

УДК 595.752.2-15:591.16

© 2002 г. И. Т. ПОКОЗИЙ, Г. И. ДРАГАН

## НЕКОТОРЫЕ ОСОБЕННОСТИ ПРЕДИАПАУЗНОГО ПЕРИОДА У ЛОЖНООСНОВАТЕЛЬНИЦ *ADELGES TARDUS* DREYF. (НОМОПТЕРА: ADELGIDAE)

Поздний еловый хермес (*Adelges tardus* Dreyf.) встречается в Украине повсеместно, исключая южные степи, и является одним из основных вредителей ели в декоративных насаждениях (Дмитриев, 1960, 1969). Создание эффективной системы защитных мер, направленных на уменьшение ущерба от деятельности данного фитофага, наталкивается на недостаточность знаний его биологии, и в частности, особенностей онтогенеза. До настоящего времени к числу наименее изученных относился начальный период постэмбрионального развития ложноосновательниц – одной из двух партеногенетических форм особей, развивающихся в неполном (одногодичном) жизненном цикле насекомого на ели.

Своеобразие постэмбрионального развития ложноосновательниц у изучаемого вида, как и у большинства других видов хермесов, заключается в том, что переход личинок первого возраста в следующий возраст возможен только после прохождения ими зимней диапаузы на почках кормового растения. Однако, до заселения почек и ухода в диапаузу, ложноосновательницы некоторое время остаются на хвое, то есть там где они отродились из яиц, отложенных крылатыми расселительницами (второй формой особей, развивающихся в жизненном цикле хермеса). Большинство авторов в своих работах, посвященных позднему еловому хермесу, либо опускали описание этого периода жизни ложноосновательниц (Холодковский, 1915; Börner, Heinze, 1957; Steffan, 1972), либо ограничивали его характеристику немногими замечаниями (Gaumont, 1954; Baurant, 1966). Несколько больше известно об особенностях заселения ложноосновательницами почек, но и эти данные являются очень неполными. В целом, период онтогенеза ложноосновательниц позднего елового хермеса, начинающегося с момента отрождения личинок и заканчивающихся их уходом в диапаузу (преддиапаузный период), содержит в себе немало интересных и важных проблем и нуждается в тщательном изучении.

Настоящая работа выполнена в рамках общей темы «Хермесы Центральной Лесостепи Украины», которая ведется начиная с 1981 г. Она основана на материалах, собранных в дендропарке «Александрия» (г. Белая Церковь), Центральном ботаническом саду НАН Украины (г. Киев), а также декоративных насаждениях ряда населенных пунктов центральной части Украины.

Отрождение личинок ложноосновательницам из яиц, отложенных расселительницами, происходит обычно в начале–середине сентября. После отрождения личинки держатся на хвое, ползая по ней или подолгу фиксируясь на одном месте. В последнем случае личинки погружают свои колющие щетинки в хвою, используя для этого находящиеся на ней устьица. В конце октября–начале ноября ложноосновательницы покидают хвою и в течение очень короткого промежутка времени, исчисляемого несколькими сутками, перебираются на почки.

Распределение личинок ложноосновательниц в кроне ели имеет характерные особенности. У взрослых деревьев они заселяют, как правило, почки нижнего яруса, причем у одиночных или растущих редкими группками елей – участки преимущественно северных или северо-западных экспозиций. В тесно стоящем древостое приуроченность к определенным сторонам света становится не такой выраженной или не проявляется вовсе. На молодых деревьях ели, заселяемых поздним еловым хермесом в виде исключения, ложноосновательницами может осваиваться весь объем кроны. При этом личинки чаще всего поселяются на боковых почках. Пересадки их на сильные центральные почки почти всегда оканчивались неудачно: личинки либо не заселяли их, либо, когда это все же происходило, не могли на них развиваться и погибали. В природных условиях заселение центральных почек успешно осуществлялось только в нижних частях кроны средне- и старовозрастных деревьев, где, как известно, ростовые процессы ослаблены. По-видимому, в связи с невозможностью питания на почках с сильными ростовыми потенциями состоит и тяготение личинок ложноосновательниц позднего елового хермеса к слабее освещенным участкам кроны, которые не отличаются интенсивным ростом.

