

В. А. Мамонтова

КОЭВОЛЮЦИЯ, СОПРЯЖЕННАЯ ЭВОЛЮЦИЯ И СОПРЯЖЕННЫЕ ВИДЫ НА ПРИМЕРЕ ТЛЕЙ (НОМОРТЕРА, АРНИДИНЕА)

В последние десятилетия в литературе, касающейся общих или частных вопросов эволюции и экологии насекомых, и особенно вопросов коэволюции, все чаще и чаще сталкиваешься с ничем не оправданной небрежностью в толковании и применении научной терминологии. Так, например, такие не равнозначные пути эволюции, как сопряженная эволюция (филогенетический параллелизм) и коэволюция многие авторы вообще не разграничивают, сводя эти термины в синонимы. Известный энтомолог П. М. Рафес, разбирая отношения кормового растения и его потребителя так и пишет: «...между ними все же осуществлялась сопряженная эволюция, по современной терминологии,— коэволюция» (1980, с. 44). Все, что излагается в статье автора, к сопряженной эволюции не имеет отношения, полностью касаясь коэволюции.

В связи с этим, попутно с изложением некоторых путей эволюционного развития тлей, мне представляется необходимым восстановить, видимо, позабытые первоисточники некоторой, относящейся к теме статьи терминологии в ее первоначальном, неискаженном смысловом значении. Кроме того, это необходимо, чтобы изложенные в статье интерпретации некоторых путей эволюции тлей стали яснее.

Коэволюция

Напомню, что под этим обычно понимается совместная эволюция двух и более таксонов, тесно связанных экологически, но не обменивающихся генетической информацией. Результатом коэволюции являются коадаптации и взаимная эволюция партнеров. Большинство разнообразных форм популяционных взаимоотношений от хищничества, паразитизма, конкуренции до симбиоза относятся к коэволюции, которая «...имеет достаточно общее значение, охватывая историю всего органического мира. Отношения между насекомыми и растениями лишь частный случай этого явления» (Родендорф, 1980, с. 182).

Остановимся на некоторых примерах коэволюционных взаимоотношений тлей с растениями, паразитами которых тли фактически являются, а также на симбиотических связях тлей с другими организмами, поскольку эти отношения довольно своеобразны. Наиболее характерными коэволюционными взаимоотношениями тлей с растениями являются галлообразование и выработка растениями резистентности к тлям и, соответственно, взаимных адаптаций у тлей.

Галлообразование — широко распространенное проявление коэволюции среди многих представителей насекомых различных таксономических групп, и в частности тлей (Homoptera, Aphidinea). На месте внедрения в ткань растения хоботка тли образуется галл, т. е. патологическое разрастание камбиальной ткани, которое окружает личинку, ограничивая тем самым среду обитания часто нескольких поколений тлей, вплоть до появления крылатых мигрантов, которые покидают галл, мигрируя на вторичных хозяев — различные для каждого вида тли травянистые растения (см. рис. 2). Таким образом, растение локализует вредителя, обеспечивая функционирование остальной части растения. Тли же приспосабливаются к сосанию не из хлорофиллоносных тканей, а из меристемы, что компенсируется защитой, которую галл обеспечивает им от врагов и от неблагоприятных внешних условий, например, от губительных для тлей ливневых дождей и т. п. У тлей при этом появляются особые адаптации к жизни

в галлах, причем наиболее специализированными являются основательницы — первое галловое поколение, в связи с чем они проявляют строгую монофагию, на что многократно указывал А. К. Мордвилко (1924 и др.).

П. М. Рафес в уже цитированной работе считает галлообразование проявлением косвенного сопротивления растения фитофагу. Полностью полезным для растения это, разумеется, не является, поскольку тли высасывают из них соков гораздо больше, чем нужно для питания, компенсируя потерю влаги через тонкие покровы тела, но, тем не менее, налицо явное коэволюционное взаимоотношение компонентов системы «фитофаг — хозяин».

Примечательно, что специалисты по иммунологии у растений И. Д. Шапиро и Н. А. Вилкова также считают, что «...новообразования, изолирующие галлообразователей от здоровых тканей, можно рассматривать как форму индуцированного иммунитета растений к вредителям» (1979, с. 51).

