

УДК 595.752.2:577.9

(с) 1994г. И. Т. ПОКОВИЙ, Г. И. ДРАГАН
ОСОБЕННОСТИ ЖИЗНЕННЫХ ЦИКЛОВ ХЕРМЕСОВ

Исследования жизненных циклов хермесов имеют длительную историю и связаны с именами многих известных энтомологов. Уже на рубеже прошлого и нынешнего веков, благодаря усилиям Блохманна (Blochmann, 1887), Дрейфуса (Dreyfus, 1889a-c, 1890, 1895, 1902, 1906, 1912, 1915), Бернера (Boerner, 1908ab, 1909), Маршала (Marchal, 1913) и др. были открыты: двухгодичный полный цикл развития, миграции с первичного кормового растения на вторичное и обратно, расщепление поколений (когда часть популяции мигрирует на первичного хозяина, а часть продолжает развиваться на вторичном), чередование обоеполого и партеногенетического поколений хермесов. В последние десятилетия большой вклад в изучение вопросов биологии и, в том числе, циклов развития хермесов внесли Инуйе (Inouye, 1953), Бернер и Хайнце (Boerner, Heinze, 1957), Штеффан (Steffan, 1961, 1962, 1963, 1964, 1968, 1969, 1970, 1972), Айхгорн (Eichhorn, 1957, 1961, 1963, 1966, 1969, 1970, 1973, 1989), Балч (Balch, 1952), Гомо (Gaumont, 1957, 1979), Картер (Carter, 1969, 1971, 1976), Парри (Parry, 1979ab, 1980), Варти (Varty, 1956) и многие другие. Несмотря на существование обширной литературы по этой группе насекомых, современная справочная литература дает крайне ограниченные и часто ошибочные сведения о хермесах. Например, автор статьи "Хермеса" в "Лесной энциклопедии" (1986) утверждает, что обоеполое поколение хермесов появляется на лиственнице и после оплодотворения самки перелетает на ель, где зимуют. Сходные утверждения можно найти в "Биологическом энциклопедическом словаре" (1989). Маслов и др. (1988) полагают, что биология всех немигрирующих видов хермесов сходна. Ряд ошибочных положений содержится и в современной сводке по хермесам Украины (Дмитриев, 1987). В этой работе, в частности, указывается, что цикл развития полноциклического восточного соснового хермеса такой же, как у неполноциклического обыкновенного соснового хермеса, полonoски у раннего елово-лиственничного хермеса развиваются не в первом, а во втором летнем поколении на лиственнице, миграция зеленого елово-лиственничного хермеса на ель является обязательной и т.д. Все это свидетельствует о недостаточной изученности особенностей биологии хермесов и освещенности их в специальной литературе.

Проблема жизненных циклов хермесов является наиболее сложной и в то же время наиболее интересной. По типу жизненных циклов херме-

сы могут быть разделены на две биологические группы. Первую группу (около 20 из более чем 50 известных на сегодня видов) составляют виды, имеющие полный цикл развития. Полный жизненный цикл (голоцикл) хермесов охватывает, как правило, 5 генераций, которые сменяют одна другую в строгой последовательности, закрепленной генетически (Steffan, 1968). Распространенной является точка зрения, согласно которой именно такой, пятичленный генерационный цикл, является у хермесов "нормальным" (Inouye, 1953; Lampel, 1968) или первичным, базисным (Steffan, 1968, 1972; Carter, 1971). Айхгорн (Eichhorn, 1957), а также Бернер и Хайнце (Boerner, Heinze, 1957) приводят три исключения из этого правила. У двух встречающихся в Европе видов хермесов из рода *Dreyfusia* голоцикл состоит из 6, а у восточного соснового хермеса из 6 - 7 генераций. Штеффан (Steffan, 1972) приводит описание жизненных циклов 24 живущих в Европе видов хермесов. При этом, он отмечает наличие отклонений по числу развивающихся в голоцикле генераций только у одного вида - *Dreyfusia merkeri* Eich. У этого вида в голоцикле вместо обычных 5-ти развивается 6 генераций. Изучение жизненных циклов хермесов, встречающихся в Центральной Украине, которое проводилось нами в 1981 - 1983 гг., показало, однако, что виды, которые имеют в голоцикле больше 5-ти генераций, не являются большой редкостью в семействе *Adelgidae*. Так, по-видимому, у всех полноциклических видов хермесов из рода *Pineus* голоцикл состоит из 6 - 7 генераций.

