

1948H
1576

1948H
1576
3474

ПРОВЕРЕНА

Дорожному Николаю Николаевичу
Щербикину
от автора на память

А. К. Мордвило.

Эволюция циклов и происхождение гетереции (миграций) у тлей.

А. К. Mordvilko.

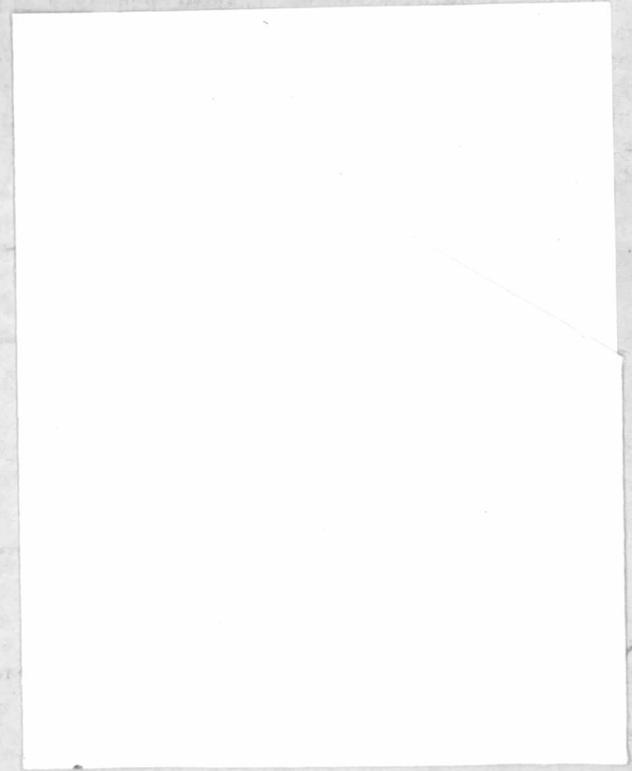
Évolution des cycles et origine de l'hétéroecie chez les Aphidiens.

Тли произошли в умеренном климате. Это следует уже из того, что именно в умеренном климате существует наибольшее количество форм тлей, между тем как в тропиках число родов тлей значительно уменьшается и кроме того там почти не имеется эндемических родов. Кроме того для тлей характерна смена поколений — ряда девственных с одним обоим, который заканчивает цикл поколений, а первоначально у тлей размножение было исключительно обоим. Между тем в тропиках у тлей совершенно выпадает обоим поколение. Напр., у одних и тех же видов в Японии имеется обоим поколение, а на Формозе оно совершенно или почти совершенно (иногда, напр., один самцы) выпадает (R. Takahashi 1921—1924), на Яве же совершенно не известны тли с половыми особями (P. van der Goot 1917). Если бы тли первоначально произошли в тропиках, то этого, конечно, не было бы, а было бы то же, что сейчас наблюдается у *Aleurododea* и *Coccodea*: там и разнообразие форм в тропиках, и только обоим размножение. Тли лишь вторичным образом проникли в тропики.

На первых порах тли имели только две формы особей — крылатых самок и крылатых самцов и при том в нескольких поколениях в году. Крылатые самцы еще и в настоящее время довольно обычны в разных подсемействах семейства *Aphididae* кроме *Pemphiginae*, крылатые же самки известны лишь у отдельных видов, хотя и из разных подсемейств: *Callipterinae*: *Tamalia* (*Phyllaphis*) *coveni* Cockerell из Колорадо и Калифорнии (C. P. Gillette 1909), *Neophyllaphis podocarp* Takah. из Японии (Takahashi 1923), *Drepanosiphum californicum*, sp. n. (= *platanoides* Wilson 1909) из Калифорнии; *Greenideinae*: *Greenidea kuwanai* Perg. и *G. tenuicarpus* Okaj. из Японии. (Takahashi 1923); *Cervaphidinae*: *Cervaphis quercus* Takahashi (1918, 1923) из Японии и Формозы; *Pemphiginae*: *Phloeomyzus passerinii* Signoret (Холодковский 1919, 1921). Но впоследствии постепенно весеннее и летнее поколения заменились девственницами, и осталось только одно обоим поколение, которое и заканчивает собою цикл поколений. На первых порах девственницы были также яйцекладущи, как и сейчас это имеет место у *Chermesidae*, и крылатые, как еще и сейчас крылатые все девственницы, в том числе и основательницы в родах *Drepanosiphum* Koch и *Euceraphis* Walk. (триба *Calliptera* подсемейства *Callipterinae*).