Поскольку тли — насекомые сосущие, а не, скажем, грызущие, всякого рода приспособления механической защиты растений от фитофагов, в виде специальных выделений, колючек, шипов, волосков, железистых трихом, укрывания точек роста, семян, соцветий и пр. на тлей не действуют, кроме разве что сильной опушенности растений, да и та не всегда. Поэтому основой сопротивляемости растений тлям являются вторичные химические соединения, физиологическая функция которых видимо, ограничивается защитной. Это многие широко известные репелленты (таннины, эфирные масла, смолы, алкалоиды, терпены, терпеноиды и др.). Однако высокая степень биологической пластичности тлей приводит к тому, что они осваивают и такие растения, причем отбором вырабатывается строгая специфичность в выборе растения-хозяина вплоть до монофагии. В настоящее время известно не много видов растений, на которых не паразитировали бы тли, причем, видимо, не репелленты, а какие-то другие причины обуславливают их «несъедобность» для тлей, поскольку к таковым относится и шелковица (*Morus alba*) отлично освоенная червецами. Таким образом, идет почти непрерывный процесс эволюции — взаимного приспособления тлей и растений с целью: «у фитофага — поражать, у растения — сопротивляться» (Рафес, 1980, с. 53)*.

Примечательно, что тли почти не известны на эфемерах. Это связано с коротким периодом вегетации последних. В защитной тактике растений одно из средств сопротивления фитофагам называется «тактикой избегания во времени», что действительно против тлей в силу своей образной биологии (особенно для немигрирующих видов), а именно — гетерогонии, т. е. сезонной смены девственных и амфигонных (осенних) генераций.

Интересны симбиотические отношения тлей с другими организмами. Б. Б. Родендорф (1980) считает симбиоз высшей формой коэволюции. Следует оговорить, что под симбиозом в настоящей статье понимаются только различные формы взаимовыгодных для обеих сторон (или индифферентных для одной из сторон) отношений исключая из этого понятия паразитизм, как этого придерживались наш отечественный паразитолог В. А. Догель (1947), американский эколог Э. Пианка и др. Общим с паразитизмом у симбионтов является лишь лежащее в основе совместное сосуществование двух разных видов, однако, в литературе мнения об этом разделились. Термин «симбиоз» был предложен А. Де Бари в 1979 г. в широком смысле, включающем и паразитизм. В дальнейшем О. Гертвиг (1906) сузил границы употребления термина д

* Каким образом возникают в растениях вторичные химические вещества, до сих пор не выяснено. Интересное толкование этому приводит П. М. Рафес в цитированной статье. Он считает, что «...ассимилирующий аппарат, пораженный воздействием фитофага, в какой-то мере продолжает функционировать в свойственном ему направлении, но нанесенное повреждение изменяет ход (возможно, порядок) реакций. Возникает своеобразный «патологический синтез», создающий вторичные вещества. Отбор оставляет полезным растению вещества — репелленты» (Рафес, 1980, с. 54).

мутуализма, исключив из него паразитизм, что было принято большинством русских ученых. Однако в изданной под редакцией М. С. Гилярова книге «Биологический энциклопедический словарь» (БЭС) паразитизм снова включен в понятие симбиоза с указанием, что «В современной биологии термин симбиоз чаще используется в его первоначальном широком значении» (БЭС, 1986, с. 574).

Принимая такой тезис, пришлось бы любые взаимоотношения тлей с растениями считать симбиозом, поскольку тли являются фактически типичными паразитами растений, что представляется совершенно неприемлемым. Известны случаи, когда симбиоз переходит в паразитизм, но тогда он паразитизмом и становится, переставая быть симбиозом.

Симбиоз в форме мутуализма, то есть взаимовыгодных отношений, у тлей, а также и у других представителей Homoptera проявляется в наличии в их жировом теле или в полости тела, в специализированных клетках, мицетоцитах, прокариотных симбионтов (у тлей и цикад), или дрожжевых грибов (*Schizosaccharomyces aphidis* у некоторых тлей, *Saccharomyces*, *Oospora*, *Coccidomyces* у червецов). Симбионты могут попадать в яйцевые клетки и таким образом передаваться потомству. Их роль заключается в выделении энзимов, способствующих перевариванию сахаров, в изобилии получаемых тлями с соком растений, аналогично тому, как жгутиконосцы в желудке термитов, выделяя целулазу, помогают им переваривать клетчатку древесины, которой термиты питаются. Такие связи называют еще эндосимбиозом, поскольку он осуществляется внутриклеточно.