Общая продолжительность полного цикла развития хермесов составляет два года, из которых один год развитие проходит на первичных хозяевах - растениях рода *Picea*, второй год, после миграции с ели, на вторичных хозяевах - растениях других родов семейства *Pinaceae*: *Abies*, *Latrix*, *Pinus*, *Tsuga*, *Pseudotsuga*. Каждая из генераций, составляющих голоцикл, за исключением обоеполой, представлена одной морфой. Согласно Маршаллу (Marshal, 1913) и Штеффану (Steffan, 1968, 1972), морфы и соответствующие генерации хермесов имеют следующие названия и появляются в голоцикле в такой последовательности:

1. fundatrix (основательница);
2. alata migrans (крылатый мигрант);
3. hiemosistens (зимующая sistens, зимняя и летне-зимняя диапаузирующая морфа на вторичном хозяине);
4. sexipara (плодоноска; представлена двумя подморфами - andropara и gynopara, которые производят соответственно самцов и нормальных самок);
5. sexualis (самцы и нормальные самки).

В литературе встречаются и другие названия - синонимы этих генераций. В частности, в отечественной литературе *hiemosistens*, вслед за Холодковским (1906), называют ложноосновательницей. Однако мы согласны с Лампеллом (Lampel, 1968), который считает этот термин неудачным. Приведенные выше названия, отражающие распределение функциональных "обязанностей" между генерациями хермесов в

голоцикле, представляются нам наиболее приемлемыми

У хермесов с полным жизненным циклом, как впрочем и неполноцикловых видов, зимует на ели основательница в стадии личинки 1-го возраста. Место зимовки, а это, в зависимости от вида хермеса, почка или кора однолетнего побега ели - одновременно является местом, где личинка основательницы питается, развивается во взрослую особь и откладывает яйца. Пробуждение личинки основательницы после зимней диапаузы наблюдается в условиях Центральной Украины, как правило, в 1 - 2 декаде апреля. После трех линек личинка превращается во взрослую основательницу, которая откладывает до нескольких сотен яиц. При этом, на месте почки начинает формироваться патологическое новообразование - галл. Из яиц, отложенных основательницей, выходят личинки следующей генерации - крылатых мигрантов, которые углубляются в неполовностью сформировавшийся галл и своими выделениями во время питания способствуют образованию конечной формы галла. Развитие личинок внутри галла продолжается, в зависимости от вида хермесов, от 30 до 90 дней. После трех линек личинки крылатых мигрантов превращаются в нимфы, которые выходят из галлов, линяют на хвоинках ели четвертый раз и становятся взрослыми крылатыми самками. Эти крылатые перелетают на вторичного хозяина, который для каждого вида хермесов является специфическим. Так, для хермесов родов *Adeleges*, *Sacchiphantes*, - это лиственница, рода *Pineus* - сосна, рода *Dreyfusia* - пихта. Заметим, что речь здесь идет только о видах с полным циклом развития. У неполноцикловых хермесов это правило нарушается. На вторичном хозяине крылатые мигранты откладывают на хвое несколько десятков, иногда до сотни яиц. Из них выходят личинки зимующей генерации (*hiemosistens*), которые либо больше не развиваются в этом году и после небольшого периода активности погружаются в диапаузу, либо проходят до зимовки еще 1 - 3 личиночных возраста. У некоторых полноцикловых видов наблюдается отклонение от этой схемы (Eichhorn, 1957; Boerner, Heinze, 1957). В этих случаях крылатые мигранты дают начало еще одной - двум генерациям, которые развиваются в тот же год. Особи последней в году генерации зимуют в стадии личинки 1 - 4-го возрастов. Весной *hiemosistens* продолжают развитие и после 1 - 3-х линек, в зависимости от возраста, в котором личинки ушли на зимовку, превращаются во взрослых яйцекладущих самок. Плодовитость зимующей генерации у разных видов хермесов составляет от нескольких десятков до нескольких сотен яиц. Потомство *hiemosistens* является триморфным (Eichhorn, 1969). Одна самка может продуцировать все три морфы - *sexipara*, *progrediens* и *hiemosistens*. Каждая из этих морф отличается одна от другой морфологическими, физиологическими и экологическими особенностями. Соотношение различных морф в потомстве отдельных самок очень различно и, возможно, контролируется генетически. Эта проблема еще недостаточно изучена. Плодоноси до

