одного галла, что дало возможность изучить их динамику и особенности строения.

Кроме того, до выхода клещей из мест зимовок (в начале мая) был произведен их учет и прослежены особенности распределения зимующих особей по различным частям побега.

ЦИКЛ РАЗВИТИЯ ОЛЬХОВОГО ГАЛЛОВОГО КЛЕЩА *ERIORHYES* (S. STR.) *LAEVIS* (NALEPA, 1891) *NALEPA* 1898

Весенняя миграция

Миграция клещей от мест зимовки, расположенных на поверхности побегов (см. ниже) начинается с наступлением первых теплых дней: в 1954 г. первые мигрирующие особи были отмечены 10 V, в 1955 г. — около 18 V; такое расхождение в сроках начала миграции объясняется затяжной и холодной весной 1955 г. Большинство мигрирующих особей переползает по направлению вверх от мест зимовки, что некоторые авторы (Nalepa, 1928; Hassan, 1928) связывают с наличием у них отрицательного геотаксиса. Однако мнение это основано лишь на косвенных данных и нуждается в серьезной проверке. Столь же необосновано и предположение о переползании клещей под воздействием «особого раздражения», исходящего от почек.

Начало миграции совпадает с периодом распускания почек. К моменту появления первых клещей на их поверхности покровные чешуйки довольно сильно раздвинуты и отдельные листочки неплотно прилегают друг к другу, что облегчает заползание клещей на их поверхность. Клещи заползают преимущественно с вершины почки, ибо здесь компоненты ее расположены наиболее рыхло. Так осуществляется заселение листьев в самом начале миграции, а в случае затяжной весны, почти до конца ее; позднее, когда почки раскрываются полностью и черешки листьев достигают значительной длины, заползание происходит по черешкам, т. е. от основания к вершине почки. Характер заползания клещей не определяет особенностей распределения повреждений на листьях. Разными видами интенсивно поражаются различные зоны листовой пластинки (Шевченко, 1957), хотя заползание на лист у большинства осуществляется одинаковым путем.

Ольховые галловые клещи заканчивают миграцию приблизительно на 20—30-й день после обнаружения первых мигрирующих особей. При этом одновременное массовое переселение клещей наблюдать не удается. Обычно встречаются отдельные переползающие особи, что объясняется, во-первых, разновременностью перехода в активное состояние клещей, зимовавших в разных (а возможно и в одних и тех же) местах зимовки; во-вторых, относительно небольшим количеством перезимовывающих клещей, которые в период миграции расползаются по поверхности крупных побегов, так что в поле зрения редко попадает одновременно 2—3 особи.

Зимняя (дейтогинная) самка, попав на лист, некоторое время ползает по нему, пробует в некоторых местах питаться, а затем останавливается и начинает питаться на одном месте. Этот момент в жизни четырехногих клещей хорошо описан Налепой (Nalepa, 1928).

Жизнь в галлах

В результате питания клеща на одном месте листа начинается развитие галла (первые галлы в 1954 г. обнаружены 21 V, в 1955 г. 2 VI).

После проникновения самки в камеру галла, что впервые наблюдалось в 1955 г. 7 VI, она некоторое время питается там и затем приступает к яйцекладке. Момент откладки яиц совпадает приблизительно со временем замыкания входного отверстия галла и с возникновением так называемых «волосков», представляющих собой гипертрофированные клетки нижнего эпидермиса листа, которые покрывают стенки галла. Возможно,

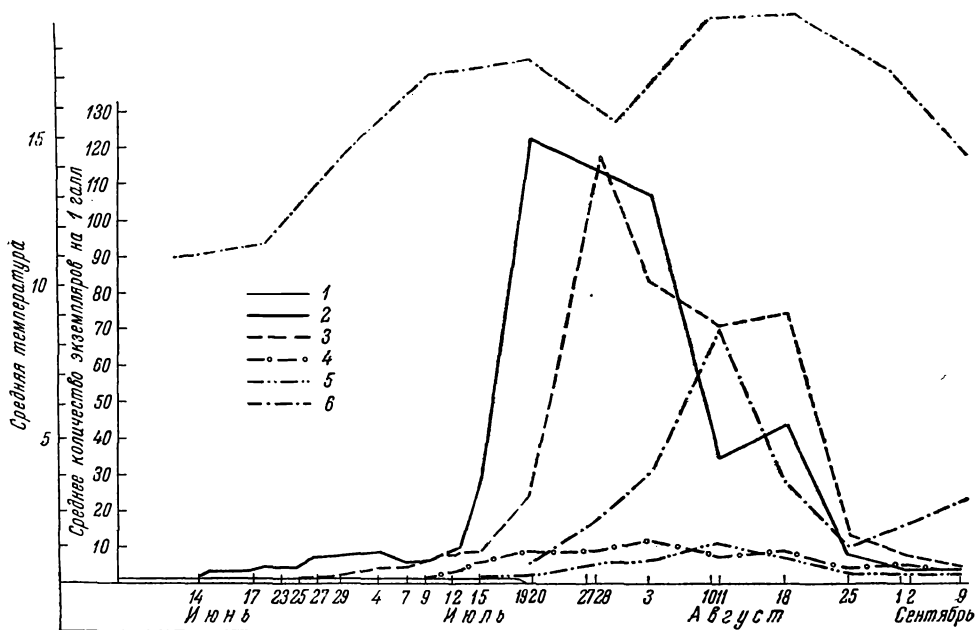


Рис. 1. Жизненный цикл ольхового галлового клеща *Eriophyes laevis* Nal.

1 — перезимовавшие дейтогинные самки; 2 — яйца; 3 — нимфы; 4 — протогинные самки; 5 — самцы; 6 — дейтогинные самки второго поколения.

что такое совпадение не случайно, ибо замыкание входного отверстия обеспечивает тем самым создание особого микроклимата и безопасность потомства, а наличие волосовидных клеток на стенках галла, во-первых, увеличивает общую поверхность, годную для питания, во-вторых, вероятно, стенки волосков более тонки и потому более пригодны для питания неполовозрелых особей.

Первые яйца в 1955 г. были обнаружены 14 VI, т. е. через 12 дней после обнаружения галлов (рис. 1). Эти яйца самка-основательница приклеивала к стенкам камеры (рис. 2). Спустя 5 дней (18 VI) после откладки яиц, была обнаружена протонимфа. К сожалению, привести какие-либо данные о личинках невозможно, так как продолжительность их развития, видимо, очень мала и в большинстве случаев линька на нимфу первую происходит еще в яйцевой оболочке. В последующие дни, вплоть до 25 VI, встречались единичные нимфы и не во всех галлах. К 25 VI протонимфы (1—2 штуки) были обнаружены уже почти во всех вскрытых галлах. 30 VI появились нимфы вторые. Наконец, 7 VII были обнаружены летние (протогинные) самки. Таким образом, все развитие от откладки

первых яиц до появления половозрелых самок заняло несколько более трех недель (23—25 дней).

О продолжительности развития других видов клещей имеются сведения у ряда авторов (табл. 1).

Следовательно, развитие разных видов в условиях центральных и северо-западных областей европейской части СССР в среднем осуществляется за 20—31 день. Южные виды, так же как и вид, обитающий на растениях в теплицах (*Vasates lycopersici* Lamb.), проходят отдельные фазы значительно скорее, и их цикл завершается за 8—15 дней. Отметим, что в большинстве приведенных случаев рассматривается развитие первого поколения, полученного от перезимовавших (дейтогинных?) самок. Особи, вылупляющиеся из яиц дейтогинных самок, у галлообразователей, так же как и у свободно живущих четырехногих клещей, морфологически отличаются от них. Эти так называемые протогинные самки через некоторое время после сбрасывания нимфальной шкурки приступают к откладке яиц.

Установить с достаточной точностью начало яйцекладки протогинных самок пока не представляется возможным, так как яйца дейтогинных самок морфологически не отличимы от яиц протогинных. Однако уже через день после вылупления первых протогинных самок, несмотря на возрастающее число нимф первых и нимф вторых, происходит значительное увеличение количества яиц; видимо, протогинные самки начинают откладку яиц непосредственно после линьки. После

13 VI 1955 количество яиц в галлах резко возрастает и достигает максимума на 15-й день после обнаружения первых протогинных особей.

Самцы появились в галлах через 5 дней после вылупления первых летних самок. Последнее заставляет предполагать, что яйца на самцов также были отложены самками-основательницами, а развитие их от яйца до половозрелого животного заняло 28—30 дней.

