

УДК 595.752.2 : 591.5

## К БИОЛОГИИ КАВКАЗСКОГО ЕЛОВО-ПИХТОВОГО ХЕРМЕСА *DREYFUSIA NORDMANNIANAE* (HOMOPTERA, ADELGIDAE)

Г. И. Драган

Дендропарк "Александрия", Белая Церковь, 256400 Украина

Получено 5 сентября 1997

**К биологии кавказского елово-пихтового хермеса *Dreyfusia nordmannianae* (Homoptera, Adelgidae).** Драган Г. И. — Рассмотрены результаты исследований биологии кавказского елово-пихтового хермеса. Впервые детально описано сезонное развитие хермеса в условиях Центрального ботанического сада НАН Украины. Обсуждаются вопросы специализации особей в жизненном цикле. Предложено выделить внутри морфы гиemosистенс 2 субморфы: раннюю и позднюю. Показано существование у изучаемого вида 2 вариантов схемы полного жизненного цикла; двух- (с 5–6 генерациями) и трехгодичного (с 6–7 генерациями). Парацикл кавказского елово-пихтового хермеса расщепляется на 3 фенологически самостоятельные части — микроциклы.

**Ключевые слова:** тли, Aphidinea, Adelgidae, *Dreyfusia nordmannianae*, кавказский елово-пихтовый хермес, жизненный цикл, полиморфизм, диапауза.

**On the Bionomics of the Silver Woolly Aphid *Dreyfusia nordmannianae* (Homoptera, Adelgidae).** Dragan G. I. — Seasonal development of *Dreyfusia nordmannianae* Eckst. was studied in 1993–1998 in the Central Botanical Garden of National Academy of Sciences in Kyiv. Problems of specialisation of morphs in the life cycle of *D. nordmannianae* are discussed. The hiemosistens has two submorphs: praecox and tardus. The full life cycle of *D. nordmannianae* consists of 5–6 or 6–7 generations. In the first case, the holocycle is completed in two years, and in the second — in three years. The paracycle of *D. nordmannianae* consists of three phenologically independent parts (microcycles).

**Keys words:** aphids, Aphidinea, Adelgidae, *Dreyfusia nordmannianae*, silver woolly aphid, life cycle, polymorphism, diapause.

### Введение

Сведения о *Dreyfusia nordmannianae* Eckst. долгое время были менее полными и определенными, чем о других видах хермесов (Холодковский, 1915). Г. Лампель (Lampel, 1968) пришел к выводу, что работы до 1903 г. с упоминанием кавказского елово-пихтового хермеса относились, как правило, к коровому пихтовому хермесу.

В настоящее время принято считать, что полный жизненный цикл кавказского елово-пихтового хермеса, как и у других голоциклических видов хермесов, длится 2 года и состоит из 5 генераций: основательниц, мигрантов, гиemosистенс, потоносок и нормальных самок и самцов. Генерации сменяют друг друга в строгой последовательности, закрепленной генетически (Steffan, 1972).

На вторичном хозяине у данного вида от основного цикла (голоцикла) отщепляется т. н. парацикл. Развитие в парацикле идет параллельно с основным циклом. Он включает, как правило, 1–2 генерации (прогредиенс и эстивосистенс).

Итогом многолетних усилий многих авторов в изучении биологии кавказского елово-пихтового хермеса стала схема его жизненного цикла, представленная на рисунке 1, А. Штеффан (Steffan, 1968; 1972), разработавший теорию двойных циклов развития хермесов, внес в эту схему определенные изменения (рис. 1, Б). Впрочем, позднее они встретили возражения со стороны Айхгорна (Eichhorn, 1989).

Настоящие исследования позволяют дополнить имеющиеся в литературе сведения о биологии данного хермеса некоторыми новыми данными.

Наблюдения за сезонным развитием кавказского елово-пихтового хермеса проводились в Центральном ботаническом саду НАН Украины (Киев). Экспериментальная часть работы выпол-

