

С. М. Федоров

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ БОРЬБЫ С ВИНОГРАДНОЙ  
ФИЛЛОКСЕРОЙ**[S. M. FEDOROV. THE BIOLOGICAL BASIS OF PHYLLOXERA  
(DACTYLOSPHAERA VITIFOLII SCHIM., HOMOPTERA, PHYLLOXERIDAE) CONTROL.]**1. ВВЕДЕНИЕ**

В 1954 г. исполнилось 100 лет со дня открытия в Сев. Америке в бассейне реки Миссисипи, в районе диких виноградных лоз, виноградной филлоксеры. В 60-х годах прошлого века это насекомое было занесено вместе с виноградной лозой в Европу, быстро распространилось в виноградниках и сделалось серьезнейшим вредителем виноградной лозы. Все народы мира занялись изучением этого вредителя. Довольно основательно филлоксера изучалась французской школой филлоксеристов (Планшон, Лихтенштейн, Бальбиани, Буато, Корню, Майе и др.), затем итальянской (Грасси, Фоа, Грандори, Топпи и др.) и немецкой (Мориц, Бёрнер, Девид, Штелльваг и др.). Филлоксеру изучали в Швейцарии Шнейдер-Орели, Фаэс, Лейцингер и др. В России много времени изучению ее посвятили Красильщик, А. О. Ковалевский, Мокржецкий, Силантьев, Порчинский, Шевырев и др. В СССР всесоюзное совещание по виноградарству при Госплане в феврале 1926 г. высказалось за необходимость изучения этого вредителя, а Совет Народных Комиссаров издал постановление, согласно которому были организованы следующие пункты стационарного изучения филлоксеры: Туапсе (Водинская), ст. Тифлисская (Мордвилко), Одесса (Васильев), Телави в Грузии (Каландадзе и Алексидзе), Армения (Грдзелян) и Грюнфельд в Азербайджане (Кожанчиков). Затем изучение виноградной филлоксеры было передано Службе карантина; изучением ее занимались и некоторые институты виноградарства (Принц, Алексидзе, Федоров и др.); наконец, в настоящее время биологию филлоксеры изучает Противифиллоксерная научно-исследовательская станция Министерства сельского хозяйства СССР.

Надо отметить, что морфология и анатомия этого полиморфного насекомого изучены довольно хорошо. Имеются некоторые данные по его физиологии. Известно, что это строгий монофаг, питающийся только видами рода *Vitis* и не поражающий виды других родов семейства виноградных. Но биология филлоксеры толкуется разными исследователями различно, вследствие этого нет единства взглядов ни на цикл развития вредителя, ни на мероприятия по борьбе с ним. Необходимо при этом отметить, что все предложенные меры борьбы с филлоксерой не являются эффективными и не в состоянии не только ликвидировать ее, но даже

сколько-нибудь сдержат ее распространение. Этот факт определенно указывает на то, что современная теория филлоксерного вопроса недостаточно освещает биологию вредителя. Исследование филлоксеры имеет и специфические трудности, связанные с условиями жизни насекомого в земле, с сезонной сменой форм, наличием миграций по сезонам, различным отношением вредителя к разным видам и сортам его кормового растения, наконец с мелкими размерами объекта. Все это требует специальной методики исследования и очень тонкой лабораторной и полевой техники работы.

В своих взглядах на биологию виноградной филлоксеры мне пришлось разойтись с рядом других специалистов, которые сами недостаточно занимаются исследованием вредителя и без основания и критики переносят к нам выводы зарубежных работников. Многие явления в биологии этого вредителя до сих пор не нашли объяснения или же им даются объяснения разноречивые. Деление партеногенетических бескрылых самок на две формы (корневую и листовую), нимфоз в галлах, обоеполое поколение крылатых, «прямая галликола», когда бескрылые девственницы оставляют корни, выходят из земли и образуют галлы на листьях, отрождение личинок из «зимних» яиц половых в то же лето или осенью, переход их вместо надземных частей лозы на подземные — все это факты, не объяснимые теориями зарубежных исследователей. Дать истинную картину цикла развития виноградной филлоксеры в настоящее время еще трудно, так как исследовательская работа над нею не является законченной. В настоящей работе мы пытаемся подвести некоторые итоги изучения филлоксеры.

## II. СИСТЕМАТИЧЕСКОЕ ПОЛОЖЕНИЕ ФИЛЛОКСЕРЫ

В современной систематике тлей виноградная филлоксера входит в семейство *Phylloxeridae*.

На основании правил приоритета филлоксере присвоено в настоящее время название *Dactylosphaera vitifolii* Schimer. Современная систематика филлоксер построена немецким афидологом Бёрнером (Börner, 1930).

Шапошников (1950), касаясь системы тлей, предложенной Бёрнером, правильно говорит, что в ней господствует формально-морфологический метод, допускающий широкие возможности для субъективных суждений, и что применение этого метода Бёрнером привело к ряду принципиально неверных построений. Так, этот исследователь располагает тлей-галлообразователей на самой вершине филогенетического дерева только на том основании, что у них исчез целый ряд «старых» морфологических признаков. Например, некоторыми формами филлоксеры утрачены многофасеточные глаза, хоботок у половых форм, анальное отверстие у всех форм, некоторые жилки на крыльях крылатых, членики усиков, часть щетинок и др. Между тем это исчезновение есть явление хотя и вторичное, но представляет собою ни что иное, как приспособление к паразитическому образу жизни. Филлоксеру, несомненно, надо рассматривать в какой-то мере эндопаразитом, так как она живет в галлах или на нодозитах и туберозитах. Приспособление же к паразитическому образу жизни является не прогрессом, а регрессом. Нет сомнения, что исчезновение некоторых органов у виноградной филлоксеры вследствие ее паразитического образа жизни есть явление полезное, но оно не указывает на общий высокий уровень организации, так как у филлоксеры нет многих признаков, которые хорошо развиты у высших тлей. У виноградной филлоксеры нет живорождения, трубочек, хвостика и других морфологических признаков, которые были бы и вторичными, и вместе с тем

действительно прогрессивными. Это говорит за то, что виноградная филлоксера является одной из примитивных форм тлей.<sup>1</sup>

### III. ПОЛИМОРФИЗМ ФИЛЛОКСЕРЫ

Виноградная филлоксера, как и все вообще тли, обладает полиморфизмом, который состоит в том, что в цикле ее развития встречаются особи, различные по внешнему виду, внутренней организации и даже по образу жизни. В цикле нашего вида различают пять следующих форм: 1) бескрылая листовая — *aptera gallicola*, 2) бескрылая корневая — *aptera radicolica*, 3) нимфа — *nympha*, 4) крылатая полоноса — *alata* и 5) половая (самец и самка) — *sexuales*. Большинство исследователей среди бескрылых партеногенетических самок отличает особей, вышедших из яиц половых, и называет их основательницами. Многими учеными найдены личинки, имеющие форму переходного типа между листовыми и корневыми, а среди нимф — формы широкотелые, овальные и продолговатые, и особая форма «нимфалли», наконец, среди крылатых — две формы, в которых хотят видеть полоносок и расселительниц, как у других тлей.

