

Г. Х. Шапошников

**СТАНОВЛЕНИЕ СМЕНЫ ХОЗЯЕВ И ДИАПАУЗЫ
У ТЛЕЙ (APHIDIDAE) В ПРОЦЕССЕ ПРИСПОСОБЛЕНИЯ
К ГОДИЧНЫМ ЦИКЛАМ ИХ КОРМОВЫХ РАСТЕНИЙ**

[G. CH. SHAPOSHNIKOV. THE INITIATION AND EVOLUTION OF
THE CHANGE OF HOSTS AND THE DIAPAUSE IN PLANT-LICE (APHIDIDAE) IN
THE COURSE OF THE ADAPTATION TO THE ANNUAL CYCLES OF THEIR
HOSTPLANTS]

Идеи, развитые Чарлзом Дарвином в «Происхождении видов», вызвали к жизни немало прекрасных исследований, проникнутых духом эволюционизма.

Одно из таких исследований — замечательный труд А. К. Мордвилко (1901) — посвящено изучению биологии и морфологии тлей в связи с условиями их обитания. С прозорливостью эволюциониста Мордвилко сумел увидеть сущность таких явлений, как смена хозяев и летняя диапауза, в приспособлении тлей к сезонным изменениям их кормовых растений.

Экспериментальные исследования XX в. дали большое количество точных фактов, как подтверждающих, так и опровергающих взгляды Мордвилко. Эта противоречивость экспериментальных данных — в значительной мере следствие известного эмпиризма и недооценки эволюционного подхода.

Однако в последнее время исследователи стали различать исторические причины смены хозяев, связанные с сезонными изменениями деревянистых растений, впервые вызвавшие это явление, и современные — регулирующие его (Bonnemaison, 1951; Kennedy and Booth, 1954; Шапошников, 1955). Последовательное проведение этого взгляда позволяет устранить кажущиеся противоречия и удовлетворительно объяснить все накопленные факты не только в отношении смены хозяев, но и диапаузы.

Для эволюции большинства групп тлей характерны два противоположных момента: с одной стороны, длительная глубокая специализация на строго определенном круге хозяев и отсюда узкая специфичность в отношении кормовых растений; с другой — переход специализированных форм на новых хозяев, как правило систематически и экологически далеких от прежних.

Смена кормовых растений, и в частности гетереция, влечет за собой образование новых видов; это, несомненно, наиболее широко распространенный путь эволюции тлей. Он сопряжен с переходом тлей с более древних жизненных форм растений на молодые, например с деревьев и кустарников на травы.

Отсюда возникает чрезвычайно актуальный для афидологии вопрос: видообразование тлей в связи со сменой хозяев. Этот общий вопрос потребовал решения более частных: 1) причины перехода тлей на новых хозяев (Шапошников и Елисеев, 1959; настоящая статья), 2) условия воз-

никновения адаптаций к новым хозяевам и, в частности, изменение специфичности (Шапошников, 1959а) и 3) роль смены хозяев в видообразовании тлей (вопрос разрабатывается).

Весь этот круг вопросов требует широкого эволюционного подхода и сочетания методов систематики и экспериментальной экологии.

Экспериментальные работы проводились в 1954—1957 гг. в районе Майкопской опытной станции Всесоюзного института растениеводства, на хуторе Шунтук в предгорьях Сев. Кавказа. В работе автору помогала Е. В. Гарновская, которая, наряду с повседневными техническими обязанностями, проводила измерения концентрации сока растений.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

В качестве основных объектов исследования использовалась группа тлей из обширного полиморфного рода *Dysaphis* CB, s. lat. Виды этой группы (подрод *Dysaphis* CB, s. str.) морфологически близки друг к другу и иногда едва различимы; среди них есть как диапаузирующие, так и гетероциклические виды, которые обладают строгой приуроченностью к определенным хозяевам и по своим жизненным циклам представляют как бы различные ступени перехода с первичного хозяина на вторичного. Экономическое значение изучаемых тлей, как серьезных вредителей яблони, и недостаточность существующих мер борьбы с ними указывают и на чисто практический интерес исследуемых объектов.

Экспериментально изучались четыре гетероциклические формы: *D. anthrisci anthrisci* CB, *D. anthrisci chaerophyllina* Shar., subsp. n.,¹ *D. chaerophylli* CB и *D. radicola* Mordv.

Основное методическое положение настоящего исследования — постоянное сочетание и по возможности дублирование наблюдений в природе с лабораторными и полевыми экспериментами на чистых культурах тлей.

Для получения заведомо чистых культур, т. е. изолированных клонов (штаммов, линий), одиночные основательницы, а затем и все их потомки строго изолировались. Для изоляции тлей на яблонях в природе применялись прозрачные целлулоидные цилиндры 8 см в диаметре и 22 см в высоту, на одном конце со снимающейся крышечкой из мельничного газа № 36—38, на другом с приклеенным мешком длиной 22 см также из газа. Изолятор плотно привязывался на побег с таким расчетом, чтобы по снятии крышечки побег мог быть выдвинут из цилиндра для более тщательного осмотра и взятия тлей. В лаборатории употреблялись целлулоидные цилиндры с верхом из мельничного газа, соответственно величине растений двух размеров: 8 и 11 см в диаметре на 32 см в высоту. Мельничный газ гарантировал от проникновения под изолятор или из него мелких личинок тлей и мелких хальцид.

В лабораторных экспериментах использовались горшечные культуры яблони и вторичных хозяев, причем земля и сами растения не были строго унифицированы. Колебания температуры и влажности воздуха, а также полив растений были одинаковыми во всех одновременно проводившихся опытах и контроле.

Перед закладкой опыта растения тщательно осматривались в 10-кратную лупу и при этом уничтожались все обнаруженные животные. С одних растений на другие тли пересаживались мягкой, тонкой, слегка смоченной кисточкой поодиночке, реже целыми колониями вместе с отрезком растения.

На яблонях наблюдения велись один раз в 5—7 дней, при необходимости через день, на вторичных хозяевах — через день.

Вид тли определялся по бескрылым, воспитанным на вторичном хозяине.

Растения, вторичные хозяева, использовались молодые, хорошо растущие. Опыты на них закладывались всегда в нескольких повторностях (от 2 до 10), но чаще всего в 3. Если в одной повторности тли вымирали, их место заменялось тлями, отсаженными из другой повторности. Для того чтобы проследить и зафиксировать весь ряд девственных поколений, взрослые девственницы каждого поколения, как только они отродят 30—40 личинок, фиксировались или использовались в другом опыте вместе с частью личинок, а 10 (в 1954—1956 гг.) или 25 (в 1957 г.) перворожденных личинок оставлялись на растении для дальнейшего развития и размножения.

¹ Описываемая морфа (подвид?) отличается от *D. anthrisci anthrisci* CB из той же местности меньшей склеротизацией тергитов у бескрылых девственниц, меньшим числом надкраевых волосков на V тергите брюшка у личинок I возраста, значительно большим числом бескрылых во 2-м поколении, миграцией на *Chaerophyllum tascilatum*, но не на *Anthriscus*, и тем, что самки любого из подвидов, хотя в экспериментальных условиях и спариваются с самцами другого подвида, но не оплодотворяются ими, за очень редкими исключениями.

Концентрация сока растений определялась с помощью лабораторного рефрактометра, который показывает процентное содержание в соке растений сухого вещества в переводе на сахара. Как правило, пробы брались с одного и того же контрольного дерева, причем в одной пробе анализировалось всегда много (20—40) листьев одного типа или их частей, так что результаты анализов всегда представляют некую среднюю величину. Поскольку тлей на яблоне в полевых условиях определить нельзя, их галлы анализировались суммарно без учета видовой специфики.

ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ТЛЕЙ ПОДРОДА *DYSAPHIS* CB, S. STR.

Тли подрода *Dysaphis*, как и подавляющее большинство тлей вообще, зимуют на стадиях яйца.

Отрождение основательниц на яблоне обычно совпадает с началом распускания почек. По данным Смирновой (1957), у *D. devecta* Walk. в Мичуринске отрождение начинается при повышении среднесуточной температуры до 13°, а минимальной до 5°, и может совпадать с фазой зеленого конуса, обнажения соцветий или выдвигания соцветий у яблони.

Вышедшая из яйца личинка основательницы сосет на нижней поверхности вершины распускающегося листа, в результате чего эта часть листа превращается в открытый галл вишнево-красного цвета. Галлы могут вызывать только личинки I возраста. Так, 39 основательниц *a. anthrisci*, *a. chaerophyllina* и *radicicola*, уже образовавших галлы, в конце апреля 1956 г. были пересажены на другие деревья, где они прижились. Среди этих тлей было 3 личинки I возраста (*a. chaerophyllina*), и все три вызвали образование галлов; некоторый намек на галл был у одной из личинок II возраста; все остальные тли галлов не вызвали, хотя плодовитость некоторых из них была лишь немногим ниже, чем в галлах.

Основательницы и тли последующих поколений могут питаться и нормально размножаться как на диких яблонях (*Malus orientalis* Uglitz.), так и на культурных сортах (*Malus domestica* Borkh.). При этом плодовитость основательниц, достигая 150 личинок и больше (у *a. anthrisci* и *a. chaerophyllina*), в сильной степени зависит от условий питания.

Поколения, следующие за основательницей, вызывают открытые галлы, как правило — на боковых частях пластинки листа, а у более зрелых листьев — на боковых частях ближе к основанию. Окраска галлов варьирует от зеленовато-белой и бледно-желтой до темно-вишнево-красной. Цвет зависит от вида тли, от вида и сорта яблони, от расположения галла на дереве по отношению к солнцу. Так, у *D. flava* Shar. и в меньшей степени у *D. zini* Shar. преобладают бледно-желтые галлы, у прочих видов — красные. На яблонях, у которых распускающиеся листья бывают красноватыми, образуются только интенсивно-красные галлы. Бледно-желтые галлы значительно чаще встречаются в затененных, чем в освещенных частях кроны. Описанная картина свойственна всем видам подрода, обитающим на яблоне. Однако начиная со второго поколения наблюдаются существенные различия в биологии разных форм.