Протогинные самки и самцы встречаются во всех галлах вплоть до окончания вегетации растений и листопада (рис. 1).

Вскоре после появления самцов наблюдается линька нимф вторых на дейтогинных самок (19 VII). К этому времени в единичных галлах еще встречаются самки-основательницы, которые отличаются от дейтогинных особей летнего поколения желтовато-оранжевой окраской. Однако уже к концу второй декады июля они погибают во всех галлах. После гибели самок-основательниц (около 19 VII) в полостях галлов встречаются: яйца протогинных самок и сами протогинные самки, самцы, дейтогинные самки и нимфы. Количество нимф сильно возрастает после 19 VII. Интенсивный процесс вылупления личинок и нимф вызывает, несмотря на продолжающуюся откладку яиц, значительное уменьшение их количества. Кроме этого, уменьшение количества яиц, вероятно,

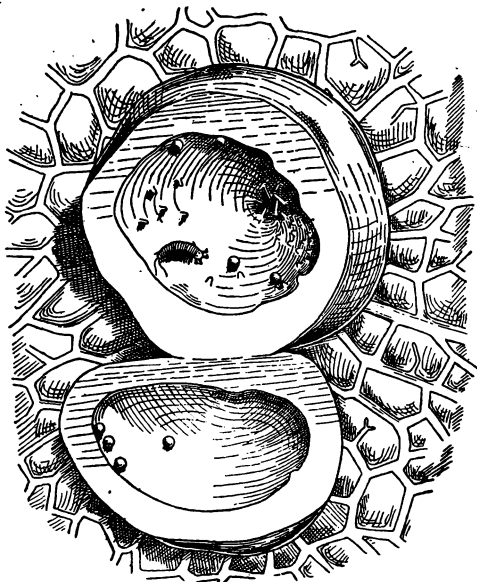


Рис. 2. Галл *Eriophyes laevis* Nal., вскрытый 2 VI 1955. Видна самка и отложенные ею яйца.

Таблица 1

Продолжительность развития разных видов четырехногих клещей (в днях)

Название вида	Автор	Место исследования	Раз- вити е яйца	Развитие нимф I и нимф II	Весь цикл
<i>Eriophyes ribis</i> (Westw.)	Сунцова (1955)	Ленинградская обл.	15—20	5—10	20—25
<i>E. ribis</i> (Westw.) . . .	Савздарг (1955)	Московская обл.	6—15	12—25	27—31
<i>E. laevis</i> Nalepa	Шевченко	Ленинградская обл.	5—11	12—18	23—25
<i>E. pyri</i> Pagenst. . . .	Миндер (1956)	Рязанская обл.	4—5	ок. 15	20—25
<i>E. mali</i> Liro	Красинская (1956)	Рязанская обл.	10—11	19—20	ок. 30
<i>E. carinatus</i> Green . . .	Кинг (King, 1937)	Цейлон	—	—	10—12
<i>Vasates lycopersici</i> Lamb.	Чавчанидзе и Отхмезури (1956)	Грузия (теплица)	—	—	12—15
<i>Phytoptus avellanae</i> Nalepa	Налепа (Nalepa, 1910)	?	6—8	15—20	21—28
<i>Oxypleurites aesculifoliae</i> K.	Кейфер (Keifer, 1942)	Калифорния	—	—	8

связано с похолоданием, имевшим место в этот период в 1955 г. (с 25 VII по 5 VIII).

Наконец, начиная с 29 VII, сильно возрастает количество дейтогинных самок. Нарастание их числа наблюдается вплоть до 10—11 VIII. Несмотря на то, что к этому времени количество дейтогинных самок довольно велико (в среднем 71.5 особи на один галл), тем не менее оно значительно отстает от общего количества нимф. Это обстоятельство находит объяснение в том, что часть нимф и самок погибает, т. е. имеет место естественный отход, а с другой стороны, и это основное, дейтогинные самки вскоре после линьки покидают галлы и переползают к местам зимовки (рис. 1). Первые уходящие на зимовку особи были обнаружены около 29 VII, т. е. спустя десять дней после их появления. Возможно, что единичные особи начали миграцию несколько раньше.

После 10—11 VIII наблюдалось резкое уменьшение количества дейтогинных самок, что связано не только с уходом на зимовку, но и с начавшейся к этому времени массовой гибелью. При этом наблюдалось поражение клещей грибом и гибель от чрезвычайной сухости (засыхали целые галлы), так как температура во второй половине лета была необычно высока (в среднем ок. 19° C) и совершенно отсутствовали осадки. Повышенная температура, видимо, оказала определенное влияние и на интенсивность откладки яиц, количество которых резко снизилось после 18 VIII, а к 7—8 IX их насчитывалось лишь по 2—3 штуки на галл. Впрочем в галлах некоторых, даже опавших листьев, находившихся, видимо, в особо благоприятных условиях, количество клещей и яиц было весьма значительно. К концу августа начался интенсивный листопад, который закончился в 20-х числах сентября.

Таким образом, можно констатировать, что клещи встречались в галлах от момента распускания листьев до листопада, т. е. около 100 дней (с 20 V по 25 VIII). Почти такая же картина наблюдалась в 1954 г., когда открытие почек и соответственно весенняя миграция начались 10 V, а листопад — в 10-х числах сентября, следовательно, вегетация продолжалась около 120 дней. Тем не менее уже к 7 VIII подавляющее боль-

шинство клещей покинуло галлы (из 200 просмотренных галлов клещи были обнаружены только в трех). Следовательно, в 1954 г. клещи встречались на листьях так же, как и в 1955 г., в течение почти 100 дней (с конца первой декады мая до начала августа).

Выше было показано, что в первой части (с 18 V по 14 VI) названного периода на поверхности листьев и в галлах встречались лишь самки-основательницы. В этот период происходило заселение листьев клещами и образование галлов. Следовательно, от момента откладки первых яиц (14 VI) до прекращения размножения клещей прошло около 70 дней. Из этих 70 дней 23—25 дней приходилось на завершение развития протогинных самок (т. е. летних самок первого поколения), а в оставшиеся 45—47 дней осуществлялось развитие последующих поколений прото- и дейтогинных самок. Исходя из данных о продолжительности развития галлообразователей в условиях умеренного климата (табл. 1), следует признать, что этих последующих поколений может быть минимум одно, максимум два. Итак, за весь вегетационный период у ольхового галлового клеща имело место развитие минимум двух, максимум трех поколений. В условиях лета 1955 г. в связи со смещением всего цикла развития ближе к осени и ранним листопадом, вероятно имело место развитие двух поколений клещей, третье испытало сильную депрессию из-за угнетенного состояния растения-хозяина и не достигло полного развития.

Говоря о количестве поколений, следует иметь в виду, что после появления первого поколения протогинных самок (первое летнее поколение клещей) наряду с развитием дейтогинных (второе поколение) происходит развитие протогинных особей и самцов. Так, личка нимф вторых на протогинных самок наблюдалась 17 VIII и 3 IX. Естественно, что появление этих особей в столь поздние сроки никаким образом не может быть связано с откладкой яиц самками-основательницами. В силу этого возникает вопрос, какие самки производили откладку яиц на протогинных самок в августе. По аналогии естественно было предположить, что новые летние самки появляются из яиц летних дейтогинных самок. В таком случае следовало бы признать, что дейтогинные самки до ухода на зимовку откладывали некоторое количество яиц. Однако если предположить, что каждая дейтогинная самка откладывала хотя бы по одному яйцу, то количество протогинных самок должно, хотя бы в отдельные моменты, значительно возрастать, но этого не происходило. Следовательно, откладка яиц на протогинных самок в августе осуществлялась не дейтогинными самками, а протогинными. Дейтогинные самки в первое лето остаются бесплодными и лишь после зимовки приступают к откладке яиц.

Особый интерес представляет вопрос о партеногенетическом развитии галловых клещей, который неоднократно поднимался в связи с тем, что Налеп (Nalera, 1910) показал, что самцы составляют лишь 2—3% от числа всех обитателей галлов, а в некоторых галлах не встречаются совсем.

Наблюдение за развитием *E. laevis* показали, что самцы встречались почти во всех галлах. Так, из 165 галлов, обследованных в разное время, они были обнаружены в 120, т. е. самцы встречались более чем в 70% галлов. Частота встречаемости самцов в различные сезоны не одинакова (рис. 3). К осени (конец августа—начало сентября) они обнаруживаются значительно реже. На протяжении всего цикла развития наличие самцов в галлах связано с присутствием в них протогинных самок (рис. 3). Связь такого рода с дейтогинными самками отсутствует, так как с момента появления они встречаются практически во всех галлах.