После отыскания почки, личинки не сразу погружаются в диапаузу. Они прокалывают колючими щетинками покровные чешуи почки и начинают проталкивать их по межклетникам к её основанию. Движение щетинок, которые по длине в несколько раз превышают длину тела личинок, хорошо видны на срезах тканей почки по оставляемому следу – слонному чехлику. Эти следы имеют многочисленные разветвления, что указывает на активный поиск ложноосновательницей совершенно определенных питающих тканей. Ими, очевидно, являются зачатки хвоинок у основных почек, где чаще всего оказываются колющие щетинки хермеса перед началом весеннего сезона. Иногда гистотропная

специфичность личинок ложноосновательниц по каким-то причинам нарушалась и окончания их ротового аппарата оказывались в других местах, – например, в живых тканях кроющих чешуй почки. Почти во всех подобных случаях личинки хотя и могли успешно переносить зимовку, но вскоре после пробуждения погибали.

Уход ложноосновательниц в диапаузу, по-видимому, происходит сразу после завершения поисковой пищевой активности личинок (их «укалывательной» активности). Это становится заметным по прекращению характерных движений тела и ног личинок, которые сопровождают каждое перемещение колющих щетинок внутри почки (ложноосновательницы как бы вбуравливаются своим ротовым аппаратом в почку).

Можно заметить, что преддиапаузный период у ложноосновательниц позднего елового хермеса разделяется на 3 этапа, различных по специальной приуроченности и биологическому содержанию.

Первый этап преддиапаузного периода ложноосновательницы проводят на хвое (большей частью в неподвижном состоянии) и при этом не проявляют какого-либо «интереса» к почкам. В течение следующего этапа они покидают хвою и занимаются поиском на кормовом растении почек, пригодных для заселения. На третьем, заключительном этапе преддиапаузы ложноосновательницы фиксируются на выбранных ими почках. Этот акт включает в себя преодоления личинками механических и, по-видимому, иных барьеров ели, а также отыскание в почках тканей, отвечающих их «пищевому стандарту».

Их перечисленных выше этапов, первый является наиболее продолжительным. Он длится около 1,5–2 месяцев, что, кстати, практически совпадает с данными, полученными Р. Гомоном (Gaumont, 1954) в Западной Европе. Временная протяженность второго, собственно расселительного этапа, составляет всего несколько суток. Наконец, заключительный этап преддиапаузного периода занимает по времени промежуточное положение между ними и длится, по-видимому, не более 10–15 суток.

Рассматривая доленое участие каждого из этапов в общей продолжительности преддиапаузного периода, нельзя не заметить явное доминирование первого из них, приуроченного к хвое. Биологическая интерпретация данного этапа вызывает известные сложности. В частности, его связь с процессами расселения и добывания пищи не выглядит такой очевидной, как у двух других этапов преддиапаузного периода. Так, на начальном этапе преддиапаузы личинки ложноосновательниц, перемещаясь по хвое, определенным образом рассредоточиваются на кормовом растении. Однако, однозначно трактовать это событие как расселение вряд ли целесообразно, поскольку уже на следующем этапе преддиапаузного периода их положение в кроне меняется. Точно так же можно было бы предположить, что находясь столь долгое время на хвое, ложноосновательницы вступают в трофические отношения со своим кормовым растением. На деле это оказывается не совсем так. Хотя они и проникают своим ротовым аппаратом внутрь хвоинок, но при этом не обнаруживаются признаков, которые свидетельствовали бы о приеме и ассимиляции ими пищи: личинки периодически не выделяют продуктов обмена веществ, не растут и не развиваются в следующий возраст.

