

Г. Х. Шапошников

СПЕЦИФИЧНОСТЬ И ВОЗНИКНОВЕНИЕ АДАПТАЦИЙ К НОВЫМ ХОЗЯЕВАМ У ТЛЕЙ (НОМОПТЕРА, АРНИДОИДЕА) В ПРОЦЕССЕ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА (ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ)

[G. CH. SHAPOSHNIKOV. SPECIFICITY AND APPEARANCE OF ADAPTATIONS
TO NEW HOSTS IN APHIDS DURING THE PROCESS OF THE NATURAL SELECTION]

Большинство тлей узко специфично к своим хозяевам — встречается на одном роде или даже виде растения.¹ Специфичность обусловлена разными причинами, например приспособленностью тлей к определенному характеру поверхности, с чем связано строение ног и хоботка (Мордвилко, 1901, 1934). Но главное, что определяет специфичность тлей, — это их пищевая специализация, на значение которой указывалось многими авторами (Мордвилко, 1921; Börner, 1952; Штейнберг, 1955, и др.). Специфичность тлей весьма постоянна и издавна служит важным критерием для различения близких видов.

Несмотря на узкую специфичность, у тлей как в филогенезе, так и в онтогенезе широко распространено явление смены хозяев; причем часто тли переходили или переходят на новых хозяев, систематически и экологически далеких от прежних.

Со сменой хозяев тесно связаны проблемы формо- и видообразования и устойчивости растений. Поэтому изучение условий возникновения адаптаций к новым хозяевам у узко специфичных видов и в связи с этим изменения их специфичности представляют широкий интерес тем более, что названные проблемы не разработаны не только в группе тлей, но и вообще в отношении насекомых фитофагов. К сожалению, сделано еще очень мало попыток получить у насекомых экспериментальные адаптации к новым растениям, причем наиболее, пожалуй, интересные опыты (Кожанчиков, 1941, 1958; Смирнов и Чувахина, 1953) не доведены до конца, не прослежены на большом числе поколений.

Отправным пунктом в настоящем исследовании послужили взгляды Е. Н. Павловского (1946) о становлении организма хозяином паразита, приложенные к тлям (Шапошников, 1951, 1955).

Е. Н. Павловский показал, что в природе существуют *потенциальные хозяева*, т. е. организмы, по своим морфо-физиологическим и биохимическим особенностям пригодные для прохождения на них или в них жизненного цикла *многоядного* паразита, но не являющиеся его хозяевами. Для того чтобы потенциальный хозяин стал фактическим, необходимо благоприятное сочетание биоценотических и экологических факторов, обеспечивающих встречу паразита с хозяином в обстановке, способствующей

¹ Под специфичностью паразитов понимается их способность (потенциальная возможность) жить на определенном круге хозяев. Проявляется она во встречаемости, которая всегда уже, чем специфичность (Быховский, 1957).

щей опосредованию. При переходе на потенциального хозяина паразиту нет нужды адаптироваться к нему, чтобы иметь возможность жить, поскольку новая среда обитания случайно оказывается уже вполне пригодной. Это случайное благоприятное совмещение возникших независимо друг от друга особенностей паразита и хозяина служит материалом для дальнейшей эволюции.

Исследуемые объекты, как и большинство других видов тлей, узко специфичны к своим хозяевам и справедливо могут быть отнесены к группе монофагов. Мало вероятно ожидать у них потенциальных хозяев, заранее пригодных для заселения. Очевидно, чтобы опосредовать нового хозяина тли должны адаптироваться к новой среде. Поэтому в понятие «потенциальный хозяин» в настоящей статье включаются и те растения, которые хотя заранее и непригодны, но при известных условиях могут быть освоены в качестве нового хозяина.

Е. Н. Павловский основное внимание уделяет пригодности хозяев для освоения их паразитами, причем многоядными. В настоящем же исследовании, наряду с пригодностью хозяев для освоения их паразитами, в равной мере изучалась и пригодность паразитов к освоению новых хозяев, причем паразитов одноядных.

Настоящая работа является вторым звеном в предпринятом автором изучении явления смены хозяев у тлей, его причин и становления (Шапошников, 1959) и его роли в эволюции тлей.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Объектами исследования служили близкие формы двудомных тлей из подрода *Dysaphis* CB, s. str. Наблюдения и опыты над ними проводились в 1954—1957 гг. на хуторе Шунтук в районе города Майкопа в предгорьях Сев. Кавказа и затем продолжены в Ленинграде в 1958 г.

В районе Майкопа тли с первичного хозяина (*Malus orientalis* Uglitz., *M. domestica* Borkh.) мигрируют: *Dysaphis anthrisci majkopica* Shap., subsp. n.¹ на *Anthriscus nemorosa* MB., *D. anthrisci chaerophyllina* Shap. на *Chaerophyllum maculatum* Willd., *D. brachycyclica* Shap., sp. n.² на *Chaerophyllum bulbosum* L., *D. radicola* Mordv. на *Rumex obtusifolius* L., *R. crispus* L. и *R. stenophyllus* Ldb.

Более полная характеристика объектов, а также общие вопросы методики изложены в работе, тематически предшествующей этой (Шапошников, 1959).

Смирновым и Чувахиной (1952) для осуществления перехода тли на нового, ранее непригодного хозяина применялся метод посуточного чередования двух кормовых растений — старого хозяина, благоприятного для культуры тлей, и нового, непригодного. В настоящем исследовании применялся метод поисков случайных благоприятных сочетаний индивидуальных особенностей паразита и осваиваемого им нового хозяина и лишь в ничтожной степени дополнялся методом чередования.

Все основные опыты велись на чистых культурах тлей, т. е. на изолированных клонах (на потомках одной основательницы).

Мигрантам одного клона (как правило, 10 особям) представлялась возможность выбирать подходящее для них растение из полного набора вторичных хозяев, растущих в одном вазоне: *Anthriscus nemorosa*, *Chaerophyllum maculatum*, *Ch. bulbosum* и

¹ От других подвидов (*anthrisci* CB, s. str., *chaerophyllina* Shap., *bunii* Shap.) отличается более длинными трубочками (0.21—0.37 мм), длина которых в 4.5—6.2 раза превышает их поперечник в средней части, длинным концевым члеником хоботка (0.163—0.192 мм), в 1.34—1.57 раза превышающим длину 2-го членика задней лапки без коготков, и сильной склеротизацией бескрылых девственников (поперечные полосы бывают иногда на всех тергитах тела).

² От близкого вида (*chaerophylli* CB, s. lat.) отличается более короткими волосками (наиболее длинный волосок на III членике усиков 0.026—0.042 мм, равен 1.2—1.9 поперечника этого членика в его узкой части, краевой на III тергите брюшка 0.039—0.055 мм, равен 1.9—2.6 поперечника III членика усиков), присутствием краевых бугорков на VI тергите брюшка и сокращенным жизненным циклом, заканчивающимся летом. От *anthrisci* CB, s. lat. отличается, кроме наличия краевых бугорков на VI тергите брюшка, также и большим количеством волосков (5—9) на VIII тергите брюшка. Экспериментально установлен только факт ремиграции; поэтому миграция этого вида с яблони лишь предполагается.

один из видов *Rumex*. Затем родным сестрам этих тлей (как правило, тоже 10 мигрантам) предлагались только новые хозяева по одному или по четыре растения одного вида в вазоне. Четыре растения одного вида были взяты обязательно из разных стадий, отличных по почвенным и микроклиматическим условиям.

Пересадки тлей 3-го и более поздних поколений со старого хозяина на нового в основных опытах производились в каждом поколении, как правило, по 10 взрослых бескрылых и по 15 личинок 1-го возраста, в дополнительных опытах — обычно в значительном числе, причем нередко по 100 особей, собранных в разных стадиях.

Несколько клонов из числа тех, в которых потомки мигрантов наилучшим образом прижились на новом хозяине, были разделены на ряд повторностей: 3, реже 2 на старом (контроль) и от 3 до 10 на новом хозяине.

В ноябре 1957 г. подопытные тли (партеногенетические неполноциклые линии) были перевезены в Ленинград, где продолжали размножаться на завезенных *Ch. maculatum* и *Anthriscus nemorosa* MB.; 23 VI 1958 *A. nemorosa* был заменен ленинградским *A. silvestris* Hoff.

Яйца, полученные в 1957 г. в результате спаривания тлей под изоляторами (нормальные полноциклые линии), хранились в холодильнике в пробирках, заткнутых свежим мхом (*Sphagnum*). Основательницы, отродившиеся из этих яиц на яблонях под изоляторами на экспериментальном участке в Ленинграде, дали мигрантов, которые также были использованы в опытах.

§ 1. Встречаемость тлей в природе. В районе Майкопа тли на первичном и вторичном хозяевах распределялись следующим образом.

	Из 91 клона, изолированного на яблонях, составляют:	Вторичный хозяин заселен на:
<i>a. majkopica</i>	66.7 %	15.5 %
<i>a. chaerophyllina</i>	28.4 %	8.6 %
<i>radicola</i>	4.9 %	27.6 % ¹
<i>brachycyclica</i>	0.0 %	36.7 % ¹

В различных экологических и биоценологических условиях, в частности в смешанных травостоях, состоящих из зарослей *Ch. maculatum*, *Ch. bulbosum* и *Anthriscus*, осмотрено много сотен особей вторичных хозяев этих тлей. Колонии тлей собраны с 88 особей *Anthriscus*, с 83 особей *Ch. maculatum*, со 191 особи *Ch. bulbosum* и с 63 особей *Rumex*. Однако ни одного случая нахождения тлей на чужом хозяине, на несвойственном для них виде растения не обнаружено.