Жизненный цикл автецийного вида *devecta* достаточно полно изучен в Голландии (Hille Ris Lambers, 1945) и в СССР (Шапошников, 1950; Смирнова, 1951; Савздарг, 1955). За основательницей следует поколение бескрылых девственниц, затем поколение полоносок — бескрылых андрогарае и бескрылых (крылатообразных) и крылатых гунорагае, затем обоеполое поколение и цикл заканчивается в начале лета откладкой яиц, которые пребывают в летне-зимней диапаузе до весны следующего года.

Миграция гетерацийных видов впервые была установлена Бёрнером (Börner, 1952) у трех видов: *radicicola*, *a. anthrisci* и *chaerophylli*. Затем автором этих строк были экспериментально установлены миграция и вторичные хозяева у *a. bunii* Shar. (1953 г.) и *a. chaerophyllina* (1954—

1957 гг.) и факт миграции у *flava* (1950 г.) и *zini* (1953 г.), а также подтверждена миграция у видов, с которыми имел дело Бёрнер (Шапошников, 1950, 1956).

По наблюдениям автора этих строк, у гетерецийных видов во втором поколении, как правило, развиваются только крылатые девственницы-мигранты. У *radicicola* и *a. anthrisci* изредка единичные особи бывают бескрылыми, а их потомство превращается в мигрантов, еще реже бескрылых оказывается несколько особей. Однако у *a. chaerophyllina*, в особенности в горных районах, бескрылые во втором поколении не так уж редки, и иногда они составляют до 10 и даже 30% от всех особей. Эти бескрылые отрождают как мигрантов, так и бескрылых третьего поколения. На порослях яблони (в условиях изоляции) удавалось проследить до пяти поколений бескрылых девственниц этой формы, хотя в естественных условиях этого никогда не наблюдалось. Бескрылые во втором поколении нередко наблюдались также у *a. bunii*, иногда у *orientalis* Mordv., изредка у *zini* и *flava*.

Мигранты как второго, так и последующих поколений перелетают в конце весны—начале лета на вторичных хозяев. Каждая форма мигрирует на строго определенный вид растения: *a. anthrisci* на *Anthriscus silvestris* Hoff. и *A. nemorosa* MB., *a. bunii* на *Bunium* sp., *a. chaerophyllina* на *Chaerophyllum maculatum* Willd., *chaerophylli* на *Ch. bulbosum* L., *Ch. temulum* L. и *Ch. aromaticum* L., *radicicola* на *Rumex crispus* L., *R. conglomeratus* Mur. Мигрируют также *orientalis*, *flava* и *zini*, однако их вторичные хозяева пока не установлены.

На вторичных хозяевах тли поселяются на основании стебля и прикорневых листьев и на корне. Здесь развивается ряд поколений бескрылых девственниц, отрождающих при благоприятных условиях в среднем около 50—70 личинок. Среди них время от времени появляются крылатые расселительницы. Растение от сосания тлей не деформируется. Тли всегда посещаются муравьями.

Число поколений зависит от климатических условий и особенностей вторичного хозяина. Так, одна и та же форма тли *a. anthrisci* в Ленинграде в 1950 г. на *Anthriscus silvestris* Hoff. дала 7 поколений за сезон, а на Сев. Кавказе на *A. nemorosa* MB. в 1954, 1955 и 1957 гг. по 14—17 поколений. С другой стороны, в одинаковых лабораторных условиях в Шунтуке в 1955 г. в период с 18—19 V по 8—11 XI на многолетних растениях последним отродилось: на *Anthriscus* 19-е поколение, на *Rumex* 18-е, на *Chaerophyllum maculatum* Willd. 17-е, причем на этом жизнь колоний тлей еще не закончилась. В то же время на однолетнике *Chaerophyllum bulbosum* L., в связи с естественным отмиранием растений, в лабораторных условиях жизнь тлей прекратилась в конце июля на 7—8-м поколении, а в природе в середине августа.

Осенью (на Сев. Кавказе в 1955 и 1957 гг. с конца сентября до начала ноября) появляются крылатые полоноски и (со середины октября по начало ноября) крылатые самцы. Ремигранты перелетают на яблоню, где полоноски отрождают личинок бескрылых нормальных самок.

У *chaerophylli* на Сев. Кавказе, в связи с окончанием вегетации *Chaerophyllum bulbosum* L., ремиграция ежегодно наблюдалась не осенью, а летом в 1957 г., со середины июля до середины августа.

После спаривания с самцом нормальная самка откладывает от 1 до 6, обычно 4 зимующих яйца, и жизненный цикл на этом заканчивается. На яблонях яйца откладываются под чешуйки коры стволов и толстых ветвей, что в природе наблюдалось у автецийного вида *devector* (Hille Ris Lambers, 1945) и, очевидно, имеет место и у гетерецийных видов. Так, многократные наблюдения автора этих строк за *a. anthrisci*, *a. chaerophyllina* и *radicicola* на горшечных культурах яблонь под изоляторами

показывают, что самки после оплодотворения спускаются по стволам вниз и охотно откладывают яйца только под предметы, надавливающие на их спину подобно чешуйкам коры, например в бумажные ловчие пояса.

Полный автецийный цикл на вторичном хозяине известен у *D. hirsutissima* CB (Stroyan, 1950; Börner, 1952). По наблюдениям автора, в Ленинграде яйца перезимовывают в земле на остатках *Anthriscus silvestris* Hoff. Основательницы отрождаются весной с появлением всходов хозяина (21 V 1948 в Ленинграде наблюдались молодые и взрослые основательницы, причем однажды они образовали довольно многочисленную колонию). В течение лета развивается ряд поколений бескрылых и очень редко крылатых девственниц, а осенью появляются бескрылые самцы и нормальные самки. Спаривание и откладка яиц в Воронежской области наблюдались 20 и 22 X 1958, в Ленинградской области к 26 IX 1947 яйцекладка уже заканчивалась.

Итак, у тлей подрода *Dysaphis* CB s. str. изучено несколько типов жизненных циклов: 1) сокращенный автецийный на первичном хозяине у *devectora*, 2) нормальный гетерацийный у *a. anthrisci*, *a. chaerophyllina* и *radicola*, 3) сокращенный гетерацийный у северокавказских *chaerophylli* и, по-видимому, у *a. bunii*, 4) полный автецийный на вторичном хозяине у *hirsutissima*.

УСЛОВИЯ ЖИЗНИ ТЛЕЙ НА ИХ ПЕРВИЧНЫХ И ВТОРИЧНЫХ ХОЗЯЕВАХ

Для выяснения причин смены хозяев, для понимания явления гетерации, летнего и летне-зимнего диапаузирования и других осложнений в жизненных циклах тлей большую помощь может оказать сравнительное изучение условий их жизни. При этом особо важное значение имеет физиологическое состояние кормового растения, что уже подчеркивалось ранее (Мордвилко, 1901; Kennedy, 1953).

В первую очередь важно проанализировать условия жизни тлей на их первичном хозяине в конце весны — в период наиболее резких изменений в их жизненных циклах.

В конце весны в листьях яблони происходят серьезные физико-химические изменения, обусловленные их созреванием и замедлением роста побегов, а также общими сезонными изменениями в физиологии дерева. Резко уменьшается содержание растворимого азота как абсолютно, так и в особенности относительно белкового азота, снижается количество сахаров, увеличивается содержание золы¹ и уменьшается содержание воды (Шапошников и Елисеев, 1959), уменьшается активность каталазы (Савздарг, 1955). При этом увеличивается концентрация клеточного сока и в связи с этим его осмотическое давление. Изменяется, видимо, и вязкость сока. Как показали Соколов и Соколова (1952), осмотическое давление сока листьев яблони зависит не только от сезонной физиологической фазы развития дерева, но также от влажности воздуха и почвы и количества осадков; повышение осмотического давления до 10 атмосфер делает листья яблони непригодными для жизни *Aphis pomi* Deg. Как видно из табл. 1 и графиков (рис. 1 и 2), концентрация сока в тканях листьев увеличивается с мая по август, в известной мере отражая колебания относительной влажности и температуры воздуха. При этом очень резкое увеличение концентрации сока наблюдается в течение короткого периода в 20 дней в мае на грани весны и лета.

¹ В золе содержатся микроэлементы, а некоторые из них могут оказывать отрицательное влияние на тлей, например, полив растений хлопчатника растворами меди, бора и марганца привел к резкому снижению их численности (Мамедова, 1957).

Таблица 1

Концентрация сока (в процентах) в здоровых листьях яблони и в галлах (1956 г.)

Дата	Галлы первого поколения	Соответствующая им часть соседнего листа	Галлы второго поколения	Соответствующий им лист	Молодые листья	Зрелые листья
26 IV	10.1	11.7	—	—	7.1	—
6 V	13.3	18.5	10.4	14.0	13.7	15.9
16 V	10.7	11.9	8.4	11.1	9.1	11.4
27 V	17.4 *	—	13.0; 15.6 *	17.8	13.5	15.6
8 VI	—	—	16.9 *	17.9	14.0	16.7
18 VI	—	—	22.6 *	22.7	19.6	22.9
29 VI	—	—	—	—	13.6	16.5
9 VII	—	—	—	—	19.2	19.4
18 VII	—	—	—	—	19.0	23.9
28 VII	—	—	—	—	16.5	18.5

Повышение осмотической концентрации в клетке смещает ферментативную реакцию в сторону синтеза (Сисакян и Кобякова, 1944), что способствует, в частности, уменьшению растворимого азота по отношению к общему. Усилением синтеза и ослаблением гидролиза объясняется устойчивость виноградных лоз к филлоксере (Зотов, 1955).