Основываясь на приведенных выше фактах и их обсуждении, уместно поставить следующие вопросы: почему личинки ложноосновательниц не заселяют почки ели сразу после своего отрождения? какими факторами определяется продолжительность преддиапаузного периода вообще и первого его этапа в частности? и, наконец, чем вызвана сама необходимость пребывания ложноосновательниц на хвое?

На наш взгляд, ответы на данные вопросы вероятнее всего можно найти в области взаимоотношений хермеса, как особой жизненной формы (тератогена, по терминологии Э. И. Слепяна, 1973), и кормового растения. Эти отношения очень близки к отношениям, существующим между паразитом и хозяином. Для них крайне важным является совпадение жизненных циклов обоих партнеров, что определяет успешность каждого случая заселения. Численность тератогенов в природе, и таким образом, их эволюционный прогресс оказываются в прямой зависимости от того, в какой мере развития тератогена отвечает последовательным изменениям растений-хозяев в их онтогенезе. Относительно хермесов, многими исследователями неоднократно отмечалось, что между весенним развитием основательниц (ложноосновательниц), распусканием почек ели и их физиологическим состоянием существует достаточно тесная синхронизация (Bischoff, Ewert, Thalenhorst, 1969; Baurant, 1978). По-видимому, подобная синхронизация существует на протяжении всего онтогенеза ложноосновательниц. Есть основание предполагать, что основная роль первого этапа преддиапаузного периода состоит в устранении расхождений, возникших между развитием хермеса и его растения-хозяина вследствие более раннего появления в природе диапаузирующей формы тератогена (каковой является ложноосновательница) по сравнению с наступлением физиологического покоя у почек ели.

В самом деле, личинки ложноосновательниц появляются на ели в сентябре и, очевидно, потенциально готовы к заселению почек и уходу в диапаузу тотчас же после отрождения или, во всяком случае, у них не было серьезных препятствий приобрести такую особенность в процессе длительной эволюции. Здесь необходимо заметить, что в течение преддиапаузного периода у личинок ложноосновательниц не появляется каких-либо новых морфологических приспособлений и не изменяется общий уровень организации. В то же время, развитие вегетативного побега (почки) у ели к этому времени ещё не заканчивается. В сентябре–октябре происходит заложение охвоенной части, которое завершается до конца вегетативного сезона (Скупченко, 1985). Этот этап в цикле развития побега характеризуется

активностью апикальной и латеральной меристем и образованием ярусов зачатков хвои. Вполне понятно, что вторжение тератогена в эти процессы может привести к серьёзным нарушениям морфогенеза у растения или даже гибели почки, что повлечет за собой гибель и самого хермеса. Такая возможность вполне реальна, поскольку личинки ложноосновательниц выделяют в растительные ткани секреты слюнных желез, которые могут диффундировать через тонкие стенки меристемы и нарушать ход митозов. Кроме того, при движении колющих щетинок в тканях меристемы, находящейся в активном состоянии, нарушаются межклеточные связи. Все это несет угрозу нормальному протеканию процессов роста и дифференцирования в почках ели. С другой стороны, для ложноосновательниц жизненной необходимостью является отыскание в почке качественно особых клеток и тканей, которыми они будут питаться весной следующего года. При активно идущих формообразовательных процессах в почке правильная ориентация хермеса в топографии ткани, естественно, затрудняется или становится невозможной. Да и сами зачатки хвоинок, в которых располагаются колющие щетинки ложноосновательниц, как уже указывалось выше, появляются только в сентябре–октябре. К этому следует добавить, что внедрение тератогена в почки в фазе их покоя, очевидно, позволяет ему избежать проявления защитных реакций со стороны растения-хозяина и успешно преодолеть его иммунологические барьеры.