В период своего ознакомления с филлоксерой на Черноморском побережье и изучения ее в Закавказье и на Украине я провел ряд опытов и наблюдений над полиморфизмом филлоксеры, результаты которых в основном сводятся к следующему.

Все специалисты по филлоксере утверждают, что бескрылые листовые резко отличаются от бескрылых корневых длиною хоботковых щетинок, наличием у корневых бугорков на спинке, а у листовых — волосков с knobочками на лапках.

По нашим данным, все эти признаки выступают не резко и сильно варьируют.

Наши промеры щетинок у поколения от половой (по методике Бёрнера) показали, что у бродяжек первого поколения из галлов щетинки варьируют от 122 до 240 микронов и что уловить какую-нибудь закономерность в этом варьировании трудно. Грандори, исследовавший пределы возможных вариаций колющих щетинок, нашел, что у первого поколения листовых длина их колеблется от 122 до 163 микронов, у второго поколения на корнях она равна 122 микронам и только у особей последующих поколений увеличивается до 190 микронов. Кожанчиков, исследовавший длину щетинок у бескрылых форм с корней, нашел, что условия возникновения различной длины их могут быть: возрастные изменения, сезонный полиморфизм, характер питания и др. Это дает основание считать, что длина щетинок как систематический признак лишен основания.

Еще более варьирующим признаком являются бугорки на спинке, появляющиеся у особей на корнях и отсутствующие у особей на листьях. Места этих бугорков намечены на морщинистом покрове всех форм, — это остатки церопоритов. Мы их считаем экологическими признаками особей на корнях, крайне неустойчивыми и изменяющимися в числе. В наших

<sup>1</sup> Мордвило полагает, что виноградная филлоксера перешла на виноград с американского орешника-хикори (*Carya*), на котором до сих пор развивается другой вид филлоксеры — *Phylloxera perniciosus* Perg. По исследованиям Перганда, в годовом цикле развития этого вида наблюдается развитие всего трех форм. Из яиц, отложенных половыми особями на коре, вылупляются основательницы, которые производят галлы на листьях и на черешках; из отложенных ими яиц выходит поколение крылатых полоносок. Последние откладывают яйца двух размеров — большие, дающие самок, и малые, дающие самцов. Самка половой формы после оплодотворения откладывает зимующее яйцо. Эти факты заставили нас обратить внимание на полиморфизм виноградной филлоксеры.

опытах мы молодую, но уже присосавшуюся на корнях личинку, беспокоя ее, заставляли вытянуть свой хоботок из корня, переносили ее в освобожденный для нее галл на листьях, где она развивалась в форму с гладкой кожей.

Крайне неустойчив и третий признак — щетинки с кнопочками, свойственные всем формам филлоксеры, бывшей когда-то насекомым листового типа.

Таким образом, нет никаких стойких морфологических признаков, которые отличали бы листовых бескрылых от корневых бескрылых. Все они имеют широкое и неуклюжее тело длиной от 1.25 до 1.5 мм, шириной до 1.0 мм, с неясным разделением на голову, грудь и брюшко. На голове у них сосущий рот, состоящий из хоботкового влагалища-футляра, образуемого нижней губой, и четырех колющих щетинок, соответствующих верхним и нижним челюстям. Усики трехчлениковые с одной обонятельной ямкой — ринарией. Глаза трехфасеточные. У взрослых бескрылых на брюшке имеется рудиментарный гонапофизный аппарат. Из особенностей внутреннего строения надо отметить, что у них, как и у других форм филлоксеры, кишечный тракт закрытый, нет мальпигиевых сосудов, взамен этого сильно развиты слюнные железы. Как следствие такой организации, у филлоксеры наблюдается внекишечное пищеварение, чем объясняется отсутствие анального отверстия и органов выделения.

Органы размножения у бескрылых состоят из двух рядов яйцевых трубочек по 1—7 и более штук в каждом. Трубки начинаются верхушечными камерами и вливаются в чашки, последние — в парные яйцеводы, а те в непарный яйцевод, заканчивающийся маточным рукавом. На границе этого рукава в него вливаются две парные железы.

Исследование биологии бескрылых показало, что они с листьев могут переходить на корни и, наоборот, с корней на листья (прямая галликола) и образовывать на них галлы, превращать их в семейные, которые растут до конца сезона. В таких галлах мы находили много самок, нимф и крылатых, ничем неотличившихся от таковых с корней. Мы считаем бескрылых с корней и листьев идентичными. Разделять одну бескрылую форму на несколько нет никакой необходимости и никаких морфологических и биологических оснований. Наличие переходных форм (побеговых и др.) только укрепляет это положение. Таким образом, есть одна основная форма — бескрылая. Среди нимф исследователи давно отличают широко-телые, овальные и продолговатые формы, но до сих пор этот признак не давал основания разделять их, так как все они в действительности представляют одну форму только из разных мест обитания (с галлов, с толстых и тонких корней). Нимфа неизбежно дает крылатую и вместе с нею может быть выделена в другую основную форму цикла развития филлоксеры — крылатую.

Крылатые имеют тело стройное, до 1.0 мм длины, с явственным делением на голову, грудь и брюшко. Голова несет пару трехчлениковых усиков, у которых самым длинным является 3-й членик, несущий две обонятельных ямки-ринарии, одну у основания, другую у вершины. Глаза тройкой формы: боковые личиночные трехфасеточные, имагинальные многофасеточные и простые глазки однофасеточные. Среднегрудь несет пару больших, а заднегрудь — пару маленьких крыльев. Половые органы их устроены так же, как и у бескрылых.

Наконец, третьей основной формой является половая. Половые, вышедшие только что из яиц, питаются и претерпевают четыре линьки, из которых каждая наступает после четырех-шести дней жизни личиночной стадии. Взрослые теряют хоботок и не питаются. По сравнению с другими

формами, половые очень мелки. Самцы достигают 0.28 мм длины и 0.18 мм ширины; самки несколько крупнее и достигают 0.48 мм длины и 0.21 мм ширины.