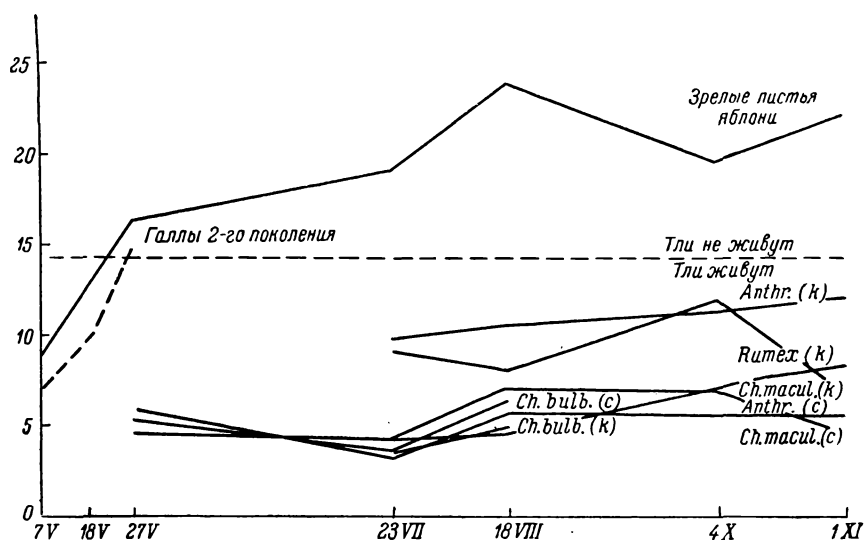


Рис. 1. Концентрация сока в растениях в процентах (1955 г.).

к — корень; с — основание стебля.

Есть основания полагать, что эти изменения ухудшают или по крайней мере являются показателями ухудшения условий жизни тлей. Так или иначе плодовитость и средняя продолжительность жизни основательниц, перенесенных в конце апреля 1956 г. в личиночной или взрослой фазе из образованных ими галлов на другие деревья, в большой степени зависели от темпов роста побегов и листьев и весьма полно коррелировались с концентрацией сока листьев (рис. 3 и 4).

* Галлы уже покинуты тлями.

И в природе, и в опытах можно видеть, что основательницы, а равно и тли последующих поколений, могут вызывать галлы только на самых молодых листьях. На не очень молодых листьях образуются лишь подобия галлов, а на более зрелых галлов и вовсе не образуется. При этом основательница, которая застает едва распускающиеся листья, вызывает галл на вершине листа, а последующие поколения, как правило, на бо-

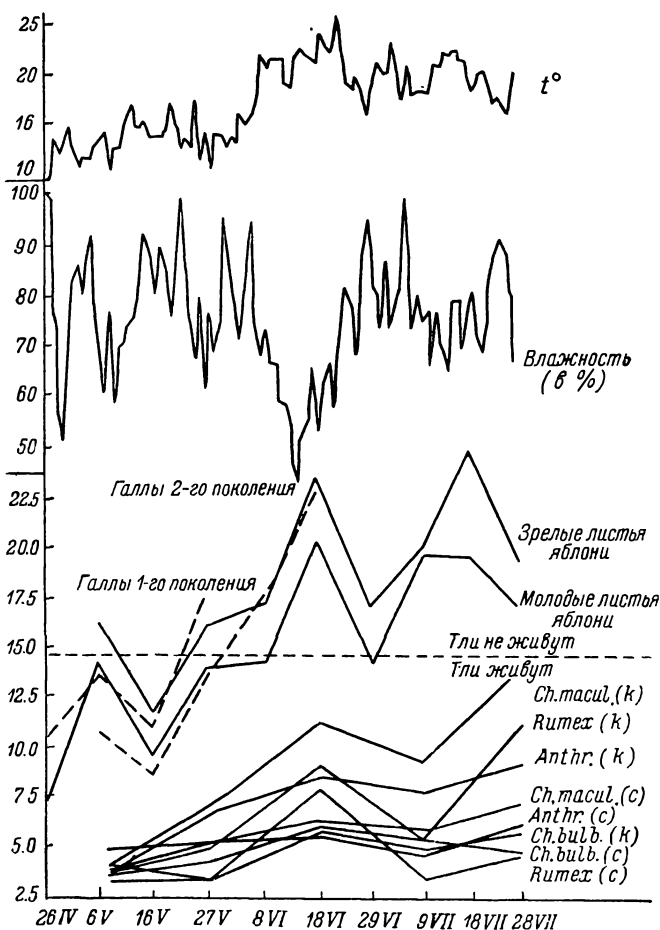


Рис. 2. Концентрация сока в растениях в процессах и среднесуточная относительная влажность и температура воздуха (1956 г.).

к — корень; с — основание стебля.

ковых частях пластинки листа, а у более зрелых листьев на боковых частях ближе к основанию. Аналогичная картина наблюдается и у *de-vesta* (Савздарг, 1955), а также и у других тлей, например у виноградной филлоксеры (Костик, 1955). Характерно, что тли, воспитывавшиеся на побегах, заканчивающих рост, или же на хорошо растущих побегах, но в летнее время, предпочитали основание центральной жилки, черешек листа или кору в верхней части растущего побега, т. е. тли образовывали галлы и вообще питались там, где ниже концентрация сока (рис. 5).

В галлах, в сравнении с неповрежденными листьями того же яруса, растущими на том же побеге, концентрация сока остается ниже в течение всего периода роста листьев. В галлах значительно выше содержание

растворимого азота и воды (Шапошников и Елисеев, 1959), выше активность каталазы, интенсивнее транспирация (Савздарг, 1955). Однако концентрация сока в галлах (по другим показателям нет данных) изменяется в том же направлении, что и в соответствующих неповрежденных листьях (табл. 1 и рис. 1 и 2). К тому же на молодых листьях и при отсутствии галлов основательница и тли последующих поколений могут нормально размножаться в течение долгого времени, сохраняя довольно высокую плодовитость. Отсюда можно заключить, что благодаря галлообразованию исследуемые тли улучшают благоприятные для них условия и как бы продлевают их, но лишь на несколько дней.

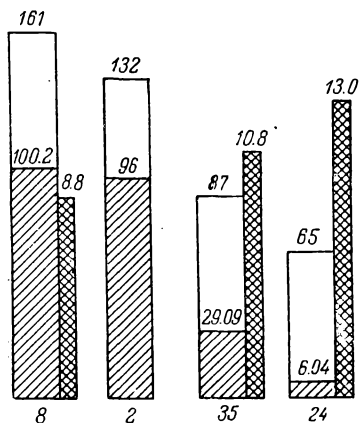


Рис. 3. Плодовитость основательниц, воспитывавшихся в 1956 г. на яблонях в разных условиях. Плодовитость приводится суммарно по трем формам — *a. anthrisci*, *a. chaeorophyllina* и отчасти *radicicola*, так как различий в плодовитости этих форм не наблюдалось.

Цифры сверху указывают максимальную плодовитость; в середине — среднюю, внизу — число воспитывавшихся основательниц; над черными колонками — концентрацию сока в процентах, наблюдавшуюся в наиболее молодых листьях 6 V 1956. 8 — молодые деревца *Malus orientalis* в вазонах при обильном увлажнении с побегами, не прекращавшими роста; 2 — взрослое дерево *M. orientalis* с побегами, не прекращавшими роста; 35 — старое дерево *M. domestica* с побегами, развивавшимися интенсивно и сравнительно быстро закончившими рост; 24 — молодые деревья *M. domestica* с побегами, развивавшимися не интенсивно и очень быстро прекратившими рост.

являются полоноски, а затем самцы и нормальные самки, и жизненный цикл заканчивается откладкой диапаузирующих яиц в начале лета, а не осенью, как обычно.

У гетеротипных тлей в этот период заканчивается миграция. А те тли, которые почему-либо запоздали, развиваются медленно. Эти наблюдения подтверждаются и специальными опытами. Так, 26 V 1955, когда большинство местных тлей уже улетело с яблонь, из горного района

Стоит отметить и тот факт, что в галлах исследуемых видов тлей иногда питаются и размножаются тли из других групп, например *Rhopalosiphon insertum* Walk., *Aphis pomi* Deg. Точно так же в поврежденных или покинутых галлах *Pemphigus* Hart. на тополях часто поселяются представители рода *Chaitophorus* Koch и т. д., в галлах листоблошек (*Psyllidae*) на крушине обитает *Aphis steinbergi* Shap. (= *commensalis* Stroy.) (Stroyan, 1952), на саксауле *Brachyunguis saxaulica* Nevs., известны и другие случаи (Proffit, 1937). Эти факты указывают на известную пищевую универсальность галлов, что, однако, не лишает их глубокой специфичности в других отношениях.

На условия жизни тлей серьезное влияние оказывает среда, в которой произрастают их хозяева, вероятно, главным образом через изменение физиологического состояния растений. Савздарг (1955) наблюдал *devectora* на деревьях одинакового сорта и возраста, но в разных условиях рельефа и густоты посадки: на участке, расположенном низко, где деревья росли более густо и находились в затенении, тли размножались значительно интенсивнее, чем на участке, расположенном на возвышенности, с более редкой посадкой деревьев, где старение листьев проходило быстрее. Известен и ряд других аналогичных фактов (Шапошников, 1956 : 299).

К началу лета наблюдается массовое созревание листьев и прекращение роста побегов. У автецийной *devectora* в этот период по-

(Хаджох) были привезены старые, но еще способные размножаться основательницы *a. chaerophyllina* и изолированы поодиночке на молодых побегах *Malus orientalis* в лесу. Их потомство хотя и медленно развивалось, но в большинстве случаев превращалось в нормальных мигрантов. Последние из этих мигрантов окрылились 15 VI, тогда как местные не наблюдались позднее 4 VI. Примечательно, что потомство таких же основательниц, воспитывавшееся на молодых деревьях *Malus orientalis* в лаборатории в условиях обильного увлажнения, развивалось значительно быстрее, чем на деревьях в саду. Основательницы, привезенные из другого горного района (Сахрай) 31 V, т. е. всего лишь на 5 дней позднее, также отродили небольшое количество личинок, но последние развивались крайне медленно и все погибли в том или ином возрасте, не достигнув имаго.