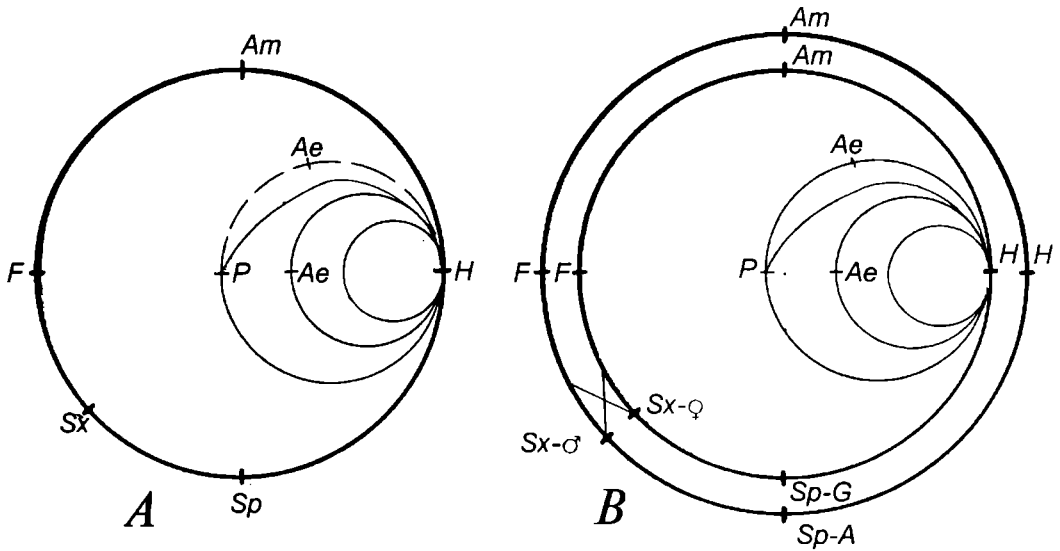


Рис. 1. Схема жизненного цикла кавказского елово-пихтового хермеса (*Dreyfusia nordmannianae*): *A* — по данным Шнайнера-Орелли-Лампеля; *B* — по данным Штеффана; *F* — основательница, *Am* — мигрант, *P* — прогредьенс, *H* — гиemosистенс; *A* — эстивосистенс, *Sp* — полоноско (гинопара + андропара), *Sx-σ*, *Sx-φ* — нормальные ♀ и ♂. Толстой линией обозначено развитие в рамках голоцикла, тонкой — в рамках парацикла, прерывистой — возможный путь развития.

Fig 1. Diagram of the life cycle of the silver woolly aphid (*Dreyfusia nordmannianae*): *A* — according to Schneider-Orelli-Lampel; *B* — according to Steffan; *F* — Fundatrix, *Am* — alata migrans, *P* — progrediens, *H* — hiemosistens, *A* — aestivosistens. *Sp* — sexupara (gynopara + andropara), *Sx-σ*, *Sx-φ* — normal ♀ and ♂. Bold line — development in the holocycle, thin line — development in the paracycle, interrupted line — possible development.

нена в дендропарке "Александрия" (г. Белая Церковь). Продолжительность исследований — 6 лет (1993–1998 гг.).

## Результаты и обсуждение

### 1. Сезонное развитие

По нашим данным, сезонное развитие кавказского елово-пихтового хермеса в Центральном ботаническом саду НАН Украины протекает следующим образом. На ели восточной хермес зимует в стадии личинки второго-третьего возраста. Весенняя реактивация зимующих основательниц происходит, обычно, в I–II декаде апреля. После третьей линьки, в конце апреля–начале мая, они превращаются во взрослых бескрылых самок. Взрослые основательницы откладывают до 200 и более яиц. Спустя 8–12 дней из них отрождаются личинки мигрантов, которые живут в галлах. Продолжительность их развития в галлах составляет около 30 дней. За это время они проходят 3 возраста. В I–II декаде июня галлы начинают раскрываться. Из них выходят личинки 4 возраста (нимфы). Они переползают на хвоинки ели, где линяют во взрослых самок-мигрантов.

Мигранты перелетают на пихту, где на нижней стороне хвоинок откладывают по несколько десятков яиц. До конца июня–начала июля из них отрождаются личинки, развивающиеся с диапаузой. Некоторая часть из них выходит из состояния покоя уже в июле–августе текущего года. После прохождения 3 возрастов они превращаются во взрослых яйцекладущих самок эстивосистенс. Потомство этих самок представлено исключительно особями гиemosистенс, зимующими в первом личиночном возрасте. Значительно большую часть потомства мигрантов составляют особи с иным типом индивидуального развития, а

именно, гиemosистенс. У последних летняя диапауза длится в течение 2,5–3 месяцев и заканчивается в конце сентября—начале октября. В течение короткого осеннего периода активной жизнедеятельности гиemosистенс линяют 1–2 раза, после чего уходят в повторную (зимнюю) диапаузу.

Начало весенней реактивации гиemosистенс наблюдалось нами обычно во II декаде марта—начале апреля. Пихта находилась в это время в фенофазе набухания листовых почек. Процессы реактивации перезимовавших личинок, а также их созревания сильно растянуты во времени. Это объясняется существованием в колониях хермеса 2 основных фенологических типов особей: ранних, или быстроразвивающихся, и поздних, или медленноразвивающихся.