По-видимому, из-за этих, или, возможно, ещё каких-то не указанных нами причин, связанных с физиологическим состоянием ели, заселение ложноосновательницами почек отодвигается на период, когда они переходят в фазу покоя. Поскольку это так, становится очевидной необходимость появления у ложноосновательниц дополнительной, промежуточной стадии, где бы проходила часть их онтогенеза, до восстановления синхронности в работе биологических часов тератогена и растения-хозяина. Хвоя как нельзя лучше подходит для этой роли. Как известно, одной из главных проблем жизни членистоногих в открытой воздушной среде, в условиях постоянного дефицита влаги, является развитие приспособлений к предохранению от потерь влаги и получения её извне (Гиляров, 1970). Несомненно с аналогичными задачами сталкиваются и ложноосновательницы, которые в преддиapaузный период довольно слабо защищены от иссушения из-за отсутствия воскового опушения. В слое же воздуха, непосредственно прилегающем к поверхности хвои, насыщенном водяными парами вследствие транспирации, потери влаги личинками, очевидно, сокращаются. К тому же, хвоя достаточно точно отражает физиологическое состояние всего растения и через изменение её биохимических свойств хермес может «отслеживать» переломные, ключевые моменты в его онтогенезе, в том числе, переход в фазу физиологического покоя. На такую возможность указывают исследования Р. Борана (Bourant, 1978), который выявил зависимость между изменением осмотического давления клеток хвои ели и поведением ложноосновательниц позднего елового хермеса. Им установлено, что в конце октября с окончанием вегетации у ели, осмотическое давление клеток хвои, бывшее до этого низким, начинает повышаться и ложноосновательницы покидают хвою и перемещаются на почки. Правда, по мнению данного автора, личинки ложноосновательниц находятся на хвое очень непродолжительное время. Надо полагать, что изменение осмотического давления растительных клеток играет в этом случае роль сигнального фактора, инициирующего смену стадии у ложноосновательниц. Однако, как показали наши исследования, закономерная смена стадии у личинок хермеса в течение преддиapaузного периода может нарушаться. Часть личинок не покидают хвою, а остаются на ней зимовать. Все они погибают во время зимовки или сразу после её окончания. Следует подчеркнуть, что довольно значительная смертность личинок ложноосновательниц отмечается и на первом этапе преддиapaузного периода, когда они находятся на хвое.

Таким образом, проведенными исследованиями установлено, что на протяжении первых двух этапов преддиapaузного периода личинки ложноосновательниц сохраняют способность к передвижениям и в течение всего данного периода поддерживают в функциональном состоянии системы органов, участвующих в выполнении задач, связанных с добыванием пищи, а также воспринимают и определенным образом реагируют на внешние сигналы. Все это свидетельствует о сравнительно высоком уровне обменных процессов, протекающих в организме ложноосновательниц в данное время, а следовательно о том, что их устойчивость к стрессовым ситуациям, пессимальным факторам среды (включая инсектициды) понижена (устойчивость организма к неблагоприятным воздействиям среды является функцией интенсивности его метаболизма (Ушатинская, 1957)). Данное обстоятельство позволяет надеяться, что использование инсектицидов против личинок ложноосновательниц в преддиapaузный период, и особенно на первом его этапе, может быть весьма успешным. Однако по сравнению с весенней обработкой, обычно практикуемой в Украине в декоративных насаждениях, применение инсектицидов против позднего елового хермеса в осенний период имеет следующие преимущества:

- 1) на первых двух этапах преддиapaузы ложноосновательницы совершенно лишены защитного воскового опушения и поэтому менее устойчивы к контактному действию инсектицидов;
- 2) при осенней обработке можно значительно варьировать сроки её проведения (весной такие возможности гораздо более ограничены);
- 3) позднеосенняя обработка наносит меньший ущерб окружающей среде (активная деятельность многих энтомофагов и других элементов зооценоза в это время уже прекращается).