Однако более или менее пригодные условия для развития исследуемых тлей, по крайней мере в отдельные благоприятные годы, сохраняются на яблоне в течение, вероятно, всего лета. Так, в изобилии осадками 1956 г. в лаборатории и в природе под изоляторами на изредка встречающихся молодых побегах, на искусственно вызванных волчках и главным образом на порослях удалось долго размножать бескрылых девственниц *a. chaerophyllina*. В течение двух месяцев, после разлета последних мигрантов, получено пять поколений бескрылых девственниц и мигрантов, тогда как в засушливом 1957 г. удалось получить лишь два поколения. Но здесь нужно заметить, что реализованная плодовитость бескрылых девственниц в 1956 г. уменьшалась от поколения к поколению и снизилась с 50 личинок во втором поколении до 2—15 в пятом и шестом. Смертность личинок во втором поколении не отмечалась, тогда как в пятом и шестом была от 45 до 100%. Следовательно, потенция численности, т. е. количество выживших потомков в единицу времени, снизилась в несколько сот раз.

Бекетов (1860) сформулировал общий закон: «Живые существа тем обильнее наделены средствами к размножению, чем они легче подвержены истреблению». Аналогичные мысли были высказаны и Ламарком (изд. 1935 : 88). Тли являются прекрасным подтверждением этого закона. Они в общем плохо защищены и основным их оружием в борьбе за существование является исключительно высокий темп размножения.

Хотя условия развития *a. chaerophyllina* на яблонях в летний период иногда и сохраняются, например на порослях и волчках во влажные годы, но шансы на выживание вида в этих условиях ничтожны. Низкая жизнеспособность тлей в природных условиях не может обеспечить достаточно высокий темп размножения и поддержать численность, необходимую для сохранения вида в борьбе с хищниками, паразитами, болезнями и другими неблагоприятными факторами среды.

Тот факт, что большинство тлей предпочитают молодые растущие части растений или, наоборот, стареющие, и многие виды вовсе не могут развиваться на зрелых листьях, известен давно всем, кто наблюдал тлей в природе, и подтвержден специальными экспериментами (Kennedy and

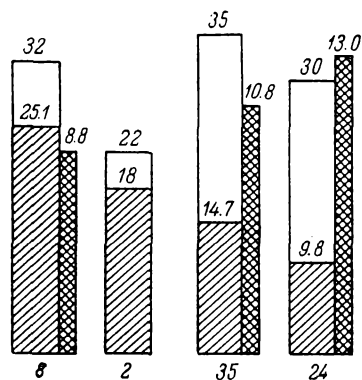


Рис. 4. Продолжительность жизни основательниц, воспитывавшихся в 1956 г. на яблонях в разных условиях.

Цифры сверху указывают максимальную продолжительность жизни, в середине — среднюю. Остальные обозначения те же, что и на рис. 3.

Booth, 1951; Bonnemaison, 1951). Прекращение роста побегов рассматривалось как одна из причин (Мордвилко, 1901) или как единственная причина миграции тлей в современную эпоху (Попова, 1950).

Однако вопрос этот сложнее, чем кажется на первый взгляд. Во-первых, гетероцидические виды, как это будет показано ниже и как отмечалось ранее (Swirski, 1954), часто мигрируют с растущих листьев, вполне пригодных для питания. Во-вторых, и энергично растущее молодое растение не всегда

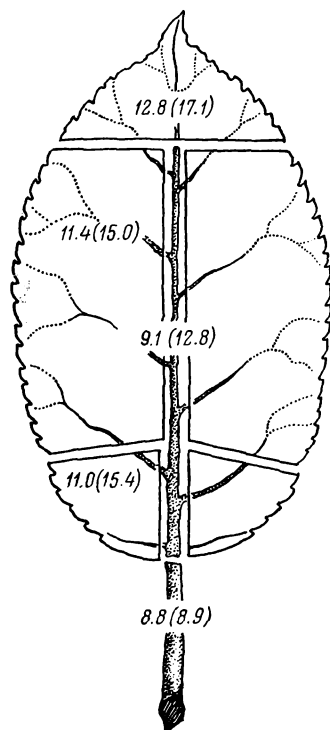


Рис. 5. Концентрация сока в процентах в различных участках зрелого (цифры в скобках) и молодого листа яблони 6 V 1956.

благоприятно для нормального развития и размножения тлей. Так, летние поколения *a. chaerophyllina*, воспитывавшиеся на верхушках хорошо растущих порослей яблони с суточным приростом побегов на 8—15 мм, как уже отмечалось, развивались крайне медленно и резко снизили плодовитость и выживаемость. Возможно, что одной из причин этого была высокая концентрация сока побегов и листьев, на которых сосали тли, равная 16.6—17.4%, тогда как весной в растущих листьях она была 7.1—14%, а также низкое содержание небелкового азота. Виале (Viale, 1950) не удавалось поддерживать колонии *Rhopalosiphon maidis* Fitch на молодых, в возрасте нескольких недель проростках кукурузы, тогда как на более взрослых растениях тли нормально развивались и размножались. Аналогичная картина наблюдалась у тли *Hyalopterus arundinis* F. на тростнике (Swirski, 1954). В-третьих, наши исследования, проведенные совместно с Ф. Д. Сапожниковой, показали, что разные особи одного и того же вида тли обладают различной приспособленностью к условиям питания. Так, бескрылые девственницы *Brachycaudus divaricatae* Shap. и их потомства могут развиваться исключительно на молодых, растущих листьях алычи, тогда как в те же самые даты в течение лета полоноски способны нормально размножаться, а их потомства нормально

развиваться также и на зрелых листьях и в природе даже предпочитают их. То же самое можно сказать и об осенних полоносках, которые питаются как на молодых, так и на зрелых и стареющих листьях и обычно предпочитают их молодым. Приспособленность к питанию листьями определенного возраста свойственна и другим группам насекомых (Кожанчиков, 1947, 1949; Frömmling, 1955), а также клещам (Шевченко, 1959).

Как показывают графики (рис. 1 и 2) и данные биохимического анализа (Шапошников и Елисеев, 1959), в тканях травянистых растений — вторичных хозяев исследуемых видов тлей — концентрация сока, содержание воды и отношение растворимого азота к белковому в течение всего сезона близки к таковым в листьях яблони в весенний период. Из чего можно предположить, что условия жизни тлей на вторичных хозяевах столь же благоприятны для тлей, как и весенние условия жизни на яблоне. Это подтверждается не только высокой жизненностью тлей на вторичных хозяевах, но и некоторыми опытами. Личинки III и IV возрастов, прониимфы и нимфы *a. anthrisci*, отрожденные одной и той же основательни-

цей, воспитывались одновременно в своих листовых галлах на яблоне и на *Anthriscus*, куда они были пересажены 26 VI 1956. На *Anthriscus* тли развивались не хуже, чем на яблоне, превратились в бескрылых девственниц и крылатых мигрантов и нормально размножались.

В Шунтуке в июне—августе надземные части *Rumex*, *Anthriscus* и *Chaerophyllum maculatum* засыхают, но тли в этот период переходят или переносятся муравьями на корни или на появляющиеся прикорневые поросли этих же растений. Поэтому развитие тлей на вторичных хозяевах протекает нормально в течение всего лета до глубокой осени.

Изучение биологии алычево-дремовой тли (*Brachycaudus divaricatae* Shap.), проведенное в Шунтуке в 1956 г. совместно с Ф. Д. Сапожниковой, показало, что соотношения между благоприятными и неблагоприятными условиями среды на первичном (*Prunus divaricata*) и вторичном хозяевах (*Melandrium album*) весьма схожи с таковыми на первичном и вторичном хозяевах тлей подрода *Dysaphis*. Благоприятные условия точно так же характеризуются большей обводненностью тканей растений и в особенности высоким содержанием в них воднорастворимого азота как абсолютно, так и по отношению к белковому. При этом небезынтересно отметить, что содержание воды, равное приблизительно 70 %, и отношение воднорастворимого азота к белковому, равное примерно 0,1, характеризуют некую границу, ниже которой условия жизни для весенне-летних форм тлей становятся неблагоприятными как для видов подрода *Dysaphis*, так и для *Brachycaudus divaricatae* Shap.

Конечно, простое сопоставление данных биохимических анализов растений с поведением обитающих на них тлей в какой-то мере рисковано. Однако выводы, сделанные на основании таких сопоставлений, могут указать пути для специальных, значительно более точных эколого-физиологических исследований. А кроме того, указанные соотношения могут служить в известной мере показателями пригодности растений или их частей для питания тлей.

Следует заметить, что положительное значение для развития и размножения тлей содержания в соке растения или в почве азота и в особенности его растворимых форм отмечалось в ряде исследований (Pantaneli, 1909; Lees, 1926; Schaefer, 1938; Evans, 1938; McGarr, 1942, 1943; Isely, 1946; Haseman, 1947; Auclair a. Maltais, 1950; Maltais, 1951; Бобинская, 1953; Зотов, 1955; Maltais a. Auclair, 1957; Mittler, 1958). Точно так же многие исследователи указывают на значение для тлей содержания воды в тканях растений (см. Шапошников, 1956 : 220—221).

Некоторые исследователи считают, что переход на вторичных хозяев целесообразен также в отношении частичного избавления от естественных врагов. По наблюдениям в Шунтуке и в других местах, тли подрода *Dysaphis* на вторичных хозяевах страдают от хищников и паразитов меньше, чем на яблоне. На травянистых растениях тли лучше обслуживаются муравьями.