Подразделение тлей на семейства *Chermesidae* и *Aphididae* должно было произойти тогда, когда все формы особей были крылатые и девственницы яйцекладущи, а еще вероятнее, тогда, когда существовали только крылатые половые особи. Отсюда следует, что все последующие изменения циклов в каждом семействе происходили совершенно самостоятельно или параллельно, а не потому, чтобы эти изменения наследовались от предков.

Хотя *Chermesinae* одни из древнейших тлей, но в морфологическом отношении они уже довольно видоизменены против первоначальных форм тлей. Так, у них, даже у крылатых особей, усики укоротились и подверглись вторичному уменьшению числа члеников; у крылатых *Chermesinae* антенны собственно 3-члениковые, но 3-й членик ясно обнаруживает следы своего происхождения из 3 члеников. У *Phylloxerinae* антенны изменились



95

еще дальше. Лишь у одного рода они 4-члениковые (у крылатых), а в других родах 3-члениковые, хотя, поскольку 3-й членик несет две ринарии, антенны показывают свое происхождение из 4-члениковых. Жилкование крыльев у *Chermesidae* также потерпело редукцию: на передних крыльях вместо четырех косых жилок, выходящих из субкосты, у них только три простых. Несомненно, эта редукция вторичное явление. Редукция антенн и крыльев произошла, повидимому, в связи с уменьшением размеров тела. В свою очередь *Chermesidae* очень рано распались на два подсемейства, может быть, даже тогда, когда существовали только крылатые половые особи; об этом можно судить потому, что у *Chermesinae* крылья складываются кровлеобразно, а у *Phylloxerinae* плоско. Впрочем, плоское сложение крыльев в покое может еще считаться видоизменением кровлеобразного, но в данном случае интересно то, что оно присуще всем *Phylloxerinae*, а не некоторым. Может быть, это следует толковать таким образом, что *Phylloxerinae* и *Chermesinae* вышли от каких-то общих предков, а не так, что *Phylloxerinae* произошли от *Chermesinae*, хотя вероятно, что *Chermesinae* больше похожи на предков, чем *Phylloxerinae*. Во всяком случае нынешние *Chermesinae* уже ничего не могут дать, так как благодаря особенностям в строении сосательного аппарата зимующих личинок они целиком привязаны к хвойным и, следовательно, совершенно не могут перейти на другие растения; т. о., в одних отношениях *Chermesidae* несколько видоизменились по сравнению с первоначальными тлями, в других же отношениях (напр., гонапофизном аппарате) они мало видоизменились, и, напр., их девственницы остались яйцекладущими, между тем как девственницы *Aphididae* перешли к живорождению.

Различные подсемейства *Aphididae* также очень рано дифференцировались; они различались как таковые уже тогда, когда еще все формы особей были крылатыми. Иначе не получилось бы того, что у некоторых видов разных подсемейств сохранились крылатые самцы и самки (см. выше), или что в двух родах трибы *Callipterea* (*Drepanosiphum* и *Euceraphis*) сохранились даже крылатые основательницы. *Aphididae* сохранили от предков более полное жилкование, больше члеников в усиках, но, напр., очень редуцировался их аппарат гонапофиз и девственницы перешли к живорождению.

Таким образом, всякие изменения в циклах поколений в каждом подсемействе, может быть, даже в каждой трибе совершались независимо от происхождения, вполне самостоятельно и параллельно.

Девственницы взяли на себя задачу размножения (увеличения числа особей) и распространения, за обоим же поколением сохранился преимущественно амфимиксис. Так как благодаря размножению девственниц к концу сезона получается слишком много половых особей, то для вида уже безразлично, будут ли летать самки и много ли они будут откладывать яиц. Поэтому сперва теряют крылья самки (у самцов еще сохраняются, так как они разыскивают самок), а потом и самцы; дальше половые особи становятся мелкими личинкообразными (*Chermesinae*, *Anocia corni* Fabr.) и, наконец, бесхоботковыми (*Phylloxerinae* в семействе *Chermesidae*, *Pemphiginae* в семействе *Aphididae*).

В свою очередь наступает дифференцировка и среди девственниц. Так как развитие крыльев и крыловой мускулатуры требует траты пластического материала, то возможно, что бескрылые девственницы могли бы больше произвести потомства, чем крылатые; а в том случае, когда пищи достаточно и не нужно менять места для ее добывания, то девственницы вполне могут стать бескрылыми; тем более, что, если они произведут больше потомства, то видом лучше, полнее будут использованы благоприятные условия питания. Прежде всего такие условия даются весной, и поэтому прежде других девственниц становятся бескрылыми основательницы. Теперь

крылатые основательницы остались только в двух родах: *Drepanosiphum* и *Euceraphis*. Дальше начинают частично превращаться в бескрылых и летние девственницы. Все летние девственницы остаются крылатыми у многих видов, но не у всех, трибы *Callipterea*; в других же случаях летние колонии состоят из крылатых и бескрылых девственниц, то в перемежку, то те или другие преобладают.