Кроме этих основных форм, изредка на корнях встречается особая форма нимфалли, представляющая собою промежуточную форму между крылатой и бескрылой самками. У такой особи глаза имеют более трех фасеток, имеются простые глазки, усики, как у крылатых, и крылья, как у нимф. Эта форма встречается эпизодически.

Таким образом, наши исследования дают нам основание признать, что в цикле развития виноградной филлоксеры основными будут следующие три формы: 1) бескрылая девственница (основательница, листовая, корневая) — *aptera*, 2) крылатая полоношка (нимфа крылатая) — *alata* и 3) половая (самец, самка) — *sexualis*.

Указанные три основные формы цикла развития виноградной филлоксеры различаются яйцами кладок: у первой формы, бескрылой девственницы (*aptera*), они одинаковой величины (0.25—0.30 мм длины и 0.15—0.20 мм ширины) с гладким хорионом; у второй основной формы, крылатой девственницы полоношки (*alata*), они бывают двух размеров — большие, дающие самок (0.32—0.38 мм длины и 0.16—0.17 мм ширины), и маленькие, дающие самцов (0.25—0.27 мм длины и 0.13—0.15 мм ширины), все с сетчатым хорионом; у третьей формы, половой (*sexualis*), яйца одного размера (0.27 мм длины и 0.14 мм ширины) с сетчатым хорионом и своеобразным придатком — ножкой или подвеской. Упорядочение всех этих понятий в нашем познании виноградной филлоксеры облегчит нам понимание ее цикла развития, который протекает, по нашему мнению, значительно проще, чем его рисуют нам схемы Грасси и Бёрнера.

#### IV. ПАРТЕНОГЕНЕЗ

По старым данным, виноградная филлоксера различно развивается на американских и европейских лозах. На европейских лозах она живет преимущественно на корнях, развиваясь на них партеногенетически. Буато за 6 лет таким образом получил 25, а Бёрнер за 8 лет 67 поколений. Наблюдения этих исследователей позволяли предположить, что у виноградной филлоксеры, особенно на корнях европейских лоз, существует очень длительный и даже, быть может, бесконечный партеногенез. Для разрешения этого вопроса мы проделали следующий опыт. Перезимовавших самок бескрылых на корнях изолировали в широкие стеклянные трубки, концы которых закрыли ватой, и стали вести наблюдения за судьбой колонии их. Нам пришлось наблюдать, как все особи колонии переходили последовательно в нимфу, а затем в крылатых. Опыт этот был проведен мною неоднократно. В несколько измененных условиях его проделали и другие исследователи и получили те же результаты. Отсюда следует сделать вывод, что партеногенез у виноградной филлоксеры в природе не бывает длительным, а тем более вечным, а продолжается всего один сезон, как у большинства полноцикловых видов тлей.

В цикле развития филлоксеры надо считать несомненным преимуществом наличие обоеполого размножения, так как количество откладываемых партеногенетическими бескрылыми яиц снижается от поколения к поколению и лишь после оплодотворения вновь повышается. Этот факт прекрасно иллюстрирует биологическую неполноценность партеногенеза у филлоксеры. Никто не будет отрицать биологическое значение процесса оплодотворения, его двойственную наследственность, обуславливающую большую жизненность организма и большую амплитуду его адаптации к варьирующим условиям жизни.

## V. БИОЛОГИЯ И ЦИКЛ РАЗВИТИЯ

Филлоксера появляется на своем кормовом растении в различных формах. Формы эти возникают и следуют одна за другой в известной последовательности и в определенных экологических условиях. Закономерное следование одной формы за другой составляет типичный цикл развития этого вида.

Цикл развития виноградной филлоксеры изучался многими исследователями и литература о нем обширна. Наиболее распространены схемы цикла филлоксеры ита-

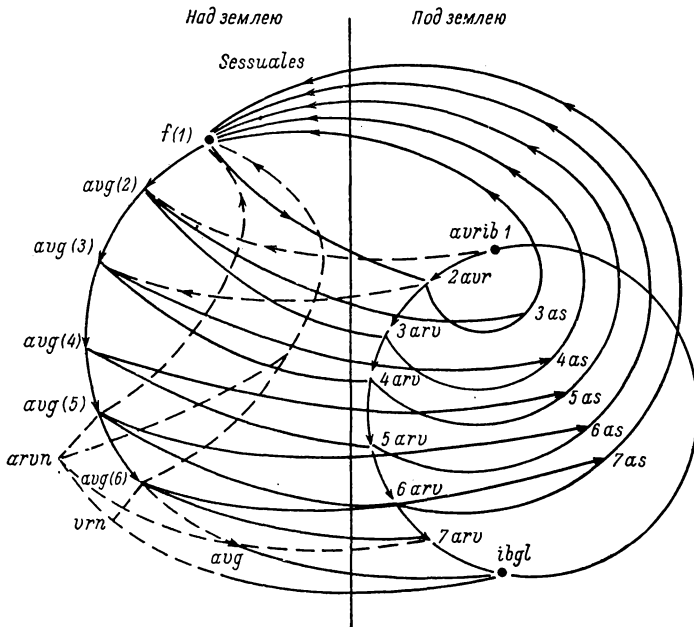


Рис. 1. Цикл развития виноградной филлоксеры по Грасси (Grassi, 1912).

(1) *f* — фундатрикс; (2) *avg* — поколения девственниц на листьях; *arvn* и *urn* — поколения, дающие нимф и крылатых в галлах листьев; *avrib 1* — перезимовавшая на корнях девственница; *ibgl* — уходящая на зимовку на корнях девственница; *2avr*—*7avr* — девственницы на корнях; *3as* — *7as* — нимфы на корнях, дающие крылатых; *sessuales* — крылатые. Вертикальная линия разделяет поколения над землей от поколений в земле.

льянской школы Грасси и немецкой Бёрнера. Схема Грасси (рис. 1) показывает, что филлоксера наиболее полный цикл своего развития проходит на лозах американского происхождения. «Зимнее» яйцо, отложенное на лозе под ее корою оплодотворенной самкой, дает «фундатрикс». Фундатрикс переходит на верхнюю сторону листьев американской лозы, сосет там и образует галл. В галле откладываются яйца, из которых развивается бескрылая листовая партеногенетическая форма; поколений этой формы в течение сезона может быть много. По мере их появления в течение сезона постепенно растет и количество самок бескрылой корневой партеногенетической формы, которая оставляет листья и переселяется на корни лозы. Эта форма может на корнях развиваться партеногенетически бесконечно долго. Многие личинки этой формы после третьей линьки могут превращаться в нимф и затем давать крылатую форму. Последняя выходит на поверхность земли и на листьях американских лоз откладывает яйца двух родов — маленькие, дающие самцов, и большие, дающие самок. Половая форма откладывает одно яйцо, которое перезимовывает и весной дает фундатрикс. На европейских лозах филлоксера ведет упрощенный образ жизни и не имеет ни зимнего яйца, ни листовой формы, и последняя никогда не переходит прямо и непосредственно на корни европейских лоз. Схема Грасси отмечает появление галлов на европейских

сортах, нахождение в них крылатых, переход личинок корневой формы на листья (прямая галликола) и пр., но считает эти явления редкими и незакономерными.