Наиболее интересны отношения тлей с муравьями, относящиеся к симфилии, или общественному симбиозу, поскольку тли (мирмекофилы) живут с целой группой особей, обслуживая любого муравья из гнезда хозяев; и услуги они получают от любой особи колонии. В основе этих отношений лежит выделение тлями медвяной росы или пади — сладких экскрементов, содержащих сахара и некоторые аминокислоты. Тли — древняя группа насекомых, их предполагаемые предки известны из перми. Вопрос о причинах выделения ими пади интересен сам по себе, и по этому поводу существует несколько мнений. По общепринятой точке зрения, тли выделяли сахаристые вещества с самого начала своего возникновения, и М. С. Гиляров (1948) объясняет это необходимостью потреблять из растений соков больше, чем им нужно для питания, компенсируя потерю влаги через тонкие покровы тела. Вода восполняет потери, а лишние сахара выводятся наружу в виде пади. Такое объяснение логично, и начало этому, как мне представляется, положено резким изменением в поздней перми климата в сторону аридизации. Поскольку предков муравьев (по С. И. Малышеву, 1959) также относят к перми, связи тлей с муравьями могут быть очень давними, с позднего кайнозоя, или с раннего мезозоя.

Э. К. Гринфельд в ряде работ (1978 и др.) выделение современными тлями больших количеств пади считает следствием возникновения их симбиоза с муравьями, что, на мой взгляд, не убедительно и выглядит даже несколько мистически. Однако Гринфельд прав, когда говорит, что тли, побуждаемые усиками муравьев, повышают сосательную деятельность и продуцируют больше пади, что вполне может быть следствием адаптации к мирмекофилии, т. е. вторичным, как и ряд связанных с этим морфоадаптаций: наличие специальных перианальных волосков вокруг ануса, удерживающих капли пади (у тлей, которых муравьи не посещают, такие волоски отсутствуют или слабо развиты и падь выбрызгивается на далекие расстояния), короткий хвостик и трубочки (длинные мешают муравьям слизывать падь) и некоторые характерные поведенческие реакции тлей.

Муравьи, в свою очередь, полезны тлям. Они защищают их от афидофагов (правда, не всегда), а некоторые виды тлей, как, например, (*Paracletus cimiciformis* Neud.), потерявшие своих первичных хозяев,

а вместе с ними и возможность зимовать на них в фазе яйца, сохраняются зимой в гнездах муравьев; последние тлей туда переносят и тщательно там о них заботятся: облизывают, освобождая от плесневых грибков, иногда и подкармливают, для чего даже выращивают злаки и т. п.

Сопряженная эволюция

Уже упоминалось выше, что сопряженной эволюцией часто обозначают коэволюционные отношения, хотя это различные пути эволюции. Видимо, коэволюция включает в себя, как особый случай, сопряженную эволюцию. Немного к истории вопроса, причем здесь не приводятся идеалистические теории, которые основаны на принципах сопряженной эволюции (Эйхлер, Келлог, Меткаф и др.) и темы настоящего сообщения не касаются. Более или менее точно мысль о сопряженной эволюции была сформулирована Лейкартом (1863) в монографии о человеческих паразитах: «Частота встречаемости паразитов у различных хозяев находится в прямом отношении к их родству с основным хозяином» (цитируется по Рубцову, 1940, с. 430).

В дальнейшем представления о сопряженной эволюции развивались Иерингом (1891, 1902) и многими другими авторами, а в последнее время Бруксом (Brooks, 1985 и др.), а из отечественных наиболее интересны исследования И. А. Рубцова и В. А. Догеля. И. А. Рубцов, подытожив свои и литературные данные, четко определил само понятие сопряженной эволюции: «Эволюция специализированного паразита, как правило, протекает сопряженно с хозяином во времени и пространстве: **за дивергенцией хозяина следует дивергенция паразита**. Отсюда следует, что родственные хозяева населены и родственными паразитами, а схемы филогенетических отношений между специализированными паразитами, как правило, соответствуют схеме филогенетических отношений между их хозяевами, т. е. наблюдается **филогенетический пераллелизм**» (Рубцов, 1940, с. 431).

Тот факт, что приоритет этих исследований принадлежит паразитологам, не случаен, поскольку наиболее часто, характерно и четко сопряженная эволюция и наблюдается в системах паразит — хозяин. Причина кроется в наиболее тесных связях самой системы. Средой обитания паразитов является организм хозяина (среда первого порядка), «тогда как окружающая природа с ее изменениями играет лишь подчиненную роль (среда второго порядка)» (Догель, 1947, с. 79).

И. А. Рубцов приводит классические примеры явного филогенетического параллелизма: при дивергенции копытных на них параллельно дивергировали специализированные желудочные овода, которые встречаются только на них, и эти овода четко делятся по группам, соответственно таксонам хозяина (рис. 1): * в двух родах слонов — африканском и индийском паразитируют соответственно два вида желудочных оводов, то же наблюдается у непарнокопытных и т. п. Это характерно и для нематод, возможно, также и для вшей человека и обезьян и т. п.