Вот в каком направлении совершалась и совершается эволюция циклов тлей: от нескольких одинаковых поколений крылатых половых особей к гетерогонии (смене обоеполого поколения с девственными), затем к утрате крыльев то самками, то самками и самцами, а что касается девственниц, то сперва у основательниц, а затем и у летних девственниц. В связи с утратой крыльев стоят разные другие приспособительные особенности. Наиболее сильно меняются иногда половые особи, когда, напр., они становятся личинкообразными и бесхоботковыми, и обычно — основательницами. Основательницы часто еще мало отличаются от бескрылых летних девственниц, но в других случаях они становятся неуклюжими, мало подвижными мешками с недоразвитыми органами передвижения и чувств, но за то с большой воспроизводительной способностью. Чем сильнее дифференцировка форм особей, чем сильнее разделение труда между ними, тем, значит, дальше ушла эволюция циклов. Хотя в разных группах эволюция циклов совершалась независимо и, так сказать, параллельно, но всюду она совершалась однообразно: раз некоторые формы особей стали бескрылыми, то дальше все сводится к более сильному видоизменению этих форм особей и особенно основательниц. В настоящее время уже не существует таких тлей, у которых были бы только крылатые половые особи, нет и таких, у которых все девственницы были бы и крылатыми, и яйцекладущими. Наименее измененный цикл среди существующих в настоящее время тлей мы имеем у *Drepanosiphum californicum*, sp. n. (= *platanoides* Wilson 1909), где все формы особей крылатые; дальше идут другие *Drepanosiphum* и *Euceraphis*, у которых крылатые все девственницы и самцы; еще дальше — *Callipterea*, у которых почти то же, за исключением бескрылых основательниц. Дальше идут разные другие тли. У одних из них эволюция циклов ушла очень далеко вперед, напр., у разных *Pemphiginae*, у которых основательницы в виде неуклюжих мешков и половые особи бесхоботны и личинкообразны; у других стоит где либо посредине. У некоторых форм эволюция цикла поколений почти закончилась, у других стоит еще в начале.

Тли живут на хвойных и различных цветковых, начиная с древнейших растительных типов, как *Salicaceae*, *Juglandaceae* и других, и кончая новейшими, такими как сложноцветные. Так как все эти растения появлялись в истории земли в разное время, то отсюда следует, что, пока не появились, напр., *Rosaceae*, не было и свойственных им в настоящее время родов и видов тлей; точно также, пока не появились *Compositae*, не было им свойственных тлей. С другой стороны, известно, что тли существуют по крайней мере с верхней юры (*Genaphis valdensis* Brodie; см. Handlirsch 1908). Отсюда можно заключать, что эволюция тлей шла параллельно с эволюцией растений и что некоторые группы тлей проделали свою эволюцию с некоторыми группами растений, напр.: *Chermesinae* с *Abietinae*, *Pemphiginae* с *Populus*, *Eriosomea* с *Ulmus*, зеленые *Macrosiphum* преимущественно с *Rosaceae*, черные *Macrosiphum* (подрод *Megalosiphum*) с *Campulaceae* и *Compositae*, и т. д.

Теперь возникает вопрос: как шло заселение тлями новых групп растений, завоевание ими новых хозяев? Иначе нельзя себе представить, как так, что тли с более древних растений переходили на более новые, которые в том или ином отношении подходили к ним, хотя, конечно, частью оставались и на старых. Перейдя на новые растения, тли могли здесь

видоизмениться и начать новую серию форм, и т. д. Напр., *Phylloxerinae* первоначально развились на *Juglandaceae* (*Carya*) и *Fagaceae* (*Quercus*) как на древнейших растениях, и лишь когда появились в истории земли *Vitaceae* (*Vitis*; промежуточные растения), то какая либо форма с *Carya* перешла на *Vitis* и здесь несколько видоизменилась. *Pemphigae* первоначально были связаны с *Populus* (существовал уже в мелу); когда же появились *Rosaceae* (*Crataegus*), *Aceraceae* (*Acer saccharinum*, промежуточные типы), то перешли на них и здесь несколько видоизменились (род *Prociphilus* Koch); когда же дальше появились *Oleaceae* (*Fraxinus*, *Syringa*) и *Caprifoliaceae* (*Lonicera*), то *Prociphilus* смогли перейти и на них. *Chaitophorus* Koch первоначально был связан с *Salicaceae*; когда же появились в истории земли *Aceraceae* (*Acer*), то частью перешел сюда и здесь несколько видоизменился (род *Chaitophorinella* v. d. Goot). Род *Callipterus* и близкие к нему первоначально были связаны с *Myricaceae*, *Juglandaceae*, *Betulaceae*, *Fagaceae*; когда же позднее появились *Rosaceae* (*Spiraea*), *Papilionaceae* (*Trifolium*, *Ononis*), *Tiliaceae* (*Tilia*), то частью перешли и на эти растения, и т. д. *Macrosiphum* сперва дифференцировались (зеленые формы) на *Rosaceae*; когда же появились *Campanulaceae* и *Compositae*, то перешли и на эти растения и здесь дали даже новые роды, напр., на *Antemideae*.

