

УДК 595.752.2-15

© 1996 г. Г.И.ДРАГАН

**ГЕНЕРАЦИОННЫЙ ЦИКЛ СИБИРСКОГО ЕЛОВО-ПИХТОВОГО ХЕРМЕСА -
APHRASTASIA PECTINATAE CHOL. (ADELGIDAE, HOMOPTERA)**

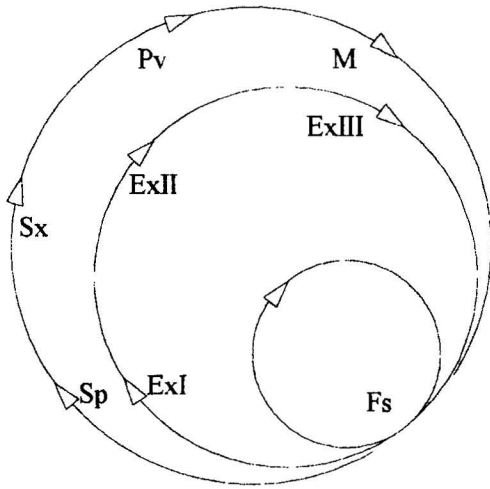
Сибирский елово-пихтовый хермес - *Aphrastasia pectinatae* Chol. - был открыт Н.А.Холодковским в 1887 г. в окрестностях Санкт-Петербурга. Позднее он был обнаружен в Украине (Дмитриев, 1959, 1960; Гордиенко, Брызгалов, 1981), Латвии (Рупайс, 1961), Приморском крае (Криволуцкая, Ивановская - Шубина, 1966), на Байкале (Попова, 1967), в Сибири (Ивановская, 1977), Белоруссии (Горячева, Хвесько, 1979), а также в Польше (Szelegiewicz, 1968). В Центральной и Западной Европе не отмечено устойчивых поселений этого вида (Steffan, 1972).

В Украине сибирский елово-пихтовый хермес распространен в Полесье, Лесостепи, северной Степи и Прикарпатье (Дмитриев, 1987). В условиях Центральной Украины повреждает, по нашим данным, более десяти видов хвойных деревьев: ели обыкновенную, канадскую, сибирскую, пихты сибирскую, одноцветную, грандиозную, корейскую, кавказскую, белую Лоуа и др. При массовом размножении хермес может вызывать опадание хвои и отмирание ветвей у пихты.

Значительный интерес представляет весьма сложный генерационный цикл хермеса. Н.А.Холодковский в монографии "Хермесы, вредящие хвойным деревьям" (1915), опираясь на результаты своих исследований, приводит подробные сведения о жизненном (генерационном) цикле этого вида и, отмечая его сходство с жизненным циклом другого вида - красного (раннего) елово - лиственничного хермеса, делает вывод, что "цикл развития бурого (сибирского) елово-пихтового хермеса ... может быть выражен той же схемой (с. 41-42, рис. 1.1).

Согласно Н.А.Холодковскому (1915), первичным хозяином сибирского елово-пихтового хермеса является ель, а вторичным - пихта. Мигрирующие с первичного хозяина крылатые самки - мигранты - *alata migrans*, откладывают на хвое вторичного хозяина яйца, из которых отрождаются личинки ложноосновательниц - *fundatrix spuriae*, зимующие на хвое. Весной следующего года эти личинки развиваются во взрослых ложноосновательниц, которые производят, во-первых, крылатых полоносок - *sexupara*, возвращающихся на ель, во-вторых, бескрылых поселенцев - *exules*, остающихся жить на пихте и, возможно, пассивных зимующих личинок, которые, в отличие от двух других форм развиваются только в следующем году. В течение сезона на пихте, согласно Холодковскому (1915), развивается до трех генераций (поколений) поселенцев, а, включая ложноосновательниц, всего - до четырех генераций бескрылых партеногенетических самок. На ели развиваются генерации нормальных самок и самцов - *sexualis*, настоящих основательниц - *fundatrix vera* и мигрантов.