Ранние и поздние гиemosистенс отличаются между собой по длительности осеннего развития, срокам весенней реактивации, плодовитости и составу производимого потомства. Морфологически ранние и поздние гиemosистенс хорошо отличимы в фазе имаго. Первые отличаются более крупными размерами тела и большей склеротизацией покровов (рис. 2). В пределах каждого типа имеются значительные индивидуальные различия в скорости развития и размножения. В результате в колониях длительное время присутствует почти непрерывный спектр различных состояний особей. Встречаются одновременно диапаузирующие личинки, развивающиеся личинки разного возраста, а также зрелые самки с различным числом яиц.

Первые зрелые самки ранних гиemosистенс появляются на пихте спустя 5–10 дней после возобновления активности зимующих личинок. В разные годы они наблюдались нами 4–20 апреля. Созревание поздних гиemosистенс происходит 2–3 неделями позднее. Продолжительность репродуктивного периода варьирует у отдельных самок от 3 до 5 недель. За это время ранние гиemosистенс откладывают до 500, а поздние — до 80 яиц.

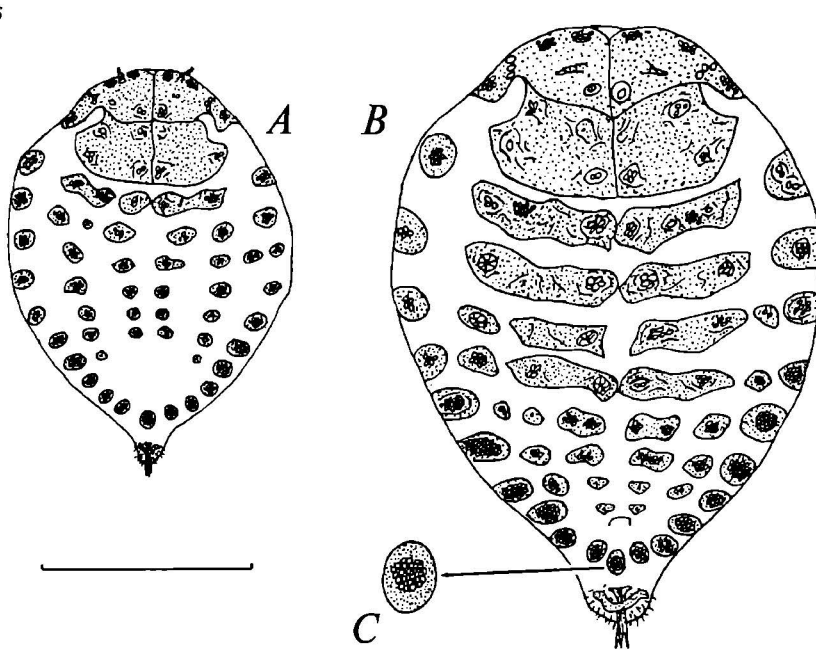


Рис. 2. Взрослые самки гиemosистенс кавказского елово-пихтового хермеса: А — поздняя субморфа; В — ранняя субморфа; С — хитинизированная пластинка последнего членика брюшка.

Fig. 2. Adult females of hiemosistens of *Dreyfusia nordmanniana*: А — late submorph; В — early submorph; С — chitinised plate of the last abdominal segment.

Отрождение личинок из яиц, отложенных ранними гиemosистенс, начинается в конце апреля—начале мая и заканчивается в конце мая—начале июня. Появление личинок из яиц, отложенных поздними гиemosистенс, наблюдается обычно со II декады мая и продолжается до середины—конца июня.

Потомство ранних гиemosистенс расщепляется на 4 морфы: полоносок, прогредиенс, гиemosистенс и эстивосистенс. Из первых порций яиц, отложенных самками ранних гиemosистенс, ограждаются обычно недиапаузирующие личинки. Эти личинки питаются на хвое и стволиках молодых побегов пихты. После 4 линек они превращаются в крылатых полоносок или бескрылых прогредиенс. Массовое появление зрелых самок указанных морф отмечалось нами в III декаде мая—начале июня. Из яиц, отложенных в последнюю очередь ранними гиemosистенс, появляются, как правило, только диапаузирующие личинки. Они прикрепляются к коре побегов пихты, преимущественно последнего года жизни, и вскоре погружаются в состояние покоя.

Поздние гиemosистенс производят исключительно диапаузирующих особей. Среди них нами наблюдались только гиemosистенс, причем обоих фенологических типов: как поздние, так и ранние. Важно отметить, что ранние гиemosистенс из потомства поздних гиemosистенс на следующий год отрождали полоносок. Таким образом, крылатая форма-ремигрант появлялась в этом случае не на 2-й год после миграции хермеса с ели на пихту, а лишь на 3-й.