Однако не на всякой стадии эволюции циклов одинаково легко может совершиться переход на новые растения. Чем проще цикл, чем меньше отличаются друг от друга разные девственницы, тем легче может совершиться переход с одного растения на другое: ведь, если приживется одна летняя девственница, то, очевидно, приживется и другая — одинаково бескрылая или крылатая, так как и та, и другая большей частью развиваются из одних и тех же личинок. Если основательница не очень видоизменилась по сравнению с бескрылыми летними девственницами, то легко приживется и она. Наоборот, чем сложнее цикл поколений, чем больше отличаются друг от друга разные формы особей, тем труднее виду перейти на новые растения. Ведь может так случиться, что новое растение подойдет еще для летних поколений, но совершенно не подойдет для основательниц. И именно основательницы, если они очень видоизменены и очень специализированы в соответствии со специальными весенними условиями жизни (напр., в галлах и прочее), всего хуже переходят на нового хозяина; большую же часть они совершенно не могут прижиться здесь (здесь, напр., не могут образоваться такие галлы, как на прежнем растении, и прочее).

В таких случаях произойдет следующее. Летние поколения девственниц и обополое могут развиваться как на прежних хозяевах, так и на новых, там и там могут быть отложены зимующие яички, а весной из них могут вылупиться личинки основательниц. Но в то время как на прежних растениях-хозяевах основательницы разовьются и начнут собою новый цикл поколений, на новых растениях основательницы не найдут для себя подходящих условий жизни и погибнут. Опять на новые растения могут перелететь крылатые девственницы с прежних, и опять они дадут начало ряду летних поколений, и т. д., и опять на будущую весну погибнут основательницы. Однако не все крылатые полonoски (дающие начало либо самкам, либо самкам и самцам), появляющиеся на новых растениях к концу сезона, здесь и останутся: часть их может перелететь на прежних хозяев. В этом последнем случае основательницы, которые от них произойдут (через посредство обополого поколения), конечно, выживут и начнут цикл поколений. И так из года в год. И всякий раз, когда на новых хозяевах остаются полonoски, их дальнейшее потомство обрекается на гибель, а вместе с ним погибают и те особенности, которые заставили полonoсок остаться на новых хозяевах; и, наоборот, когда полonoски перелетают на прежних хозяев, то они живут,

так сказать, в своих дальнейших потомках, и те особенности, которые заставили полonoсок перелететь на прежних хозяев, также сохранятся. Так как такой отбор наследственных особенностей будет совершаться очень долгое время, то в конце концов произойдет то, что все полonoски, развившиеся на новых хозяевах, будут перелетать на прежних, первичных хозяев, чтобы там отложить свое потомство. Таким образом произойдет факультативная миграция: с одной стороны, весь цикл поколений может протекать на первичном хозяине, а с другой, часть поколений, по крайней мере начиная с 3-го или 4-го, может развиваться на вторичном хозяине, пока не появятся полonoски, которые перелетят на первичного хозяина. Тли с факультативной миграцией известны особенно в подсемействе *Aphidinae*. Возьмем, напр., *Macrosiphum rosae* L. В настоящее время различаются следующие очень близкие между собой и с *M. rosae* формы: *M. rosae* L. в палеарктике, *M. roseiforme* Das. в Индийской области (Пенджаб) и *M. pseudorosae* Patch в С. Америке. В палеарктике летом *M. rosae* может размножаться и на *Dipsaceae* (*Scabiosa*, *Dipsacus*, *Cephalaria* и другие), реже на *Epilobium angustifolium*, но в С. Америке *Dipsaceae* отсутствуют, и там такой факультативной гетереции не может быть. На *Dipsaceae* нет никаких других *Macrosiphum*, и очевидно, что летние поколения *M. rosae* на *Dipsaceae* есть вторичное явление. Вот еще несколько примеров с факультативной гетерецией: *Siphocoryne pastinacae* L. (*capreae* Fabr.; первичный хозяин виды *Salix*, вторичный некоторые зонтичные), *Anuraphis cardui* Koch (первичный хозяин *Prunus*, вторичный *Carduus* и некоторые другие сложноцветные), *Myzus cerasi* Fabr. (первичный хозяин *Prunus cerasus*, вторичный *Galium*), *Hyalopterus pruni* Fabr. (первичный хозяин *Prunus* и *Amygdalus*, вторичный *Phragmites communis*) и другие.