Вместе с тем рядом исследователей зарегистрированы в природе вполне достоверные факты более или менее длительной колонизации узко специфичными видами тлей несвойственных им растений (Hille Ris Lambers, 1938—1953; Шапошников, 1951; Börner, 1952; Божко, 1953; Wood-Baker, 1953, и др.).

На яблонях *a. majkopica* преобладал обычно в «своей» стадии, т. е. вблизи зарослей *Anthriscus*, *a. chaerophyllina* — вблизи зарослей *Ch. maculatum*, но нередко та или иная форма встречалась на яблоне в «чужой» стадии.

Наблюдения за многими деревьями как *Malus orientalis*, так и *M. domestica*, в течение четырех весен показали, что одни из них заселяются тлями из года в год, другие нерегулярно, а третьи совсем не заселяются. Многочисленные опыты с пересадками основательниц убедительно доказывают, что на незаселяемых деревьях вполне возможно нормальное развитие и размножение тлей.

Как правило, не заселяются или очень слабо заселяются деревья, растущие в глубине леса, особенно в густых зарослях; сильнее и чаще

¹ Большая заселенность вторичного хозяина при слабой заселенности первичного объясняется главным образом наличием у *radicola* и *brachycyclica* большого количества расселительниц в 4-м и последующих поколениях.

бывают заселены деревья на опушках и наиболее интенсивно — одиночно стоящие деревья. В большей степени заселяются старые деревья с корявой корой, в меньшей — молодые деревца.

§ 2. Специфичность тлей в опытах. Объем статьи не позволяет привести данные по всем четырем изучаемым формам тлей. Поэтому приходится ограничиться лишь *a. majkopica* и *a. chaerophyllina* (табл. 1 и 2) и общими выводами.

1. В условиях опыта тли питались и размножались на новых, несвойственных данной форме хозяевах. Так, на *Ch. bulbosum* *a. majkopica* из 123 опытов питался в 49 и размножался в 41, а *a. chaerophyllina* питался и размножался во всех 45 опытах. На *Rumex* *a. majkopica* из 86 опытов питался в 13 и размножался в 7, а *a. chaerophyllina* из 43 опытов питался в 15 и размножался в 13 опытах.

2. В то же время *a. majkopica* ни в одном из 159 опытов не размножался и лишь в 10 опытах питался на *Ch. maculatum*. А *a. chaerophyllina* лишь в 9 опытах из 96 питался и в 4 опытах размножался в течение короткого времени на *Anthriscus*. На этих двух растениях не размножались также *brachycyclica* и *radicola*.

3. Тли питались и размножались на новых хозяевах при отсутствии старого хозяина чаще, чем при его присутствии; при наличии нескольких особей нового хозяина (возможность выбора) чаще, чем при наличии одной особи.

4. Мигранты по сравнению с тлями последующих 3-го и 4-го поколений, а тли этих поколений, в свою очередь по сравнению с тлями более поздних поколений, в общем, в большем числе случаев питались и размножались на чужих хозяевах. И это несмотря на то, что в опытах с тлями поздних поколений применялись смеси из большого числа особей, взятых из разных клонов, что вообще увеличивает шансы перехода на нового хозяина.

§ 3. Получение пищевой настройки к новому малопригодному растению у *D. a. chaerophyllina* Shap. В опытах *a. chaerophyllina* на чужом хозяине, *Ch. bulbosum*, питался и размножался всегда, даже при наличии своего хозяина (§ 2). В природе же даже в смешанных травостоях с преобладанием чужого хозяина встречался только на своем (§ 1).

В опытах с клоном 0203 13 V 10 мигрантов пересажены на набор вторичных хозяев, где тли прижились на *Ch. maculatum* и затем в 2—4 повторностях (контроль) размножались на этом растении до осени 1958 г., дав 47 поколений.

8 VI 15 бескрылых 4-го поколения пересажены из контроля на *Ch. bulbosum*, где тли размножались в 3—5 повторностях. С целью сохранения линии тли пересаживались затем с одной особи *Ch. bulbosum* на другую в общей сложности 21 раз. До 8-го поколения включительно жизнеспособность¹ тлей была неустойчивой главным образом за счет резких колебаний смертности, но затем выправилась. Последняя особь *Ch. bulbosum* (однолетник) в опыте погибла 26 VIII и вместе с ней тли 11—12-го поколений.

В ряде поколений тли пересаживались с *Ch. maculatum* на *Ch. bulbosum* и наоборот, и во всех случаях приживались (табл. 3).

Таким образом, после 4 поколений, прожитых на новом хозяине (*Ch. bulbosum*), тли *a. chaerophyllina* вполне освоили его, однако даже после 8 поколений не потеряли способности жить на своем старом хозяине (*Ch. maculatum*).

¹ Под жизнеспособностью понимается совокупность таких понятий, как выживаемость, плодovitость, темпы роста и развития, т. е. всего того, что влияет на рост численности. Понижение жизнеспособности, как правило, сопровождается уменьшением размеров и веса тлей, и наоборот.

Результаты пересадок тлей *Dysaphis anthrisci majkopica* Shar. на несвойственные для него растения

Растения-хозяева	Тли	Мигранты					Бескрылые и личинки 3—4-го поколений					Бескрылые и личинки 5—12-го поколений				
		число проделанных опытов	число использованных клонов	число опытов (в %), в которых тли			число проделанных опытов	число использованных клонов	число опытов (в %), в которых тли:			число проделанных опытов	число использованных клонов ¹	число опытов (в %), в которых тли:		
				питались	также и размножались	размножались в свою очередь и их потомство			питались	также и размножались	размножались в свою очередь и их потомство			питались	также и размножались	размножались в свою очередь и их потомство
Ch. bulbosum	В наборе	31	31	51.6	38.7	9.7	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Отдельно одна особь	15	14	60	46.6	26.6	25	24	28	24	8	41	16	14.6	12.2	2.6
	Отдельно четыре особи	6	6	100	100	83.3	5	5	100	100	20	—	—	—	—	—
Ch. maculatum	В наборе	42	42	4.8	0	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Отдельно одна особь	24	14	0	0	0	54	40	11.1	0	0	28	14	3.6	0	0
	Отдельно четыре особи	10	10	10	0	0	1	1	0	0	0	—	—	—	—	—
Rumex	В наборе	39	39	10.2	7.7	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Отдельно одна особь	2	1	0	0	0	34	34	8.8	5.9	5.9	6	4	33.3	0	0
	Отдельно четыре особи	3	3	66.6	33.3	33.3	2	2	100	50	0	—	—	—	—	—

¹ Здесь за клоны приняты также колонии тлей, взятые из природы с отдельных растений.

Таблица 2

Результаты пересадок тлей *Dysaphis anthrisci chaerophyllina* Shap. на несвойственные для него растения

Растения-хозяева	Тли	Мигранты					Бескрылые и личинки 3—4-го поколений					Бескрылые и личинки 5—12-го поколений				
		число проделанных опытов	число использованных клонов	число опытов (в %), в которых тли:			число проделанных опытов	число использованных клонов	число опытов (в %), в которых тли:			число проделанных опытов	число использованных клонов ²	Число опытов (в %), в которых тли:		
				питались	также и размножались	размножались в свою очередь и их потомство			питались	также и размножались	размножались в свою очередь и их потомство			питались	также и размножались	размножались в свою очередь и их потомство
Ch. bulbosum	В наборе	32	29	100	100	— ¹	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Отдельно одна особь	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	13	15	100	100	77
Anthriscus	В наборе	27	27	3.7	3.7	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Отдельно одна особь	18	9	16.6	11.1	0	37	27	2.7	0	0	10	2	20	0	0
	Отдельно четыре особи	4	4	50	25	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Rumex	В наборе	26	26	7.7	7.7	0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
	Отдельно одна особь	1	1	100	100	0	28	26	7.1	3.6	0	1	1	100	0	0
	Отдельно четыре особи	11	8	81.8	81.8	0	2	2	100	100	0	—	—	—	—	—

¹ На Ch. bulbosum дальнейшая судьба потомства мигрантов прослежена лишь в одном клоне (№ 0203), в котором тли успешно размножались.

² Здесь за клоны приняты также колонии тлей, взятые из природы с отдельных растений.

§ 4. Получение адаптации к новому, ранее непригодному растению у *D. a. majkopica* Shar. Из опытов с пересадками выяснено, что *Ch. maculatum* для *a. majkopica* не пригоден в качестве хозяина: тли ни в одном случае не размножались и лишь в немногих случаях питались на этом растении. В то же время *Ch. bulbosum* по крайней мере в течение некоторого времени может служить хозяином (§ 2), о чем свидетельствуют также и специальные опыты с клонами 3812×3823 (1955), 0186 (1956), 0195, 0197 и 0205 (1957), в которых тли дали ряд поколений на этом растении.