Бёрнер (рис. 2), полностью признавая схему Грасси, еще более подчеркивает разницу между филлоксерой, развившейся на корнях, и филлоксерой, развившейся на листьях; первую он называет *Virginogenien*. Поколения ее могут следовать одно за другим беспрерывно партеногенетически, развиваясь все время на корнях.

На юге иногда из бескрылых корневых образуются нимфы, которые дают крылатых. Последние покидают почву и на надземных частях лозы, преимущественно американской, откладывают яйца двух родов — маленькие, дающие самцов, и большие, дающие самок. После оплодотворения половая самка несет одно «зимнее» яйцо, из которого весной выходит основательница (*fundatrix*), дающая галловые поколения (*Neogallicolen—Gallicolen—Fundatrigenien*). Сестры их (*Neogallicolen—Radicicolen*) дают партеногенетически ряд корневых (*Virginogenien*). Различное отношение к пора-

жению филлоксерой видов рода *Vitis* многие исследователи, в том числе Бёрнер, объясняли дифференциацией вида, у которого начали различать расы, биотипы и фенотипы, которые со временем могут превратиться в генотипы.

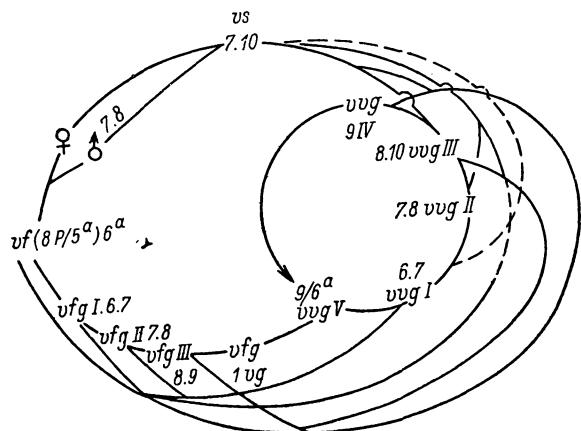


Рис. 2. Цикл развития филлоксеры по Бёрнеру (Börner, 1930).

*vf* — фундатрикс; *vfg* — ее поколения на листьях; *vvg* — ее поколения на корнях; *vs* — крылатые.

Из всего сказанного выше следует, что в цикле развития виноградной филлоксеры надо различать два круга: один — полный, обнимающий партеногенетическое размножение корневой через крылатую, половую и основательницу, потомки которой переходят вновь в корневую; второй — неполный с партеногенетическим развитием корневых. Первый

круг совершается обычно на юге в благоприятных климатических условиях и только на американских сортах и их гибридах. Второй круг обычен для европейских сортов винограда.

На основании своих наблюдений над виноградной филлоксерой (рис. 3), проведенных в Закавказье, на Черноморском побережье Кавказа и на виноградниках УССР, я считаю, что перезимовывают у филлоксеры только личинки первого и второго возрастов бескрылых партеногенетических самок с корней и листьев и личинки, вышедшие осенью из оплодотворенных яиц половых, все с различным потенциалом плодовитости. Перезимовав и пробудившись весной, личинки эти устраиваются частично на корнях, частично, если благоприятствуют климатические условия и кормовое растение, они выходят из земли и устраиваются на надземной части растения. Далее следует ряд (8—10) поколений неделимых бескрылых девственниц в галлах на листьях и на корнях или только на корнях. И на корнях, и на листьях они производят многочисленные кладки яиц, иногда меняя корни на листьях и наоборот. Как правило, у девственниц из яиц половых кладки наиболее многочисленны, у девственниц же из яиц корневых они малочисленны. Мало этого, у корневых девственниц в течение сезона кладки все время уменьшаются. Уже в середине сезона (июнь—июль), а иногда и раньше появляются нимфы как в галлах на листьях, так и на корнях. В осенний сезон число нимф увеличивается. Рано в сезоне появляются и крылатые. После небольшого моциона они откладывают свои яйца на листья и побеги лозы. Из отложенных яиц вскоре выходят половые особи, которые спариваются и откладывают свои

оплодотворенные яйца на двухлетние и более старые рукава и штамбы лозы. Отложенные половыми особями яйца, как правило, не зимуют, а если это бывает, то в редких случаях и в особых условиях юга. Вышедшие из них девственницы-основательницы переходят на корни, где перезимовывают, а весной дают партеногенетические поколения бескрылых особей. Бескрылые приспособляются к жизни как на корнях, так и на

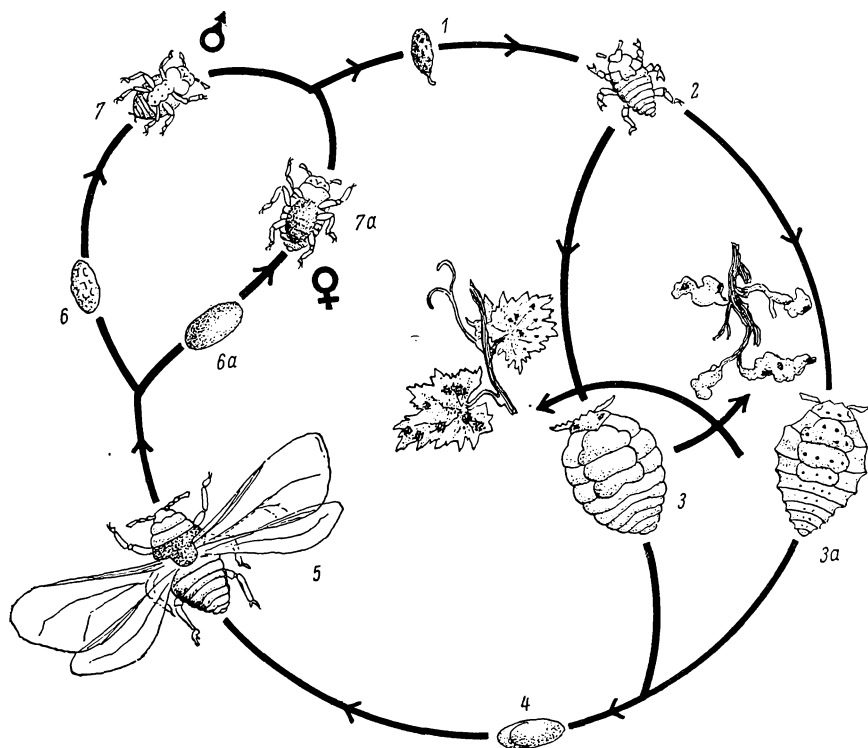


Рис. 3. Цикл развития виноградной филлоксеры по автору.