Самки прогредиенс приступают к откладке яиц в конце мая — начале июня и завершают ее спустя месяц. Они продуцируют немногим более 20 яиц. Все личинки, появляющиеся из этих яиц, относятся к диапаузирующим. Большинство из них принадлежит к форме гиemosистенс и их созревание происходит весной следующего года. Очень небольшая часть личинок из потомства прогредиенс развивается во взрослых в тот же год, после эстивации. Длительность летнего покоя у отдельных личинок эстивосистенс варьирует от 3 недель до более 2 месяцев. Поэтому выход из диапаузы особей эстивосистенс растянут с начала июля до середины сентября. В эти же сроки наблюдается активность эстивосистенс, происходящих непосредственно от ранних гиemosистенс.

В числе размножающихся в осенний период самок нами были выявлены особи, морфологически заметно уклонявшиеся от эстивосистенс. По степени склеротизации тела и распределению восковых пор на пластинках они занимали промежуточное между гиemosистенс и эстивосистенс положение. Их индивидуальное развитие также носило в себе особенности обеих форм. Наблюдения показали, что осенняя реактивация особей этой промежуточной формы происходит одновременно с гиemosистенс, но развитие в отличие от последних завершается в том же году.

Очень теплой и продолжительной осенью 1996 г. мы находили яйцекладущих самок эстивосистенс вплоть до середины ноября. Имеются основания предполагать, что эти самки относились к дополнительной генерации, которая в условиях Киева обычно не развивается. Речь идет о 4-й генерации в генеалогической линии: гиemosистенс — прогредиенс-1 — эстивосистенс-2 — эстивосистенс-3 и 3-й — в генеалогической линии: гиemosистенс — эстивосистенс-1 — эстивосистенс-2.

После наступления устойчивых холодов все взрослые самки эстивосистенс, их яйца и несозревшие личинки погибали. Зимовку успешно переносили только личинки гиemosистенс. Среди зимующих личинок кавказского елово-пихтового хермеса более 98% обычно составляли личинки 2—3 возраста, т. е. личинки, прошедшие осеннюю реактивацию и развитие. Личинки гиemosистенс, появившиеся в конце сезона, зимуют в первом возрасте.

Для сезонного развития кавказского елово-пихтового хермеса в условиях Центрального ботанического сада характерны следующие особенности.

1. Зимовка основательниц на ели во 2–3 личиночном возрасте. В литературе сообщается (Lampel, 1968; Steffan, 1972), что у данного вида зимовка на ели проходит, как правило, в стадии личинки первого возраста. Возможность зимовки основательниц кавказского хермеса в более старших возрастах только предполагалась.

2. Очень короткий период развития мигрантов в галлах. По нашим данным, он гораздо менее продолжительный (середина июня), чем указывал Дмитриев (1987) для условий Украины (конец июля).

3. Развитие у самок-мигрантов в потомстве особей эстивосистенс, достигающих зрелости и размножающихся в том же году. Эта особенность для изучаемого вида ранее была неизвестна.

4. Зимовка всех без исключения особей гиemosистенс, появившихся в первой половине сезона, в старших личиночных возрастах. Согласно данным других авторов (Eichhorn, 1957; Lampel, 1968), гиemosистенс, происходящие от мигрантов, зимуют всегда в первом личиночном возрасте.

5. Увеличение, при определенных условиях, продолжительности сезонной активности на пихте до середины ноября за счет развития дополнительной генерации. Сведения об этой генерации в литературе отсутствуют.

В целом же, сезонная динамика активности кавказского елово-пихтового хермеса оказалась очень сходной с той, что описана для условий Западной Европы. Так, гемипопуляция (термин Г. Х. Шапошникова, 1974 — Г. Д.) на пихте наиболее активно развивается весной за счет зимующей генерации и части особей первой летней генерации (прогреддиенс-1). В летний сезон на пихте пассивные (диапаузирующие) особи абсолютно преобладают над активными. В этот период в активное развитие вовлекается только небольшая доля особей гемипопуляции, принадлежащая морфе эстивосистенс. Осенью наблюдается короткая вспышка активности гиemosистенс. После этого популяция изучаемого вида, как правило, в полном составе уходит на зимовку. Уход на зимовку осуществляется до наступления устойчиво холодной погоды.

## 2. Специализация диапаузирующих форм на вторичном хозяине

Адаптация к сезонным изменениям условий жизни у хермесов, как и у тлей, считающихся эволюционно более продвинутыми, осуществляется путем специализации отдельных групп особей в жизненном цикле. Сходным образом специализированные особи носят название морф. Их состав у разных таксонов хермесов различен и отражает, по-видимому, различные направления адаптиогенеза.