В опытах с клоном 0197 19 V 13 мигрантов пересажены на набор вторичных хозяев, где они прижились на *Anthriscus*. Затем тли размножались на этом растении в двух повторностях (контроль) до осени 1958 г.

21 V 9 мигрантов (родные сестры контрольных) пересажены на 4 особи *Ch. bulbosum*. Тли прижились сначала на двух, потом только на одном растении. С 6 VI тли воспитывались сначала в 3 повторностях, затем до 8. Тли 40 раз пересаживались на новые растения *Ch. bulbosum*, предоставляемые по одной, две или три особи одновременно. В 1-й и 5-й повторностях тли пересаживались на сутки на *Anthriscus* для восстановления иссякающих жизненных сил. До 7-го поколения включительно жизнеспособность тлей была крайне неустойчивой главным образом за счет частых неожиданно резких колебаний плодovitости и смертности. В связи с окончанием жизненного цикла *Ch. bulbosum* (однолетник), последние отмирающие экземпляры этого растения и живущие на них тли (*brachycyclica*) в природе наблюдались 16 VIII. В лаборатории тли (*a. majkopica*) жили до 20 VIII и погибли в 11-м поколении.

В каждом поколении, начиная с 3—5-го, тли с *Ch. bulbosum* пересаживались на *Ch. maculatum*, а также на *Anthriscus*, и наоборот (табл. 3).

Уже в 5-м и 6-м поколениях тли потеряли способность переходить с *Anthriscus* на *Ch. bulbosum*, что наблюдалось также в опытах с клонами 3812×3823, 0186, 0195, 0205.

До 7-го поколения включительно тли, воспитывавшиеся на *Ch. bulbosum*, легко переходили на *Anthriscus*, что имело место также и в другом аналогичном опыте (клон 0186). Однако, начиная с 8-го (бескрылые) и 11-го поколения (личинки), тли потеряли способность размножаться и даже питаться на *Anthriscus*. На всех тех особях *Anthriscus* (имевших молодые побеги, излюбленные тлями), где не приживались тли, воспитывавшиеся на *Ch. bulbosum*, легко приживались их десятижурдные сестры, пересаженные из контроля с других особей *Anthriscus*.

До 7-го поколения включительно подопытные тли не питались и не размножались на *Ch. maculatum*. В 8—9-м поколениях они оказались способными питаться на этом растении (в клоне 3812×3823 — в 7—8-м поколении), а в 10—11-м также и нормально размножаться.

Таким образом, тли, воспитывавшиеся на *Ch. bulbosum* (посредник), в 10—11-м поколениях перешли на *Ch. maculatum*, на котором они затем нормально размножались в течение более 1 года.

Все попытки перевести *a. majkopica* непосредственно с *Anthriscus* на *Ch. maculatum* были безуспешны (§ 2 и табл. 3), за исключением одного случая. Так, 22 VIII 1958 из 30 личинок 1-го возраста 48-го поколения одна прижилась на дистрофичном растении *Ch. maculatum*, выращенном в лаборатории в Ленинграде из корневищ, присланных из района Майкопа. До 48-го поколения тли в течение 14 месяцев воспитывались в лаборатории при неравномерном режиме температуры и света, причем до 41-го поколения на *Anthriscus nemorosa*, а затем на *A. silvestris*. Вообще следует заметить, что тли после длительного воспитания в лаборатории в Ленинграде значительно чаще стали питаться и в течение некоторого времени размножаться на чужих хозяевах, чем это наблюдалось в первый период воспитания в районе Майкопа в условиях более близких к естественным.

Результаты пересадок тлей *Dysaphis anthrisci majkopica* Shar. (клон 0197) и
В числителе указано число пересаженных, в знаменателе—число прижившихся тл

№ клона	Тли пересажены		Какие особи	1957 г.											
	с	на		июнь			июль			август					
				поколения											
				3	4	5	6	7	8	9	10	11			
0197	Anth-riscus	Ch. bul-bo-sum	Взрослые бескрылые . .	—	$\frac{10}{4}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{10}{0}$	—	—	—		
			Личинки 1-го возраста . .	—	—	$\frac{15}{1}$	$\frac{15}{0}$	$\frac{15}{0}$	$\frac{15}{0}$	$\frac{15}{0}$	$\frac{15}{0}$	—	—		
	Ch. bul-bo-sum	Anthriscus	Взрослые бескрылые . .	$\frac{17}{15}$	$\frac{8}{6}$	$\frac{10}{8}$	$\frac{10}{9}$	$\frac{10}{9}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{10}{0}$		
			Личинки 1-го возраста . .	—	—	$\frac{18}{11}$	$\frac{15}{10}$	$\frac{15}{12}$	$\frac{15}{12}$	$\frac{15}{7}$	$\frac{15}{5}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{10}{0}$
	Ch. bul-bo-sum	Ch. maculatum	Взрослые бескрылые и частью личинки старших возрастов.	—	—	$\frac{20}{0}$	$\frac{7}{0}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{4}{0}$	—	—	$\frac{10}{6}$			
			Личинки разных, главным образом, младших возрастов.	—	—	$\frac{65}{0}$	$\frac{12}{0}$	$\frac{10}{0}$	$\frac{24}{0}$	$\frac{32}{0}$	$\frac{55}{45}$				
	Anth-riscus	Ch. maculatum	Взрослые бескрылые . .	—	—	—	—	—	$\frac{13}{0}$	—	—	$\frac{10}{0}$	$\frac{10}{0}$		
			Личинки 1-го возраста . .	—	—	—	—	—	—	$\frac{10}{0}$	—	—			
	Ch. maculatum	Anthriscus	Взрослые бескрылые . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	$\frac{5}{0}$		
			Личинки 1-го возраста . .	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
0203	Ch. maculatum	Ch. bul-bo-sum	Взрослые бескрылые . .	—	$\frac{15}{11}$	—	$\frac{10}{10}$	$\frac{10}{8}$	$\frac{10}{1}$	$\frac{10}{2}$	—	—			
			Личинки 1-го возраста . .	—	—	—	—	$\frac{15}{8}$	$\frac{15}{2}$	$\frac{15}{5}$	$\frac{15}{7}$	—			

№ клона	Тли пересажены		Какие особи	1957 г.									
	с	на		июнь		июль			август				
				поколения									
				3	4	5	6	7	8	9	10	11	
0203	Ch. bulbosum	Ch. maculatum	Взрослые бескрылые .	—	5 5 5 2 1 5	10 3	—	23 21	—	10 8	—	5 5	
			Личинки 1-го возраста . .	—	—	—	15 2	—	10 15 10 7	15 7	15 10	—	
	Ch. maculatum	Anthriscus	Взрослые бескрылые . .	—	—	—	—	—	12 0	—	15 0	—	
			Личинки 1-го возраста . .	—	—	—	—	—	—	50 0	—	—	
	Ch. bulbosum	Anthriscus	Взрослые бескрылые . .	—	—	—	—	—	—	—	11 10 0 0	10 10 0 0	
			Личинки 1-го возраста . .	—	—	—	—	—	—	—	—	20 10 0 0	

¹ Девственное размножение на вторичных хозяевах не прерывалось с мая 1957

² Девственное размножение на вторичном хозяине после 17-го поколения 1 яйца и развитием основательницы и мигрантов на яблоне (нормальный пол)

Как видно из табл. 4, у *a. majkopica* в связи с освоением нового хозяина изменились плодовитость и скорость развития, приблизившись к таковым другого подвида.

Итак, тли (*a. majkopica*), в результате жизни в течение 8 поколений на мало пригодном растении (*Ch. bulbosum*), адаптировались к нему и одновременно потеряли способность жить на своем старом хозяине (*Anthriscus*) и приобрели способность жить на новом, ранее совершенно непригодном растении (*Ch. maculatum*).

§ 5. Видовая, сортовая и клональная восприимчивость хозяев. Хозяева *a. majkopica* (*Anthriscus*) и *a. chaerophyllina* (*Ch. maculatum*) принадлежат к сем. зонтичных. В то же время в опытах обе формы значительно чаще перешли и чаще и дольше размножались на *Rumex* из сем. гречишных, чем *a. majkopica* на *Ch. maculatum* или *a. chaerophyllina* на *Anthriscus*.¹ Характерно, что на *Ch. maculatum* совершенно не размножался не только *a. majkopica*, но и *brachycyclica*, хозяин которого принадлежит к тому же самому роду растений. Напротив, *Ch. bulbosum* более или менее пригоден как для *a. chaerophyllina*, так и для *a. majkopica*.

¹ Тот факт, что более восприимчивым оказывается растение, систематически далекое от существующего хозяина, не одинок. Так, с деревянистых растений тли переходят на травянистые растения, почти всегда систематически далекие от их первоначальных хозяев; нередко очень близкие виды тлей специализированы на систематически далеких хозяевах; известны случаи временного обитания узко специфичных видов тлей на растениях, систематически далеких от их хозяев.