Как видно из рис. 1, осенью в листьях яблони концентрация сока выше, чем весной и даже в начале лета, и значительно выше, чем в стеблях и корнях травянистых растений осенью. Содержание воды и отношение растворимого азота к белковому осенью в листьях яблони ниже, чем в травянистых растениях. Следовательно, условия жизни тлей на их вторичных хозяевах осенью, нужно полагать, не ухудшаются и во всяком случае они лучше, чем в это же время года на яблоне (Шапошников и Елисеев, 1959). На пригодность вторичных хозяев осенью указывают и прямые наблюдения: тли на них нормально размножаются до конца сезона. Так, еще 2 XI 1955, когда большинство яблонь уже потеряло листву, на *Rumex* и *Anthriscus* в природе встречались большие колонии тлей, содержащие немало бескрылых девственниц; 1 XI 1957 *a. anthrisci* заселял

31% растений, причем бескрылые составляли 11% (60 из 535); *a. chaerophyllina* заселял 1% растений, причем бескрылые составляли 7.8% (3 из 38). В лаборатории в это время на *Rumex* развивалось 19-е, на *Anthriscus* 20-е поколение. В лабораторных условиях бескрылые девственницы размножались на вторичных хозяевах в течение всего года.

Иначе обстоит дело с *chaerophylli* на *Chaerophyllum bulbosum* L. В Шунтуке — это однолетник, который заканчивает вегетацию в июле—августе, так что к середине августа исчезают последние живые особи этого растения. В связи с этим и тли дают лишь 7—10 поколений и ремигрируют в июле—августе. Небезынтересно отметить, что тли развиваются даже на полусохших особях хозяина, в которых сохраняется высокое содержание небелкового азота по отношению к белковому (до 1.0), но воды содержится мало (57%).

Таким образом, изучение жизненных циклов тлей подрода *Dysaphis* СВ, с одновременным анализом условий их жизни на первичных и вторичных хозяевах показало следующее:

1) в летнее время условия жизни тлей на их первичном хозяине настолько мало благоприятны, что не могут обеспечить существование вида;

2) миграция гетерецийных видов, а равно появление «осенних» форм, предшествующее диапаузированию, у автецийного вида происходят непосредственно перед тем периодом, когда условия жизни тлей на их первичном хозяине становятся неблагоприятными;

3) условия жизни тлей на вторичных хозяевах близки к весенним условиям жизни на яблоне и в большинстве случаев благоприятны в течение всего сезона;

4) ремиграция гетерецийных видов, а равно появление обоеполого поколения у автецийных видов, живущих на вторичных хозяевах, происходят в период, когда условия жизни на вторичных хозяевах не ухудшаются, и во всяком случае они лучше, чем на первичном;

5) однако на некоторых вторичных хозяевах, в связи с ранним окончанием вегетации, условия для жизни тлей исчезают уже в середине лета, и в этот период происходит ремиграция.

ПРИЧИНЫ МИГРАЦИЙ И ДИАПАУЗЫ ТЛЕЙ

В 1955, 1956 и 1957 гг. на яблонях под изоляторами окрылилось несколько тысяч мигрантов. Многие из них в опытах не использовались и через несколько дней после окрыления погибали. Мигранты не питались, не размножались и погибали, несмотря на то, что их молодые сестры, будущие мигранты, нормально развивались, а бескрылые сестры и основательница нормально размножались в тех же галлах еще в течение ряда дней после смерти мигрантов. Исключение составляют те редчайшие случаи, когда отдельные мигранты *a. chaerophyllina* в 3-м и 4-м поколениях отрождали на молодых листьях яблони по 1—3 личинки, которые затем погибали в I—II возрасте.

Из этого следует, что мигранты у исследуемых видов представляют собой особую специализированную форму, неспособную питаться и размножаться на первичном хозяине ни при каких условиях.

Такая форма могла возникнуть только в процессе становления гетерецийного цикла. Сравнивая жизненные циклы ныне живущих представителей *Aphidinae*, можно указать на следующие этапы этого становления:

1) крылатые формы, наряду с большим числом бескрылых, появляются в период ухудшения условий жизни на деревянистом растении; выполняют функции расселительниц на другие части или на другие особи этого же

хозяина; автецийный цикл—единственный способ жизни; пример: *Aphis pomi* Deg. (Попова, 1950) и другие виды;

2) крылатые формы, наряду с большим числом бескрылых, появляются в период ухудшения условий жизни на деревянистом растении; выполняют как функции расселительниц на другие особи этого же хозяина, так и функции мигрантов, перелетающих на травянистые растения; автецийный цикл играет, по-видимому, большую роль, чем гетерецийный; пример: *Myzus cerasi* F. (Добровлянский, 1915) и немногие другие виды;

3) крылатые формы, наряду с большим числом бескрылых, появляются как в период ухудшения условий жизни на деревянистом растении, так и до этого периода; выполняют функции мигрантов и не способны скольконибудь энергично размножаться на первичном хозяине; и автецийный, и гетерецийный циклы играют важную роль в жизни вида; пример: *Brachycaudus divaricatae* Shap. (автор и Ф. Д. Сапожникова) и другие виды;

4) мигранты, неспособные питаться и размножаться на первичном хозяине, появляются, наряду с небольшим числом бескрылых форм, преимущественно до наступления периода ухудшения условий жизни; процент мигрантов от поколения к поколению возрастает, и они постепенно заменяют бескрылых; гетерецийный цикл имеет исключительное значение, а автецийный является придатком к нему, биологическим реликтом; пример: *Dysaphis pyri* B. d. F. (Savary, 1953) и другие виды;

5) мигранты, неспособные питаться и размножаться на первичном хозяине, появляются преимущественно до наступления периода ухудшения условий жизни, причем окрыляются все или почти все особи второго поколения; гетерецийный цикл — единственный способ жизни; изредка появляющиеся бескрылые девственницы представляют собой биологический реликт; пример: *Dysaphis radicola* Mordv. (автор) и многие другие виды.

Этих примеров достаточно, чтобы видеть, как постепенно осуществляется замена расселительниц мигрантами, автецийного цикла гетерецийным, миграции в период ухудшения условий жизни миграцией до наступления этого периода.

Очевидно, что на ранних этапах становления гетереции появление мигрантов стимулировалось ухудшением условий питания на первичном хозяине. Но постепенно внешние стимулы, каковы бы они ни были, заменились более совершенным механизмом: основательница специализировалась на отрождении только мигрантов.

Этот процесс в какой-то мере начался еще у автецийных видов. Так, у многих из них появление крылатых расселительниц нередко также в значительной мере приурочено ко 2-му или 3-му поколению. Интересно, что у той же *Aphis pomi* Deg. (Baker a. Turner, 1916) мигрируют только крылатые 2-го поколения.

Судя по тому, что у *a. chaerophyllina* и *a. bunii* бескрылые во 2-м поколении — явление обычное, а у *a. anthrisci* — редкое, можно заключить, что даже очень близкие формы находятся на несколько различных ступенях становления облигатно-гетерецийного цикла.

Таким образом, основной причиной миграции исследуемых видов тлей в современную эпоху нужно считать наследственно закрепленную способность основательниц при любых условиях производить исключительно или преимущественно мигрантов. Это позволяет тлям уходить от неблагоприятных условий среды заранее, до их наступления.

В то же время сравнение условий жизни тлей на их первичных и вторичных хозяевах в разные отрезки сезона и сопоставление жизненных циклов разных видов тлей подсем. *Aphidinae* заставляют считать, что причиной перехода тлей на травянистые растения в прошлом было ухудшение условий жизни на деревянистом хозяине.

Поэтому миграции тлей следует рассматривать как исторически выработавшееся приспособление к переживанию неблагоприятного летнего периода.

У тлей рода *Periphyllus* Hоеv. (*Chaitophorinae*) приспособлением к переживанию неблагоприятного летнего периода служит личиночная диапауза.

У факультативно диапаузирующих видов диапауза нередко вызывается непосредственно ухудшением условий жизни, так же как миграция у некоторых факультативно-гетерерийных видов. Так, личинки I возраста *Periphyllus testudinatus* Thorn. диапаузируют на зрелых и не диапаузируют на молодых, порослевых листьях (Hille Ris Lambers, 1947). Точно так же личинки I возраста филлоксеры (*Viteus vitifolii* Fitch) диапаузируют, если в корнях виноградной лозы воды содержится менее 60% (Ларченко, 1949).

У облигатно диапаузирующих видов *Periphyllus* Hоеv. непосредственное влияние неблагоприятных условий питания постепенно заменялось способностью бескрылых и крылатых девственниц строго определенного (второго) поколения производить исключительно диапаузирующих личинок независимо от внешних условий.

Точно так же следует рассматривать и облигатное летне-зимнее диапаузирование у тлей с сокращенным жизненным циклом, в частности у *devector*. Здесь также влияние ухудшения условий жизни заменилось фиксированным числом поколений, например: у *devector* все особи 4-го, у *Aphis farinosa* Gmel. 3-го, а у *Acanthohermes quercus* Kollar 2-го поколения являются нормальными самками и самцами, а отложенные самками яйца диапаузируют до весны следующего года. Летне-зимняя диапауза на стадии личинки I возраста наблюдается у хермесов (*Adelginae*), а в имагинальной фазе у *Hamamelistes spinosus* Shim. (Шапошников, 1959б).

Поразительно схожи этапы становления гетерерийных и диапаузирующих видов тлей, что отчасти можно видеть из следующего сравнения (табл. 2).