Считается, что отличительной особенностью хермесов рода *Dreyfusia* является наличие у них на вторичном хозяине 2 диапаузирующих форм (эстиво- и гиemosистенс). Впервые данные морфы выделил Маршал (Marshal, 1913). Согласно его определению, эстивосистенс — форма, размножающаяся летом, после прохождения летней диапаузы; гиemosистенс — форма, размножающаяся весной, после зимней диапаузы.

Нами было показано (Драган, 1997), что критерий Маршала оказывается в ряде случаев непригодным, с одной стороны, для разграничения биологически разных форм, выполняющих сходные функции у разных видов, а с другой — для детерминации форм в пределах жизненного цикла одного вида. Так, у корового пихтового хермеса (*D. piceae* Ratz.) в жизненном цикле имеется только одна диапаузирующая форма, обслуживающая и летнюю, и зимнюю диапаузу. Эта

форма, названная нами “амфи-систенс”, обладает универсальным комплексом сезонных адаптаций и является, по сути, эврибионтной транссезонной формой, поскольку особи этой формы развиваются и размножаются на пихте в течение всего вегетационного сезона. Их индивидуальное развитие проходит с обязательным периодом покоя в первом личиночном возрасте. У особей, появившихся в конце сезона, период покоя приходится на зиму и в этом случае они формально подпадают под определение гиemosистенс. Размножающиеся в летний период особи амфисистенс формально являются эстивосистенс. Но в обоих случаях речь идет об одной и той же универсальной диапаузирующей форме.

У кавказского елово-пихтового хермеса отношения между диапаузирующими формами носят иной характер. Настоящие исследования показали, что у данного вида функции переживания неблагоприятных периодов сезона разделены на вторичного хозяина между двумя разными в биологическом отношении диапаузирующими формами особей. Указанные формы отличаются по особенностям преимагинального развития и, по-видимому, по составу факторов, регулирующих его, а также по степени устойчивости к воздействию отрицательных температур. У личинок гиemosистенс, появившихся в первой половине сезона, летняя диапауза заканчивается всегда осенью, приблизительно в одни и те же сроки. После непродолжительного периода активного развития, личинки вновь уходят в диапаузу или близкое ей состояние, которое заканчивается весной следующего года. Уход в повторную диапаузу является обязательным и не зависит от степени благоприятности условий для продолжения развития в этот период. У личинок гиemosистенс, появившихся во второй половине сезона, летняя диапауза без перерыва переходит в зимнюю. Вероятно, в регуляции онтогенеза особей морфы гиemosистенс очень большую роль играют так называемые сигнальные факторы, в частности, длина фотопериода.

Окончание летней диапаузы у личинок эстивосистенс определяется, по нашим данным, временем их появления на вторичном хозяине и погодными условиями. Возобновившие развитие эстивосистенс завершают его, при наличии необходимых условий, в том же году, но никогда не уходят в повторную диапаузу. Не имея соответствующих адаптаций эстивосистенс погибают в зимний период, т. е. данная форма обеспечивает только летний покой вида. Важнейшим регулятором их онтогенеза является температура внешней среды. Напротив, значение сигнальных факторов в регуляции индивидуального развития эстивосистенс, по всей видимости, очень ограничено или равно нулю.

Таким образом, эстивосистенс и гиemosистенс представляют собой у кавказского елово-пихтового хермеса 2 биологически разные, различным способом специализированные формы. Первая из них является специализированной летней диапаузирующей формой, а вторая — специализированной зимней диапаузирующей формой.

Специализированность эстивосистенс и гиemosистенс проявляется также в отношении трофических связей с растением-хозяином.

Известно, что условия питания на деревянистых растениях не всегда благоприятны для тлей (Мордвилко, 1901). Наилучшими они являются весной, во время передвижения питательных веществ из запасующих тканей растений в точки роста; сильно ухудшаются летом, что связано с остановкой ростовых процессов у растений и улучшаются осенью, когда поток питательных веществ меняет направление в сторону запасующих тканей. Можно заметить, что индивидуальное развитие особей гиemosистенс довольно точно синхронизировано с сезонными изменениями физиологического состояния кормового растения. Программа онтогенеза гиemosистенс обеспечивает наилучший алгоритм потребления

питательных веществ хозяина, используя оба благоприятных периода сезона: весенний и осенний.

Согласно Шапошникову (1974), специализация у тлей обусловлена преимущественным и неослабевающим влиянием решающего фактора. Благодаря этому возникает саморегулирующаяся система, и определяется постоянство направления эволюции. К числу таких факторов он относил обилие пищи в весеннее время.