превращения в имаго проходят 4 личиночных возраста. После последней линьки возникают крылатые самки, которые возвращаются на ель. Здесь они откладывают несколько десятков яиц, из которых выходят личинки обоеполой генерации - *sexualis*. Самки и самцы этой генерации сосут на хвое и после 4-х линек становятся взрослыми. Оплодотворенные самки откладывают по одному яйцу в трещины коры. Поздним летом или осенью из яиц выходят личинки основательниц, которые зимуют. Этим завершается полный двухлетний цикл развития хермесов. В последнее время высказывается предположение, что у части видов жизненный цикл может быть трехлетним (Eichhorn, 1989). Несомненно, эта проблема требует самого тщательного изучения.

Если плодовитые перелетают на первичного хозяина, то особи двух других морф, которые производит самка *hiemosistens* - *progrediens* и *hiemosistens* остаются на вторичном хозяине. *Progrediens*, как это видно из названия, развивается во взрослых самок без диапаузы. Из яиц, отложенных ими, снова развиваются личинки *progrediens*. Всего за сезон в условиях Центральной Украины на вторичном хозяине может развиваться до 4 - 5 таких генераций. Каждая из генераций *progrediens*, наряду с себе подобными, производит некоторое количество особей *hiemosistens*, которые развиваются во взрослых только в следующем году. Последняя в году генерация *progrediens* производит исключительно только зимующих *sistens*. Эти особи и все другие, принадлежавшие к указанной морфе, независимо от происхождения и времени появления, развиваются во взрослых только после зимней диапаузы. Сообщение Терентьева (1974) о том, что в условиях Сочи зимуют также яйца восточного соснового хермеса вряд ли является достоверным. Как показывают многочисленные исследования, в том числе и наши, у хермесов наблюдается только один тип диапаузы по онтогенетической приуроченности - личиночная. Вопрос о том, являются ли равнокачественными по составу производимого ими потомства все *hiemosistens*, независимо от их происхождения (от *alata migrans*, от *hiemosistens* или от *progrediens*) изучен недостаточно. Возможно, *hiemosistens*, происходящие от крылатых мигрантов, не производят в первый год на вторичном хозяине потомков. В этом случае полный жизненный цикл у хермесов может действительно оказаться трехлетним.

Последовательный ряд генераций *progrediens*, развивающихся на протяжении сезона на вторичном хозяине, образуют так называемый "парацикл" (Steffan, 1961, 1968). К парациклу можно отнести также *hiemosistens*, которые дают начало этому ряду и *hiemosistens*, которыми завершается сезонное развитие хермесов на вторичном хозяине. Парациклы у различных видов хермесов и даже у различных популяций одного вида различаются по количеству развивающихся в их рамках за сезон генераций *progrediens*. Число таких генераций может варьировать от 1 до 5. Исследование экологической структуры отдельных по-