Таблица 2

Диапаузируют или мигрируют	В каких размерах	В каком поколении	Зависимость от условий жизни	<i>Periphyllus</i> Hоеv. на Aceraceae диапаузируют	<i>Dysaphis</i> CB на Pomolidae мигрируют
Нет.	—	—	—	<i>P. lyropictus</i> Kessl., <i>P. viridulus</i> Mam.	<i>D. affinis</i> Mordv., <i>D. reaumuri</i> Mordv.
Факультативно.	Небольшая часть особей.	В неопределенном поколении.	Полная.	<i>R. granulatus</i> Koch	<i>D. sorbi</i> Kalt.
Факультативно.	Большинство особей.	Частью или преимущественно в определенном поколении.	Значительная.	<i>P. minutus</i> Shap., <i>P. testudinatus</i> Thorn.	<i>D. pyri</i> B. d. F.
Облигатно.	Все особи.	Преимущественно в определенном поколении.	Слабая.	<i>P. californiensis</i> Shinii., <i>P. negundinis</i> Thom.	<i>D. mali</i> Ferr., <i>D. aucupariae</i> Buckt.
Облигатно.	Все особи.	В определенном поколении.	Отсутствует или ничтожная.	<i>P. acericola</i> Walk., <i>P. aceris</i> L.	<i>D. anthrisci</i> CB, <i>D. rannunculi</i> Kalt. и многие др.

Таким образом, эволюция как гетерецийных, так и диапаузирующих видов тлей привела в конечном счете к строго фиксированному числу весенних поколений, которое предопределяет миграцию обычно во 2-м, летнее диапаузирование в 3-м и летне-зимнее диапаузирование в 3—5-м поколениях и не зависит или почти не зависит от внешних условий.

Это явление вполне аналогично тому, которое наблюдается у некоторых чешуекрылых, например у *Acronycta rumicis* L. В противоположность южным расам, у которых зимняя диапауза и число поколений определяется фотопериодической реакцией, диапауза северных рас меньше зависит от внешних факторов и в значительной мере предопределена наследственной моноциклическостью (Данилевский, 1957).

Явления, аналогичные диапаузированию, наблюдаются у *Drepanosiphum platanoides* Koch на листьях клена, где взрослые девственницы летом могут жить в течение долгого времени не размножаясь (Мордвилко, 1901 : 113, 869), и у *Pemphigus spirothecae* Pass. в галлах на черешках листьев тополя, где летом сильно замедляется развитие тлей 2-го поколения.

Как одно из приспособлений к переживанию неблагоприятного летнего периода на деревянистых, а равно и на некоторых травянистых растениях, следует рассматривать также и особые формы летних бескрылых девственниц. Для них характерны уменьшенные размеры тела, укороченные конечности, уменьшенное число члеников усиков (5 вместо 6), пониженная плодовитость и способность жить в малоблагоприятных условиях, в частности при недостатке влаги. Такие формы наблюдались у представителей рода *Aphis* L. (*A. gossypii* Glov., *A. idaei* Goot, *A. ruborum* CB и др.), у *Semiaphis nolitangere* Aiz. и *Hayhurstia tataricae* Aiz. (Айзенберг, 1956).

У некоторых видов приспособление к неблагоприятным летним условиям осуществляется одновременно в двух направлениях, отчего их жизненный цикл складывается из двух параллельных рядов. Например, у *Brachycaudus divaricatae* Shap. в одном и том же клоне наблюдается летне-зимнее диапаузирование и гетереция, а у *Aphis idaei* Goot — образование особых летних форм бескрылых девственниц и миграция на другие части или особи хозяина.

ПРИЧИНЫ РЕМИГРАЦИИ И ПРЕКРАЩЕНИЯ ЛЕТНЕЙ ДИАПАУЗЫ У ТЛЕЙ

Ремиграция северокавказской популяции *chaerophylli*, как показало специальное исследование, связана с ухудшением условий питания на оканчивающих вегетацию однолетниках. По-видимому, так же обстоит дело и у других тлей с сокращенным гетерецийным циклом (Шапошников, 1959б).

А. К. Мордвилко (1901, 1935), много наблюдавший тлей в природе, уже давно пришел к такому же выводу, распространяя его на всех тлей. Кеннеди и Бут (Kennedy a. Booth, 1954), основываясь на экспериментах с *Aphis fabae* Scop., также связывают ремиграцию с питанием: тли уходят с первичного хозяина на тот период, когда на нем имеются только зрелые, не пригодные для питания листья, и возвращаются осенью на стареющие листья, пригодные для питания.

Для ряда видов доказано, что появление ремигрантов в гетерецийном цикле, а равно амфигонного поколения в автецийном, стимулируется укорочением дня в сочетании с понижением температуры ((Marcovitch, 1924; Shull, 1930; Wilson, 1938; Bonnemaison, 1951). Есть все основания полагать, что такой порядок стимуляции свойствен большинству видов тлей, живущих наземно и имеющих нормальный гетерецийный или автоциклический цикл.

Поскольку приведенные данные и выводы в каждом конкретном случае не вызывают сомнения, приходится констатировать, что современные причины (стимулы) появления ремигрантов различны у разных видов и подвидов. Более того, они могут быть различны и у разных популяций. Так, северокавказская популяция *chaerophylli* ремигрирует в середине лета, в период ухудшения условий питания на засыхающих однолетниках *Chaerophyllum bulbosum* L., тогда как прикарпатская популяция ремигрирует осенью с многолетников *Ch. aromaticum* L., видимо еще пригодных для питания (данные Л. М. Гусыниной).

Наблюдаемое разнообразие современных причин ремиграции можно объяснить ее двойственным характером.

С одной стороны, появление ремигрантов — это не что иное, как появление амфигонного (самцы) и предшествующего ему поколения (полоноски: *gynoparae*, *sexuparae*). Поэтому естественно полагать, что у гетерейных форм в основе сохранились те же реакции, те же стимулы, которые обеспечивали своевременное появление амфигонного поколения у их автецийных предков, а именно — способность продуцировать полоносок и самцов под воздействием определенных внешних факторов и прежде всего сочетания короткого дня с пониженной температурой. Осеннее появление амфигонного поколения обеспечивает зимнее диапаузирование (в фазе яйца). В целом это следует рассматривать как приспособление к переживанию зимнего холодного периода (первично-периодический фактор, по классификации Мончадского, 1958).

С другой стороны, в связи с особенностями жизни тлей на вторичном хозяине произошла замена старых, непригодных стимулов новыми. Например, у подземноживущих форм фотопериодическая реакция заменилась какими-то иными стимулами, возможно реакцией на тонкие изменения в составе пищи или же «фактором времени» (Wilson, 1938) или «внутренним фактором» (Bonnemaizon, 1951). Точно так же у видов с сокращенным гетерейным циклом реакция на температуру и длину фотопериода заменилась непосредственным влиянием ухудшения условий питания (вторичнопериодический фактор).

Таковы современные причины появления ремигрантов. Исторически же ремиграцию следует рассматривать как неизбежное следствие перехода на нового хозяина таких специализированных видов тлей, у которых на новом хозяине не может протекать весь их жизненный цикл, например, не могут нормально развиваться основательницы (Мордвилко, 1925, 1935; Шапошников, 1955, 1956).

Отсюда вполне понятно, почему *anthrisci*, *radicicola* и, нужно полагать, многие другие виды улетают со вторичных хозяев в то время, когда условия жизни на них не ухудшаются и, по крайней мере, они лучше, чем на первичном хозяине. Понятно отсюда и преобладание у полоносок *Aphis fabae* Scop. «ароматического» стимула (предпочтение вида хозяина) над «пищевым» (предпочтение качества корма) (Kennedy and Booth, 1954), т. е. полоноски предпочитают не обязательно тот корм, который обеспечивает наиболее высокую плодовитость, а корм определенного вида растения: лучше или хуже осенью условия жизни на первичном хозяине по сравнению со вторичным, тли должны возвратиться на него, иначе их потомство обречено на гибель. И, естественно, чем раньше в своем филогенезе вид перешел к гетереции, тем больше «ароматический стимул» будет преобладать над «пищевым» до полного его вытеснения у ремигрантов (а равно и у мигрантов) облигатно гетерейных видов. В этом биологическая целесообразность осеннего перелета тлей нередко от лучших условий к худшим.

Что касается причин прекращения летней диапаузы, то у видов рода *Periphyllus* Hov. это определяется, видимо, в основном фотопериоди-

ческой реакцией (Bonnemaison, 1956). Однако у некоторых видов диапауза прекращается по каким-то иным причинам, ближе не установленным (Hille Ris Lambers, 1947; Essig a. Abernathy, 1952; Мамонтова, 1955). У *P. acerica* Walk. диапаузу удавалось прекратить путем уменьшения содержания воды в листьях клена за счет прекращения полива, но у *P. aceris* L. это вызвало лишь переползание личинок на другое место без выхода из диапаузы (Hille Ris Lambers, 1947).

В числе причин, вызывающих миграцию и ремиграцию, не был назван такой фактор, как с к у ч е н н о с т ь тлей. Несмотря на ряд исследований (Самойлович, 1950; Bonnemaison, 1951; Lal, 1952; Real, 1955; Pintera, 1957, 1958), вопрос о влиянии скученности на образование крылатых форм до сих пор не совсем ясен. Бесспорно лишь то, что крылатые формы появляются как в разреженных, так и в скученных колониях, но в последних в значительно большем числе, и что нередко и в очень густых колониях крылатых не появляется вовсе.

Наблюдения над исследуемыми видами тлей, а равно и над многими другими, заставляют рассматривать скученность не как фактор, вызывающий появление крылатых форм вообще и мигрантов и ремигрантов облигатногетерекций видов в особенности, но лишь как фактор, влияющий на количественную сторону явления, как мощный усилитель процесса образования крылатых форм. Во многих случаях такое усиление можно рассматривать как приспособление, устраняющее опасность перенаселения.

ПОЛНЫЙ ПЕРЕХОД ТЛЕЙ НА НОВЫХ ХОЗЯЕВ И ГЕТЕРЕЦИЯ

Dysaphis hirsutissima СВ, живущий автецийно на *Anthriscus*, морфологически весьма близок к *anthrisci* и *chaerophylli*, мигрирующим с *Malus* на *Anthriscus* и *Chaerophyllum*, а также и к другим видам подрода *Dysaphis*, которые, как известно, все обитают на яблоне как на первичном или единственном хозяине. Это дает основание полагать с большой долей вероятности, что *hirsutissima* перешел на *Anthriscus* именно с яблони.