По-видимому, трофический фактор был “первичным”, главным в адапциогенезе гиemosистенс. Возникновение физиологических механизмов, обеспечивающих переживание повышенных температур летом и пониженных зимой, являлось “вторичным”, сопутствующим главной адаптации. Главная адаптация была направлена на максимально полное использование кормовых возможностей растения-хозяина. Если это так, то гиemosистенс следует рассматривать скорее как специализированную трофическую форму с функциями переживания неблагоприятных сезонов.

Эстивосистенс представляет второй путь специализации, связанный с приспособлением к условиям жизни при летнем недостатке пищи. Можно предположить, что исходной формой, от которой дивергировали гиemosистенс и эстивосистенс, была форма, близкая к амфисистенс. При этом, эстивосистенс в процессе специализации утратила способность к зимовке, т. е. стала более стенобионтной.

Особые формы гиemosистенс характеризуются значительной изменчивостью по признаку сроков и длительности развития и созревания. Среди них были выявлены 2 основных фенологических типа особей (ранний и поздний), которые позднее выделены в 2 субморфы гиemosистенс с одноименными названиями. Различия между ранними и поздними гиemosистенс охватывают целый комплекс морфологических и биологических особенностей и носят устойчивый характер. Можно полагать, что данные субморфы являются результатом углубления специализации особей в жизненном цикле изучаемого вида. К видимым эффектам дифференциации активности особей одной морфы (гиemosистенс) на популяционном уровне относятся: уменьшение напряженности внутривидовой конкуренции за один и тот же источник питания (это достигается путем отдельного его потребления во времени); увеличение устойчивости популяции хермеса в весенний период, для которого в умеренной климатической зоне свойственна большая нестабильность внешних факторов (это обеспечивается продлением диапаузы у части особей до периода “гарантированной безопасности”).

### Варианты полного жизненного цикла и парацикл

Нами обнаружено, что у изучаемого вида в рамках полного жизненного цикла может развиваться шестая генерация (эстивосистенс). В схеме голоцикла она занимает место между генерациями мигрантов и гиemosистенс (рис. 3, А, Б). Ранее подобные отклонения в пятигенерационной модели голоцикла были выявлены везде у 3 видов хермесов трибы *Dreyfusiini*: *Dreyfusia prelli* Grosia, *D. merkeri* Eichh. (Eichhorn, 1957) и *Aphrastasia pectinatae* Chol. (Драган, 1996). По-видимому, действительное число таких случаев у хермесов еще больше, что заставляет сомневаться в их, по мнению Лампеля (Lampel, 1968), “исключительности”.

Составленная по материалам наших исследований схема полного жизненного цикла кавказского елово-пихтового хермеса оказалась двухвариантной. В обоих вариантах фаза голоцикла, протекающая на первичном хозяине (ее продолжительность, число и очередность развития генераций), остается неизмен-

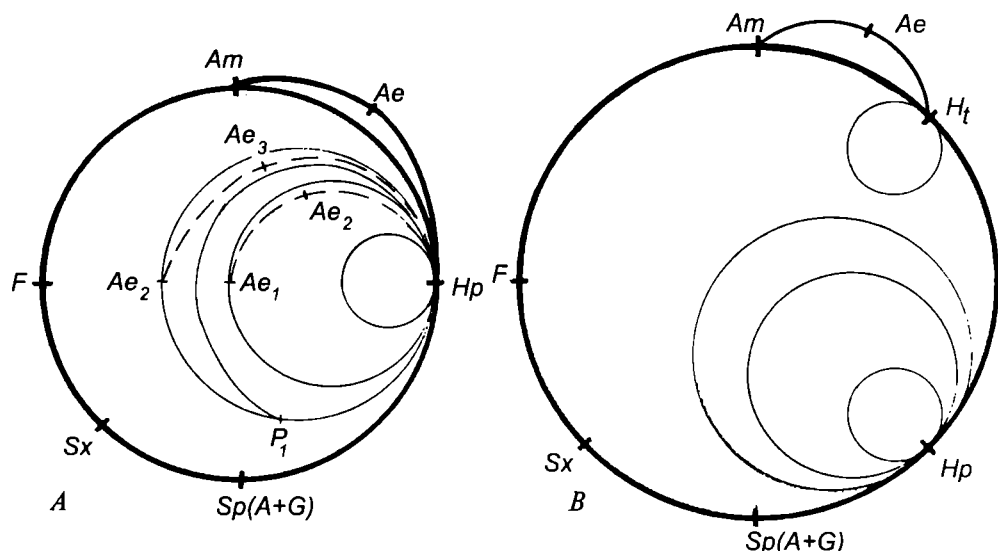


Рис. 3. Варианты схемы жизненного цикла кавказского елово-пихтового хермеса (по данным автора): *A* — с двухгодичным голоциклом; *B* — с трехгодичным голоциклом. Hp — ранняя гиemosистенс; Ht — поздняя гиemosистенс. Порядковые номера летних генераций обозначены цифрами. В правой части рисунка детали парацикла опущены.