1.1



1.3

1.2

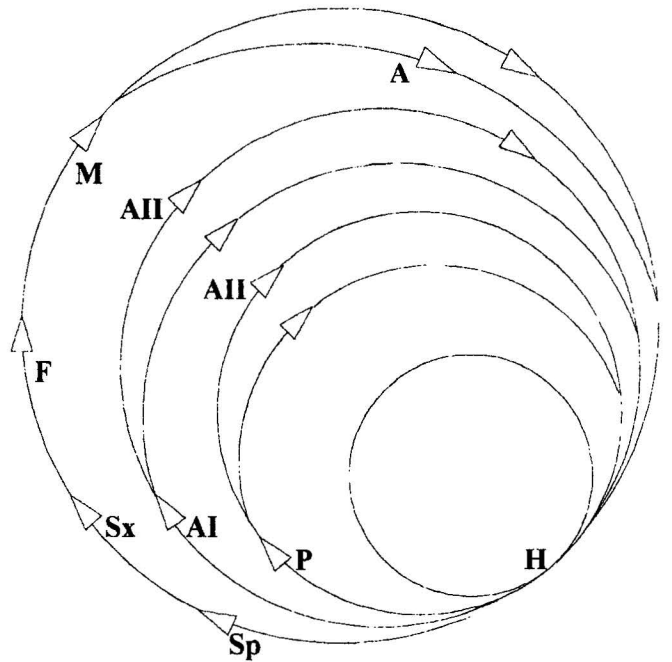
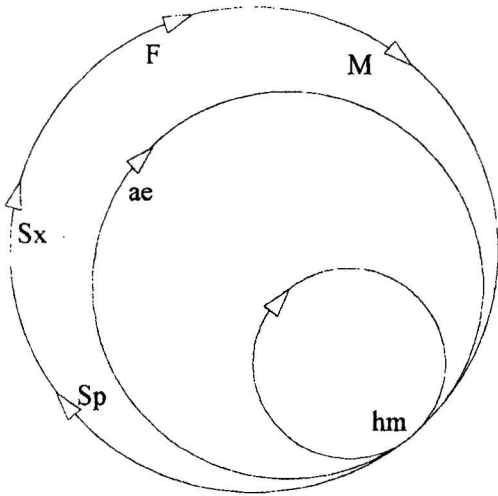


Рисунок 1. Генерационный цикл сибирского елово-пихтового хермеса (*Aphrastasia pectinatae* Chol.). 1.1 по Н.А.Холодковскому (1915); 1.2 по Бернеру, Хайнцу (Börner, Heinze, 1957); 1.3 по исследованиям автора. Сокращенные названия морф: Fv - fundatrix vera; M - alata migrans; Fs - fundatrix spuriae; Ex - exules; F - fundatrix; hm - hiemalis; ae - aestivalis; Sp - sexupara; Sx - sexualis; H - hiemosistens; P - progrediens; A - aestivosistens.

Сходным образом описывают жизненный цикл этого хермеса известные немецкие афидологи (Börner, Heinze, 1957). Отличия состоят лишь в числе генераций, развивающихся на пихте в течение сезона. Согласно указанным выше авторам, их развивается всего две (рис. 1.2). Кроме того, этими исследователями используется несколько иная терминология при обозначении генераций (fundatrix vera = fundatrix; fundatrix spuriae = hiemalis; exules = aestivalis).

Г.В.Дмитриев (1959, 1960, 1987) в Украине и А.А.Рупайс (1961) в Латвии наблюдали у сибирского елово-пихтового хермеса на пихте, кроме полоносок, еще одну крылатую морфу - расселительниц. Расселительницы не мигрировали на ель, а оставались на пихте, где откладывали яйца.

В.И.Горячева и О.И.Хвесько (1979), изучавшие биологию этого вида в Белоруссии, получили данные, которые не расходятся с результатами исследований Н.А.Холодковского (1915).

Наши исследования, проведенные в 1987 - 1995 гг. в дендропарке "Александрия" и Центральном ботаническом саду НАН Украины, позволили получить некоторые новые сведения о генерационном цикле сибирского елово-пихтового хермеса. Они касаются, как это можно видеть на схеме (рис. 1.3), той части генерационного цикла хермеса, которая связана с вторичным хозяином*.