Таблица 3 (продолжение)

				1958 г. ¹												1958 г. ²	
сентябрь				июнь						август						23-го июля	
тлей																	
12	13	14	15	37	38	39	41	42	43	44	45	47	48	17+6	17+7		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
$\frac{10}{4}$	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
$\frac{10}{0}$	—	—	—	$\frac{10}{0}$	—	—	—	$\frac{10}{0} \frac{10}{0}$	—	—	—	—	—	—	—		
$\frac{10}{0}$	—	—	—	—	$\frac{15}{0}$	—	—	—	$\frac{15}{0} \frac{15}{0}$	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		
—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—		

(искусственная анологическая).

рвано с октября 1957 по июль 1958 г. амфигонным поколением, зимовкой в фазе цикл).

Таким образом, *Rumex* и *Ch. bulbosum*, по сравнению с *Anthriscus* и *Ch. maculatum*, легче осваиваются многими клонами разных видов исследуемых тлей (§ 2) и в этом отношении эти растения можно рассматривать как более или менее *универсально восприимчивые*, а *Anthriscus* и *Ch. maculatum* — как *универсально устойчивые*.

Аналогичные результаты получены также при изучении трех видов тлей из рода *Therioaphis* Walk. (Peters and Painter, 1957). В отношении восьми биотипов виноградной филлоксеры универсально устойчивыми оказались сорта *Cinerea* Arnold, в меньшей степени *Rupestris du Lot* и некоторые другие, а универсально восприимчивыми *Rupestris Geisenheim 187*, *Chass. × Berl. M. G. 41 B* и другие (Gollmick, 1958). Известны виды и сорта растений, универсально восприимчивые или универсально устойчивые не только к разным видам тлей, но и к насекомым из разных групп (Пайнтер, 1953).

Не только виды и сорта, но и отдельные клоны одного и того же вида и даже сорта растения отличаются по их восприимчивости к заселению тлями. Например, из пяти клонов устойчивого сорта люцерны «Lahontan» три оказались высокорезистентными к *Therioaphis maculata* Buckt. — тли гибли на них в течение 48 часов. Тогда как два клона были относительно восприимчивы — тли более или менее нормально размножались на них, хотя в общем значительно хуже, чем на восприимчивых сортах (Howe and Smith, 1957).

Возможно, что в некоторых случаях клональная устойчивость обусловлена выработанным иммунитетом. Так, вегетативное потомство ви-

Таблица 4

Плодовитость и скорость развития тлей на разных растениях

	Плодовитость в сентябре 1957 г.			Средняя скорость развития одного поколения (в сутках)	Число поколений к концу сентября 1958 г.
	максимальная	средняя	средне-суточная		
<i>a. majkopica</i> на <i>Anthriscus</i> (0197)	90	69.7	3.4	9.8	51
<i>a. majkopica</i> на <i>Ch. maculatum</i> (0197)	55	36.6	2.1	10.7	47
<i>a. chaerophyllina</i> на <i>Ch. maculatum</i> (0203)	65	53.1	2.5	10.9	46

ноградных кустов сорта «Серексия», ранее не заражавшихся филлоксерой, при экспериментальной проверке оказалось значительно менее устойчивым, чем вегетативное потомство кустов того же сорта, ранее в течение длительного времени зараженных филлоксерой (Зотов, 1955).

Подобно тому как многоядные паразиты легче, чем одноядные, могут осваивать новых хозяев, так же и универсально восприимчивые растения легче, чем универсально устойчивые, могут приобретать новых паразитов или вообще фитофагов.

§ 6. Индивидуальная восприимчивость хозяев. В опытах на новом хозяине или в природе на старом тли заселяли далеко не все особи растений, концентрируясь лишь на некоторых. На многих особях нового хозяина тли вообще не могли жить, хотя внешне эти растения не отличались от пригодных.

Легче тли приживались на слабых растениях: на только что проросших, еще не окрепших, на выращенных в тепличных условиях, этиолированных, дистрофичных, или на пораженных гнилью (Kennedy, 1951, 1953) или вирусными заболеваниями.

Несомненно, что восприимчивость растений к тлям зависит от их физиологического состояния (Рубцов, 1952; Kennedy, 1953), которое в свою очередь зависит от химического состава почвы (Davidson, 1925; Принц, 1935; McGarr, 1942, 1943; Haseman, 1947; Avant and Jones, 1951; Бобинская, 1953; Чесноков, 1953; Barker a. Tauber, 1954; Wilde, 1957), от возрастных и сезонных изменений всего растения или отдельных его органов (Kennedy a. Booth, 1951, 1954; Шапошников, 1959), от микроклимата и т. п.

Например, филлоксероустойчивые сорта виноградной лозы становились восприимчивыми, если они выращивались в тепличных условиях при обильном увлажнении или в тени (Schneider-Orelli, 1923; Костик, 1957). В этих условиях в растениях наблюдалось увеличение содержания небелкового азота и уменьшение содержания таннидов, чем, по-видимому, и обеспечивалось нормальное питание филлоксеры (Костик, 1957).

Таким образом, индивидуальная восприимчивость растений, тесно связанная с условиями произрастания, имеет исключительно важное значение при освоении тлями новых хозяев.

§ 7. Потенциальная многоядность у тлей-монофагов. В отдельных клонах тлей при первичных и при повторных пересадках они переходили на несколько разных особей нового хозяина, в большинстве других клонов вовсе не переходили. Это указывает на явную неравноценность клонов в отношении их приспособляемости. Собственно говоря, все клоны, в ко-

торых удалось получить адаптации к новым хозяевам, можно рассматривать как *потенциально многоядные* (Шапошников, 1955). Эти клоны обладают относительно широкой физиологической приспособляемостью, большой пластичностью, т. е., видимо, тем самым, что И. В. Мичурин называл расштанной наследственностью.

Следует подчеркнуть, что не все особи в потенциально многоядных клонах могли осваивать нового хозяина. В опытах одни особи погибали не питаясь, другие погибали после короткого или длительного периода питания, третьи размножались в течение того или иного времени, но их потомство погибало в том или ином возрасте и, наконец, четвертые отрождали потомство, созревшее и способное к дальнейшему размножению.

Из четырех биотипов *Rhopalosiphon maidis* Fitch, способных жить на восприимчивом сорте сорго, лишь один оказался способным питаться и размножаться также и на устойчивом сорте (Pathak a. Painter, 1958). Известны и другие факты, указывающие на неравноценность клонов, линий, биотипов, микропопуляций тлей в их отношении к кормовым растениям (Принц, 1937; Börner u. Schilder, 1939; Harrington, 1943, 1945; Dahms, 1948; Gollmick, 1958; Müller, 1958).

Каковы причины возникновения в природе потенциально многоядных клонов тлей?

У *a. majkopica*, после 8 поколений жизни на растении-посреднике, почти все особи (51 из 65) смогли освоить нового ранее непригодного хозяина. Точно также после 47 поколений жизни в лабораторных условиях с неравномерным режимом температуры и света, при использовании двух видов своего хозяина, в одном из четырех опытов, одна из 50 особей этого подвиды также смогла освоить ранее непригодного хозяина (§ 4).

Следует указать также на опыты Принца (1937) с виноградной филлоксерой. Уже после одного поколения жизни на винограде сорта Rip. × Rup. 3309 (растение-посредник) биотип «*vastatrix*» приобрел способность образовывать галлы на Berland. × Rip. 5 BB, устойчивом при непосредственном перенесении на него тлей с *Rupestris* du Lot.

В опытах Гецовой и Лозина-Лозинского (1955) гусеницы непарного шелкопряда в 1-м возрасте отказывались питаться хвоей сосны непосредственно после отрождения или после питания на растении одного вида, например на дубе или на черемухе, и погибали. Но после двухсуточного питания смешанным кормом, например дубом с черемухой (посредник), они питались хвоей сосны и переходили в следующий возраст.

Все эти данные указывают, что одной из причин возникновения потенциально многоядных клонов может быть длительное воздействие измененных условий жизни и прежде всего пищевого режима.

Нет сомнения в том, что потенциально многоядные клоны и особи играют первостепенную роль при освоении новых хозяев.

§ 8. **Приспособляемость тлей различного циклического и онтогенетического возраста.** Возможности тлей питаться и размножаться на несвойственном для них растении (§ 2), а равно их смертность на своем хозяине (табл. 5) с весны от поколения к поколению уменьшаются. Можно допустить, что каждый год тли как бы заново осваивают своего вторичного хозяина, постепенно все больше и больше специализируясь на нем и тем самым сужая свою приспособляемость.

Способность *a. majkopica* переходить с нового хозяина на старого взрослые бескрылые утратили уже в 8-м поколении, а личинки 1-го возраста лишь в 11-м (табл. 3). Аналогичная картина наблюдалась Кожанчиковым (1941) в опытах с листоедом *Gastroidea viridula* Deg. Объяснить

это можно тем, что личинки 1-го возраста в значительно большей степени, чем взрослые особи, представляют собой материал для естественного отбора и в меньшей степени — результат его. Отсюда не удивительно, что среди личинок дольше, чем среди взрослых, встречаются особи, приспособленные не к новому, а к старому хозяину.

Следует заметить также, что при усыхании или загнивании растений первыми с него уходят взрослые тли. Эти различия между взрослыми и личинками делают их неравноценными в отношении приспособляемости к новым хозяевам.