Логично предположить, что и причина перехода этого вида та же, что у его ближайших гетерекций родичей: ухудшение условий жизни на яблоне.

Вопрос, почему *hirsutissima* перешел на *Anthriscus* полностью, а близкие к нему виды лишь гетерекцийно, удовлетворительно объясняется гипотезой А. К. Мордвилко, связывающей возможности перехода со степенью специализации основательниц (Мордвилко, 1925, 1935; Шапошников, 1956 : 226).

Гетереция, по мнению Мордвилко (1901, 1925, 1935), Дэвидсона (Davidson, 1921, 1927) и в особенности Кеннеди (Kennedy, 1953; Kennedy and Booth, 1951, 1954), позволяет тлям наивыгоднейшим образом использовать условия питания — весенние и осенние на первичном, летние на вторичном хозяине, вследствие чего именно «выигрыш в пище» положил начало эволюции циклов в направлении гетереции. Но, действительно ли гетереция дает выигрыш в пище по сравнению с автецией на в т о р и ч н о м хозяине, на котором условия питания благоприятны в течение всего сезона? И если есть выигрыш в пище, то настолько ли он велик, чтобы покрыть проигрыш в перелетах, при которых гибнут огромные массы мигрантов и ремигрантов? Эти вопросы не возникают, если рассматривать гетерецию как частный случай смены хозяев, как вынужденное явление (Шапошников, 1955), как приспособление к неблагоприятным летним условиям питания на деревянистых растениях у тех видов, которые, например в силу глубокой специализации основательниц, не могут полностью перейти на вторичных хозяев (Мордвилко, 1925, 1935; Шапошников, 1955, 1956).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

За последние четыре десятилетия, особенно в 50-е годы, сделано много наблюдений и экспериментов по выяснению причин, вызывающих появление у тлей тех или иных форм особей. Исследования проводились, как правило, в экологическом, а не в эволюционном аспекте, и решались главным образом частные задачи, что уменьшало возможности обобщений, особенно в вопросе о смене хозяев.

В настоящей статье изложены результаты наблюдений и опытов над близкими формами тлей подрода *Dysaphis* СВ, резко различающимися по своей биологии. Параллельно с исследованием жизненных циклов тлей проводилось сравнительное изучение условий их жизни на первичных и вторичных хозяевах в разные периоды сезона.

Многочисленные факты, накопленные ранее (сводку литературы см. Vonnemaison, 1951), дополненные новыми данными, изложенными в настоящей статье, позволяют сделать следующие выводы:

1. В связи с сезонными явлениями в физиологии деревянистых растений условия жизни обитающих на них тлей в начале лета резко ухудшаются. Жизненность тлей настолько снижается, что многие виды не могут обеспечить достаточно высокий темп размножения и численность, позволяющую пережить летний период. В качестве некоторых физико-химических факторов или, по крайней мере, показателей ухудшения условий жизни тлей, во всяком случае некоторых видов, можно указать на усиление процессов синтеза органических веществ, влекущее за собой прежде всего обеднение тканей листьев небелковым азотом, в особенности снижение его содержания по отношению к белковому азоту (до 0.1 и ниже), уменьшение содержания воды (до 70% и ниже), повышение концентрации сока (до 14% и выше) и его осмотического давления (до 10 атмосфер и выше).

2. Ухудшение условий жизни на деревянистых растениях в летний период вынуждает тлей к перемене образа жизни. У них вырабатываются различные приспособления по двум основным направлениям:

А — сохранение основных наиболее важных условий жизни за счет переселения в другие места обитания: 1) миграции в пределах одной особи или одной популяции хозяина, 2) смена хозяев — наиболее широко распространенный, господствующий способ ухода от неблагоприятных условий: а) сезонное чередование хозяев (гетереция), б) полный переход на нового хозяина;

Б — замедление жизнедеятельности вплоть до временного прекращения развития: 1) образование особых летних форм бескрылых девственниц с пониженной плодовитостью, 2) полное прекращение размножения взрослых и замедленное развитие личинок, 3) летнее диапаузирование на стадии личинки I возраста, 4) летне-зимнее диапаузирование в фазе яйца, личинки I возраста или взрослой девственницы за счет сокращения жизненного цикла.

3. Перейдя на травянистые растения, тли находят на них те благоприятные условия жизни, которые летом отсутствуют на деревянистых растениях. Биологическим показателем этого служит жизненность тлей, обеспечивающая высокую численность популяции; физико-химическими показателями — относительно слабые синтетические процессы, в частности высокое содержание небелкового азота по отношению к белковому (выше 0.1, нередко 0.2—0.5 и выше), значительная обводненность тканей (выше 70%, часто 90% и выше), невысокая концентрация сока (ниже 14‰, часто 10—5% и ниже).

4. В процессе становления гетереции и диапаузирования первичный стимул, вызывавший эти явления, — ухудшение условий питания —

постепенно заменяется более совершенным механизмом: у облигатногетерецийных и облигатнодиапаузирующих видов строго фиксированное число весенних поколений предопределяет миграцию обычно во втором, летнее диапаузирование в третьем и летне-зимнее диапаузирование в третьем — пятом поколениях независимо или почти независимо от внешних условий.

5. Ремиграцию следует рассматривать как необходимое следствие перехода специализированных видов тлей на новых хозяев. Появление амфигонного и предшествующего ему поколения тлей и в том числе ремигрантов в большинстве случаев стимулируется осенним сокращением длины дня в сочетании с понижением температуры. Эта древняя реакция, доставшаяся гетерецийным видам от их автецийных предков, у некоторых видов вторично заменена иными стимулами, например ухудшением или вообще изменением состава пищи.

ЛИТЕРАТУРА

- Айзенберг Е. Е. 1956. Новые данные по систематике тлей (Aphidodea, Homoptera). Тр. Всесоюз. энтом. общ., 45 : 128—166.
- Бекетов А. Н. 1860. Гармония в природе. Русск. вестн., ноябрь : 200—201, 204, 220—222.
- Бобинская С. Г. 1953. Значение минерального питания растения в развитии капустной тли (*Brevicoryne brassicae* L.). Энтом. обозр., XXXIII : 47—54.
- Данилевский А. С. 1957. Сезонные ритмы и внутривидовая географическая дифференциация у насекомых. Вестн. Ленингр. ун-в., № 21, биол., 4 : 93—105.
- Добровлянский В. В. 1915. Отчет о работах Энтомологического отделения Киевской станции по борьбе с вредителями растений за 1914 г. Киев : 5—6.
- Зотов В. В. 1955. Филлоксероустойчивость винограда и пути ее повышения. Тр. Всесоюз. н.-и. филлокс. ст., 1 : 1—86.
- Кожанчиков И. В. 1947. Значение возрастных изменений листьев дуба в питании гусениц *Antheraea pernyi* Guér. (Insecta, Attacidae). Докл. АН СССР, LVII, 1 : 85—88.
- Кожанчиков И. В. 1949. Значение сезонных изменений листьев кормовых растений в развитии непарного шелкопряда. Докл. АН СССР, LXVI, 6 : 1293—1206.
- Костик Ф. Д. 1955. Развитие филлоксеры на листьях европейских сортов винограда. Агробиол., 2 : 120—124.
- Ламарк Ж. В. 1935. Философия зоологии, I : 88—90.
- Ларченко К. И. 1949. Развитие и поведение филлоксеры в зависимости от условий питания. Тр. ВИЗР, 2 : 29—51.
- Мамедова А. А. 1957. Тли, вредящие хлопчатнику в Азербайджане. Автореф. диссерт., Баку : 1—22.
- Мамонтова В. А. 1955. Дендрофильные тли Украины. Изд. АН УССР, Киев : 1—90.
- Мончадский А. С. 1958. О классификации факторов окружающей среды. Зоол. журн., XXXVII, 5 : 680—692.
- Мордвилко А. К. 1901. К биологии и морфологии тлей (сем. Aphididae Pass.). Тр. Русск. энтом. общ., XXXIII : 1—84, 163—1012.
- Мордвилко А. К. 1925. Эволюция циклов и происхождение гетереции (миграций) у тлей. В сб.: Защита раст. от вредит., 7 : 1—9.
- Мордвилко А. К. 1935. Тли; циклы поколений и их эволюция. Природа, 11 : 34—44.
- Попова А. А. 1950. О причинах перелета у тлей. Энтом. обозр., XXXI, 1—2 : 26—30.
- Савдарг В. Э. 1955. Особенности сезонного развития и питания красногалловой яблоневой тли (Homoptera, Aphidoidea) в связи с разработкой мер борьбы с нею. Энтом. обозр., XXXIV : 77—87.
- Самойлович Е. Н. 1950. Влияние питания на интенсивность развития и размножения корневой филлоксеры (*Phylloxera vastatrix* Planch.). Энтом. обозр., XXXI, 1—2 : 18—25.
- Сисакян Н. М., А. М. Кобякова. 1944. Значение осмотического фактора в изменении направленности действия ферментов в живой растительной клетке. Биохимия, 9 : 21—37.