пуляций раннего елово-лиственничного хермеса (*Adeleges laricis* Val.) позволило нам установить, что у этого вида имеются также внутривидовые группировки по длительности активного развития (числу развивающихся за сезон генераций *progreadiens*) на вторичном хозяине - лиственнице. В условиях Центральной Украины (дендрологический парк "Александрия", г. Белая Церковь и ЦБС НАН Украины, г. Киев) подавляющая часть популяции этого хермеса развивается на лиственнице в одной генерации *progreadiens* - *progreadiens*-I. В то же время, существуют отдельные линии, которые развиваются в двух и трех генерациях *progreadiens*. Интерес представляют следующие факты: во-первых, все эти группировки могут населять одни и те же деревья; во-вторых, генерации *progreadiens*-II и *progreadiens*-III развиваются только на растущих или еще не одревесневших ауксибластах (хвое и стволиках) лиственницы. В этой связи, прежнее сообщение о том, что в условиях Украины ранний елово-лиственничный хермес имеет в парацikle только одну генерацию *progreadiens* (Мамонтова, Драган, 1989) является не совсем точным.

У хермесов рода *Dreyfusia* наблюдается усложнение парацикла за счет появления еще одной морфы - *aestivosistens* (Schneider-Orelli, Schaeffer, Wiesmann, 1929), которая морфологически близка к морфе *hiemosistens*, в потомстве которой она появляется, но, в отличие от последней, развивающейся после летней диапаузы в тот же сезон до имаго. По схеме парацикла полноцикловые виды хермесов могут длительное время развиваться в тех местностях, где первичный хозяин отсутствует и полный жизненный цикл невозможен.

Штеффан (Steffan, 1968, 1970) показал, что полный жизненный цикл хермесов состоит из двух линий - "мужской" и "женской", которые развиваются параллельно одна другой. Разница между ними связана с различным набором хромосом. Каждая генерация, принадлежащая той или иной линии, сохраняет эти различия на всем протяжении цикла. Мужская линия продуцирует андрогара и самцов, женская - гинопара и нормальных самок. Парацикл на вторичном хозяине образует только женская линия, в то время как для всех особей мужской линии ремиграция на ель является обязательной. Вследствие этого, даже при временном отсутствии первичного хозяина, популяция хермесов утрачивает способность развиваться полноциклично из-за утраты мужской линии. Универсальность теории "двойных циклов" оспаривает Айхгорн (Eichhorn, 1976, 1989), который наблюдал восстановление голоцикла в популяции *Dreyfusia nordmannianae* (Eckst.), которая длительное время развивалась парациклично, после введения первичного хозяина - ели восточной. В результате исследований, проведенных нами в дендропарке "Александрия" в 1989-1993 гг. также выявлены факты, которые трудно объяснить в границах указанной теории. А именно, если верно то, что мужская линия не имеет, в отличие от женской, парацикла на вторичном хозяине, то численность гинопара и

нормальных самок в природе должна быть намного большей, чем андропара и самцов. Согласно нашим данным, соотношение гинопара: андропара, а также нормальные самки: самцы у *Adeleges laricis* Val., *Sacchiphantes viridis* Ratz. составляет 1:1.3, что противоречит теории Штеффана. Приведенные выше факты свидетельствуют о том, что эта теория требует всесторонней проверки.

Еторую, более многочисленную группу хермесов составляют виды с неполным циклом развития (анолоциклом). Развитие этих видов проходит за один год, причем или на первичном, или на вторичном хозяине. У анолоциклических видов, живущих на ели, как правило, развивается только две генерации в год, которые носят названия *pseudofundatrix* (ложноосновательница) и *alata-non-migrans* (немигрирующая крылатая форма, расселительница). Обе генерации размножаются партеногенетически и воспроизводят одна другую. По своей морфологии и биологии особи этих генераций сходны или идентичны особям генераций *fundatrix* и *alata migrans* близкородственных видов, имеющих полный цикл развития. Картер (Carter, 1976) наблюдал у ложноосновательницы *Pineus similis* (Gil.) триморфное потомство. Две морфы - *alata* и *aptera-non-migrans* развивались внутри галлов, а третья - снаружи. *Eopineus pineoides* Stef - единственный европейский вид, живущий только на ели и не вызывающий галлообразования, является мономорфным. Крылатые формы у него неизвестны и анолоцикл состоит из двух морфологически сходных генераций (Steffan, 1972). У этого вида генерации морфологически и биологически подобны формам *hiemosistens* и *progreadiens* голоциклических видов на вторичном хозяине. Приведенные примеры говорят о том, что неполноциклические хермесы, живущие на ели, представляют собой неоднородную в биологическом отношении группу видов, имеющих, очевидно, различное филогенетическое прошлое.