По нашим наблюдениям в Киевской области, самцы - мигранты перелетают с ели на пихту в конце мая - начале июня, где откладывают на нижнюю сторону хвои до сотни яиц. Во второй - третьей декаде июня из яиц появляются однообразные по внешнему виду личинки, которые вскоре после прикрепления к хвое погружаются в состояние диапаузы. Одна часть личинок диапаузирует в первом личиночном возрасте до весны следующего года, а другая - развивается в том же году, образуя после летней диапаузы взрослых бескрылых особей, приступающих в конце июня - начале августа к откладке яиц. Несмотря на отсутствие четко выраженных морфологических различий между обеими группами особей, их следует, по-видимому, отнести к разным морфам. В данном случае, возможно, речь идет о "физиологических" морфах, т.е. морфологически сходных, но физиологически разнокачественных группах особей, у которых в зависимости от степени подавления метаболизма в личиночной фазе и продолжительности этого состояния, в онтогенезе наблюдается либо зимняя, либо летняя диапауза, а репродукционная активность приурочена, соответственно, к весне или лету. Исходя из этого, особей, имеющих в онтогенезе зимнюю диапаузу, следует отнести к зимнедиапаузирующей морфе *hiemosistens* (= *fundatrix spuriae*; = *hiemalis*), или хиemosистенс, а особей с летней диапаузой - к летнедиапаузирующей - *aestivosistens*, или эстивосистенс, если использовать транслитерированные с латинского на русский язык названия.

Из яиц, отложенных самками эстивосистенс из потомства крылатых мигрантов с ели, отрождаются личинки, которые все без исключения зимуют в первом личиночном возрасте на хвое пихты. Сообщения А.А.Поповой (1967) и А.Штеффна (Steffan, 1972) о том, что зимовка на пихте у сибирского елово-пихтового хермеса проходит на коре побегов, не подтверждаются ни исследованиями Н.А.Холодковского (1915), ни нашими исследованиями и относятся, очевидно, к числу ошибочных.

В Киевской области выход из диапаузы зимующих на пихте личинок сибирского елово-пихтового хермеса начинается обычно в конце марта - начале апреля. В течение этого периода иногда удается выделить две волны весенней реактивации с разницей до 10 дней. Превращение в имаго происходит после трех линек. Самки гиemosистенс первой волны ("ранние" самки) приступают к размножению в начале второй декады апреля и откладывают яйца в среднем около трех недель. Их потомство, образующее вместе с потомством более поздно созревающих самок гиemosистенс

* Для обозначения генерационных морф нами использованы названия, предложенные П.Маршалем (Marchal, 1913).

(“поздних” самок) первую летнюю генерацию на вторичном хозяине, расщепляется на несколько морф, активность которых на кормовом растении распределена по времени (сезонам). Преобладающая часть потомства “ранних” самок независимо от места питания последних (на хвое различного возраста и расположения в кроне пихты) и погодных условий, развивается весной, без периода покоя. Эти особи, сразу же после отрождения из яиц, начинают питаться и, пройдя четыре личиночных возраста, превращаются во второй - третьей декаде мая либо в крылатых полносок (андропара + гинопара), перелетающих на ель, либо в бескрылых *progrediens* (= *exules*; = *aestivalis*), или *прогредиенс*, остающихся жить на пихте. Из яиц, отложенных “ранними” гиemosистенс в последнюю очередь отрождаются личинки только диапаузирующих морф - летне- или зимнедиапаузирующей. Каких-либо иных морф, в том числе расселительниц, в потомстве гиemosистенс, как, впрочем, позднее в потомстве *прогредиенс* или *эстивосистенс*, нами не обнаружено. По всей видимости, расселительницы никогда не образуются в цикле развития современных полноциклых видов хермесов. Появление крылатых расселительниц, возможно, является завершающим этапом одного из способов видообразования у хермесов, в результате которого от исходного полноциклового гетерогенетического вида отщепляется, как правило, два неполноциклых партеногенетических вида, один из которых переходит к одноклассному образу жизни на первичном хозяине, а другой - на вторичном.