Еще дальше произойдет то, что вид с такой факультативной миграцией (гетерецией) может распасться на два: один автецийный, не мигрирующий, все поколения которого связаны с прежним хозяином, и другой гетерецийный, мигрирующий; у последнего два-три первые поколения развиваются на прежнем, первичном хозяине, здесь же половые особи откладывают зимующие яички, а летние поколения развиваются на новом, вторичном хозяине, пока не появятся полonoски. Оба вида, как имеющие непосредственно общее происхождение, будут очень близки между собою, едва отличимы. Как на точно установленный пример таких близких форм можно указать на *Eriosoma rileyi* Thom., которая развивается на побегах *Ulmus americana* (С. Америка) и никуда не мигрирует, и *Eriosoma lanigerum* Haussm., которая с *U. americana* мигрирует на некоторые *Pomoideae*: *Sorbus americana*, *Crataegus*, *Pirus malus* и другие, где летом развивается на побегах и в трещинах коры (С. Америка; см. Мордвилко 1924). Может быть, по два близких вида окажутся и среди приведенных выше с факультативной миграцией, но пока еще на этот предмет не обращали внимания.

Однако из двух видов с общим происхождением — автецийного и гетерецийного — первый обычно долго не сохраняется, и, напр., среди разных *Chermesinae*, *Pemphiginae*, *Aphidinae* и *Callipterinae* параллельные автецийные виды не существуют. Очевидно, они все же оказывались не в таких хороших условиях существования, как гетерецийные виды. Действительно, очень часто вторичными хозяевами оказываются корни разных растений или же надземные части травянистых растений; и уже простое наблюдение показывает, что летом на разных деревянистых растениях (они же обычно первичные хозяева) тли как бы угнетены и слабо размножаются или даже совсем не размножаются, между тем как на травянистых растениях и корнях в то же самое время тли хорошо размножаются. Таким образом, не мигрирующая форма будет стоять в худших условиях существования сравнительно с мигрирующей и в конце концов, может исчезнуть.

Представленная гипотеза происхождения гетереции у тлей требует, чтобы первоначальные (или так называемые основные) хозяева были древнее, чем вторичные (или промежуточные). Большею частью так оно и есть в действительности. Некоторые *Pemphigea* с *Populus* мигрируют на надземные части или корни сложноцветных (*Pemphigus filaginis* Boyer на *Filago* и *Gnaphalium*, *P. pyriformis* Licht. (*bursarius* Tullgr. 1909) на корни *Lactuca* и *Sonchus*), *Eriosoma lanigerum* Hausm. с *Ulmus americana* мигрирует на надземные части некоторых *Pomoideae*. Здесь можно также привести рассмотренные примеры с факультативной миграцией и другие.

Однако бывает и наоборот, но преимущественно в тех случаях, когда тли мигрируют на корни. Этот пункт нуждается в особом объяснении. Все тли — паразиты надземных частей растений, и нет ни одного вида, который весь цикл поколений (включая и обоимолое) проходил бы на корнях. Может быть, это зависит от того, что цикл тлей заканчивается обоимолом поколением и зимующими яичками, и, повидимому, эти последние и не могут перезимовать на корнях. Последнее становится очевидным на примере *Phylloxera vastatrix*. В то время как оплодотворенные яички, отложенные на 2-летних и более старых побегах виноградной лозы, перезимовывают, яички, отложенные девственницами на корнях, не перезимовывают, перезимовывают же там лишь не развившие личинки; у разных других мигрирующих тлей могут перезимовывать на корнях особенно молодые девственницы. Таким образом, на корнях растений никогда не могли произойти автандийные (не мигрирующие) формы тлей, и жизнь на корнях есть всегда вторичное явление, которое происходило в связи с миграцией. Другими словами, корни растений могли послужить лишь вторичными хозяевами для тлей, при чем совершенно безразлично, будут ли первичные хозяева древнее или моложе. В случае разных *Eriosomea Ulmus* древнее всех тех растений, на корни которых мигрируют разные *Eriosomea*: злаки, осоки, *Pomoideae* (*Amelanchier*), *Saxifragaceae* (*Ribes*); в случае *Prociphilus* с *Fracinus* и *Lonicera*, наоборот, вторичные хозяева (*Abies* в первом случае и *Picea* во втором) древнее.