У анолоциклических видов, живущих на вторичных хозяевах, жизненный цикл состоит обычно из одной генерации *pseudohiemosistens* и одной - трех генераций *pseudoprogreadiens* (приставка *pseudo* указывает на то, что эти морфы имеют анолоциклическое происхождение). Анолоциклические виды из рода *Pineus* сохраняют рудиментарные связи с первичным хозяином в виде гинопара. Еще Холодковский отмечал, что гинстара у обыкновенного соснового хермеса образуется далеко не каждый год и существуют так называемые "летные годы", когда наблюдается массовое появление этой формы. Гинопара обыкновенного соснового хермеса перелетает на ель и производит там нормальных самок, способных к спариванию, но не оставляющих потомства из-за отсутствия самцов. Специализированной формой, служащей для расселения у анолоциклических видов, живущих на вторичных хозяевах, является *alata exulans* (расселительница). Расселительницы не мигрируют на ель, а расселяются в насаждении среди деревьев вторичного хозяина. Важно отметить, что расселительницы, как и полоноски у

голоциклических видов хермесов, появляются всегда в первом летнем поколении. У вида *Cholodkovskya viridana* Chol. в потомстве *hiemosistens* отсутствуют *progrediens* и расселительницы являются единственными недиапаузирующими формами. У близкого вида - *Cholodkovskya viridula* Chol. в потомстве *hiemosistens* вообще отсутствуют формы, развивающиеся в тот же год и все потомство является диапаузирующим. Как видим, жизненные циклы и этой группы видов отличаются достаточным разнообразием и их невозможно втиснуть в рамки одной схемы.

В ы в о д ы

1. В рамках голоцикла у хермесов развивается, как правило, 5 генераций, последовательность которых закреплена генетически. В некоторых случаях, однако, возможно прохождение по схеме голоцикла 6 - 7 генераций. Число таких исключений, по-видимому, больше, чем это известно до настоящего времени.

2. Часть популяции хермесов образует на вторичном хозяине парацикл - последовательный ряд генераций, развивающихся без миграции на ель. Парацикл начинается и заканчивается морфой *hiemosistens*. Число промежуточных аэвельев-генераций парацикла различно не только у разных видов хермесов, но и у различных популяций одного и того же вида. Все без исключения полноциклические виды могут длительное время существовать на вторичном хозяине в форме парацикла, не нуждаясь в первичном хозяине.

3. Четыре генерации у полноциклических видов хермесов размножаются партеногенетически и одна - половым путем. Смена форм размножения (гетерогония) происходит у них закономерно, через определенное число поколений.

4. Полоноски, которые у хермесов представлены андропарой и гинопарой, а также расселительницы, появляются на вторичном хозяине всегда в первом летнем поколении. Обоесполое поколение - самцы и нормальные самки - развиваются только на первичном хозяине - ели.

5. По сезонной приуроченности у хермесов наблюдаются три типа диапаузы - зимняя, летне-зимняя и летняя. Специализированными формами для первых двух типов диапаузы у хермесов служат *hiemosistens*, для последней - *aestivosistens*. По онтогенетической приуроченности у хермесов наблюдается только один тип диапаузы - личиночная.

6. Расщепление генераций у хермесов, в результате которого часть популяции развивается по полному циклу, с миграцией на первичного хозяина, а часть по неполному циклу, без миграции, происходит в потомстве даже одной самки *hiemosistens*, поскольку она может продуцировать триморфное потомство.

7. Наиболее актуальными проблемами жизненных циклов хермесов являются проблемы продолжительности полного жизненного цикла и двойных циклов. Последняя проблема связана с теорией Штеффана. Как

показывают некоторые данные, она нуждается во всесторонней проверке и определении границ применимости.