Резких изменений количества протогинных самок и самцов не наблюдается (рис. 4), хотя на отдельных отрезках времени численно преобладают то те, то другие. В изменении их соотношения обнаруживается

некоторая закономерность, выражающаяся в том, что всякий раз увеличение количества самцов (в среднем на галл) влечет за собой уменьшение количества самок. Это явление, видимо, можно рассматривать в качестве подтверждения данных Кинга (King, 1937) и Патмена (Putman, 1939),

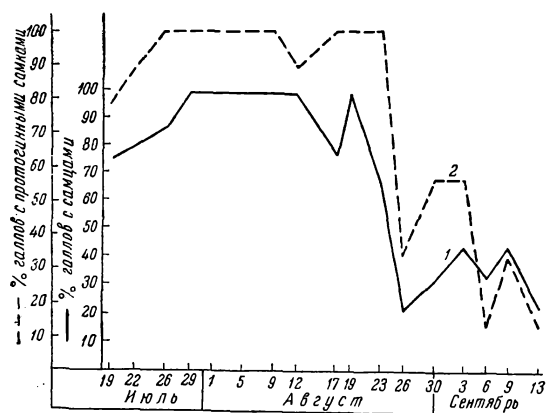


Рис. 3. Частота встречаемости самцов (1) и протогинных самок (2) в галлах *Eriophyes laevis* Nal. в летний период.

которые показали, что из яиц зимующих самок развиваются и самцы, и самки и что неоплодотворенные самки (протогинные) дают только самцов.

Таким образом, наблюдающееся с момента появления самцов численное преобладание протогинных самок ведет к тому, что вероятность оплодотворения остается небольшой; вследствие этого неоплодотворенные самки откладывают все возрастающее количество яиц на самцов, а это приводит к заметному уменьшению количества самих самок. Теперь вероятность оплодо-

творения самок становится больше и соответственно большее количество яиц откладывается на самок и т. д.

Приведенные данные являются подтверждением факта, установленного Кейфером (Keifer, 1942, 1952), который считает, что протогинные самки имеют соответствующих им самцов, а дейтогинные самки их не

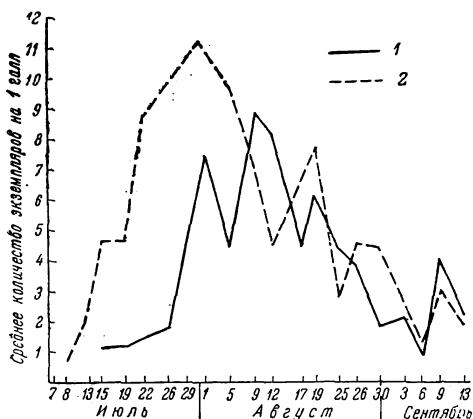


Рис. 4. Соотношение самцов (1) и протогинных самок (2) в галлах *Eriophyes laevis* Nal. в летний период.

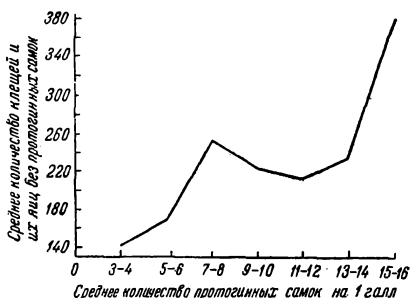


Рис. 5. Зависимость количества всех фаз развития *Eriophyes laevis* Nal. от численности протогинных самок.

имеют. Происходит ли оплодотворение дейтогинных самок перед уходом на зимовку, не известно, вследствие чего пока невозможно ответить, имеется ли у исследованного вида партеногенетическое развитие, или нет.

Относительно того, каким образом осуществляется оплодотворение, которое, как показано выше, является необходимым звеном в развитии галловых клещей, отсутствуют всякие сведения. По мнению автора, это объясняется наличием у них сперматофорного оплодотворения. В пользу

этого взгляда говорят данные работы Паули (Pauli, 1956), который показал, что панцирные клещи, самцы которых подобно самцам *Tetrapodili* обладают мягким генитальным конусом, имеют сперматоформное оплодотворение.

Роль протогинных самок в жизненном цикле *E. laevis* выступает особенно рельефно, если проследить, как в зависимости от их числа изменяется количество прочих фаз клещей (рис. 5). Чем меньше протогинных самок находится в галле, тем меньше общее количество особей остальных фаз развития.

Естественно возникает вопрос, какова же продуктивность отдельных особей. Прямые наблюдения на этот счет отсутствуют. На основании косвенных данных можно принять, что протогинные самки откладывают от 12 до 30 яиц. К такому

Таблица 2

Плодовитость протогинных самок

Дата	Количество просмотренных галлов	Количество протогинных самок	Количество яиц, нимф и проч.	Средняя плодовитость самки (количество яиц)
19 VII	10	48	562	12
22 VII	10	106	2146	20
26 VII	8	74	1702	23
29 VII	16	132	3869	29

выводу приводит сопоставление среднего количества

учтенных в галлах самок, с одной стороны, и яиц, нимф, дейтогинных самок и самцов, с другой. Чтобы погрешность вычисления была возможно меньшей, оно произведено в тот отрезок времени, когда в галлах уже не встречались самки-основательницы, а уход на зимовку только начался, т. е. в период с 19 по 29 VII (табл. 2).

Для других видов четырехногих клещей отмечена следующая пло-

довитость: смородинный почковый клещ *E. (Cecidophyes) ribis* (Westw.), по данным Савдарга, откладывает от 5 до 48 яиц; грушевый клещ — *E. (s. str.) pyri* Pagenst., по мнению Трегорда (Trägårdh, 1910), откладывает 5—6 яиц; тот же вид, по данным Миндер (1956), — 3—12 штук; плодовитость клеща *«Eriophyes» carinatus* Green равна максимально 13 яйцам (King, 1937). Следовательно, плодовитость галловых клещей, очевидно, относительно не велика.

Каково же может быть максимальное число обитателей галлов при такой плодовитости самок. Многие авторы, пытаясь дать ответ на этот вопрос, не принимают во внимание ранний уход дейтогинных самок на зимовку, имеющий место в середине и конце лета у большинства галлообразующих клещей. Вследствие этого население галла никогда не может быть учтено полностью, за исключением того периода, когда уход на зимовку еще не начался. Однако максимальное количество клещей, как правило, встречается после начала летней миграции. Так, если до ее начала (22 VII 1955) в полости галла с максимальным населением насчитывалось 335 яиц, 27 нимф первых, 18 нимф вторых, 15 протогинных самок, 4 дейтогинных и 2 самца (всего 401 экземпляр), то после начала летней миграции (29 VII 1955) было обнаружено 112 яиц, 69 нимф первых, 188 нимф вторых, 7 протогинных самок, 52 дейтогинных и 12 самцов (всего 440 экземпляров). Еще раз подчеркнем, что и эта цифра не дает полного представления об общей численности населения одного галла, так как она не включает того количества клещей, которые уже мигрировали на места зимовки, а также то большое количество клещей, которое по-

является из яиц, отложенных позже.

Тем не менее представляется возможным произвести теоретический расчет максимального количества обитателей галла. Поскольку теперь

установлено, что за весь период развития клещей имеет место развитие двух поколений дейтогинных самок, и известна средняя продуктивность одной протогинной самки (максимум 29 яиц), то, зная среднее количество этих самок на один галл (6—9), можно принять, что максимальное население галла, с учетом уходящих на зимовку особей, — около 540 особей. При этом не следует забывать, что приведенная цифра охватывает и про-