§ 9. Роль естественного отбора в возникновении адаптаций и в изменении специфичности. Плодовитость и скорость развития близких форм тлей (табл. 4), а равно их смертность (табл. 5) при длительном воспитании на одном виде растения достигли определенного более или менее одинакового уровня, свойственного тлям, обитающим на данном виде растения. Этот уровень коррелируется с содержанием небелкового азота, у *Anthriscus* вдвое большим (благоприятный фактор), чем у *Ch. maculatum* (Шапошников и Елисеев, 1961).

Как можно видеть из табл. 5 и рисунка, средняя смертность тлей от различных, большей частью неизвестных причин на старом хозяине, а также на новом хозяине после его освоения была невелика и соответствовала уровню, свойственному тлям, обитающим на данном растении, тогда как смертность тлей на новом хозяине в период его освоения была весьма значительна.

Поскольку на старом и новом хозяине тли воспитывались в одинаковых условиях, разницу в их смертности следует отнести уже не за счет неизвестных причин, а за счет вымирания личинок, наименее приспособленных к новому корму, т. е. за счет естественного отбора.¹

Таблица 5

Средняя смертность личинок (в процентах к общему числу отрожденных) при воспитании тлей на разных растениях

	<i>a. majkopica</i> (клон 0197)				<i>a. ahaerophyllina</i> (клон 0203)		
	поколения	<i>Anthriscus</i> (контроль)	<i>Ch. bulbosum</i>	<i>Ch. maculatum</i>	поколения	<i>Ch. maculatum</i> (контроль)	<i>Ch. bulbosum</i>
Период освоения нового хозяина — <i>Ch. bulbosum</i>	4—8	6.0	60.4	100.0	5—8	22.5	63.8
Первый период после освоения нового хозяина	9—11	4.2	5.0	20.0	9—10	13.2	18.6
Последующий период воспитания	12—47	5.1	—	12.09	12—47	12.17	—

Полученные данные показывают, что естественный отбор интенсивно действует лишь в измененных условиях среды в период адаптации к ним, а в более или менее стабильных, привычных условиях если и действует, то очень слабо. И, стало быть, эволюцию нужно представлять себе как

¹ К сожалению, автор не располагает достаточными данными, чтобы продемонстрировать наблюдавшуюся в опытах смертность взрослых тлей, не успевших оставить потомства. К этому следует добавить, что более или менее реальные шансы на выживание имели лишь те линии, которые обеспечивали относительно высокую плодовитость, а таких были единицы. Следовательно, приводимые данные отражают не все воздействие естественного отбора, а лишь часть его.

процесс чередования коротких периодов интенсивных изменений с длительными периодами слабых изменений (относительного покоя, стабилизации). Подобные соображения высказывались Дарвином (изд. 1939 : 157, 164) и другими исследователями (Смирнов и Самохвалова, 1954; Ушаков, 1959, и др.).

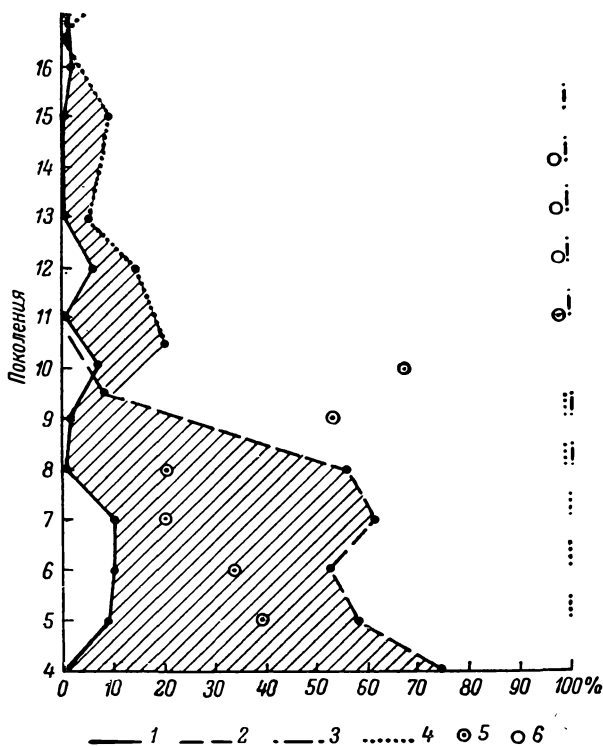
Принято считать, что адаптация идет одновременно ко всему комплексу окружающих условий. Это верно лишь в самом общем виде. При изменении условий среды какой-либо фактор всегда оказывает решающее влияние и определяет направление адаптации и интенсивность отбора. Например, при широтных географических перемещениях таким фактором скорее всего может быть температура, при смене хозяев — пища или характер поверхности и т. п.

У *a. chaerophyllina* адаптация шла по линии усовершенствования использования хотя и нового, но уже более или менее пригодного корма. Интенсивность и длительность воздействия естественного отбора были поэтому относительно невелики: элиминировался в среднем 41 % личинок в течение 4 поколений. В результате невелика и глубина адаптации: тли освоили нового хозяина, однако сохранили способность жить на старом (§ 3).

Аналогичная картина, т. е. освоение нового кормового растения в процессе естественного отбора при сохранении способности питаться на старом растении или даже предпочитать его, наблюдалась также у оранжерейной тли *Neomyzus circumflexus* Buckt. (Смирнов и Чувахина, 1952, 1953) и у листоедов *Gastroidea viridula* Deg. и *Galerucella lineola* F. (Кожанчиков, 1941, 1958).

Подобные случаи можно объединить термином *пищевые предпочтения*. У многих в той или иной степени многоядных чешуекрылых наследственно закреплена приуроченность к определенному корму возникает без участия естественного отбора уже в первом поколении (Кузнецов, 1952). У олигофагов подобная приуроченность возникает лишь через несколько поколений (Takata, 1959), но, видимо, также без участия отбора. Такие и многие другие подобные случаи (Sladden, 1934; Newer, 1938; Быченкова, 1957, и др.) целесообразнее называть *пищевыми предпочтениями*.

У *a. majkopica* адаптация шла по линии освоения нового, ранее очень мало пригодного корма. Интенсивность и длительность воздействия есте-



Смертность личинок *Dysaphis anthrisci majkopica* Shar. (клон 0197) при воспитании на разных растениях.

1 — на Anthriscus (контроль); 2 — на Chaerophyllum bulbosum; 3 — на Ch. maculatum, пересаженные с Anthriscus; 4 — на Ch. maculatum, пересаженные с Ch. bulbosum; 5 — на Anthriscus, пересаженные с Ch. bulbosum; 6 — на Anthriscus, пересаженные с Ch. maculatum.

ственного отбора здесь значительны: элиминировалось в среднем 53% личинок в течение 6 поколений. В результате велика и глубина адаптации: тли, одновременно с освоением нового малоприспособленного хозяина, потеряли способность жить на старом хозяине и приобрели способность жить на еще одном новом, ранее совершенно непригодном растении.¹

Исключительный интерес представляет собой произвольный эксперимент с виноградной филлоксерой (*Viteus vitifolii* Fitch). В середине прошлого века в Европу из Сев. Америки были завезены две формы филлоксеры: *V. v. vitifolii* Fitch (= *Phylloxera vastatrix* Planch.) из восточных штатов, с сортами *Vitis labrusca* и *V. v. vulpinae* CB (= *Phylloxera vitifolii* CB et auct. non Fitch) из Джорджии и Миссури с дикими лозами, в особенности с *Vitis vulpina* (= *griparia*) (Börner, 1952). В Европе обе формы перешли на питание сортами европейского вида *Vitis vinifera*, на котором они могут размножаться только партеногенетически. Переход на нового хозяина осуществился относительно легко, о чем можно судить по опытам Принца (1937). В Азербайджане после, вероятно, более чем сороколетней жизни на европейских сортах обе формы потеряли способность образовывать галлы на листьях всех 18 предлагаемых американских сортов и сохранили возможность питаться на корнях 3—4 сортов и в том числе на *Rupestris du Lot* (Принц, 1935). Еще через 10 лет филлоксера потеряла способность питаться и на корнях *Rupestris du Lot*. Аналогичная картина наблюдалась на Кубани, в Швейцарии, а также в Аргентине, где потеря способности питаться на американских лозах обнаружена после 15—20-летнего питания филлоксеры на европейских сортах (Принц, 1958).

Случаи с виноградной филлоксерой и *a. majkopica* можно объединить термином *пищевые адаптации*. Однако тут же следует подчеркнуть различия. У *a. majkopica* потеря способности жить на прежнем хозяине произошла одновременно с освоением нового хозяина; у филлоксеры — много позднее: сначала она находилась в состоянии длительной пищевой настройки.

Указывая на различия между пищевыми предпочтениями, настройками и адаптациями, необходимо подчеркнуть, что между ними существуют многообразные переходы.

Как же пищевые предпочтения, настройки и адаптации связаны со специфичностью?

Вслед за Быховским (1957) автор понимает специфичность как потенциальную возможность паразита жить на определенном круге хозяев. Однако, исходя из такого представления, чрезвычайно трудно решить, что происходит со специфичностью паразита при освоении им нового, ранее не заселявшегося хозяина: то ли проявляются ее потенции, то ли сама она изменяется?