1 — «зимнее яйцо»; 2 — фундатрикс; 3 и 3a — бескрылая девственница; 4 — яйцо бескрылой девственницы; 5 — крылатая полonoска; 6 — яйцо крылатой, дающее самца; 6a — яйцо крылатой, дающее самку; 7 — самец половой формы; 7a — самка половой формы.

листьях, и в течение сезона дают основные формы цикла: бескрылые, крылатые и половые.

Описанный цикл развития виноградной филлоксеры протекает одинаково на всех поражаемых лозах рода *Vitis*, как на европейских, так и на американских сортах, причем на некоторых сортах филлоксера больше поражает листья и меньше корни, на других — наоборот, на третьих — одинаково и корни, и листья. Галлоносные сорта несколько меньше страдают от филлоксеры в своей корневой части, чем негаллоносные. Негаллоносные сорта мало-помалу становятся галлоносными вследствие постепенного медленного, но неуклонного приспособления к ним филлоксеры, которая все чаще и чаще поражает и их молодые листья.

Наши взгляды на цикл виноградной филлоксеры подчеркивают следующие моменты биологии вредителя.

1) В развитии филлоксеры за вегетационный период наблюдается несколько поколений бескрылых партеногенетических самок как на листьях, так и на корнях с обильным числом яиц в кладках первых по-

колений и постепенным угасанием плодovitости в дальнейших поколениях.

2) Нимфы наблюдаются уже во втором поколении девственниц как на корнях, так и в галлах листьев, увеличиваются в числе в последующих поколениях, так что период их появления длится 3—4 месяца и более.

3) Крылатые наблюдаются с июня (и ранее) до октября; их можно встретить во всех поколениях.

4) Половые обычны только в надземной части старых побегов лозы с начала лета и до осени; яйца их дают основательниц в конце вегетационного периода.

5) Перезимовывают только на корнях личинки основательниц и личинки партеногенетических потенциально-плодовитых девственниц.

6) Общий цикл развития филлоксеры от яйца до яйца половой формы обнимает собою около одного года.

7) Цикл развития бескрылых партеногенетических девственниц заканчивается нимфозом, крылатой и половой. Последняя у виноградной филлоксеры не «биологический рудимент», а необходимое, закономерное звено полноциклового, или голоциклического, насекомого.

Согласно нашим взглядам, для практики борьбы с филлоксерой существенны следующие четыре основных положения:

1) одна крылатая несет заражение, так как в ее потомстве могут быть оба пола — самцы и самки;

2) крылатые опасны как в насаждениях американских, так и в насаждениях европейских сортов винограда, так как могут дать и на последних половую форму и, следовательно, заразить их;

3) филлоксеры на корнях партеногенетически развивается только в течение сезона и неизбежно дает нимф, крылатых и половых, как на американских, так и на европейских сортах лоз;

4) яйцо половой формы может не зимовать, как это бывает иногда на юге, а давать основательницу летом, а чаще осенью; последняя перезимовывает на корнях, а весной дает ряд партеногенетических поколений как на корнях, так и на листьях.

Таким образом, опасными для насаждений европейских сортов лоз являются все формы филлоксеры. Следовательно, практика борьбы с виноградной филлоксерой должна изыскивать средства и методы борьбы со всеми формами ее цикла, а не только с девственницей на корнях.

## VI. ФИЛЛОКСЕРОУСТОЙЧИВОСТЬ ЛОЗ И ЕЕ ПРИЧИНЫ

Филлоксероустойчивость — очень ценное качество виноградных лоз. Распространено мнение, что американские сорта и виды лоз устойчивы против виноградной филлоксеры, европейские же сорта не обладают данным свойством совсем и сильно поражаются этим вредителем. Между тем дело обстоит не совсем так. Прежде всего надо отметить, что все виды и сорта рода *Vitis*, кроме разве одного сорта — *V. rotundifolia*, в той или иной степени поражаются филлоксерой или в корневой, или в надземной частях. При этом замечено, что лозы, на которых филлоксеры поражает листья, имеют более устойчивые против нее корни и наоборот. Поражение филлоксерой корней считается более существенным и более губительным для лозы. Поражение же листьев отмечается, как признак устойчивости корней против филлоксеры.

Алексидзе (1948) на основании опыта заражения «листовой» формой филлоксеры, произведенного в Уриатубани (Грузия), глазомерно разделил все произрастающие там сорта винограда на следующие пять групп:

первая группа (галлов очень много, они большие, с яйценоксами) — грузинские сорта Буери тетри и Чинури;

вторая группа (галлов много, они большие, с яйценосками) — отмечено 12 грузинских сортов, европейский Бастардо и американские Леманто и Каптиватор;

третья группа (галлов мало, они небольшие с незначительным количеством яйценок) — отмечено 6 грузинских сортов, европейский Кишмиш желтый и американский Бек;

четвертая группа (галлов мало и все они ложные, без яйценок) — отмечено 5 грузинских сортов, 7 европейских и американские Изабелла-Фромеля и Изабелла;

пятая группа (только уколы филлоксеры) — отмечено 5 грузинских сортов.

Его же опыты с американскими, франко-американскими подвойными сортами и прямыми производителями дали следующие результаты:

первая группа — отмечено около 20 подвойных сортов и 2 прямых производителя;

вторая группа — отмечено 2 подвойных сорта;

третья группа — отмечено 5 подвойных сортов и 2 прямых производителя;

четвертая группа — отмечено 8 подвойных сортов и 1 прямой производитель;

пятая группа — отмечен 1 подвойный сорт Рупестрис дю-Ло.

Сортов винограда без укулов филлоксеры на листьях не оказалось.