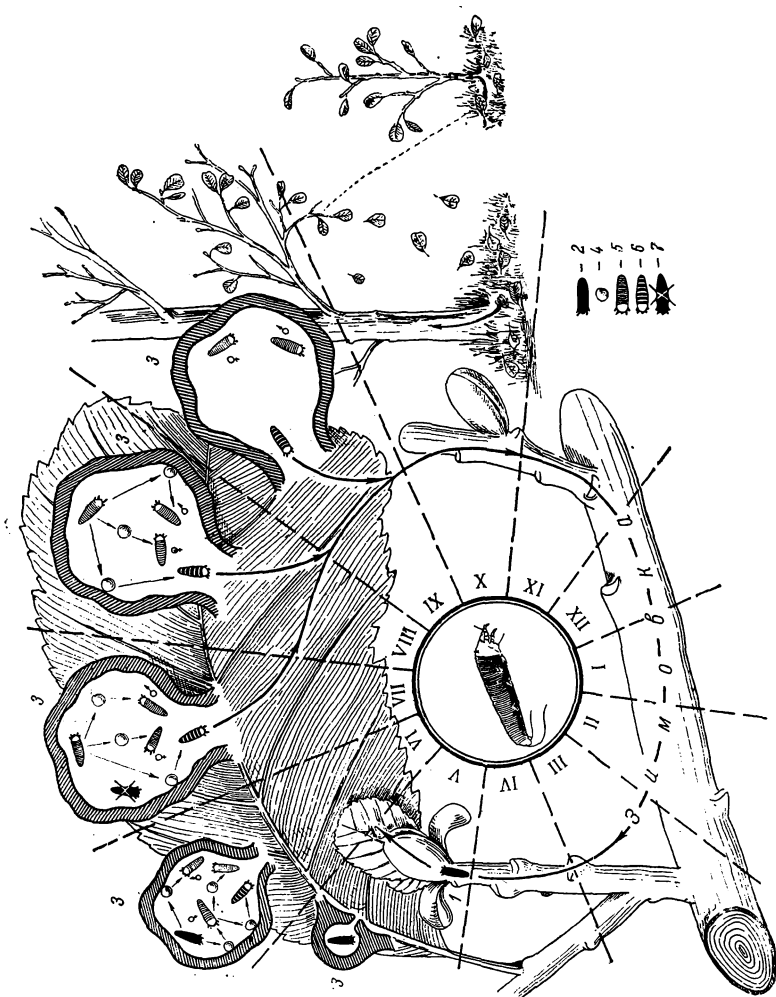


Рис. 6. Жизненный цикл ольхового галлового [клеща *Eriophyes* (s. str.) *laevis* (Nalepa, 1891) Nalepa, 1898.

1 — миграция перезимовавшей дейтогинной самки (2) на развивающиеся листья; 3 — начало галлообразования и дальнейшее развитие клещей в полости одного галла; 4 — яйца клещей; 5 — протогинные самки; 6 — дейтогинные самки летнего поколения, уходящие в места зимовки; 7 — гибель дейтогинной самки-основательницы; 8 — расселение клещей в период листопада.

тогинных самок и самцов, которые периодически отмирают; для практических же целей важнее знать не общее максимальное количество обитателей галла, а количество дейтогинных самок, уходящих на зимовку, ибо именно они определяют интенсивность заражения растения на будущий год. Так как протогинные самки и самцы составляют в среднем 6.5% от всего числа обитателей галла, то, видимо, максимальная продуктивность галла равна около 500 дейтогинных самок на галл.

Разумеется, приведенные подсчеты позволяют составить лишь очень приблизительное представление о максимальной продуктивности отдель-

Таблица 3

Годичный цикл развития *E. laevis* в связи с развитием растения-хозяина

Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
18—20	21—31	1—15	16—30	1—15	16—31	1—15	16—31	1—15	16—30
Начало открытия почек	Расправление 1—2-го листа	Появление 3-го листа	Появление 4-го листа	Опадение 1-го листа	Опадение 2-го листа	Начало массового листопада	Массовый листопад	Конец листопада	Зимний покой
Начало миграции	Миграция	Миграция	Конец миграции	Самки-основательницы	Гибель самок-основательниц	—	—	—	—
—	—	Начало галлообразования	Конец галлообразования	—	—	—	—	—	—
—	—	Начало откладки яиц	Откладка яиц	Откладка яиц	Откладка яиц	Откладка яиц	Откладка яиц	Окончание откладки	—
—	—	—	Вылупление нимф I	Вылупление нимф I	Вылупление нимф I	Вылупление нимф I	Вылупление нимф I	Вылупление нимф I	—
—	—	—	—	Появление протогинных ♀♀ и ♂♂	Появление протогинных ♀♀ и ♂♂	Появление протогинных ♀♀ и ♂♂	Появление протогинных ♀♀ и ♂♂	Появление протогинных ♀♀ и ♂♂	Гибель протогинных ♀♀ и ♂♂
—	—	—	—	—	Появление дейтогинных ♀♀	Появление дейтогинных ♀♀	Появление дейтогинных ♀♀	Появление дейтогинных ♀♀	—
—	—	—	—	—	Начало миграции дейтогинных ♀♀	Миграция дейтогинных ♀♀	Миграция дейтогинных ♀♀	Миграция дейтогинных ♀♀	—
—	—	—	—	—	—	Зимовка	Зимовка	Зимовка	Зимовка

ных галлов, — в среднем она ниже приведенной цифры. Однако предпринятая в этом отношении попытка несомненно оправдана, так как акцентирует внимание на одной из весьма актуальных проблем изучения галловых клещей.

На основании изложенного, весь годичный жизненный цикл *E. laevis* в связи с развитием растения-хозяина рисуется следующим образом (табл. 3 и рис. 6). Как было показано выше (стр. 605), численность клещей в галлах может изменяться под влиянием целого ряда причин, однако ими не ограничивается комплекс факторов, ведущих к уменьшению количества клещей в галлах.

Наряду с основными обитателями галлов в них часто встречаются представители других видов четырехногих клещей и сравнительно реже

Таблица 4

Ход заселения галлов *E. laevis* клещами
E. bistriatus

Сроки	Всего обследовано галлов	Из них		% галлов с <i>E. laevis</i>	% галлов с <i>E. bistriatus</i>
		с <i>E. laevis</i>	с <i>E. bistriatus</i>		
10—29 VII	45	31	14	67.3	32.6
1—9 VIII	24	10	14	41.7	58.3
12—19 VIII	25	7	18	28.0	72.0
23—30 VIII	30	9	21	30.0	70.0
3—13 IX	40	14	26	35.0	65.0
Итого	165	71	94	43.0	57.0

клещи из других семейств (*Tydeidae*, *Tyroglyphidae*, *Tarsonemidae*). Из четырехногих клещей наиболее часто (в 57% галлов), начиная с момента появления протогинных самок (около 19 VII), встречались *E. (Aceria) bistriatus* Nalepa, 1919. Причем лишь в одном галле из 165 исследованных были обнаружены только *E. bistriatus*. О том, что эти клещи начали заползать в больших количествах в галлы, после того как открылись входные отверстия большинства из них, свидетельствуют данные табл. 4.

Заселение новых галлов клещами *E. bistriatus* происходит с 19 VII по 12 VIII, после чего соотношение количества галлов с *E. laevis* и одновременно с *E. laevis* и *E. bistriatus* оставалось приблизительно постоянным, а это свидетельствует о том, что последние являются постоянными сожителями ольхового галлового клеща. Несомненным подтверждением этого является и тот факт, что в галлах наряду с половозрелыми самками *E. bistriatus* постоянно встречались также их яйца, нимфы и самцы. Причем каждый раз, когда количество особей этого вида было велико, основных обитателей галлов встречалось намного меньше (табл. 5).

Все это говорит либо о наличии конкурентных отношений между видами, либо о том, что клещ *E. bistriatus* чаще поселяется в галлах с меньшим числом основных обитателей. Полученные материалы говорят в пользу первого предположения, ибо, хотя относительное количество протогинных самок в галлах с *E. bistriatus* и без них было почти одинаково (6.9 и 6.0%), тем не менее плодовитость этих самок в галлах с *E. bistriatus* была ниже.

Кроме *E. bistriatus*, в галлах также встречались и другие четырехногие клещи (*Oxypleurites trouessarti* Nalepa, 1923; *Epirimesus longitar-*

sus Nalepa, 1898; *E. (Aceria) brevitarsus* (Fokeu, 1890) Nalepa, 1898; *Diptilomiopus dip-terocheilus* (Nalepa, 1920) Liro, 1951), но количество их было всегда весьма незначительно (1—3 шт.).

Из несомненных врагов клещей *E. laevis* отмечены клещи из рода *Typhlodromus* [*Typhlodromus (Neoseiulus) soleiger* Ribaga, 1902] и личинки галловых комариков. Что касается их взаимоотношений с клещами рода *Tarsonemus*, которые значительно чаще встречаются в галлах к осени, то они остаются совершенно неясными.

Зимовка

Особенности зимовки галловых клещей представляют интерес с двух точек зрения: во-первых, до настоящего времени остаются неясными причины раннего появления и ухода на зимовку дейтогинных самок, во-вторых, изучение зимовки позволяет выявить факторы, определяющие численность клещей, а разработка методики достаточно точного определения начала массовой миграции (летней, осенней и весенней) позволит дать биологическое обоснование для проведения мероприятий по химической защите растений.