Список литературы

- Биологический энциклопедический словарь // М.: Сов. энцикл., 1989. -С. 686.
- Дмитриев Г. Б. Семейство хермесы - *Adelgidae*. В кн.: Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений // Киев: Урожай, 1987. -Т. 1. -С. 178-190.
- Защита леса от вредителей и болезней // М.: Агропромиздат, 1988. -С. 136-138.
- Лесная энциклопедия // М.: Сов. энцикл., 1986. -Т. 2. -С. 525.
- Мамонтова Е. А., Драган Г. И. Особенности жизненного цикла раннего елово-лиственничного хермеса (*Adelges laricis*) на Украине // Вестн. зоол. -1989. -№3. -С. 79-82.
- Терентьев С. Н. Хермесы - вредители хвойных деревьев // Баш. растений. -1974. -№3. -С. 47-48.
- Холодковский Н. А. К биологии и систематике рода *Chermes* // Ежегодн. Лесн. инст. -1889а. -Вып. 4. -С. 255-290.
- Холодковский Н. А. К биологии тлей рода *Chermes* // Тр. Русск. энтом. общ. -1895. -Т. 29. -С. 1-4.
- Холодковский Н. А. К учению о девственном размножении // Тр. СПб. общ. естеств. -1890. -Т. 30. -С. 41-46.
- Холодковский Н. А. К биологии соснового хермеса // Тр. СПб. общ. естеств. -1902. -Т. 33, вып. 4. -С. 1-5.
- Холодковский Н. А. Хермесы, вредящие хвойным деревьям // СПб.: Деп. земледел., 1906. -60с.
- Холодковский Н. А. Экзотические виды хермесов (*Hemiptera, Aphididae*) // Русск. энтом. обзор. -1912. -Т. 12, №3. -С. 524-530.
- Холодковский Н. А. Хермесы, вредящие хвойным деревьям // Прг.: Деп. земледел., 1915. -89с.
- Balch R. L. Studies of the balsam woolly aphid, *Adelges piceae* (Ratz.) and its effect on balsam fir *Abies balsamea* (C.) Mill. // Canad. Dept. Agric. Publ., 1952. -76p.
- Blochmann F. Über die Geschlechtsgeneration von *Chermes abietis* // Verhandl. des Naturhist. medicin. -Heidelberg, 1887. -S. 417-420.
- Boerner C. Eine monographische Studie über die Chermiden // Arbeit. Biolog. Anstalt für Land und Forstwirtschaft. -1908a. -Bd. 6. -N. 2. -S. 81-420.
- Boerner C. Zur Theorie der Biologie der Chermesiden // Zool. Anz. -1908b. -Bd. 33. -S. 647-663.
- Boerner C. Zur Biologie und Systematic der Chermesiden // Biol. Centralblatt. -1909. -Bd. 29. -S. 118-146.
- Boerner C. Heinze K. *Adelgidae (Chermesidae)*, Tannengallenlaus // Handl. Pflanzenkrank. -1957. -Bd. 3. -S. 323-354.