Из этих опытов автор сделал правильный вывод, что филлоксера пробует питаться на всех сортах винограда и оставляет их только в том случае, когда не может использовать соки из тканей листа. Посадка и заражение чубуков филлоксерой с листьев, а затем и с корней, подтвердили данные предыдущего опыта и показали, что испытанные сорта винограда относились как к корневой, так и к листовой формам филлоксеры одинаково. Кроме того, замечено, что в естественных условиях количество галлов на различных сортах зависело от условий развития филлоксеры за вегетационный период предыдущего года и от состояния листьев: филлоксера развивалась и образовывала галлы на самых молодых листьях и не поражала старых. В числе поражаемых сортов были американские подвойные, прямые производители и европейские, и все они в равной степени реагировали на поражение их филлоксерой. К этому надо добавить, что во Франции впервые галлы на листьях найдены на европейском сорте Тинто, что в Италии европейский сорт Барбару особенно сильно поражается «листовой» филлоксерой, что в условиях юга Украины (Одесса) филлоксерными галлами покрываются почти ежегодно сорта Серексия, часто Шасла белая и почти все сорта в школах.

Костиц (1955) изучал развитие филлоксеры на листьях европейских сортов винограда в Молдавии и пришел к выводу, что филлоксера требует известного физико-химического состояния клеток тканей — оводненности, тургорного состояния и вязкости содержимого — и только при этих условиях дает нормальные галлы на листьях.

Причины филлоксероустойчивости виноградных лоз с достаточной ясностью охарактеризовал Зотов (1955). Он указал, что для питания филлоксеры нужны простые, легко растворимые органические вещества: сахара, аминокислоты и др. Между тем все эти вещества в виноградном растении имеются в виде сложных органических соединений, недоступных для питания филлоксеры. Чтобы предотвратить образование сложных органических соединений из простых филлоксера вводит со слюною в ткань виноградной лозы (корень, лист) специальные гидролизующие ферменты, которые снижают синтез сложных органических веществ. Если куст виноградного растения неустойчив против филлоксеры, то клетки его не в состоянии ослабить действие гидролизующего фермента филлоксеры, и это ведет к нарушению обмена веществ в лозе. Филлоксероустойчивость же лоз обуславливается тем, что клетки лозы обладают способностью ослаблять действие фермента филлоксеры и усиливать синтез сложных органических веществ в местах поражения. Вследствие этого обмен веществ в пораженных участках лозы совсем не нарушается или нарушается очень мало. Такая противоположная реакция на поражение филлоксеры у устой-

чивых и неустойчивых лоз обусловливается различием морфологических, анатомических и цитологических признаков тканей растений отдельных сортов и даже отдельных растений сорта. Практика виноградарства доказала неопровержимый факт выживания единичных корнесобственных кустов различных сортов винограда в условиях длительного заражения филлоксерой в Закавказье, Молдавии, на Украине и в других местах. Зотов, используя различия филлоксероустойчивых и неустойчивых сортов, дает метод определения филлоксероустойчивости лозы и в клоновой селекции европейских сортов видит пути ее повышения.

## VII. МЕТОДЫ БОРЬБЫ С ФИЛЛОКСЕРОЙ

Филлоксера завезена в Европу в половине XIX в. В 1863 г. ее открыл в теплицах около Лондона Вествуд. Около этого времени замечена была гибель виноградника во Франции, где филлоксера найдена была Планшоном в 1868 г. С этих пор начались изыскания мер борьбы с этим вредителем. За пять последующих за этим лет были представлены сотни проектов мер борьбы, из которых больше половины были испытаны на практике. Все они оказались бесполезными для дела. Причину этого надо видеть главным образом в том, что все изощрения исследователей были направлены на методы борьбы, которыми они хотели овладеть без детального изучения биологии самого вредителя. В силу этого имеющиеся методы являлись мало пригодными и нерентабельными.

Все современные мероприятия по борьбе с виноградной филлоксерой можно разделить на три следующих категории: на меры предупредительные, меры истребительные и на естественный метод борьбы. Из предупредительных мероприятий надо отметить карантин (надзор за филлоксерными очагами, дезинсекция посадочного материала и периодическое обследование виноградников); из мер истребительных — радикальный метод и подлечивание; из мероприятий естественного метода — посадку лоз на иммунных почвах, подвойную культуру и посадку гибридов прямых производителей и местных филлоксероустойчивых сортов.

Попробуем дать оценку всех этих мероприятий с точки зрения современного понимания биологии вредителя.

Противофиллоксерный карантин существует в СССР с 1935 г. В положении о нем дано подробное районирование виноградарства, порядок обращения с посадочным материалом, порядок закладки и регистрации виноградников, порядок обследования их, ликвидации филлоксерных очагов. Цель этого законодательного акта чрезвычайно велика; она заключается в том, чтобы точно и своевременно выяснить филлоксерные очаги, изолировать их, принимать меры к уничтожению в них филлоксеры, ограждать от очагов остальные районы. Это положение нуждается в дополнении относительно опасности крылатых форм филлоксеры как для насаждений американских сортов и их гибридов, так и для европейских сортов лозы.

Радикальный метод борьбы с филлоксерой связан с целым рядом тягостных для хозяйства обязательств, в силу чего его применение надо крайне ограничить. Применение его можно разрешить разве только для уничтожения филлоксеры в очень небольших очагах. В настоящее время этот метод, уничтожающий филлоксеру вместе с ее кормовым растением — виноградным кустом, следует полностью заменить химическим методом, уничтожающим филлоксеру с сохранением куста. Над разрешением этой проблемы в настоящее время работает ряд советских специалистов. К сожалению, усилия всех их направлены на отыскание средств и методов борьбы только с филлоксерой на корнях. Найдены довольно эффективные ядохимикаты, которые быстро и полностью убивают вредителя

при условии многоярусного внесения их в почву, но этот метод не поддается механизации и поэтому имеет малое распространение в практике. Мало того, согласно нашим данным, одна фумигация почвы не может избавить виноградник от вредителя, который обитает не только на корнях лозы, но неизбежно появляется и на ее надземных частях (листьях и штамбах) в виде партеногенетических самок, крылатых полоносок и половых на всех видах и сортах виноградной лозы. Правда, на европейских сортах лозы это явление наблюдается в очень небольших размерах, но оно также неизбежно, как и на американских лозах. Для радикального освобождения виноградников от филлоксеры с этим явлением надо также бороться.

На основании наших исследований, в технику химического метода борьбы следует внести такие изменения: фумигант вносить в почву одноярусно и на глубину не более 25—40 см, но сделать обязательным баджоннаж (опрыскивание или опыливание) надземной части лозы с целью уничтожения прямой галликолы, крылатых и половых. В сочетании поверхностной фумигации с баджоннажем мы видим эффективный метод борьбы с виноградной филлоксерой, а успех многоярусной фумигации — в многократности внесения ядохимиката в почву, что можно достигнуть и при одноярусной фумигации. Все мероприятия по борьбе с филлоксерой следует проводить весной, летом и осенью.