Ранний уход на зимовку отмечен у многих видов галлообразователей. Ранняя миграция характерна не только для *E. (s. str.) laevis*, о чем было сказано выше, но и для таких видов, как *E. (Aceria) lateannulatus* Schulz и *E. (s. str.) padi* (Nalepa). Зимующие особи *E. (Aceria) lateannulatus* были обнаружены в 1956 г. 14—15 VII, *E. (s. str.) padi* (Nalepa) особенно

Таблица 5

Изменение численности *E. laevis* в зависимости от количества *E. bistriatus*

Число, месяц	Галлы с <i>E. bistriatus</i> и <i>E. laevis</i>										Минимальное количество <i>E. laevis</i> в галлах без <i>E. bistriatus</i>										
	количество особей различных фаз <i>E. bistriatus</i>					количество особей различных фаз <i>E. laevis</i>					яйца	ним- фы I	ним- фы II	про- тогин- ные ♀	дейто- гин- ные ♀	♂	всего				
	яйца	ним- фы I	ним- фы II	♀	♂	всего	яйца	ним- фы I	ним- фы II	про- тогин- ные ♀								дейто- гин- ные ♀	♂	всего	
29 VII	31	30	40	5	7	113	13	23	5	10	5	2	58	63	19	37	7	6	7	139	
1 VIII	8	1	1	3	—	13	53	37	63	12	61	12	12	238	93	24	88	18	30	9	262
5 VIII	4	—	—	3	—	7	33	20	26	2	11	1	1	93	114	7	25	14	2	4	166
9 VIII	8	40	75	8	12	143	5	17	5	7	3	2	2	39	5	10	15	9	46	12	97
12 VIII	15	16	12	3	—	46	18	18	14	5	57	1	1	113	53	25	16	1	26	3	124
23 VIII	4	7	6	10	1	28	8	7	6	4	8	5	5	38	6	4	5	1	40	—	56
Итого . . .	70	94	134	32	20	350	130	122	119	40	145	23	23	579	334	89	186	50	150	35	844
В % от суммы . .	20.0	26.9	38.3	9.1	5.7	100	22.4	21.0	20.5	6.9	25.0	4.0	4.0	100	39.5	10.5	28.0	6.0	17.8	4.1	100

примечателен тем, что в середине июля 1955 г. клещи встречались в очень небольших количествах лишь в 70% галлов (всего вскрыто 214 галлов), причем одновременно с ним постоянно находились тарзонеиды. Кстати, к осени они довольно часто встречались и в галлах *E. laevis*, где происходило их размножение. При наличии тарзонеид основное население галлов сильно сокращалось. Конец миграции часто совпадает со временем окончания листопада, но в отдельные годы (*E. laevis* в 1954 г. и *E. padi* в 1954 и 1955 гг.) основная масса клещей уходила на зимовку по крайней мере за месяц до начала интенсивного опадения листьев. Впрочем, во всех случаях летне-осенняя миграция сильно растянута и охватывает в среднем от 1½ до 3 месяцев.

В качестве основной причины, якобы побуждающей клещей к миграции в места зимовок, отмечается «отверждение» листы (Putman, 1939; Keifer, 1942). Кейфер, описывая цикл развития *Oxypleurites aesculifoliae* Keifer, отмечает, что дейтогинные самки этого вида в условиях Калифорнии появляются к концу апреля и вскоре после питания мигрируют в места зимовок, но откладка яиц протогинными самками, а следовательно, и появление новых дейтогинных самок продолжают до начала июля. Таким образом, если миграция дейтогинных самок, связанная, как полагает автор, с отверждением листы, впервые наблюдается в середине мая, то совершенно непонятно, почему происходит дальнейшее размножение клещей. Если откладка яиц продолжалась бы в течение 10—15 дней после ухода на зимовку первых дейтогинных самок, то в таком случае предложенное объяснение могло бы считаться удовлетворительным, но размножение клещей продолжается после этого в течение полутора месяцев. Следовательно, предположение, что летняя миграция обусловлена отверждением листы, не верно.

При всем этом совершенно неоспоримым остается тот факт, что состояние растения-хозяина играет решающую роль в определении миграции клещей. Однако неправильно сводить весь многосложный комплекс причин, вызывающих миграцию, к единственному фактору — отверждению листы. Правильнее было бы при решении этой проблемы по возможности учитывать все изменения, происходящие в листьях к началу миграции. Кроме того, в качестве исходного положения, следует принять, что все изменения внешней среды воздействуют на клещей как непосредственно, так и опосредованно, т. е. через изменение процессов в организме растения-хозяина.

Известно, что перед началом листопада происходит сильное изменение многих физиолого-биохимических процессов, а также наблюдаются и структурные видоизменения: абсорбционная способность плазмы уменьшается, усиливается гидролитическая и ослабляется синтетическая активность ферментов, падает интенсивность фотосинтеза и дыхания, происходит обезвоживание и отток ценных конституционных веществ, разрушаются хлоропласты, загромождаются сосуды и т. д. Все эти изменения возникают не сразу, хотя проявляются они с максимальной силой перед началом листопада и во время него. Совершаются они вследствие имеющего место естественного старения листьев. Однако опадение листьев происходит задолго до того момента, когда они достигают естественной дряхлости, так как листопад связан с общим ритмом и циклом развития растительного организма (Серебряков, 1952). Иными словами, ход процессов, происходящих в листьях при подготовке к листопаду, определяется такими факторами внешней среды, как температура, влажность, почвенные условия и длина дня.

Все эти факторы, за исключением разве воздействия почвенных условий, которые в естественной обстановке остаются более или менее постоянными, закономерно изменяются в ходе развития растений. Однако, если

влажность и температура при общем закономерном ходе их изменения испытывают в отдельные годы значительные колебания, то длина дня является единственным фактором, меняющимся, хотя и относительно плавно, но строго закономерно. Относительная плавность перехода от более длинного дня к более короткому (в летне-осенний период) заключается в том, что солнечная радиация чрезвычайно изменчива и зависит от состояния атмосферы, облачности и проч. (Клешнин, 1954).

Тем не менее именно длина дня является одним из наиболее существенных факторов, определяющих весь ход развития растения (Максимов, 1951). Искусственное укорочение дня приводит к сокращению длительности жизни листьев (Мошков, 1936; Богданов, 1931).

Следовательно, естественное укорочение дня к осени (наряду с понижением температуры и изменением прочих факторов) является одной из существенных причин, вызывающих к жизни весь сложный комплекс изменений, происходящих в растении до начала листопада.

Эти-то изменения (т. е. уменьшение абсорбционной способности плазмы, усиление гидролиза и т. д.), являющиеся предвестником приближения неблагоприятных условий, несомненно оказывают прямое влияние на обитателей галлов и, видимо, должны считаться основной причиной ранней миграции клещей, а в конечном счете и причиной появления самих дейтогинных самок.

Своеобразный случай появления зимних яиц в связи с изменением кормового растения приведен Рекком (1950). Он отмечает, что при выкармливании летних самок паутиных клещей на нормальной, неповрежденной листе появились летние яйца, а при разведении их на акариозной листе наблюдалась откладка только «зимних» яиц.

Опытами Бондаренко (1952) показано, что появление зимующих самок у паутинового клеща *Tetranychus urticae* Koch. наблюдалось при длине дня 16 ч. 40 м. (4 VIII). По нашим наблюдениям, дейтогинные самки были впервые обнаружены в галлах около 19 VII, т. е. при длине дня 17 ч. 55 м.

Дейтогинные самки сразу после сбрасывания нимфальной шкурки и некоторое время после этого не имеют характерной желтовато-красной окраски зимних самок, которая до некоторой степени сходна с таковой паутиных клещей. Очевидно, появление окраски стоит в какой-то связи с пополнением запасных питательных веществ и может служить критерием физиологической готовности самки для переползания на зимовку. В этом отношении показательно наблюдение, проведенное над клещами из рожковидных галлов с липы [*E. (Aceria) lateannulatus* Schulz]. При вскрытии таких галлов в разгар миграции клещей (в конце сентября 1954 г.) было обнаружено, что особи, которые приобрели характерную окраску зимующих, группировались у входного отверстия, в то время как неокрашенные клещи встречались во всех других отделах камеры галла.