В. А. Догель, откликнувшись на статью Рубцова, высказал свои соображения по этому поводу. Он отметил, что по таксономическому рангу паразиты отстают от хозяев; кроме того, сопряженная эволюция проявляется редко. «Значительно чаще, под влиянием самых различных причин, как-то: географическая изоляция, вымирание хозяев и связанного с этим перехода паразитов на других животных, обмена фаунами и т. д., параллелизм в эволюции паразитов и хозяев нарушается или частично, или даже полностью» (1947, с. 85). Однако в тех случаях, когда это имеет место, возникает возможность по ископаемым остаткам

* Схема, приведенная А. И. Рубцовым, в настоящее время в отношении хозяев устарела, однако она хорошо иллюстрирует положение автора.

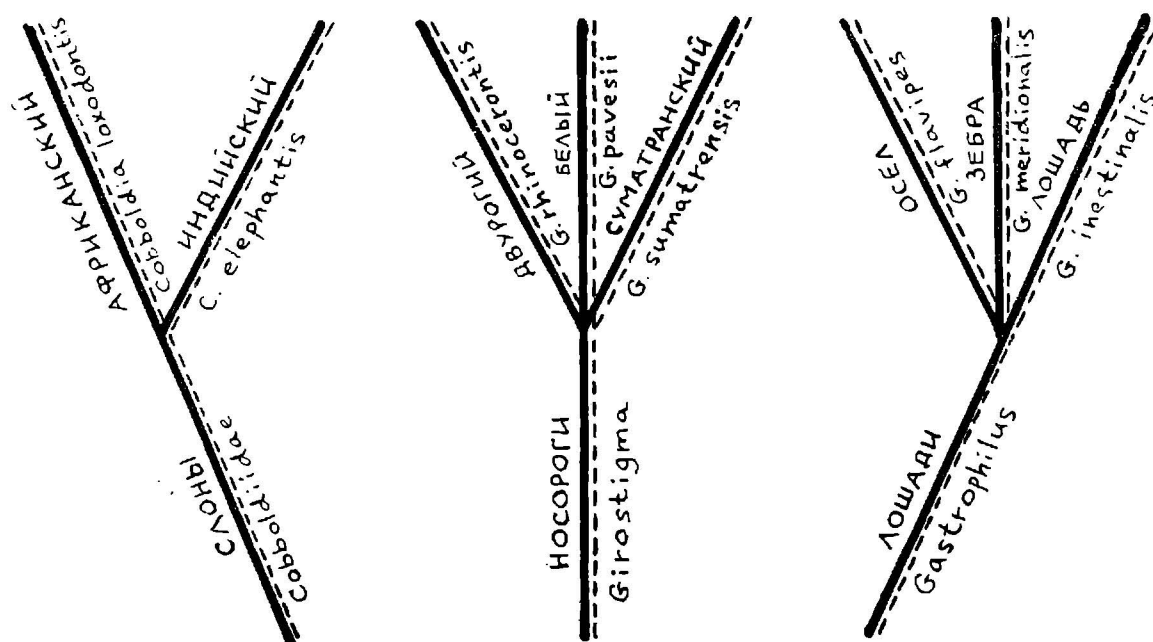


Рис. 1 Схема филогенетических отношений непарнокопытных и хоботных и их специализированных паразитов — желудочных оводов (по И. А. Рубцову, 1940 г.).

хозяев судить о времени, к которому относятся этапы эволюции паразитов, что особенно интересно прослеживается на паразитах приматов; судить о центрах возникновения и путях расселения современной фауны и т. п. Сопряженная эволюция является «...чрезвычайно плодотворным методом для выяснения ряда самых общих и сложных вопросов систематики, биогеографии, палеогеографии и других смежных дисциплин» (Рубцов, 1940, с. 430).

Однако складывается впечатление, что у нас в стране за последние десятилетия эти классические работы были основательно забыты; о филогенетическом параллелизме ничего не сказано даже в упомянутом БЭС, и сопряженной эволюцией стали называть любые коэволюционные взаимодействия, в большинстве не имеющие отношения к филогенетическому параллелизму. Возможно, что одновременно с недостаточным вниманием к нашей классической литературе, причина вышесказанного кроется еще и в сходстве терминов: и сопряженная эволюция, и коэволюция при переводе на русский язык понимаются как «совместная эволюция». Несколько характерных примеров из работ, последних десятилетий.