Метод подлечивания состоит в том, что почва зараженного виноградника протравливается небольшими дозами фумиганта, и это делается или ежегодно, или через определенный период времени. При применении этого способа надо помнить, что он не убивает филлоксеру полностью. При нерадивом к нему отношении (при пропуске сроков, уменьшении дозировок и густоты сетки уколов, при пользовании плохими фумигантами) он может оказаться не только не полезным, но даже вредным, так как не уменьшит массовости вредителя, роста его очагов, как это в действительности и было на виноградниках Азербайджанской ССР.

При использовании песков для культуры лозы надо помнить, что не всякая песчаная почва будет антифиллоксерной, а только та, которая содержит не менее 60—75% кварцевого песка, обладает влагоемкостью не выше 24—40% и известной сыпучестью. На песках другой категории филлоксера может жить и повреждать виноград. Да и на антифиллоксерных песках, как наши Алешковские пески, филлоксера может жить несколько лет (2—3 года), и виноградный куст, посаженный на таких песках, освобождается от нее очень медленно и постепенно. Игнорирование этого факта приводит к печальным последствиям (Анапа).

Подвойная культура основывается на сравнительной филлоксероустойчивости американо-американских и американо-европейских гибридов, служащих подвоями для европейских сортов лоз. Давно отмечено, что это свойство подвоев сильно изменяется в зависимости от почвы, климата и в особенности вирулентности вредителя. В силу этого можно ожидать, что в разных районах виноградарства эффект от подвойной культуры будет различный и нигде не будет длительным в связи с приспособлением вредителя. Наши наблюдения на юге СССР показывают, что большинство подвойных сортов, призванных освободить наше виноградарство от филлоксеры, вследствие приспособления к ним вредителя, являются разносчиками его. Многие из этих сортов по своей филлоксероустойчивости уступают некоторым европейским (Греческому розовому, Серексии и др.). На этом основании мы приходим к заключению, что общепризнанная сейчас подвойная культура не является прямым методом борьбы с филлоксерой и не может вообще служить надежной защитой от этого вредителя виноградарства. Давая временный эффект, этот метод приводит к понижению качества продукции, к уменьшению долговечности куста, к не-

возможности ремонта насаждений путем отводок и омоложения путем катавлака, наконец к преждевременной гибели насаждений, Что касается введения в культуру гибридов — прямых производителей, то против этого в странах Европы и у нас изданы специальные законодательные акты, воспреещающие или ограничивающие их распространение и разведение. В самом деле, несмотря на полувековую работу селекционеров всего света, до сих пор не созданы сорта, которые в полной мере сочетали бы устойчивость против филлоксеры с высоким качеством свежего винограда и его продуктов переработки. Все прямые производители дают худшего качества ягоды, чем европейские сорта, и все в сильной степени поражаются филлоксерой, являясь разносчиками этого вредителя.

В самое последнее время раздаются голоса о закладке виноградников даже в зонах распространения филлоксеры корнесобственными лозами высококачественных и достаточно филлоксероустойчивых европейских сортов. По исследованиям Всесоюзной научно-исследовательской противифиллоксерной станции МСХ СССР, высокий экономический эффект от корнесобственной культуры винограда зависит от трех основных условий: правильного выбора участка, защиты от заражения филлоксерой и высокого агротехнического фона. Указанной станцией уже даны советы по этому вопросу.

При закладке виноградников корнесобственными европейскими лозами надо помнить, что драгоценное качество многих сортов противостоять поражению филлоксерой надо все время повышать путем клоновой селекции.

Таким образом, из всех приемов борьбы с виноградной филлоксерой наиболее современными и перспективными, по нашему мнению, будут: 1) посадка филлоксероустойчивых европейских сортов клоновой селекции и 2) фумигация почвы в сочетании с баджоннажем надземной части лоз. Первый прием усиливает устойчивость лозы против филлоксеры, второй создает неблагоприятные условия для развития вредителя. Применением такого метода можно успешно защитить наши виноградники от этого вредителя.

#### ВЫВОДЫ

Предложенные старые меры борьбы с филлоксерой не являются эффективными и не в состоянии не только ликвидировать вредителя, но даже сколько-нибудь сдерживать его распространение. Причина этого заключается в том, что до сих пор нет истинной картины цикла развития вредителя.

Зарубежные исследователи, в частности Бёрнер (Börner, 1930), восстановивший видовое название вредителя — *Dactylophaera vitifolii* Schim., неверно определил ее систематическое положение как тлигаллообразовательницы, на вершине филогенетического древа. В действительности, виноградная филлоксера является одной из примитивных форм.

По нашим исследованиям в цикле ее развития наблюдаются не пять форм, а только три, так как основательницу (fundatrix), листовую и корневую девственниц следует рассматривать как одну форму — бескрылую (virginopara aptera) девственницу. Второй формой является крылатая и третьей половые — самец и самка. Эти три формы различаются формой и величиной яиц в кладках.

Партеногенез у виноградной филлоксеры в природе не бывает длительным, а тем более вечным, а продолжается всего один сезон; партеногенез надо рассматривать как приспособление общего биологического цикла развития этого насекомого.

В цикле развития филлоксеры наблюдается в сезоне несколько поколений бескрылых самок, как на листьях, так и на корнях, с обильными кладками яиц в первых поколениях и постепенным угасанием плодovitости в дальнейшем. Крылатые попадают с июня и ранее до октября.

Половые особи попадают обычно только на старых побегах с начала лета и до осени.

Перезимовывают только на корнях личинки основательниц и личинки потенциально-плодовитых девственниц. Цикл развития филлоксеры обнимает около одного года.

Цикл развития бескрылых партеногенетических девственниц заканчивается образованием крылатой и затем половой формами. Последняя у виноградной филлоксеры — закономерное звено полного жизненного цикла.

Заражает лозу и крылатая форма, она опасна и для европейских лоз; партеногенез у виноградной филлоксеры — сезонный; зимнее яйцо может и не зимовать, а давать основательниц летом и осенью; перезимовывает основательница на корнях.

Таким образом, опасными для насаждений европейских сортов лоз являются все формы филлоксеры. Следовательно, практика борьбы с этим вредителем должна изыскивать методы борьбы со всеми его формами.

Филлоксероустойчивость лоз заключается в способности их клеток ослаблять действие ферментов слюны филлоксеры и усиливать синтез сложных органических веществ в местах повреждения.

Практика доказала выживаемость отдельных кустов и сортов винограда в условиях длительного заражения филлоксерой (Закавказье, Молдавия, Украина) и тем подала мысль о клоновой селекции в выведении филлоксероустойчивых сортов винограда.