Вопрос о том, каким образом осуществляется выход клещей из галла, на первый взгляд не представляет особого интереса. Если же учесть, что, например, у рожковидных галлов с липы канал входного отверстия закупорен густым сплетением «волосков», то не ясно, каким образом клещи находят выход из галла. В этом отношении значительный интерес представляют наблюдения Налепы (Nalepa, 1909), который, изучая реакции клещей, указывал, что при уходе на зимовку определенную роль играет положительный фототаксис. Наши наблюдения подтвердили эти данные. Для выяснения отношения клещей к свету был проделан следующий эксперимент, проведенный в 20-х числах августа с клещами *E. (Aceria) tiliae-nervalis* Nalepa. Клещ помещался под бинокуляр на небольшом (7×7 см) листе бумаги. Бинокуляр устанавливался в лабораторном помещении, имевшем одно окно, в 2 м от него. Весь путь клеща с мо-

мента помещения его на бумагу прочерчивался карандашом. При этом оказалось, что из 10 исследованных клещей 9 избрали вполне определенное направление и передвигались к источнику света. В дальнейшем опыт был несколько усложнен. Через равные промежутки времени (1 мин.) бумага, по которой передвигался клещ, поворачивалась на 90° , сначала

против часовой стрелки, затем (через некоторое время) в обратную сторону. При этом каждый раз клещ соответственно менял направление, все время двигаясь к свету (рис. 7).

Опыты Налепы (Nalepa, 1909) и наши данные, подтвердившие его наблюдения, видимо, позволяют с достаточным основанием утверждать, что для выхода из галлов клещи ориентируются по свету. Наличие у галловых клещей в период летне-осенней миграции яркой положительной реакции на свет особенно любопытно в том отношении, что они не имеют специальных светочувствительных органов типа глаз. Правда, Удемансом (Oudemans, 1925) описан четырехногий клещ «*Eriophyes*» *oculatus* Oud., у которого ему удалось ошибочно «обнаружить» глаза (!).

По выходе из галла клещи сначала, видимо, двигаются в направлении источника света. Однако, если выходя из него, они ориентируются на строго определенный освещенный участок (входное отверстие), то на поверхности листа их передвижение носит менее определенный ха-

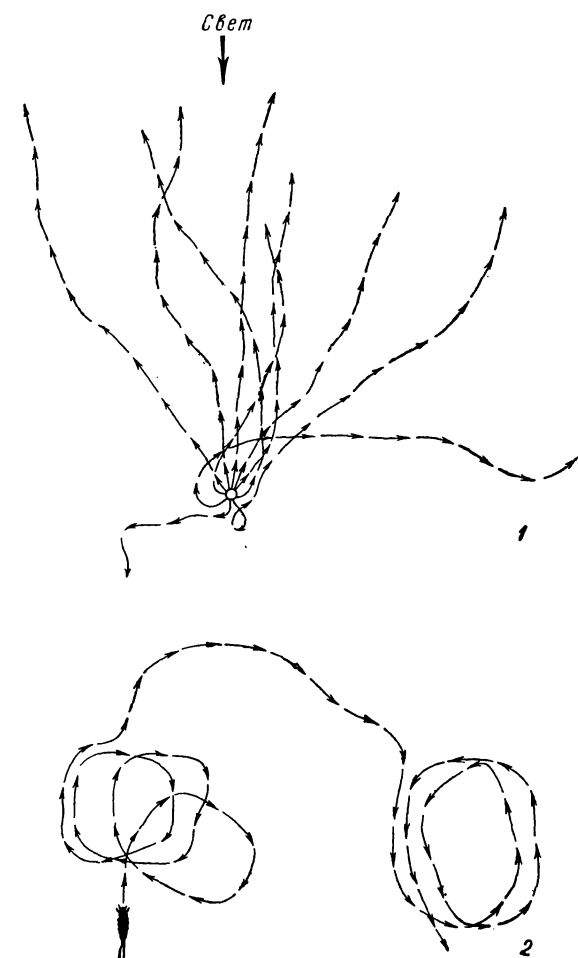


Рис. 7. Передвижение клещей *Eriophyes* (*Aceria*) *tiliae-nervalis* (Nalepa, 1920) Liro, 1951, в зависимости от положения источника света.

1 — пути движения десяти клещей при фиксированном положении источника света; 2 — линия перемещения клеща при изменении положения источника света (объяснение в тексте).

актер. Последнее, вероятно, связано с более равномерным освещением поверхности листовой пластинки. Проследивание путей передвижения клещей *E. (Aceria) lateannulatus* Schulz по выходе из галлов показало, что большинство из них, добравшись до жилки, начинало двигаться вдоль нее. Такой характер передвижения обеспечивает выбор кратчайшего пути до черешка, а следовательно, и до мест зимовки. Приуроченность передвижения клещей к жилкам, быть может, также связана с их положительной реакцией на свет, так как жилки при освещении листа сверху представляют собой наиболее светлые участки пластинки.

Выбор кратчайшего пути к местам зимовки имеет большое значение для сохранения жизни вида, так как скорость передвижения клещей невелика [*E. (Aceria) tiliae-nervalis* Nalepa передвигались при температуре 21° С и влажности 74% со скоростью 0.5—0.7 см/мин.], а как раз в период миграции на листьях появляется большое количество хищных клещей. При продвижении к местам зимовки по пластинке листа клещи встречают трудно преодолеваемые преграды; таковыми являются густые волоски, сильно развитые, например, у листьев липы в месте перехода черешка в главную жилку. Во время миграции в таких местах скапливаются значительные количества клещей. Интересно, что хищные клещи держатся чаще всего также в этой части листа.

Положительный фототаксис, как это было показано упомянутыми выше опытами Налепы (Nalepa, 1909), с течением времени ослабевает. Спустившись по черешку листа, клещи оказываются в непосредственной близости от почки, с чем, видимо, и связано то, что многие виды зимуют внутри почек [*E. (Aceria) mali* (Nal.) Liro, *E. (s. str.) pyri* (Pag.) Nal. и др.]. Налепы (Nalepa, 1910) считает, что почки являются основным зимним местобитанием галловых клещей. Всех других клещей, которых ему удавалось находить на поверхности побегов, он рассматривает в качестве особей, не успевших добраться до почек.

Наблюдения, проведенные нами в 1954, 1955 и 1956 гг., за расположением мест зимовок у *E. laevis* и *E. padi*, показали, что в почках эти клещи встречаются крайне редко, а подавляющее большинство их зимует на побегах в трещинах коры, под укрытием лишайников, растущих на поверхности коры, и т. д. Поскольку поверхность побега данного года в подавляющем большинстве случаев гладкая, клещи крайне редко зимуют на них, а обычно мигрируют на побеги прошлых лет. Распределение мест зимовок клещей, зимующих на побегах, представлено на рис. 8. Путь, который проделывают клещи от галлов до мест зимовки, иногда может быть очень большим; так, клещи *E. laevis* расползаются на 50—60 см, что не является пределом.

Такой характер расположения мест зимовок клещей обуславливает и распределение повреждений не только по отдельным ветвям растения, но и по растению в целом. Заполнение клещей на листья в период весенней миграции начинается от основания ветви к вершине, что и ведет к большей поражаемости нижней и средней части ветки и к уменьшению количества повреждений к вершине.

Сравнительно подробному изучению были подвергнуты места зимовки *E. laevis*, что позволило отметить наиболее типичные из них (рис. 9).

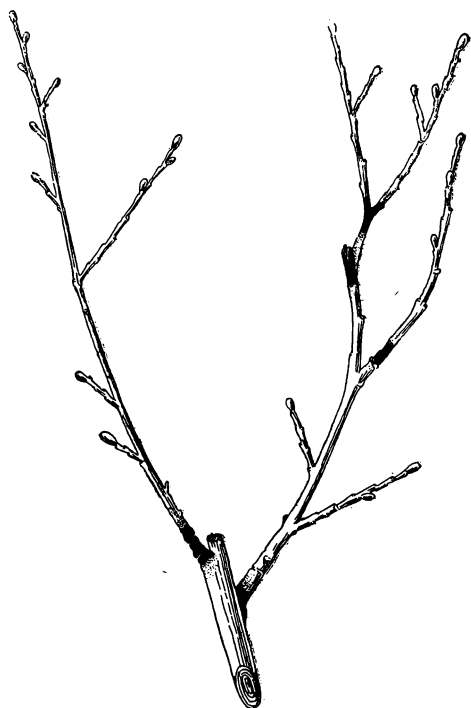


Рис. 8. Расположение мест зимовки *Eriophyes laevis* Nal. (зачернены) на ветке черной ольхи.