Fig 3. Versions of diagram of the life — cycle of *Dreyfusia nordmanniana* (according to original author's data): *A* — 2-year holocycle; *B* — 3-year holocycle. Hp — early hiemosistens; Ht — late hiemosistens. Ordinal numbers of the summer generations is marked in by figures. The details of paracycles are omitted in the right side of illustration.

ной. Различия между ними появляются с вхождением голоцикла во вторую фазу, связанную со вторичным хозяином.

Если последовательность генераций на пихте начинается ранними гиemosистенс или эстивосистенс и затем ранними гиemosистенс, развитие на ней длится 1 год. За этот период на пихте развиваются 2–3 генерации: ранние гиemosистенс — полоноски или эстивосистенс — ранние гиemosистенс — полоноски. В данном варианте полный цикл развития вида проходит за два года и состоит из 5–6 генераций (рис. 3, *A*).

Включение в указанную последовательность поздних гиemosистенс, как показано на рисунке 3, *B*, приводит к ее удлинению до 3–4 генераций. В одном случае это: поздние гиemosистенс — ранние гиemosистенс — полоноски, в другом — эстивосистенс — поздние гиemosистенс — ранние гиemosистенс — полоноски. Продолжительность развития хермеса на пихте увеличивается при этом до 2 лет. В первый год жизни на пихте развиваются поздние гиemosистенс или эстивосистенс и поздние гиemosистенс, а во второй — ранние гиemosистенс и полоноски. Полоносками завершается развитие хермеса на вторичном хозяине в рамках голоцикла. Поскольку их могут продуцировать только ранние гиemosистенс (поздние гиemosистенс отрождают только немигрирующих потомков), появление звена ранних гиemosистенс в цепи генераций голоцикла есть обязательное условие его перехода в следующую фазу. В описанном варианте полный жизненный цикл длится 3 года и содержит 6–7 генераций.

Полученные нами данные подтверждают предположение Айхгорна (Eichhorn, 1989) о том, что полный цикл развития *S. nordmanniana* может длиться 3 года. Следует, однако, уточнить, что это не исключает возможности его завершения за 2 года.



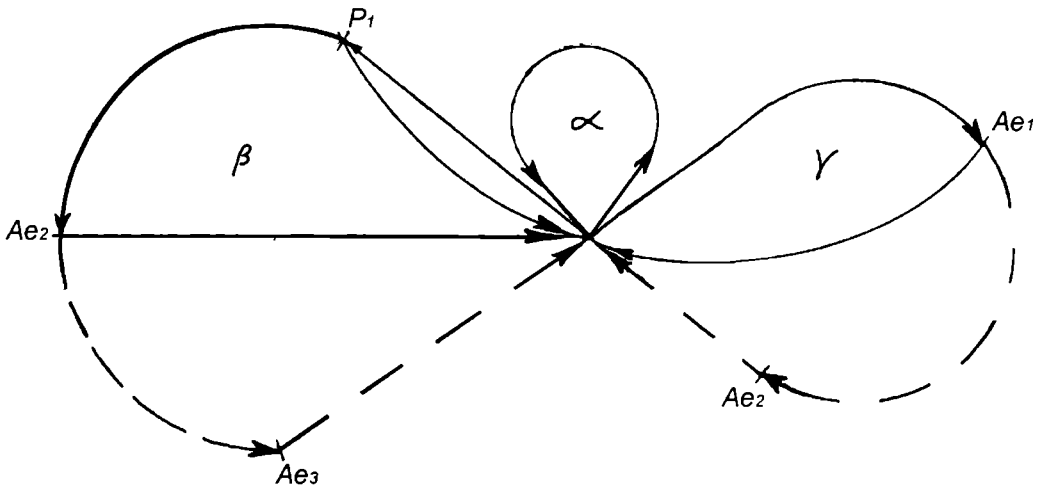


Рис. 4. Структура парацикла кавказского елово-пихтового хермеса:  $\alpha$  — Н-микроцикл;  $\beta$  — Р-микроцикл;  $\gamma$  — А-микроцикл.