- Смирнова О. К. 1951. Выявление очагов серой яблонной тли и способы их уничтожения. Сад и огород, 2 : 35—37.
- Смирнова О. Н. 1957. О новых и малоизвестных вредителях плодовых и ягодных растений и о способах борьбы с ними. Итоги работ по защите растений от вредителей и болезней. Мичуринск : 36—57.
- Соколов А. М. и Р. А. Соколова. 1952. Роль осмотического давления клеточного сока в устойчивости яблони к зеленой яблонной тле — *Aphis pomi* Deg. Докл. ВСХНИИ, 2 : 12—18.
- Шапошников Г. Х. 1950. О миграциях у галловой яблонной тли. Докл. АН СССР, LXXII, 6 : 1183—1185.
- Шапошников Г. Х. 1955. К вопросу о переходе тлей с одних растений на другие. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, XXI : 241—246.
- Шапошников Г. Х. 1956. Филогенетическое обоснование системы короткохвостых тлей (*Anuraphidina*) с учетом их связей с растениями. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, XXXII : 215—320.
- Шапошников Г. Х. 1959а. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (*Aphididae*) в природе и опыте. Зоолог. журн. (В печати).
- Шапошников Г. Х. 1959б. Тли с сокращенным жизненным циклом и летне-зимним диапаузированием. Докл. АН СССР. (В печати).
- Шапошников Г. Х. и Э. И. Елисеев. 1959. Жизненные циклы тлей (*Aphididae*) в связи с биохимическим составом их первичных и вторичных хозяев. Докл. АН СССР. (В печати).
- Шевченко В. Г. 1959. Эколого-морфологическое исследование ольхового галлового клеща (*Eriophyes laevis* Nalepa, 1889). Автореферат диссертации. Зоолог. инст. АН СССР : 1—18.
- Aucclair N. L. a. J. B. Maltais. 1950. Studies on the resistance of plants to aphids by the method of paper partition chromatography. *Canad. Entom.*, 82 : 175—176.
- Baker A. C. a. W. F. Turner. 1916. Morphology and biology of the green apple aphid. *Journ. Agric. Res.*, Washington, 5, № 21 : 955—993.
- Bonnemaison L. 1951. Contribution à l'étude des facteurs provoquant l'apparition des formes ailées et sexuées chez les *Aphidinae*. Paris : 1—381.
- Bonnemaison L. 1956. Déterminisme de l'apparition des larves estivales de *Periphyllus* (*Aphidinae*). *C. R. Acad. Sci.*, 243, № 16 : 1166—1168.
- Börner C. 1952. Die Blattläuse Mitteleuropas. *Mitt. Thüring. Botan. Ges., Beiheft* 3 : 1—488.
- Davidson J. 1921. Biological studies of *Aphis rumicis* L. *Bull. Entom. Res.*, 12 : 81—89.
- Davidson J. 1927. The biological and ecological aspect of migration in aphids. *Sci. Progr. Twent. Cent.*, 21 : 641—658.
- Essig E. O., F. A. Bernathy. 1952. The Aphid genus *Periphyllus* (Family *Aphidae*). A systematic, biological and ecological study. Berkeley a. Los-Angeles, Univ. Calif. Press : IX+166.
- Evan's A. C. 1938. Physiological relationships between insects and their host plants. I. The effect of the chemical composition of the plant on reproduction and production of winged forms in *Brevicoryne brassicae* L. (*Aphididae*). *Ann. appl. Biol.*, XXV : 558—572.
- Frömming E. 1955. Allgemeine Bemerkungen zur Durchführung ernährungsbiologischer Untersuchungen. *Anz. Schädlingkunde*, 28, № 1 : 7—9.
- Hasegan L. 1947. Influence of soil Minerals on Insects. *Journ. econ. Ent.*, 39, 1 : 8—11.
- Hille Ris Lambers D. 1945. De bloedvlekkenluis van appel, *Sappaphis devecta* (Wik.). *Tijdschr. Plzickt.*, Wageningen, 51 : 57—72.
- Hille Ris Lambers S. 1947. Notes on the genus *Periphyllus* v. d. Hoeven (Hom., Aph.). *Tijdschr. v. Entom.*, LXXXVIII : 225—242.
- Isely D. 1946. The cotton aphid. *Arkans. Agric. Expt. Sta. Bull.*, 462 : 1—29.
- Kennedy J. S. 1953. Host plant selections in *Aphididae*. *Trans. IX Intern. Congr. Ent.* Amsterdam, 2 : 106—110.
- Kennedy J. S. a. C. O. Booth. 1951, 1954. Host alternation in *Aphis fabae* Scop. I. Feeding preferences and fecundity in relation to the age and kind of leaves, 1951; II. Changes in the Aphids, 1954. *Ann. Appl. Biol.*, 38 : 25—64; 41 : 88—106.
- Lair R. 1952. Effect of mal-nutrition due to crowding and starvation of alatae parents on the production of alatae offspring among aphids. *Indian Journ. Ent.*, 14 : 11—19.
- Lees A. H. 1926. Insect attack and the internal condition of the plant. *Ann. Appl. Biol.*, 13 : 506—515.
- Maltais J. 1951. The nitrogen content of different varieties of peas as a factor affecting infestations by *Macrosiphum pisi* (Kltb.) (Homoptera: *Aphididae*). *Canad. Entom.*, 83, № 2 : 29—33.

- Maltais J. B. a. J. L. Auclair. 1957. Factor in resistance of peas to the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum* (Harr.) (Homoptera: Aphididae). 1. The sugar-nitrogen ratio. *Canad. Entom.*, 89, № 8 : 365—370.
- McGarr R. L. 1942, 1943. Relation of fertilizers to the development of the Cotton Aphid in 1941 and 1942. *Journ. econ. Entom.*, 35 : 482—483, 1942; 36 : 640, 1943.
- Markovitch S. 1924. The migration of the Aphididae and the appearance of the sexual forms as affected by the relative length of daily light exposure. *Journ. Agr. Res.*, 27 : 513—522.
- Mittler T. E. 1958. Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmel.) (Homoptera: Aphididae). II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honey-dew. *Journ. exp. Biol.* 35, № 1 : 74—84.
- Pantaneli. 1909. Recerche fisiologiche su le viti americane oppresse da galle fillosseriche. *Staz. sperim. agric. ital.* (Цит. по: Dieuzeide. 1929. Contribution à l'étude des néoplasmes végétaux. *Actes Soc. Linn. Bordeaux*, 81).
- Pintera A. 1957. Príspevek k poznani príčin vzniku alatnich a apternich forem msic. *Rozpravy Českoslov. Akad. Ved*, 67, 13 : 1—46.
- Pintera A. 1958. Príčiny vzniku okridlených a bezkridlých forem msic. *Přehled zahraniční zemědělské liter.*, VIII : 1153—1158.
- Profft J. 1937. Beiträge zur Symbiose der Aphiden und Psylliden. *Zeitschr. Morph. Oekol. Tiere*, Berlin, XXXII : 289—326.
- Real P. 1955. Le cycle annuel du puceron de l'arachide (*Aphis leguminosae* Theob.) en Afrique Noire Française et son déterminisme. *Rev. pathol. veget. et entomol. agric. France*, 34, № 1—2 : 1—122.
- Savary A. 1953. Le puceron cendré du poirier (*Sappaphis pyri* Fonsc.) en Suisse romande. *Ann. agric. Suisse*, n. s., 2 : 249—314.
- Schaefer C. W. 1938. Physiological conditions which produce wing development in the pea Aphid. *Journ. agric. Res.*, Washington, LVII : 825—841.
- Shull A. F. 1930. Control of gamic and parthenogenetic reproduction in winged aphids by temperature and ligh. *Zeitschr. f. induct. Abstamm. u. Vererbungslehre*, 55 : 108—126.
- Stroyan H. L. G. 1950. Recent Additions to the British Aphid Fauna. Part I. *Trans. R. Entom. Soc. London*, 101, pt. 3 : 89—123.
- Stroyan H. L. G. 1952. Three new species of British Aphids. *Proc. R. Entom. Soc. London*, 21, pt. 9—10 : 117—130.
- Swirski E. 1954. Fruit Tree Aphids of Israël. *Bull. Entom. Res.*, 45, № 3 : 623—638.
- Viale E. 1950. The biology of the corn leaf aphid, *Aphis maidis* Fitch as affected by various strains of corn *Zea mays* L. and certain ather environmental factors. *Kansas State College Ph. D. thesis*. (Цит. по: Пайнтер. Устойчивость растений к насекомым. М., 1953).
- Wilson F. 1938. Some experiments on the influence of environment upon the forms of *Aphis chloris* Koch (Aphididae). *Trans. R. Entom. Soc. London*, 87, pt. 6 : 165—180.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

1. Seasonal changes in the physiology of arboreous plants result in profound deterioration in the beginning of summer of the conditions of life of aphids inhabiting these plants, the numbers of many species being reduced so considerably, as to be incapable of providing the survival through summer.

This deterioration of life conditions is indicated (or, possibly, caused) by the intensification of the processes of synthesis resulting, in the first place, in the reduction of water-soluble nitrogen content in the leaves, especially of the ratio water-soluble : protein nitrogen (below 0.1); by the decrease of the water-content (below 70%) and by the increase of the concentration (up to 14% and still higher) and the osmotic pressure (up to 10 atmospheres and still higher) of the sap.

2. The unfavourable conditions of life on arboreous plants in summer comper the aphids to change their life habits. Various adaptations have thus developed, such as migrations, change of hosts (in particular, alternation

of hosts or heteroecy), retarded development and diapausing.

3. Having migrated to herbaceous plants, the aphids obtain again those favourable conditions that are lacking in summer on arboreous plants, in particular, a higher ratio water-soluble : protein nitrogen (over 0.1, not infrequently 0.2—0.5 and still higher), considerable water-content of tissues (over 70%, frequently over 90%), lower concentrations of the sap (below 14%, frequently 10%, 5% and still lower).

4. In the course of the initiation and evolution of heteroecy and diapausing the primary stimulus (unfavourable food conditions) that had been causing these phenomena was gradually replaced by a more perfect mechanism: in obligately heteroecious and obligately diapausing species a firmly stabilized number of spring generations predetermines (irrespective of the environmental factors) the onset of migration, summer diapausing and diapausing protracted from summer through autumn and winter, usually in the 2nd, 3rd and 3rd—5th generations respectively.

5. Remigration should be regarded as an inevitable sequel of the transition of the species of aphids to new hostplants. The appearance of the amphigonous generation and of that directly preceding it (including remigrants) is mostly stimulated by the autumnal decrease in day-length combined with the lowering of temperature. This ancient reaction inherited by heteroecious species from their monoecious ancestors, in some species has been secondarily replaced by responses to other stimuli.