Критерием изменения специфичности могла бы служить необратимость явления. Однако необратимость при одних условиях всегда оставляет допущение обратимости при каких-то других условиях. С другой стороны, если рассуждать строго логически, то все, что возникает в процессе естественного отбора, необратимо.

Поэтому п р а к т и ч е с к и приобретение способности жить на новом, ранее не используемом хозяине правильнее было бы рассматривать лишь как *проявление потенций* существующей специфичности, независимо от того, произошло ли оно в процессе естественного отбора или без него. Тогда как потерю способности жить на прежнем хозяине, свидетельствующую уже о значительно более глубоких внутренних преобразованиях, — как *изменение специфичности*.

¹ При этом произошли и существенные морфологические изменения, о которых будет сообщено в специальной статье.

Отсюда следует, что в пищевых предпочтениях и настройках наблюдается проявление скрытых возможностей старой специфичности, а в пищевых адаптациях ее изменение, замена старой специфичности новой.

Изучая процессы адаптации *a. majkopica* к новому хозяину (§ 4 и рисунок 1), можно видеть, что резкие, глубокие различия в отношении к хозяевам между тлями в опыте и контроле обнаружались не постепенно, а сразу. Видимо, накопление новой специфичности происходило постепенно от поколения к поколению, но проявилось более или менее скачкообразно.

Насколько позволяют судить те факты, которыми мы располагаем, быстрота адаптации находится в прямой зависимости от степени пригодности корма, тогда как интенсивность естественного отбора, глубина адаптации и скорость изменения специфичности или проявления ее потенций — в обратной.

Приведем примеры. *Ch. bulbosum* для *a. chaerophyllina* более пригоден, чем для *a. majkopica*, и адаптация у *a. chaerophyllina* к этому растению возникла быстрее, однако менее глубокая, и естественный отбор был менее интенсивным, чем у *a. majkopica*. У виноградной филлоксеры, питавшейся на легкоосвояемом корме (европейском винограде), изменение специфичности наступило по крайней мере через несколько десятков поколений; тогда как у *a. majkopica*, питавшемся на трудноосвояемом корме (*Ch. bulbosum*), — всего лишь через 8 поколений. На скорость освоения нового хозяина степень пригодности корма влияет несомненно сильнее, чем степень многоядности насекомого. Так, у монофага *a. majkopica* и полифага *Neomyzus circumflexus* Buckt. (Смирнов и Чувакина, 1952, 1953) переломный момент в освоении нового малоприспособленного корма наступил после питания на новом растении в течение 7—8 поколений, тогда как у монофага *a. chaerophyllina* это произошло уже после 3—4 поколений.

Глубина адаптации зависит от интенсивности и длительности воздействия естественного отбора, т. е. в значительной степени от количества элиминированных особей.

Итак, при освоении нового хозяина в зависимости от интенсивности и длительности естественного отбора возникают адаптации различной глубины, вплоть до таких, в которых старая специфичность заменяется новой.

§ 10. Вероятность возникновения адаптаций к новым хозяевам в природе. В опытах адаптации были получены при следующих условиях, достигавшихся путем искусственного подбора: 1) в начале опыта потенциально многоядный клон тлей случайно совмещался с наиболее восприимчивыми особями потенциального хозяина; 2) на протяжении ряда поколений тли обеспечивались восприимчивыми особями осваиваемого растения; 3) тли, ограниченные изолятором, лишены были возможности уйти с нового хозяина на поиски старого; 4) образование адаптации к ранее непригодному растению было обеспечено предварительным изменением специфичности на растении-посреднике.

Какова возможность осуществления в природе подобного сочетания благоприятных условий, в которых может произойти образование адаптаций?

Что касается второго и третьего условий, то они могут осуществиться при попадании тлей на целую группу (микропопуляцию) восприимчивых особей потенциального хозяина, где тли на протяжении ряда поколений, уходя с одной особи чужого хозяина, будут отыскивать другую еще более восприимчивую.

Наконец, в случае образования адаптации к ранее непригодному растению необходимо, чтобы рядом с ним находилась восприимчивая популяция растения-посредника.

Что же касается первого условия, то оно зависит от вероятности встречи тлей с их потенциальным хозяином. А вероятность встречи зависит прежде всего от количественного соотношения и досягаемости старых (привычных) и новых (потенциальных) хозяев, а также от количества тлей и скорости их расселения.

Встрече могут мешать другие растения, попадающиеся на пути тлей во время их поискового полета (Шапошников, 1956 : 307—308). Нужно полагать, это является одной из главных причин того, что растения в чаще леса меньше заселяются тлями, чем на опушке, или чем одиночно растущие (§ 1). Точно так же смешанные насаждения меньше заселяются, чем однородные (Божко, 1951; Chu a. Chang, 1956; Kotschy, 1958).

Непреодолимым препятствием к заселению каким-либо видом тли нового хозяина может оказаться асинхронность в их годичных циклах, например несовпадение в сроках отрождения тлей и распускания почек, или в сроках появления обоеполого поколения и окончания вегетации (Swirsky, 1954; Шапошников, 1959), или же несовпадение периода миграции тлей (Kennedy, 1953), а равно других насекомых (Кожанчиков, 1958), с тем периодом, когда их потенциальный хозяин находится в состоянии, пригодном для инвазии.

Точно так же и многие другие элементы среды (муравьи — враги тлей, ветер, температура, влажность, почва и т. д.) могут оказывать то или иное влияние на возможность встречи и последующей колонизации нового хозяина.

Таким образом, вероятность возникновения адаптации тлей к новым хозяевам в природе зависит не только от пригодности растений и способности тлей к их освоению, но и от случайного сочетания многих других условий биоценологического или фенологического характера.

§ 11. Значение адаптаций к новому хозяину в жизни и в эволюции тлей. В опытах в результате пищевых настроек (*a. chaerophyllina*) и пищевых адаптаций (*a. majkopica*) образовались группы особей, приспособленные к питанию определенным кормом, иным, чем у их недавних предков, а равно у других родственных групп особей той же популяции. Колонизация заведомо несвойственных виду растений неоднократно наблюдалась и в природе (§ 1).

Дальнейшая судьба этих колоний, этих групп особей будет зависеть от того, насколько подходящими окажутся и все прочие (а не только корм) условия среды. Если все условия окажутся более или менее пригодными — эти группы особей смогут существовать в течение неопределенно долгого времени как самостоятельные внутривидовые группировки порядка биотипов или рас, обособленные от других группировок пищевой специализацией. Если же условия будут непригодные — тли или погибнут, или вынуждены будут приспособиться к новым условиям, изменяя не только пищевую специализацию, но и другие свои особенности.

Положив в основу направление и глубину адаптации, все многообразие внутривидовых группировок тлей можно свести к следующим.

Биотипы представляют собой длительно существующие пищевые настройки. В их основе лежит адаптация в направлении усовершенствования использования уже более или менее пригодного корма. Адаптация возникает при относительно слабом воздействии естественного отбора, она неглубока и не сопровождается изменением специфичности.

Физиологические (пищевые) расы представляют собой длительно существующие пищевые адаптации. В их основе лежит или приспособление к малоприспособленному корму, возникшее, минуя этап пищевой настройки,

как у *a. majkopica*, или же пищевая адаптация, возникшая из уже существовавшего биотипа, как у виноградной филлоксеры (см. § 9). Адаптация возникает в процессе интенсивного или длительного естественного отбора. Поэтому глубина ее велика и сопровождается изменением специфичности.

Биологические расы возникают в процессе приспособления к изменяющемуся жизненному циклу хозяина или к любому иному компоненту из всего комплекса экологических и биоценологических условий, окружающих хозяина, если этот компонент изменился.

Географические расы возникают в процессе приспособления к новому ландшафту, к новым климатическим и, прежде всего, к новым температурным условиям. На широтные перемещения тлей отвечают в первую очередь изменениями жизненного цикла, например его сокращением на севере.

Биотипы и расы могут иметь ту или иную морфологическую обособленность, иногда довольно значительную, как в случае с *a. majkopica*. Нужно думать, что величина морфологических различий в большинстве случаев (но не всегда) является показателем глубины адаптации.

Подвид. Расы «в чистом виде» существуют не так уже часто. Обычно адаптации, которые могли бы привести к образованию какой-либо расы, как бы накладываются друг на друга, совмещаются в единой популяции, в каждом ее представителе.

Приведем пример. В районе Майкопа *a. majkopica* может приспособливаться к питанию на *Ch. bulbosum* и образовывать физиологическую расу на этом растении. Однако, чтобы адаптироваться также к жизненному циклу нового хозяина, заканчивающего вегетацию и отмирающего в июле—августе, тлям необходимо изменить и их жизненный цикл, заканчивающийся в октябре, и в связи с этим резко перестроить систему реакций, регулирующих диапаузирование и т. п., т. е. необходимо образовать не только физиологическую, но еще и новую биологическую расу. Распространение тлей с новым хозяином в новые районы может повлечь за собой образование новой географической расы.

Таким образом, разные адаптации, каждая из которых могла бы привести или уже привела к образованию той или иной расы, накладываются друг на друга, как бы суммируются. В результате резко увеличивается общая глубина адаптации, а в связи с этим и глубина физиологических, биологических и морфологических различий. Возникает качественно новая внутривидовая форма — подвид.