С миграцией на корни вполне можно сравнить миграцию *Siphonaphis nymphaeae* Fabr. (*prunorum* Dobrov.) на надземные части различных водных растений: *Nymphaea alba*, *Hydrocharis morsus ranae*, *Sagittaria sagittifolia*, *Butomus* и других, так как очевидно, в данном случае на вторичных хозяевах не могли бы перезимовать яички тлей.

Однако есть случаи, когда тли мигрируют с надземных частей одних растений, более новых, на надземные же части растений более старых или одного приблизительно возраста. Если *Thecabius* с *Populus nigra* мигрирует на корни *Videns* (сложноцветное), то это ничего особенного не представляет; но когда тот же или близкий вид мигрирует на корни и надземные части *Ranunculus*, то тут приходится быть осторожным. Дело в том, что и *Populus*, и *Ranunculus* одинаково принадлежат к древнейшим растениям. Все же, пожалуй, можно думать, что *Populus* древнее. Во всяком случае, группа *Pemphigea* произошла в связи с *Populus* и здесь же и дифференцировалась; таким образом, и *Thecabius* (*affinis* Kalt., *lysimachiae* Bögn. и другие) мог прозойти только на *Populus*.

Некоторые противоречащие случаи могут быть хорошо объяснены, если мы примем, что во время происхождения мигрирующего вида вторичный хозяин еще не встречался рядом с первичным, встреча же эта произошла лишь позднее. Напр., виды *Hormaphis* (подрод *Hormaphis* и *Hamamelistes*) с *Hamamelis* (С. Америка, Япония, Китай) мигрируют на березы *Betula*, где живут на нижней поверхности листьев. И *Hamamelidaceae*, и *Betulaceae* относятся к древнейшим растительным типам (*Hamamelidaceae* существовали уже в мелу), но *Hamamelidaceae* субтропические растения, а *Betulaceae* растения умеренного климата. Если бы оказалось, что *Hamamelis*

древнее, чем *Betula*, то вопрос разрешался бы обычным путем. Но в данном случае можно думать, что *Hormaphis* эволюционировал на *Hamamelis* в субтропиках, где береза отсутствовала, и что лишь позднее *Hamamelis*, распространяясь на север, а береза, распространяясь на юг, где либо встретились; вот тогда и могла произойти миграция с *Hamamelis* на *Betula*. Так же следует объяснять происхождение миграции *Astegopteryx Karsch* со *Styrax* (*Styracaceae* промежуточные, тропические растения) на *Quercus* (*Fagaceae* древнейшие растения умеренного климата). Может быть, сюда же будет относиться миграция *Paraprociophilus tessellatus* Fitch с *Acer saccharinum* (более южное растение) на *Alnus* (более северное).

Все *Chermesinae* мигрирует с ели (*Picea*) на другие роды того же подсемейства *Abietinae*: *Abies*, *Pinus* и *Larix*. Эти миграции могут быть объяснены лишь в том случае, если мы предположим, что *Picea* древнейшее из *Abietinae*. В отношении *Pinus* и *Larix* это, вероятно, так и есть, так как здесь очень видоизменены вегетативные органы: хвоя сидит на укороченных побегах, чего нет у *Picea*.

Все же помимо рассмотренных случаев есть другие, которые плохо вяжутся с приведенной гипотезой, по которой требуется, чтобы первичные хозяева были древнее вторичных или по крайней мере произошли отдельно от последних. *Phorodon humuli* Schrg. с *Prunus spinosa* и других мигрирует на листья *Humulus lupulus*. Семейство *Rosaceae*, куда относится *Prunus*, промежуточные растения, а *Cannabaceae* (*Humulus*) древнейшие. *Metopolophium dirhodum* Walk. с *Rosa* мигрирует на злаки (и *Rosaceae*, и *Gramineae* относятся к промежуточным типам, но все-таки, может быть, *Rosaceae* древнее); *Rhopalosiphum lonicerae* Siebold с *Lonicera tatarica* и других мигрирует на листья *Phalaris arundinacea* (*Caprifoliaceae*, куда относится *Lonicera*, новейшие растения, а *Gramineae*, *Phalaris*, промежуточные); *Aphis evonymi* Fabr. и *A. papaveris* Fabr. с *Evonymus* переходят на травянистые растения: *Rumex crispus*, *Beta*, *Vicia faba*, *Papaver*, разные сложноцветные и другие (С. Börner 1922). *Celastraceae*, куда относится *Evonymus*, собственно тропические растения и из промежуточных типов; промежуточные же растения, между которыми имеются и древнейшие: *Rumex*, *Atriplex*, *Chenopodium* и другие, и других возрастов до новейших, как некоторые сложноцветные, большею частью растения умеренного климата.