“Поздние” самки гиemosистенс, созревающие с начала третьей декады апреля, производят в основном или исключительно диапаузирующее потомство, состоящее из особей двух морф: *эстиво-* и *гиemosистенс*.

Развивающиеся без диапаузы, самки *прогредиенс* первой летней генерации - *прогредиенс-I* - созревают и начинают откладывать яйца обычно в середине мая. Плодовитость этих самок, в среднем, выше, чем у самок гиemosистенс, что, очевидно, связано с различием в условиях питания двух морф (*прогредиенс* питаются только на хвое текущего года, к которой во время ее роста осуществляется интенсивный приток пластических веществ, и достигают, как правило, больших размеров, чем гиemosистенс, которые питаются на более старой и менее питательной хвое). В конце мая - начале июня из яиц, отложенных *прогредиенс-I* появляются личинки следующей, второй по счету летней генерации - *эстивосистенс-II*, принадлежащие данной генеалогической линии, т.е. линии гиemosистенс - *прогредиенс-I* - *эстивосистенс-II*, пробуждаются в середине июля - начале августа и по достижении половой зрелости откладывают яйца в течение всего августа до начала сентября. Личинки, отродившиеся из них, пополняют зимующий запас хермеса на вторичном хозяине. Другая часть потомства *прогредиенс-I*, развивающаяся с зимней диапаузой, приступает к развитию весной следующего года.

Летнедиапаузирующие личинки первой летней генерации - *эстивосистенс-I* - начинают развиваться, обычно, с первой декады июня, но не ранее чем через 35 дней после погружения их в состояние диапаузы (по-видимому, такова продолжительность облигатного периода летней диапаузы) и после трех линек превращаются во взрослых самок. Потомство их является диморфным. Часть этого потомства после летней диапаузы развивается в начале - середине августа во взрослых самок *эстивосистенс-II*, т.е. летнедиапаузирующих самок второй летней генерации, а другая часть диапаузирует до весны следующего года. Потомство самок *эстивосистенс-II* этой генеалогической линии, а именно, линии гиemosистенс - *эстивосистенс-I* -

эстивосистенс-II, отрождается из яиц вплоть до конца сентября и является полностью зимнедиапаузирующим.

У определенной и значительно варьирующей по годам доли особей эстивосистенс-I диапауза может затягиваться до июля - августа и реактивация наступает одновременно с выходом из диапаузы особей эстивосистенс-II. В свою очередь, прохождение диапаузы личинками эстивосистенс-II в сильной степени зависит от внешних факторов. В отдельные годы активность эстивосистенс была практически не выражена (наблюдался выход из диапаузы и размножение лишь незначительной части популяции в июне и августе). Объяснение этому может заключаться в том, что в составе потомства самок зимующей и первой летней генерации по каким-то причинам преобладали особи гиemosистенс - морфы, либо в том, что у данного вида под влиянием не идентифицированных пока факторов может происходить переопределение летнедиапаузирующей морфы в зимнедиапаузирующую уже в постэмбриональный период. Возможность обратного перехода нам представляется менее вероятной. У определенной части особей, появляющихся в годичном цикле развития на вторичном хозяине в онтогенезе, имеется облигатная зимняя диапауза, которая не прерывается в летний сезон.

Таким образом, у сибирского елово-пихтового хермеса в рамках полного генерационного цикла (голоцикла) одна часть популяции развивается в пяти, а другая - в шести генерациях. Шестая, дополнительная генерация представлена неизвестной до настоящего времени у этого вида морфой эстивосистенс, которая адаптирована к переживанию неблагоприятных внешних условий, создающихся на вторичном хозяине в летний сезон.