Предлагаемая трактовка внутривидовых группировок может быть приложена, вероятно, не только к тлям, но и к другим одноядным паразитам-фитофагам как животного, так и растительного происхождения.

Наличие внутривидовых группировок позволяет виду в целом использовать относительно разнообразные условия среды. В то же время узкая пищевая специализация каждой из них дает возможность наилучшим образом использовать конкретные строго определенные физико-химические условия питания.

По современным воззрениям у большинства видов животных и растений формо- и видообразование идет аллопатрически за счет обособления целых популяций. Способность тлей и других одноядных паразитов-фитофагов образовывать обособленные внутривидовые группировки в пределах одной популяции позволяет предположить у них возможность не только аллопатрического, но и симпатрического формообразования.

Филогенетический анализ отдельных групп и всего подотряда тлей показывает, что их эволюция связана в основном со сменой хозяев, причем главный путь эволюции тлей связан с их переходом с деревьев и кустарников на травы (Шапошников, 1951, 1956). Этот переход тлей с древесных растений на травянистые не случаен. Климатические изменения в истории Земли вызвали изменения в циклах древесных растений, что

в свою очередь заставило тлей изменить их жизненные циклы. Одним из наиболее распространенных приспособлений тлей к изменению в годичных циклах их деревянных хозяев является смена хозяев (Шапошников, 1956, 1959, 1960). Осуществляется же смена хозяев, как позволяют полагать материалы настоящей статьи, через случайное сочетание благоприятных условий, ведущее к образованию новых пищевых адаптаций.

Согласно гипотезе Мордвилко (1901, 1935), при смене хозяев у тлей возникает на продолжительное время многоядность как обязательный этап перехода на нового хозяина. Тот факт, что *a. majkopica* — монофаг на одном виде растения, — быстро, скачкообразно превратился в монофага на другом виде растения, лишней раз заставляет подвергнуть сомнению эту гипотезу.

Принимая во внимание распространенность явления смены хозяев, пищевым настройкам и в особенности пищевым адаптациям приходится придавать важное значение, рассматривая их как возможный (при определенных условиях) начальный этап формирования, направляющий весь процесс видообразования по определенному руслу.

§ 12. О перспективах изучения затронутых вопросов для сельскохозяйственной практики. Изучение пищевой специализации насекомых, в особенности монофагов, а также условий освоения ими новых хозяев важно для понимания явления перехода местных вредителей на интродуцированные растения, или случайно завезенных вредителей на местные растения, а также при работе с энтомофагами.

Экспериментальное изучение универсально-устойчивых и универсально-восприимчивых растений (§ 5), сравнение их физико-химических и структурных особенностей позволит выявить те неспецифичные условия, которые определяют устойчивость растений. На некоторые неспецифические условия уже указывалось (Шапошников, 1959). Возможно удастся найти неспецифичные условия и в отношении целых экологических групп насекомых-фитофагов на определенных фазах их жизненного цикла, например у потребителей «весеннего листа». Выявление неспецифичных условий восприимчивости растений может оказать ценную услугу селекционерам при выведении наследственно устойчивых сортов.

Точно так же изучение индивидуальной восприимчивости растений и условий ее определяющих (§ 6) позволит подойти к разработке системы направленных изменений условий выращивания для создания ненаследственной устойчивости растений.

Изучение в дикой природе и на полях тех условий, которые препятствуют заселению тлями заведомо пригодных растений (§ 10) указывает пути к разработке системы профилактических мер организационно-хозяйственного или агротехнического характера. Подобная попытка сделана автором ранее (Шапошников, 1956 : 296—312).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Наблюдениями в природе над четырьмя близкими двудомными формами тлей подрода *Dysaphis* СВ установлены некоторые закономерности их стациального распределения, условий и характера заселения первичных и вторичных хозяев и выбора кормовых растений. При этом выявилась их узкая специфичность к хозяевам.

Параллельно поставленные опыты с теми же объектами позволили более детально изучить их специфичность, которая в опытах проявилась более широко, чем в природе.

Сочетая крайние варианты, т. е. наиболее легко приспособляющихся особей тлей с наиболее восприимчивыми особями растений, удалось получить адаптации тлей к новым растениям.

Адаптация к растению, ранее совершенно непригодному, была получена после предварительного изменения специфичности тлей путем их воспитания в течение 8 поколений на растении-посреднике. Освоив нового хозяина, тли потеряли способность питаться на старом.

Полученные материалы позволяют сделать следующие выводы:

1. Не только виды, подвиды, расы и биотипы, но и отдельные клоны и даже особи тлей проявляют неодинаковый диапазон специфичности к хозяевам и обладают различной приспособляемостью к новому корму. Одной из причин увеличения пластичности тлей может быть длительное воздействие на них измененных условий жизни, в особенности измененного пищевого режима. В результате образуются обладающие относительно более широкой приспособляемостью к новой пище потенциально многоядные клоны.

2. Виды, сорта, популяции и даже клоны растений отличаются по их восприимчивости к тлям: одни из них, универсально-восприимчивые, относительно легко осваиваются в качестве нового хозяина многими клонами и видами тлей, другие, универсально-устойчивые, непригодны для большинства клонов и видов. Особи растений также весьма резко отличаются друг от друга по своей восприимчивости, которая в сильной степени зависит от условий произрастания. Круг потенциальных хозяев тлей, т. е. растений, которые могут быть освоены тлями при известных условиях, значительно шире, чем круг действительных хозяев, заселяемых в природе.

3. Благодаря случаю сочетанию благоприятных биотенотических, экологических и фенологических условий может произойти встреча во времени и пространстве потенциально многоядных особей тлей с наиболее восприимчивыми особями потенциального хозяина. При наличии благоприятных условий может произойти освоение тлями нового хозяина.

4. При освоении нового хозяина без участия естественного отбора могут возникать только пищевые предпочтения. При мало интенсивном и кратковременном его воздействии — пищевые настройки, когда тли, широко раскрывая свою специфичность, способны жить и на новом и на старом хозяевах. И, наконец, при интенсивном или длительном воздействии отбора возникают пищевые адаптации, когда тли, приобретая новую специфичность, теряют способность жить на старом хозяине.

При этом глубина адаптации зависит от интенсивности и длительности естественного отбора. Быстрота же изменения специфичности зависит, по-видимому, главным образом от интенсивности отбора, а последняя — от степени пригодности осваиваемого хозяина. При интенсивном отборе специфичность может изменяться резко, скачкообразно.

5. Пищевые адаптации рассматриваются как возможный (при определенных условиях) начальный этап формообразования, направляющий весь процесс видообразования по определенному руслу. Изучение пищевых адаптаций представляется перспективным и для сельскохозяйственной практики.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобинская С. Г. 1953. Значение минерального питания растений в развитии капустной тли (*Brevicoryne brassicae* L.). Энтом. обзор., XXXIII: 47—54.
Божко М. П. 1951. К сравнительному изучению тлей (Aphidoidea) опушек лиственных лесов и лесных ползащитных полос. Эптом. обзор., XXXI, 3—4: 404—410.