Рассмотрим виды, близкие к приведенным здесь. Ближайший вид к *Phorodon humuli* Schrg., *Ph. cannabis* Pass. весь цикл поколений проходит на *Cannabis sativa*. *Cannabis* относится к одному семейству с *Humulus*, *Cannabaceae*. К *Metopolophium dirhodum* близок *M. graminearum* Morg. d. v., который весь цикл проходит на злаках. К *Aphis evonymi* и *A. papaveris* близок *A. rumicis* L. (Bögn.), который весь цикл поколений проводит на *Rumex obtusifolius*, и *A. viburni* Bögn., который весь цикл поколений проводит на *Viburnum opulus*. Получается такая картина, как будто раньше существовал просто многоядный вид, живший на деревянистом растении, с одной стороны, и на травянистом, с другой. Затем этот многоядный вид перешел к миграции с деревянистого растения на травянистое, но все таки не исчезли и те формы, которые раньше могли размножаться только на травянистом и иногда (*Aphis* с *Evonymus* и *Viburnum*) на деревянистом. Какие могли бы быть здесь причины к переходу многоядного вида в мигрирующий? Те, что летом тли плохо размножаются на деревянистых растениях, а хорошо на травянистых; с другой стороны, с весны лучше размножаются на деревянистых растениях и кроме того здесь раньше начинается вегетация; наконец, зимующие яички лучше могут сохраниться на деревянистом растении, чем на травянистом и особенно однолетнике. Если бы в этих случаях многоядный вид перешел к миграции с деревянистого растения на

травянистое, то он сочетал бы выгоды жизни там и здесь, а это повело бы к большому количеству особей, чем если бы размножался только на деревянистом (большая убыль летом) или на травянистом (большая убыль зимой и в начале весны). Впрочем, если бы можно было установить, что на каких либо травянистых растениях зимующие яички почти не могут сохраниться, то мы имели бы случаи, однородные с теми, когда тли мигрируют на корни растений.

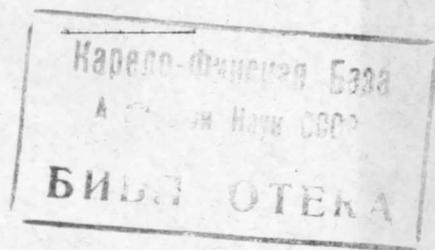
Rhopalosiphum loniceræ Siebold не объясним и из предположения первичной многоядности, так как на злаках нет автецийных видов, близких к *Rh. loniceræ*. Тут нужно иметь в виду следующее. Не смотря на то, что *Gramineae* очень обширное семейство, видов, не мигрирующих и живущих на злаках, очень немного, около 25, в том числе 13—15 *Callipterea*. Очевидно, что злаки почему то были не очень пригодны для тлей в качестве первоначальных хозяев, однако для очень многих тлей они смогли стать вторичными хозяевами. *Rhopalosiphum lactucae* Kalt. перенес летние поколения с *Ribes nigrum* и других (семейство *Saxifragaceae*, промежуточные растения) на *Sonchus* (сложноцветное), а не на какой либо злак, и только *Rh. loniceræ* Sieb., поселившийся на *Lonicera* (*Caprifoliaceae*, новейшие растения) перенес летние поколения на *Phalaris*. Род *Siphonaphis* v. d. Goot дифференцировался на *Prunus*. Один вид, *S. nymphææ* мигрирует на разные водные растения (о чем уже говорилось), другой вид, *S. padi* L., на некоторые злаки. Возможно, что *Rosaceae* древнее, чем *Gramineae*, хотя и те, и другие относятся к промежуточным типам.

С гетерецией заканчивается эволюция циклов у тлей. Сама она возникла на пути завоевания новых хозяев. Пока самка-основательница еще мало специализирована, тли сравнительно легко могут переходить на новые растения со всеми своими поколениями; когда же основательница очень специализируется на каких либо растениях, станет вызывать образование галлов или других изменений на растениях—хозяевах, тогда новых хозяев, такие тли могут заполучить, лишь перенеся на них летние поколения, т. е. путем гетереции. Какие бы ни появлялись позднее новые растения, они уже не смогут играть роли в жизни гетерецийных тлей, разве только могут еще оказаться пригодными для летних поколений, если те еще не очень специализировались на прежних вторичных хозяевах.