На вторичном хозяине у сибирского елово-пихтового хермеса в рамках парацикла (протекающего параллельно с голоциклом, цикла развития на вторичном хозяине, в котором развивающиеся генерации не мигрируют на первичного хозяина) в течение сезона в условиях Центральной Украины развивается до трех генераций бескрылых партеногенетических самок следующего состава: 1) гиemosистенс; 2) прогредиенс-I + эстивосистенс-I + гиemosистенс-I; 3) эстивосистенс-II + гиemosистенс-II. При этом та или иная часть потомства каждой генерации уходит в зимнюю диапаузу, создавая тем самым "страховочный фонд" популяции на случай значительных потерь среди активных стадий хермеса в летний период, которые могут привести к снижению жизнеспособности популяции или даже ее вымиранию. Кроме того, указанный выше "фонд" способствует поддержанию необходимого уровня генетической изменчивости в популяции, в нем "консервируются" те или иные клоны, размножение которых в данный сезон не может быть успешным, но возможно в другие сезоны.

Расщепление потомства самок гиemosистенс на морфы, различающиеся периодами активности (иначе, на сезонные морфы), в значительной мере предопределяет временную (сезонную) структуру популяции хермеса на пихте. Коррекция сезонной стратегии развития изучаемого вида на вторичном хозяине достигается варьированием периодов активности морфы эстивосистенс.

Список литературы

- Горячева В.И., Хвесько О.И. К биологии пихтово - елового хермеса (*Aphrastasia pectinatae* Chol.) // Фауна и экология насекомых Белоруссии. - Минск, 1979. - С.39-43
- Дмитриев Г.В. Вредные насекомые и клещи парковых насаждений Украины // Зоол. журн. - 1959. - Т.38, вып.6. - С.846-859.

- Дмитриев Г.В. Хермесы (*Phylloxeridae*, *Homoptera*) в искусственных насаждениях Украины // Энтомол. обозрение. - 1960. - Т.39, вып.3. - С.529-544.
- Дмитриев Г.В. Семейство хермесы - *Adelgidae* // Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений. - Киев: Урожай, 1987. - Т.1. - С.178-190.
- Ивановская О.И. Тли Западной Сибири. - Новосибирск: Наука, 1977. - Т.1. - 272 с.
- Криволицкая Г.О., Ивановская - Шубина О.И. Фауна тлей (*Homoptera*, *Aphidoidea*) Курильских островов//Энтомофауна Курильских островов, полуострова Камчатки, Магаданской области. -М.-Л.: Наука, 1966. - С.17-23.
- Попова А.А. Типы приспособлений тлей к питанию на кормовых растениях. - Л.: Наука, 1967. - 291 с.
- Гупайс А.А. Дендрофильные тли в парках Латвии. - Рига: АН Латвийской ССР, 1961. - 252 с.
- Холодковский Н.А. Хермесы, вредящие хвойным деревьям. - -Прг.: Деп.земледел., 1915. - 89 с.
- Borner C., Heinze K. *Aphidina - Aphidoidea* // Handbuch der Pflanzenkrankheiten. - Berlin, 1957. - Bd.3. - S.323-354.
- Steffan A.W. Unterordnung *Aphidina*, Blattläuse//Die Forstschedlinge Europas. - Hamburg und Berlin: Verlag Paul Parey, 1972. - Bd.1. - S.184-279.
- Szelegeiwicz H. *Mszyce Aphidoidea* Katalog Fauny Polsky. Warszawa, 1968. - N.21(4). - 361 s.

*Дендрологический парк "Александрия",
Белая Церковь*

G.I.DRAGAN

DER GENERATIONSZYKLUS VON *APHRASTASIA PECTINATAE* CHOL. (ADELGIDAE, HOMOPTERA)

*Der dendrologische Park "Alexandria",
Belaja Cerkow*

ZUSAMMENFASSUNG

In Rahmen meinen Untersuchungen, ich stellte fest, das sich der gesamte Generationszyklus von *A.pectinatae Chol.* über zwei Jahre erstreckt und sowohl fünf als auch sechs Generationen besteht.

Im letzten Fall er besitzt die folgenden Generationen: Fundatrix, Alata migrans, Aestivosistens, Hiemosistens, Sexupara, Sexualis.

So kann hier erstmals über eine Entdeckung einer neuen Morphe Aestivosistens berichtet werden. Die Aestivosistens entwickeln sich erst nach der Sommerruheperiode, die 35 - 40 Tagen dauern.