- Божко М. П. 1953. Фауна тлей (Aphididae) Хомутовской степи Сталинской области. Тр. Н.-и. инст. биол. Харьковский. гос. унив., 18 : 149—162.
- Быховский Б. Е. 1957. Моногенетические сосальщики, их система и филогения. Изд. АН СССР, М.-Л.: 1—509.
- Быченкова В. Н. 1957. Постановка опытов по изучению влияния личиночного питания на поведение взрослых насекомых в связи с проблемой наследования приобретенных признаков. Изв. Акад. педагог. наук, 85 : 206—208.
- Гедова А. Б., Л. К. Лозина-Лозинский. 1955. Роль поведения насекомых в процессе приспособления их к растительной пище. Зоол. журн., XXXIV, 5 : 1066—1079.
- Данилевский А. С. 1957. Сезонные ритмы и внутривидовая географическая дифференциация у насекомых. Вестн. Ленингр. унив., 21, биол., 4 : 93—105.
- Дарвин Ч. 1939. Происхождение видов путем естественного отбора. Собр. соч., III, изд. АН СССР : 1—831.
- Зотов В. В. 1955. Филлоксероустойчивость винограда и пути ее повышения. Тр. Всесоюз. н.-и. филлокс. станции, 1 : 1—86.
- Кожанчиков И. В. 1941. Об условиях возникновения биологических форм у *Gastroidea viridula* Deg. Тр. Зоол. инст. АН СССР, VI, 4 : 16—32.
- Кожанчиков И. В. 1958. Биологические особенности европейских видов рода *Galerucella* и условия образования биологических форм у *Galerucella lineola* F. Тр. Зоол. инст. АН СССР, 24 : 271—322.
- Костик Ф. Д. 1957. К изучению природы филлоксероустойчивости некоторых сортов виноградной лозы. Изв. Молдавск. фил. АН СССР, 7 : 3—15.
- Кузнецов В. И. 1952. Вопросы приспособления чешуекрылых к новым пищевым условиям. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XI : 166—181.
- Мордвилко А. К. 1901. К биологии и морфологии тлей (сем. Aphididae Pass.). Тр. Русск. энтом. общ., XXXIII : 1—84, 163—1012.
- Мордвилко А. К. 1921. Злаковые тли (Aphidodea). Изв. Петрогр. обл. станц. заш. раст. от вредит., III, 3 : 1—72.
- [Мордвилко А. К.] Mordvilko A. K. 1934. On the evolution of Aphids. Arch. f. Naturgesch., 3, 1 : 1—60.
- Мордвилко А. К. 1935. Тли; циклы поколений и их эволюция. Природа, 11 : 34—44.
- Павловский Е. Н. 1946. Условия и факторы становления организма хозяина паразита в процессе эволюции. Этюды по эволюционной паразитологии, I. Зоол., журн., 4 : 289—304.
- Пайнтер Р. 1953 (Painter, 1951). Устойчивость растений к насекомым. М. : 1—442.
- Принц Я. И. 1935. Филлоксеры в Азербайджане. Загиз, Тифлис : 1—109.
- Принц Я. И. 1937. Об изменении вирулентности у биотипов филлоксеры. Защ. раст., 12 : 137—142.
- Принц Я. И. 1958. Изменение хемотаксиса у виноградной филлоксеры (*Phylloxera vastatrix* Planch.). Зоол. журн., 37, 4 : 523—530.
- Рубцов И. А. 1952. О возникновении и наследовании приобретенных в онтогенезе пищевых реакций у насекомых. Успехи соврем. биол., XXXIV, 1 : 29—46.
- Смирнов Е. С., Г. В. Самохвалова. 1954. Изменения наследственности и жизнестойкости тлей при смене кормовых растений. Агробиол., 2 : 61—77.
- Смирнов Е. С., З. Ф. Чувакина. 1952. Возникновение наследственной адаптации к новому кормовому растению у *Neomyzus circumflexus* Buckt. (Aphididae). Зоол. журн. XXXI, 4 : 504—522.
- Смирнов Е. С., З. Ф. Чувакина. 1953. Наследование приобретенных свойств и проблема возникновения вредителей. Вестн. Московск. унив., 5 : 17—26.
- Ушаков Б. П. 1959. Физиология клетки и проблема вида в зоологии. Цитол., I, 5 : 541—565.
- Чесноков Н. Г. 1953. Методы исследования устойчивости растений к вредителям. М.—Л. : 1—133.
- Шапошников Г. Х. 1951. Эволюция некоторых групп тлей в связи с эволюцией розоцветных. Чтения памяти Н. А. Холодковского, изд. АН СССР, 1 : 28—60.
- Шапошников Г. Х. 1955. К вопросу о переходе тлей с одних растений на другие. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XXI : 241—246.
- Шапошников Г. Х. 1956. Филогенетическое обоснование системы короткохвостых тлей (*Anuraphidina*) с учетом их связей с растениями. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XXIII : 215—320.
- Шапошников Г. Х. 1959. Становление смены хозяев и диапаузы у тлей (Aphididae) в процессе приспособления к годичным циклам их кормовых растений. Энт. обзор., XXXVIII, 3 : 483—504.
- Шапошников Г. Х. 1960. Эволюция жизненных циклов тлей в процессе приспособления к циклам их хозяев. The Ontogeny of Insects. Praha : 325—328.

- Шапошников Г. Х., Э. И. Елисеев. 1961. Жизненные циклы тлей (Aphididae) в связи с биохимическим составом их первичных и вторичных хозяев. Зоолог. журн., XL 2 : 189—192.
- Штейнберг Д. М. Особенности приспособления паразитических и растительноядных насекомых к специфическим условиям их питания. Тр. Зоолог. инст. АН СССР, XXI : 36—43.
- Avant F. S. and C. M. Jones. 1951. Influence of lime and nitrogenous fertilizers on the population of greenbugs infesting oats. Journ. econ. Entom., 44, 1 : 121—122.
- Barker J. S. and O. E. Tauber. 1954. Fecundity of pea aphid on garden pea under various combinations of light, moisture, and nutrients. Journ. econ. Entom., 47, 1 : 113—116.
- Börner C. 1952. Die Blattläuse Mitteleuropas. Mitt. Thüring. botan. Ges., Beiheft. 3 : 1—488.
- Börner C. u. F. A. Schilder. 1939. Die Biotypen der Reblaus. Wiss. Jahrb. Biol. Reichsanst. für 1939 : 87—90.
- Chu H. F. a. G. S. Chang. 1956. The immigration and dispersion of cotton Aphids in cotton field. Acta Entom. Sinica, VI, 3 : 253—270.
- Dahms R. G. 1948. Comparative tolerance of small grains to greenbugs from Oklahoma and Mississippi. Journ. econ. Entom., 41 : 825—826.
- Davidson J. 1925. Biological studies of Aphis rumicis L. Factors affecting the infestation of Vicia faba with Aphis rumicis. Ann. app. Biol., 12, 4 : 472—507.
- Gollmick F. 1958. Stand der Naumburger Rebenunterlagenzüchtung. Weinberg. u. Keller, 5 : 329—344.
- Harrington C. D. 1943. The occurrence of physiological races of the pea aphid. Journ. econ. Entom., 36 : 118—119.
- Harrington C. D. 1945. Biological races of the pea aphid. Journ. econ. Entom., 38, 1 : 12—22.
- Haseman L. 1947. Influence of soil Minerals on Insects. Journ. econ. Entom., 39, 1 : 8—11.
- Hewer H. 1938. Transference of induces food-habits from parent to offspring. Proc. Ray Soc. London, B, 126 : 30.
- Hille Ris Lambers D. 1938—1953. Contribution to a monograph of the Aphididae of Europae. Temminckia, III, 1938 : 1—43; IV, 1939 : 1—134; VII, 1947 : 179—320; VIII, 1949 : 182—324; IX, 1953 : 1—176.
- Howe W. L. a. O. F. Smith. 1957. Resistance of the spotted alfalfa aphid in lahontan alfalfa. Journ. econ. Entom., 50, 3 : 320—324.
- Kennedy J. S. 1951. Benefits to Aphids from feeding on galled and virus-infected leaves. Nature, 4280 : 825—826.
- Kennedy J. S. 1953. Host plant selections in Aphididae. Trans. IX Intern. Congr. Ent. Amsterdam, 2 : 106—110.
- Kennedy J. S. a. C. O. Booth. 1951, 1954. Host alternation in Aphis fabae Scop. I. Feeding preferences and fecundity in relation to the age and kind of leaves. 1951. II. Changes in the Aphids. 1954. Ann. appl. Biol., 38 : 25—61; 41 : 88—106.
- Kotschy K. 1958. Zum Auftreten der Tannentrieblaus (Dreyfusia nusslini CB) in Salzkammergut. Allgem. Forstzeitung, 68, 1—2 : 15—16.
- Mc Garr R. L. 1942, 1943. Relation of fertilizers to the development of the Cotton Aphid in 1941 and 1942. Journ. econ. Entom., 35 : 482—483, 1942; 36, 1943 : 640, 1943.
- Müller F. P. 1958. Bionomische Rassen der Grünen Pfirsichblattlaus Myzodes persicae (Sulz.). Arch. Freunde Naturgesch. Mecklenburg, IV : 200—233.
- Pathak M. D. and R. H. Painter. 1958. Differential amounts of material taken up by four biotypes of corn leaf aphids from resistant and susceptible sorghums. Ann. entom. Soc. Amer., 51, 3 : 250—254.
- Peters D. M., R. H. Painter. 1957. A general Classification of available small seeded Legumes as Hosts for three Aphids of the «Yellow Glover Aphid Complex». Journ. econ. Entom., 50, 3 : 231—235.
- Schneider-Orelli O. 1923. Die Reblaus und unser Weinbau. Neujahrbl. Naturforsch. Ges., Zürich, 125 : 1—15.
- Sladden D. 1934. Transference of induced food-habits from parent to offspring. Proc. Roy. Entom. Soc., London, B, 114 : 441—500.
- Swirski E. 1954. Fruit Tree Aphids of Israel. Bull. Entom. Res., 45, 3 : 623—638.
- Takata N. 1959. Studies on the host preference of common cabbage butterfly Pieris rapae crucivora (Boisduval). VI. Japan. journ. ecol., 9, 6 : 224—227.
- Wilde S. A. 1957. Effect of composts treated with nitric acid on the resistance of buckwheat to aphids. Agron. Journ., 49, 7 : 390.
- Wood-Baker C. S. 1953. Records of seventy European Aphids (Hemiptera). Entom. Month. Mag., LXXXIX : 108—113.

SUMMARY

Combining the extreme variants; i. e. the most easy adapting individuals of aphids with the most susceptible individuals of plants, it was succeeded to receive adaptations of aphids of the genus *Dysaphis* CB to new plants.

Adaptation to a formerly resistant plant was received after preliminary changes of aphids' specificity by means of their rearing on i n t e r m e d i - a r y - p l a n t during 8 generations. While adapting to a new host aphids lost the ability to feed upon the old one. At a not intensive and short effect of the natural selection f o o d t u n i n g arises when aphids are able to live on a new and old host broadly opening their potential abilities, their specificity. At an intensive or long effect of the natural selection f o o d a d a p t a t i o n s arise, when aphids, acquiring new specificity, loose the ability to live on their old host.

Food adaptations are regarded as a possible (under the certain conditions) initial stage of form conversion directing all the process of formation of species along the definite channel.