В местах зимовки часто скапливается огромное количество особей. Подавляющее большинство из них — самки; лишь в единичных случаях удавалось обнаружить самцов и нимф. Протогинные самки в местах зимовки не встречаются. Наряду с окрашенными особями *E. laevis* часто

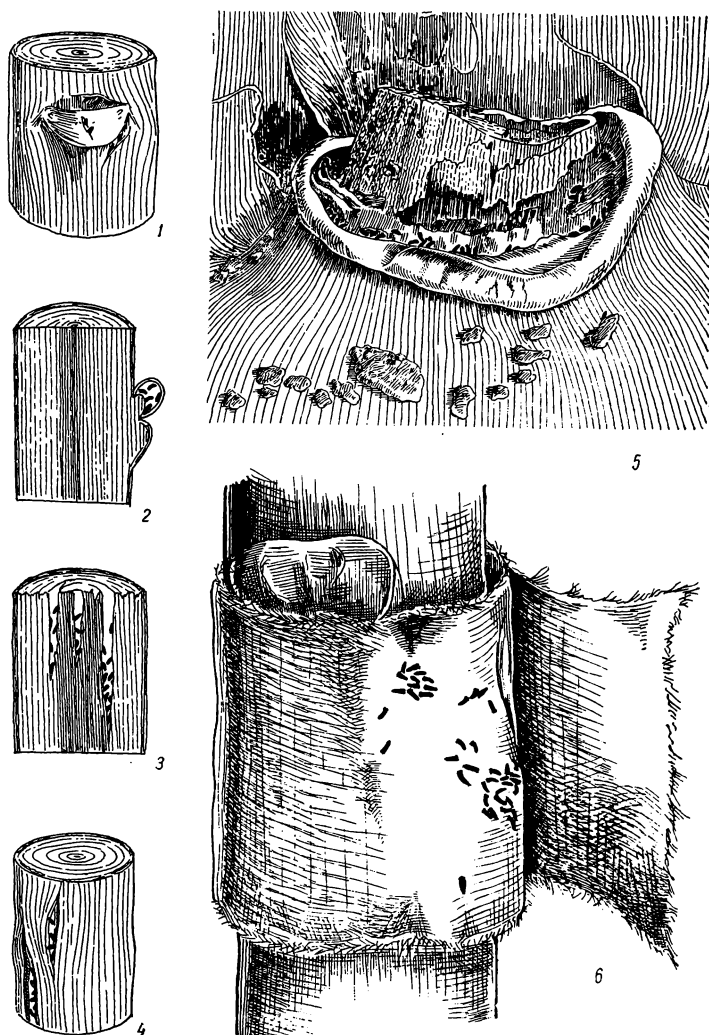


Рис. 9. Места зимовки *Eriophyes laevis* Nal.

1 — в трещинах на старом листовом следе; 2 — под отслоившимся покровом молодой почки; 3 — на конце обломанного и сгнившего сучка; 4 — в трещинах коры; 5 — характерное место зимовки *Eriophyes laevis* Nal.; 6 — искусственная зимовка *Eriophyes laevis* Nal. на ловчем кольце.

удается обнаружить и неокрашенных клещей других видов, причем последние чаще в одной и той же зимовке группируются отдельно.

С периодом ухода на зимовку определенным образом связано расселение клещей.

Несомненно, что только дейтогинные самки играют при этом основную роль. Перенос молодой листвы с галлами, в которых находятся только протогинные самки, не может играть существенной роли в расселении

клещей, так как, по нашим наблюдениям, эти самки при срывании листьев черемухи и ольхи обычно погибают, не покидая галлов. Только перенос ветром листы с галлами, в которых имеются дейтогинные самки, т. е. в конце лета и в начале осени, способствует расселению клещей.

Другое положение, выдвинутое Налепой (Nalepa, 1927), заслуживает самого пристального внимания. Он считает, что материнские растения являются очагами заражения для собственных семян, так как зараженные листья материнского растения имеют относительно больше шансов на попадание в те места, куда ранее были занесены его семена и где уже имеются молодые проростки. При этом, конечно, не исключается возможность заражения семян других растений. В связи с заражением семян от материнских растений Налепе считает, что «колонии галлов в кронах старых деревьев являются, таким образом, такими же старыми, как их носители». Для проверки этого утверждения летом 1956 г. нами были проведены соответствующие учеты, результаты которых приведены на рис. 10.

Для выяснения зараженности проростков серой ольхи (*Alnus incana* Willd.) было собрано по 100 растений в возрасте от 1 до 4 лет. При этом оказалось, что заражение проростков в основном происходит осенью первого и второго годов жизни, когда поврежденными оказываются 73—97% всех растений. Почти полное отсутствие повреждений в первый год хорошо подтверждает ведущую роль расселения с листвой в конце лета и начале осени, т. е. расселения посредством переноса дейтогинных самок. Следовательно, по крайней мере у ольховых растений, а, вероятно, и у большинства других, в кронах которых селятся галлообразователи, возраст галловых поселений на год или на два меньше, чем возраст самого растения (рис. 10).

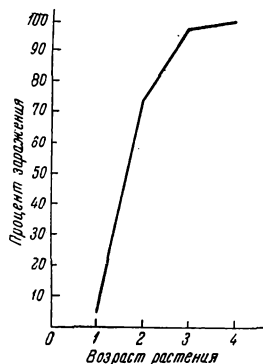


Рис. 10. Изменение процента заражения проростков серой ольхи в течение 4 лет их жизни.

Расселение при помощи ветра имеет большое значение для галловых клещей; какую-то роль при этом играют и насекомые. Налепе отрицает их значение для расселения клещей, так как в его опытах клещи не прикреплялись к тлям, несмотря на то, что они долгое время находились совместно в одной и той же пробирке. Другие авторы придают большое значение расселению с помощью насекомых (Warburton a. Embleton, 1902; Theobald, 1909; Савздарг, 1955; Smolak, 1954, и др.). В качестве второго возражения против возможности форезии Налепе указывает на тот факт, что часто повреждения встречаются на одном растении, а на расположенных рядом же не встречаются на протяжении многих лет.

По поводу первого возражения Налепы заметим, что, к сожалению, он не указывает, с каким материалом проводился опыт, так как если для этого были взяты сравнительно молодые галлы, в которых отсутствовали дейтогинные самки, то нельзя было ожидать, чтобы клещи прикреплялись к насекомым. Наши наблюдения показали, что в конце лета, хотя и крайне редко, удается обнаружить клещей, прикрепившихся к ножкам листоблошек (*Psyllidae*).

По данным Сунцовой (1955), у вида *E. (Cecidophyes) ribis* (Westw.) Nal. удавалось сравнительно часто обнаруживать клещей, прикрепляющихся к ножкам и брюшку пчел и шмелей в период миграции (на 26 особях из 50 обследованных). Таким образом, нет никаких оснований отрицать, что насекомые играют определенную роль в расселении клещей.

По поводу второго возражения Налепы считаю нужным сделать два замечания. В течение 5 лет нам удалось наблюдать два расположенных

рядом растения пушистой березы — *Betula pubescens* Ehrh., причем одно из них было сильно поражено галлами *E. (Aceria) leionotus* (Nalepa, 1894) Liro, 1951, а второе за все годы не имело ни одного повреждения. Однако вряд ли можно рассматривать этот факт, как доказательство отсутствия переноса клещей насекомыми, так как, даже признавая только роль ветра, следовало бы считать, что заражение соседнего растения должно произойти. Отсутствие повреждений на соседнем растении, видимо, имеет совсем другие причины и, вероятнее всего, связано с физиолого-биохимическими и морфологическими различиями индивидов.

Еще одним агентом, имеющим некоторое значение в распространении галловых клещей, Налепа считает текущие воды. Это утверждение основано на том, что если лист попадает в воду, то клещи долгое время остаются живыми под прикрытием галла. По нашим наблюдениям, даже непосредственный контакт с водой (клещи помещались в капле воды и накрывались покровным стеклом, вода по мере испарения добавлялась) не оказывает никакого влияния на клещей, и они остаются живыми в течение полутора суток. В этом отношении особенно примечателен факт, приведенный Лиро и Ройвайненом (Liro ja Roivainen, 1951): им удалось наблюдать, что обитающие на осоках виды клещей уходят на зимовку под воду. Все это говорит о том, что вероятность разнесения зараженных листьев с помощью воды, видимо, достаточно велика, хотя для окончательного решения этого вопроса нужны эксперименты.