- Carter C. I. Three species of adelgides (*Homoptera, Adelgidae*) new to Britain // *Entomol. mon. Mag.* -1969. -V.105. -P.167-169.
- Carter C. I. Conifer woolly aphids (*Adelgidae*) in Britain // *Forestry Com. Bull.* -1971. -V.42. -75p.
- Carter C. I. A gall forming adelgid (*Pineus similis* (Gill.) new to the Adelgid galls in Sitka spruce // *Entomol. mon. Mag.* -1976. -V.111. -P.1323-1330.
- Cholodkovsky N. Über einige *Chermes* Arten // *Zool. Anz.* -1888. -Bd.11. -S.45-48.
- Cholodkovsky N. Nach Einiges zur Biologie der Gattung *Chermes* L. // *Zool. Anz.* -1889b. -Bd.12. -S.60-64.
- Cholodkovsky N. Weiteres zur Kenntniss der *Chermes* Arten // *Zool. Anz.* -1889c. -Bd.12. -S.218-233.
- Dreyfus L. Neue Beobachtungen bei den Gattungen *Chermes* L. und *Pylloxera* Boer de F // *Zool. Anz.* -1889a. -Bd.12. -S.65-73,91-99.
- Dreyfus L. Zur Biologie der Gattung *Chermes* Hartig // *Zool. Anz.* -1889b. -Bd.12. -S.293-294.
- Eichhorn O. Eine neue Tannenlaus der Gattung *Dreyfusia* (*Dreyfusia merkeri* nov. spec.) // *Z. angew. Zool.* -1957. -Bd.44. -S.303-348.
- Eichhorn O. Zur Embryonalentwicklung der Adelgiden (*Hemipt.*) // *Anz. für Schädlingssk.* -1961. -Bd.34. -S.20-26.
- Eichhorn O. Zum Überwinterungsverhalten der Tannen Lause der Gattung *Dreyfusia* (*Hemiptera, Adelgidae*) // *Z. angew. Entomol.* -1963. -Bd.51. -S.358-363.
- Eichhorn O. Untersuchungen über die Progrediens: Sistens-Rate in der Gattung *Dreyfusia* (*Hemiptera, Adelgidae*) // *Z. angew. Entomol.* -1966. -Bd.57. -S.310-320.
- Eichhorn O. Problems of the determination of morphs in the genus *Dreyfusia* C. B. (*Homoptera, Adelgidae*) // *Z. angew. Entomol.* -1969. -Bd.64. -S.437-446.
- Eichhorn O. Influence of varying photoperiods and light intensities on the embryonic development of *Dreyfusia russlini* C.B. (*Hemipt., Adelgidae*) // *Z. angew. Entomol.* -1970. -Bd.66. -S.59-64.
- Eichhorn O. Folgerungen aus dem Auftreten der Gallen von *Dreyfusia nordmannianae* Eckst. in Mitteleuropa auf ihren Generationszyklus // *Z. angew. Entomol.* -1973. Bd.74. -S.196-199.
- Eichhorn O. Zum Generations- und Wirtswechsels der Fichtengallenlaus, *Sacchiphantes* spp. (*Homoptera, Adelgidae*) // *Z. angew. Entomol.* -1989. -Bd.108. -S.44-53.
- Gaumont R. Etudes sur la biologie de quelques *Chermesidae* // *Ann. Inst. nat. agr.* -Paris. -1957. -V.43. -230P.
- Gaumont R. Tableaux pratiques de détermination des principales formes de *Chermesidae* (*Adelgidae*) de France // *Revue forest. française.* -1978. -V.30. -P.21-36.