В интегрированной системе защиты ели от позднего елового хермеса, по-видимому, могут быть использованы и этологические особенности личинок ложноосновательниц. Исследования показали, что реализация пищедобывающего поведения последних в ходе преддиapaузного периода не всегда бывает эффективной и многие нарушения «нормы реакции» у ложноосновательниц (изменение гистотропной специфичности, зимовка на хвое и др.), вероятно, в большой степени связаны с определёнными свойствами кормового растения. Углубление исследования в этой области позволит, во-первых, выяснить данные свойства, во-вторых, целенаправленно проводить поиск в природе растений, обладающих подобными свойствами и, наконец, по возможности различными способами усиливать их.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Гиляров М. С. Закономерности приспособлений членистоногих к жизни на суше. – М.: Наука, 1970. – 276 с.  
Дмитриев Г. В. Хермеса (Homoptera, Phylloxeridae) в искусственных насаждениях Украины // Энтомол. обозрение. – 1960. – Т. XXXIX, вып. 3. – С. 529–544.  
Дмитриев Г. В. Основы защиты зеленых насаждений от вредных членистоногих. – К.: Урожай, 1969. – 410 с.  
Скупченко В. Б. Органогенез вегетативных и репродуктивных структур ели. – Л.: Наука, 1985. – 80 с.  
Слепян Э. И. Патологические новообразования и их возбудители у растений. Галлогенез и паразитарный тератогенез. – Л.: Наука, 1973. – 512 с.  
Ушатинская Р. С. Основы холодостойкости насекомых. – М.: Изд-во АН СССР, 1957. – 314 с.  
Холодковский Н. А. Хермеса, вредящие хвойным деревьям. – Петроград: Деп. Земледелия, 1915. – 90 с.  
Bischoff M., Ewert S., Thalenhorst W. Untersuchungen über die Abhängigkeit der Befallsstärke der Gallenlaus *Sacchiphantes abietis* (L.) vom Austreibetyp der Fichte // Z. angew. Entomol. – 1969. – Bd. 64, Hf. 1. – S. 65–85.  
Baurant R. Quelques considérations sur le problème du Chermes de l'Épicéa: l'hiber natin en rapport avec application des insecticides // C. r. 18 Symp. Int. Phytopharm. et Phyt., Gand, 3 mai 1966. – Gand, 1966. – P. 769–779.  
Baurant R. Le Chermes de l'épicéa: relations entre l'insecte et son hôte principal // Bull. rech. agron. Gembloux. – 1978. – Vol. 13, № 1. – P. 3–12.  
Börner C., Heinze K. Aphidina – Aphidinea // Handbuch der Pflanzenkrankheiten. – Berlin; Hamburg: Lief, 1957. – Bd. V, Hf. 4. – S. 1–402.  
Gaumont M. R. Le modalités de la piqure chez les larves primaires de quelques Chermesidae (= Adelgidae) pendant la diapause // C. r. Acad. sci. – 1954. – Vol. 258, № 1. – P. 730–732.  
Steffan A. W. Unterordnung Aphidina, Blattläuse // Die Forstschädlinge Europas. – Berlin; Hamburg: Verlag Paul Parey, 1972. – Bd. 1. – S. 184–279.

Національний аграрний університет, з. Київ

Поступила 23.02.2001

UDC 595.752.2-15:591.16

I. T. POKOZY, G. I. DRAGAN

### SOME PECULIARITIES OF PREDIAPAUSE PERIOD OF THE PSEUDOFUNDATRICES OF *ADELGES TARDUS* DREYF. (HOMOPTERA: ADELGIDAE)

National Agrarian University, Kiev

#### SUMMARY

A prediapause period of the pseudofundatrices of *Adelges tardus* was investigated. It was found that it contains three stages and continues about two months, from September to the end of October. During a prediapause period, the pseudofundatrices change their location on the host plant. At first, they temporarily settle on needles. Then they leave needles, settle on buds, and found feeding place into theirs. After that, the pseudofundatrices go into diapause. During prediapause period, it is getting over dissention between life cycle of *Adelges tardus* and seasonal development of spruce-tree. Probably, the change of location of the pseudofundatrices on the host plant is controlled by biochemical conditions of needles. Results presented can be used for integrated adelgid control program.

13 refs.