Весьма существенную роль в расселении клещей, по нашему мнению, имеет также и то, что, например, клещи *E. lateannulatus* Schulz способны перезимовывать в галлах на опавших листьях. Для экспериментальной проверки этого осенью было собрано большое количество опавших листьев с галлами, в которых находилось значительное количество клещей (самцы, самки, личинки, нимфы и небольшое количество яиц). Эти листья были помещены в специальный ящик, затянутый сеткой, на дно которого был помещен дерн, взятый из-под дерева, под которым производился сбор листьев. Ящик в течение всей зимы находился в природе и был засыпан толстым слоем снега. В начале мая был произведен осмотр листьев и галлов. При этом почти на каждом листе как на поверхности, так и в галлах, удалось обнаружить вполне жизнеспособных клещей, но это были только половозрелые самки, остальные же фазы клещей, видимо, погибли.

Таким образом, отнюдь не исключается возможность перезимовывания клещей под снегом на опавшей листве и заползание их в весенний период на кормовое растение.

ЛИТЕРАТУРА

- Б о г д а н о в С. 1931. О фотопериодизме у древесных пород. Тр. Всес. научн.-иссл. инст. лесн. хоз. и лесн. промышл., 10.
- Б о н д а р е н к о Н. В. 1952. Паутинный клещик и борьба с ним в парниках и теплицах. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—53.
- К л е ш н и н А. Ф. 1954. Растение и свет. Изд. АН СССР, М.—Л.: 1—456.
- К р а с и н с к а я А. Л. 1956. Яблоневый галловый клещ *Eriophyes mali* Nal., его биология и вредоносность в условиях Окской поймы. Дипл. работа, Каф. энтомолог. Моск. гос. унив.: 1—92.
- М а к с и м о в Н. А. 1951. Опыт физиологической оценки условий роста растений в апельсиновом Ленинградского ботанического сада. Изв. АН СССР, сер. биол., 4 : 81—88.
- М и н д е р И. Ф. 1956. Вредные насекомые и клещи на плодовых культурах в Окской пойме. Автореф. диссерт. на соиск. уч. степ. канд. биол. наук, Моск. гос. унив., М.: 1—16.
- М о ш к о в Б. С. 1936. Свет и листопад древесных растений. Сов. субтроп., 7 : 62—64.
- Р е к к Г. 1950. О факторах, обуславливающих изменение численности паутиновых клещей. Сообщ. АН Груз. ССР, II, 2 : 109—115.
- С а в з д а р г Э. Э. 1955. Клещи на смородине и крыжовнике. Сельхозгиз, М.: 1—60.
- С е р е б р я к о в И. Г. 1952. О длительности жизни листа и факторах, ее определяющих. Уч. зап. Моск. гор. пед. инст. им. В. П. Потемкина, 19, 1 : 1—18.

- Сунцова М. П. 1955. Биология и экология смородинного почкового клеща в условиях северо-западной части нечерноземной полосы и разработка способов борьбы с ним. Дисс. на соиск. учен. степ. канд. с.-х. наук. Лен. с.-х. инст. : 1—172.
- Чавчавадзе Т. М. и Л. Т. Отхмезури. 1956. Ржавый клещик томатов [*Vasates lycopersici* (Massee) Lamb.] и результаты испытаний химических мер борьбы против него. Сообщ. АН Груз. ССР, XVII, 1 : 53—59.
- Шевченко В. Г. 1957. Закономерности распределения повреждений, вызываемых галловыми клещами на листьях растений. Паразитолог. сборн. ЗИН АН СССР, 17.
- Hassan A. S. 1928. The biology of the Eriophyidae with special reference to *Eriophyes tristriatus* Nal. Univ. Calif. Bull. in Entomol., 4 : 341—383.
- Keifer H. H. 1942. Eriophyid studies. XII. Bull. Calif. Dept. Agr., 31 : 117—129.
- Keifer H. H. 1952. The Eriophyid mites of California (Acarina: Eriophyidae). Bull. Calif. Insect Survey, 2, 1 : 1—123.
- King R. 1937. Notes on the life-history of *Eriophyes carinatus* Green. Bull. Entomol. Res., XXVIII : 311—314.
- Liro J. ja H. Roivainen. 1951. *Akämäpunkit, Eriophyidae*. Suom. Eläimet Animalia Fennica, 6, Porwoo-Helsinki : 1—281.
- Nalepa A. 1909. Der Heliotropismus der Gallmilben und seine biologische Bedeutung. Marcellia, 8 (1, 2) : 78—84.
- Nalepa A. 1910. Eriophyiden, Gallmilben. Zoologica, Stuttgart, 61 : 169—293.
- Nalepa A. 1927. Beobachtungen über die Verbreitung der Gallmilben. Marcellia, 23, (1—4) : 89—94.
- Nalepa A. 1928. Zur Phänologie und Entwicklungsgeschichte der Milben-gallen. Marcellia, 24, (1—3) : 87—98.
- Oudemans A. C. 1925. Acarologische Aanteekeningen LXXIX. Entom. Bericht., VII, 146 : 26—34.
- Pauli F. 1956. Zur Biologie einiger Belbiden (Oribatei, Moosmilben) und zur Function ihrer pseudostigmatischen Organe. Zool. Jahrb., Syst., 84 (4/5) : 275—328.
- Putman W. L. 1939. The plum nursery mite (*Phyllocoptes fockeui* Nal. a. Trt.). Rep. Ent. Soc. Ontario, 10 : 33—40.
- Smolák J. 1954. Ochrana rostlin. Praha : 1—527.
- Theobald M. A. 1909. The Insects and other allied Pests. London : 1—550.
- Trägårdh I. 1910. Pärongallkvalstret (*Eriophyes pyri* Nal.). Entomol. Tidskr., 31 : 280—284.
- Warburton C. and A. L. Embleton. 1902. The life-history of the Black Currant gall-mite *Eriophyes* (*Phytoptus*) *ribis* Westwood. Journ. Linn. Soc. (Zool.) 28, London : 366—378.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

The article comprises a detailed description of the life cycle and biology of the alder gall-mite *Eriophyes laevis* (Nal.). The relationships of males and females and of the two forms of females are discussed as well as migration, dispersal and hibernation of this species and its interrelations with other species of mites.

The life cycle of the alder gall-mite is relatively precisely adapted to the seasonal development of the host-plant, their phenology being more or less concurrent.

The peculiar feature of the life cycle of certain Eriophyid-mites (including *E. laevis*) is deuterogyny, i. e. the existence of two forms of females — the protogynes and the deutogynes. The protogyne is the summer form while the deutogyne is the form specialized for hibernation. Protogynes are fertilized by males while it is still unknown whether deutogynes are fertilized at all. After hibernation deutogynes induce the formation of galls and deposit eggs. Both protogynes and males of the first generation develop from these eggs. The total duration of their development — embryonic and postembryonic — varies from 23 to 30 days. The following successive generations develop from the eggs deposited by protogynes. Both proto- and deutogynes develop from fertilized eggs, while males develop from non-fertilized eggs. Fertilization is probably of the spermatophore type. From the first

appearance of males they are found in the galls until the end of the autumnal shedding of leaves.

The appearance of deutogynes is associated with the onset of seasonal phenomena in the leaves of the host-plant caused by certain early autumn environmental changes, in the first place the decreasing day-length. The first deutogynes were observed at 17 hours 55 minutes, day-length.

Two or three generations of mites (including protogynes) have developed during the vegetative period of 1955. The greatest observed number of mites per one gall amounted to 440 individuals (including nymphs and eggs). The number of *E. laevis* (Nal.) (the main inhabitants of the galls) was observed to decrease with the increase in number of the inquiline mites *Eriophyes* (*Aceria*) *bistriatus* Nal., 1919, which suggests the relationship of competition between the two species.

The number of mites (both the Eriophyid-mites and the representatives of certain other families) penetrating into the galls was observed to increase abruptly from the time of the opening of the gall orifices. The following species have been found in the galls at this time: *Eriophyes* (*Aceria*) *brevitarsus* (Fockeu, 1890) Nalepa, 1898; *Epitrimerus longitarsus* Nalepa, 1898; *Diptilomiopus dipterochelus* (Nalepa, 1920) Liro, 1951; *Oxypleurites trouesarti* Nalepa, 1923; and also certain representatives of *Tydeidae*, *Tarsonemini*, Tyroglyphoideae.

Only deutogynes leave the galls and survive through winter. The emergence from the galls is greatly facilitated by the pronounced positive phototaxis of the mites. The dispersal of the species is accomplished by migrating deutogynes. The summer-fall migration lasts from one and a half to three months. The typical hibernation habitat is provided by old twigs.

Seedlings of the hoary alder (*Alnus incana* Willd.) are infested during the fall of the first and the second years of their growth.

Zoological Institute,
Academy of Sciences of the USSR.