Если обстоит дело так, то мы приблизительно можем судить о том, когда закончилась эволюция циклов у каких либо данных тлей. Возьмем, напр., хермесов, мигрирующих с ели на лиственницу и пихту. Ведь нужно представлять себе дело так, что эти хермесы развились сперва на ели, стали производить здесь те или иные галлы и лишь, когда затем появились *Larix* и *Abies*, они стали мигрировать на эти хвойные. Таким образом, время появления *Larix* и *Abies* приблизительно обозначает конец образования цикла у *Chermes abietis* L., *Snaphalodes strobilobius* Kalt., *Pineus pini* Koch *P. strobis* Hart. и других. Еще большая древность за циклами хермесов, мигрирующих с ели на *Abies*. Итак, эволюция циклов хермесов закончилась уже в мезозое. Эволюция цикла у *Eriosoma lanigerum* Hausm., *E. americanum* Riley закончилась с появлением в истории земли *Pomoideae*, эволюция *E. ulmi* L. закончилась с появлением *Ribes* (*Saxifragaceae*), а для *E. patchiae* Börn. еще не оказывается подходящего вторичного хозяина, эволюция *Tetraneura ulmi* Deg. и *T. rubra* Licht. могла закончиться лишь с появлением злаков. Эволюция циклов некоторых *Pemphigus* с *Populus*, начавшись в мезозое (*Populus* известен с мела), могла закончиться лишь с появлением некоторых *Compositae* (*Pemphigus filaginis* Boyer de F. мигрирует на *Filago* и *Gnaphalium P. pyriformis* Licht. мигрирует на корни *Lactuca* и *Sonchus*). *P. spirothecæ* Pass., хотя и автецийный вид (на *Populus nigra*), но не может уже перейти к гетереции, так как у него остались

из крылатых девственниц одни только полоноски. Не может перейти к гетереции и *Phloeomyzus passerinii* Signoret: из крылатых у него только половые особи. Разные же другие *Pemphigea* с *Populus* почти все перешли к гетереции, но пока, к сожалению, не известны промежуточные растения. Некоторые *Pemphigea*, именно *Prociphilus* Koch, *Paraprocephalus* Morgd., как *P. tessellatus* Fitch, дифференцировались и начали развивать свой цикл не раньше, конечно, чем появились их первичные хозяева (*Clataegus*, *Acer* из промежуточных групп растений, *Fraxinus* и *Lonicera* из новейших), тем не менее и они успели закончить эволюцию своих циклов. Многие *Aphidinae* дифференцировались на *Rosaceae*, некоторые из них уже перешли к гетереции, другие виды остаются автецийными и, значит, когда либо, когда еще больше видоизменяются основательницы и когда, с другой стороны, появятся подходящие вторичные хозяева, также смогут перейти к гетереции. Многие очень древние формы, как дубовые филлоксеры, не перешли еще к гетереции, хотя их основательницы очень специализированы. Очевидно, до сих пор еще не появились подходящие вторичные хозяева. Разные *Callipterea* не смотря на их очень большую древность, если судить по их хозяевам *Betula*, *Juglans*, *Quercus*, *Fagus* и другим совершенно не могли перейти к гетереции, даже когда они переходили на новых хозяев (*Tilia*, *Acer*, *Spiraea* и другие), потому именно, что основательницы еще очень мало видоизменены. У таких тлей перспективная возможность еще очень большая: им еще предстоит перейти к очень видоизмененной основательнице, а затем уже перейти к гетереции, когда появятся подходящие вторичные хозяева. Пока же основательницы остаются мало измененными, тли могут лишь переходить на каких либо новых хозяев со всеми поколениями и там видоизменяться в особые виды, и т. д.

В разные эпохи истории земли эволюция циклов тлей шла и идет по одному шаблону, и это постоянство в ходе эволюции циклов объясняется единственно постоянством климата в умеренных странах с их временами года. В тропиках с их постоянным ровным климатом такая эволюция совершенно не мыслима, там могут существовать только бескрылые и крылатые девственницы. Но и там, конечно, как и всюду, может иметь место дивергирование форм: образование не только новых видов, но и родов. Гетереция в тропиках совершенно не мыслима, разве только она будет занесена с растениями из умеренных стран, но и то она должна тогда замещаться со временем более простыми циклами.



Отдельный оттиск из журн. „Защита растений от вредителей“ № 7, 1925 г.

Типография имени Гутенберга. Ленинград. Стремянная 12.
Ленинградский Гублат № 16384.

100 экз.