Из приемов борьбы с виноградной филлоксерой надо признать наиболее перспективными:

- 1) посадку филлоксероустойчивых европейских сортов клоновой селекции и
- 2) поверхностную фумигацию почвы в сочетании с бадижоннажем опрыскивание(или)опыливание) надземной части лозы.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алексидзе Н. 1948. Устойчивость сортов винограда против листовой филлоксеры. Виноградарство и виноделие СССР, 5 : 35—36.
- Гарковенко А. С. 1955. Филлоксеры и мероприятия по ее ликвидации в Анапском районе Краснодарского края. Автореферат канд. дисс., Тимиряз. с.-х. акад. : 1—18.
- Зотов В. В. 1955. Филлоксероустойчивость винограда и пути ее повышения. Тр. ВНИФС, 1 : 1—86.
- Казас И. А. 1957. Советы по закладке корнесобственных виноградников европейскими сортами в районах распространения филлоксеры. Одесса : 1—16.
- Кожанчиков И. В. 1930. О расах и модификациях *Phylloxera vastatrix* Pl. Критический очерк. Русск. энтом. обозр., XXIV, 1—2 : 69—77.
- Костик Ф. Д. 1955. Развитие филлоксеры на листьях европейских сортов винограда. Агробиолог., 12 : 120—124.
- Николаев П. И. 1954. О биологии виноградной филлоксеры. Агробиолог., 5 : 113—123.
- Принц Я. и П. Иванов. 1948. Корнесобственная культура европейского винограда в Молдавии. Кишинев : 1—42.
- Троицкий И. Н. 1929а. Некоторые итоги сравнительного экологического изучения филлоксеры. 1927—1928. Изв. Гос. инст. оп. агрон. 1—24 (отд. отт.).
- Троицкий И. Н. 1929б. Филлоксерный вопрос в средней Европе. Тр. прикл. энтом., XV, 1 : 1—200.
- Федоров С. М. 1939. К биологии виноградной филлоксеры. Докл. ВАСХНИЛ, 7 : 14—28.
- Федоров С. М. 1946. Вредители виноградной лозы СССР и меры борьбы с ними. Рукопись : 1—24.

- Федоров С. М. 1947а. Новое в биологии виноградной филлоксеры и о мерах борьбы с нею. Виноградарство и виноделие, 6 : 36—39.
- Федоров С. М. 1947б. Новое в биологии виноградной филлоксеры и мерах борьбы с нею. Тр. Ставроп. с.-х. инст., 11 : 5—16.
- Федоров С. М. 1947в. Новое в биологии виноградной филлоксеры и о мерах борьбы с нею. Конференция научных работников Дона и Сев. Кавказа : 47—48.
- Федоров С. М. 1954. Виноградная филлоксера и методы борьбы с нею. Третья эколог. конфер., ч. I, Киев : 271—272.
- Холодковский Н. А. 1929. Курс энтомологии, III : 163—170.
- Шапошников Г. X. 1950. Эволюция некоторых групп тлей в связи с эволюцией розоцветных. Чтение памяти Н. А. Холодковского 1950 г. Изд. АН СССР : 28—60.
- Börner C. 1930. Beiträge zu einem neuen System der Blattläuse. Archiv f. klassifik. u. phylogen. Entom., I, 2.
- Grassi B. 1912. Contributo alla conoscenza della fillossera ed in particolare della fillossera della vite. Roma.
- Reh-Sorauer P. 1925, 1928. Handbuch der Pflanzenkrankheiten, IV, V, Berlin.
- Stellwaag F. 1928. Die Weinbauinsekten der Kulturländer. Berlin : 238—355.
- Pergande Th. 1904. North American Phylloxerinae affecting Hicoria and other trees. Proc. Devenport Academy Sci., IX.

## SUMMARY

The existing methods of phylloxera control are inefficient and fail to suppress this pest to any considerable extent, to say nothing of its complete extermination. The cause of this lack of adequate methods of control is that the knowledge of the life-history of this species is still quite vague.

Some foreign authors<sup>1</sup> erroneously determine the taxonomic position of this species, as a gall-forming aphid at the top of the phylogenetic tree, whereas it is actually a primitive form.

According to the data obtained in this study, despite the existing view, not five, but only three forms can be distinguished in the life-cycle of this species, differing in morphology and in the size of eggs. Fundatrix, aptera gallicola and aptera radicola are classed as belonging to one form, virginopara aptera; the second form is sexupara alata and the third form is sexuales (male and female).

Parthenogenesis is never perpetual, but lasts only during the breeding season; it should be regarded as an adaptation of the life-cycle to the conditions of existence of this species, the high mortality being thus compensated for by the intensification of propagation.

In the life-cycle of *D. vitifolii* there are several parthenogenetic generations of virginoparae, both on leaves (gallicolae) and on roots (radicolae). The fecundity of the first few generations is very high decreasing gradually in subsequent generations. Sexuparae alatae are found since June (or, sometimes, still earlier) until October. Sexuales are usually found only on old shoots from the beginning of summer until autumn. Winter eggs usually hibernate, but sometimes fundatrices hatch from these eggs in summer and in autumn. These fundatrices, as well as the nymphs of fundatrices and those of potentially-fertile virginoparae hibernate only on roots. The life-cycle is annual. After a number of parthenogenetic generations there always appear sexuparae alatae and, finally, sexuales, the latter form being an obligatory link of the complete life-cycle of this holocyclic species.

The dispersal of this species is accomplished only by sexuparae alatae migrating to uninfested vines.

*D. vitifolii* infests not only American, but also European varieties of grapes; all the forms of *D. vitifolii* are dangerous for European varieties.

<sup>1</sup> In particular, Börner (1930), who has reinstated the correct name of this species (*Dactylosphaera vitifolii* Schim.).

The efficient control system, therefore, requires the elaboration of methods of combatting each of these forms.

The resistance of grapes to phylloxera is based on the capability of their cells to neutralize to some extent the action of the salivary ferments of phylloxera and to intensify the synthesis of complex organic substances in the damaged parts of the plant.

The survival of some individual plants and of some strains under the conditions of long-lasting infestation, reported by practical viticulturists from the Ukraine, Moldavia and Transcaucasia suggests the possibility of successful production of phylloxera-resistant strains by clonal selection.

Among the protective measures the following appear to be the most promising:

- 1) The production of phylloxera-resistant strains of European varieties by clonal selection.

- 2) The fumigation of the superficial layer of the soil combined with the badigeonnage (spraying or dusting) of the superterranean part of the vine.

---