- Inouye M. Monographische Studie über die japanischen Koniferen-Gallenläuse // Bull. Sapporo. -1953. -V. 15. -P. 91.
- Lampel G. Die Biologie des Blattlaus-Generationswechsels // VEB G. Fischerlag. -Jena, 1968. -264S.
- Marshal P. Contribution a l'étude de la biologie des *Chermes* // Ann. Sci. Nat. Zool. -1913. -V. 18. -P. 153-385.
- Parry W.H. Studies on the factors affecting the population levels of *Adelges cooleyi* (Gill.) on Douglas fir. 1. Sisten on mature needles // Z. angew. Entomol. -1978a. -Bd. 85. -S. 365-378.
- Parry W.H. Studies on the factors affecting the population levels of *Adelges cooleyi* (Gill.) on Douglas fir. 2. Progreidentes and sistens on current year needles // Z. angew. Entomol. -1978b. -Bd. 86. -S. 8-18.
- Parry W.H. Studies on the factors affecting the population levels of *Adelges cooleyi* (Gill.) on Douglas fir. 3. Mortalität bei niedriger Temperatur (Lowtemperature mortality) // Z. angew. Entomol. -1980. -Bd. 90. -S. 133-141.
- Schneider-Orelli G., Schaeffer C., Wiesmann R. Untersuchungen über die Weisstannenlaus *Dreyfusia nusslini* CB. in der Schweiz // Mitt. Schweiz. Centralanst. Forstl. Versuchswes. -1929. -Bd. 15. -S. 191-242.
- Steffan A.W. Zur Evolution der fundatrigenen und virginigenen Anholozyklie im *Adelgidae* Genus' *Sacchiphantes* Curtis, 1844 (*Hemiptera*, *Aphidoidea*) // Beitr. zur Entomol. -1961. -Bd. 11. -S. 571- 576.
- Steffan A.W. Zur Biologie und Oekologie der europäischen *Sacchiphantes*-Arten in forstwirtschaftlicher Sicht (*Adelgidae*, *Aphidoidea*) // Z. angew. Entomol. 1962. -Bd. 50. -S. 326-342.
- Steffan A.W. Zur Biologie, Morphologie und Systematik von *Pineus pineoides* // Z. angew. Entomol. 1963. -Bd. 52. -S. 286-297.
- Steffan A.W. Problems of evolution and speciation in *Adelgidae* (*Homoptera*, *Aphidoidea*) // Canad. Entomol. -1964. -V. 96. -N. 1-2. -P. 155-157.
- Steffan A.W. Generative Parallelreihen in den Entwicklungszyklen der Fichtengallenläuse (*Homoptera*, *Adelgidae*) // Umschau in Wissenschaft und Technik. -1969. -Bd. 69(24). -S. 843-844.
- Steffan A.W. Evolution und Systematik der *Adelgidae* (*Homoptera*, *Adelgidae*) // Zoologica. -1968. -Bd. 113. -139S.
- Steffan A.W. Zur Einschleppung und Ausbreitung der Fichtengallenläuse im Armerlander Baumschulgebiet (*Homoptera*, *Adelgidae*) // Z. angew. Entomol. -1970. -Bd. 65. -S. 345-357.
- Steffan A.W. Unterordnung Aphidina, Blattläuse. In: Die Forstschädlinge Europas // Verlag Paul Parey. -Hamburg und Berlin, 1972. -Bd. 1. -S. 184-279.

I. T. POKOZIY, G. I. DRAGAN

DIE SPECIALITÄTEN IN DEN ENTWICKLUNGSZYKLEN DER ADELGIDEN

Die Ukrainisch Agrarisch Staatsuniversität

Zusammenfassung

Die irrtümlichen Angaben über die Biologie der Fichtengallenlaus ergaben sich sogar in Lehrbücher, Handbücher und allgemeinforstzoologische Literatur. In diesem Beitrag werden man die Probleme der *Adelgidae*-Generationszyklen besprochen. Der gesamte Entwicklungszyklus der *Adelgidae*-Generationszyklen erstreckt sich über zwei Jahre. Im Pflanzens dieses Zyklus (Holozyklus) in der Regel entwickeln sich 5 Generationen. In Ausnahmefällen können 2-3 zusätzlichen Generationen sein. Die Holozyklus-Generationen folgen aufeinander in streng eingehaltener Reihenfolge.

Die Aufspaltung der Generationen kann sogar in der Nachkommenschaft einer einzigen Weibchen-Hemosistens vorkommen, die dreierlei Nachkommen zu erzeugen in der Lage ist: die Hemosistens, die Sexupara und die Progrediens. Der partenogenetische Parazyklus am Sekundärwirt besteht bei der *Adelgidae* aus bis zu 5 Progrediens-Generationen. Für allen ausnahmslos holozyklischen *Adelgidae*-Arten kann man annehmen, dass sie, bei dem Fehlen des Primärwirtes auf der Sekundärwirt in Form nur ihres Parazyklus fortbestehen können. Die Hemosistens und die Progrediens erzeugen in diesem Fall Jahr für Jahr immer ihresgleichen.

Die *Adelgidae*-Sexupara (= Andropara + Gynopara) erscheinen sich immer in I. sommerlichen Generation. Die Sexualis entwickeln sich nur am Primärwirt.

Die Ruheformen der *Adelgidae* am Sekundärwirt sind die Hemosistens und die Aestivosistens.

Bei seinen Untersuchungen über Sexualis-Sexualis-Rate waren die Angaben bekommen, die nach seiner Meinung der Steffanische Theorie widersprechen.