Fig 4. Structure of the paracycle of *Dreyfusia nordmanniana*:  $\alpha$  — H-microcycle;  $\beta$  — P-microcycle;  $\gamma$  — A-microcycle.

Как видно из приведенных выше схем, последовательность сменяющих друг друга форм особей на первичном хозяине (половые самки и самцы — основательницы — мигранты) является однозначной, а их число — постоянным. Что касается вторичного хозяина, то на нем допускается определенное варьирование числа и очередности форм, развивающихся в пределах голоцикла. Это несколько уменьшает “консерватизм” голоцикла и свидетельствует о возможности его регуляции внешними факторами.

В противоположность голоциклу, развитие в рамках побочного цикла (парацикла) отличается значительной изменчивостью. В результате расщепления потомства первой в году генерации (гемосистенс) на отдельные морфы, парацикл распадается на 3 части. Мы дали им название микроциклы и обозначили по начальным буквам латинских названий этих морф как Н-, Р- и А-микроциклы (рис. 4).

Микроциклы отличаются по числу и составу развивающихся в их рамках генераций. В Н-микроцикле развивается всего лишь 1 генерация (гемосистенс), в А-микроцикле — 1–2 (все эстивосистенс) и в Р-микроцикле — максимальное число до 3 (одна генерация прогредиенс и 1–2 — эстивосистене). Каждый микроцикл имеет свой собственный ритм сезонной активности (т. е. обладает фенологической самостоятельностью) и представляет, по существу, особый вариант сезонной стратегии развития на вторичном хозяине.

Преобладающее развитие гемипопуляции хермеса в каком-либо направлении определяется количеством особей, отсылаемых самками зимующей генерации в начале сезона в тот или иной микроцикл. У изучаемого вида генетически детерминировано преимущество Н-микроцикла, играющего важнейшую роль в поддержании устойчивости и жизнеспособности всей популяции. Соотношение в каждом конкретном сезоне двух других парациклических форм (прогредиенс и эстивосистенс) очень изменчиво и, по-видимому, в большей степени зависит от погодных и иных внешних факторов. А- и Р-микроциклы гораздо более производительны, чем Н-микроцикл. Это достигается увеличением кратности раз-

множений в них особей (вместо одного до 2–4). Вследствие этого, А- и Р-микроциклы, несмотря на слишком большое количество особей, начинающих в них развитие, вносят больший по сравнению с S-микроциклом вклад в увеличение численности популяции.

Возможность развития гемипопуляции хермеса на вторичном хозяине в разных направлениях позволяют ей адекватно реагировать на те или иные изменения внешней среды.

- Драган Г. И.* Генерационный цикл сибирского слово-пихтового хермеса *Aphrafitasia pectinatae* Chol. (Homoptera, Adelgidae) // Изв. Харьков. энтомол. о-ва. — 1996. — Т. 4, вып. 1–2. — С. 85–90.
- Драган Г. И.* Біологія хермесів триби Dreyfusiini (Homoptera, Adelgidae), що пошкоджують ялицю у Центральному Лісостепу України : Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — Київ, 1997. — 21 с.
- Мордвилко А. К.* К биологии и морфологии тлей. — СПб. : Тип. М. Стасюлевича, 1901. — 947 с.
- Холодковский Н. А.* Хермесы, вредящие хвойным деревьям. — СПб. : Деп. земледел., 1915. — 89 с.
- Шапошников Г. X.* Популяция, вид, род как живые системы и их структура у тлей // Тр. ЗИН АН СССР. — 1974. — Т. 53. — С. 106–173.
- Eichorn O.* Eine neue Tannenlaus der Gattung Dreyfusia (*Dreyfusia merkeri* nov. spec.) // Z. ang. Zool. — 1957. — **44**. — S. 303–348.
- Eichborn O.* Zum Generations- und Wirtswechsel der Fichtengallenlaus, *Sacchiphantes* spp. (Hom., Adelgidae) // Z. angew. Entomol. — 1989. — **108** (1). — S. 44–53.
- Lampel G.* Die Biologie des Blattlaus — Generationwechsels. — Jena Verlag : VEB Gustav Fischer, 1968. — 264 s.
- Marschal P.* Contribution a l'etude de la biologique des Chermes // Ann. Sci. Nat. Zool. — 1913. — **18**. — P. 153–377.
- Steffan A. W.* Evolution und Systematik der Adelgiden (Homoptera, Aphidina) // Zoologica. — 1968. — **115**. — 139 S.
- Steffan A. W.* Unterordnung Aphidina, Blattläuse // Die Forstschädlinge Europas. — Hamburg ; Berlin Verlag Paul Parey, 1972. — Bd. 1. — S. 184–279.