Известный американский эколог Э. Пианка, в переведенной у нас книге «Эволюционная экология» (1981) сопряженной эволюцией называет взаимозависимость между рождаемостью и смертностью: раздел так и называется: «Сопряженная эволюция рождаемости и смертности». Филогенетический параллелизм Пианка определяет как коэволюцию в узком смысле, что по сути близко к истине.

В работах американца Даниэля Брукса, термин «коэволюция» понимается по Иерингу (1891), как сопряженная эволюция, т. е. как «...исторические отношения между хозяевами и паразитами», причем «...они и соизменяются с филогенией хозяина... это позволило использовать данные о гельминтах как независимый источник доказательства филогении хозяев» (Brooks, 1985, p. 724). При этом Брукс ни словом не обмолвился о работах наших отечественных авторов.

Многие иммунологи, занятые проблемой возникновения резистентности у растений к фитофагии, эти коэволюционные взаимоотношения также называют сопряженной эволюцией и в тех случаях, когда эти отношения не сопровождаются параллельной видовой дивергенцией обоих компонентов. Это четко отражено И. Д. Шапиро и Н. А. Вилковой в обзорного характера статье. Они как само собой разумеющееся и давно установленное наукой утверждают: «Длительная сопряженная эволю-

ция покрытосеменных растений и их потребителей — насекомых — сопровождалась существенными преобразованиями этих двух групп организмов, затронувших самые различные уровни их организации. Наряду с этим совершенствовались и их иммунные системы». (1979, с. 41). Эволюция несомненно затрагивает оба компонента системы, но филогенетический параллелизм при этом проявляется чрезвычайно редко.

Н. П. Кривошеина вспышки массовых размножений вредителей в ослабленных древостоях также называет «...сопряженной эволюцией продуцентов и консументов» (1984, с. 354).

Э. К. Гринфельд в монографии (1978) все без исключения случаи энтомофилии и антофилии считает сопряженной эволюцией и даже такие, когда имеются в виду примитивные насекомые, которые питаются пыльцой и не имеют для этого никаких специальных морфоадаптаций, в то время как сопряженной эволюции сопутствуют адаптации и явная специализация. Энтомофилия действительно демонстрирует прекрасные примеры редкой сочетанной приспособленности друг к другу некоторых насекомых или колибри и опыляемых ими цветков, например, опыление юкки специфичным видом — юкковой молью (*Pronuba yuccasella*) или мадагаскарской орхидеи (*Angraenum sesquipedale*) с глубиной венчика в 250—350 мм — бражником (*Macrosila morgani predicta*) с соответственной длиной хоботка (Гринфельд, 1978), и т. п.

Однако видообразование в таких случаях происходит, скорее всего, филетически, путем постепенной, параллельной трансформации обоих компонентов, а не путем их дивергенции. Кроме того, такие сопряженные, пригнанные друг к другу пары довольно редки даже среди опылителей. Обычно многие виды бабочек и особенно пчел питаются на многих видах цветов и большинство таких связей, естественно, вторично. Тем более вторичным является включение в процесс опыления цветковых растений позвоночных животных, «...когда в природе уже появился цветок с окрашенным венчиком и нектаром. Именно нектар, а не пыльца послужил основным продуктом для привлечения позвоночных, а нектар был стимулирован насекомыми» (Гринфельд, 1978, с. 190). Между тем Гринфельд и такие коэволюционные отношения называет сопряженной эволюцией.

Очень характерна также статья В. В. Попова «Особенности сопряженной эволюции *Macropis*, *Epeoloides* и *Lysimachia*», в которой типично коэволюционные отношения называются сопряженной эволюцией. Между тем в ней очень убедительно доказывается, что связи между перечисленными компонентами: паразит пчелы → пчела → цветы вербейника разобщены во времени: «Появление вербейника и его начальная эволюция восходят к более раннему времени, чем становление рода *Macropis*... как бы ни зависело существование их в современную эпоху друг от друга, связи между ними относительно недавни и вторичны» (Попов, 1958, с. 517). И еще: «Как бы полностью ни зависела эволюция *Macropis* от эволюции вербейника, видовая дивергенция *Macropis* идет независимо от дивергенции *Lysimachia*» (там же, с. 513). Таким образом, в статье В. В. Попова доказывается противоположное тому, что обещает заглавие. Таким примеров можно привести множество.

Сопряженная эволюция среди фитофагов явление гораздо более редкое, чем среди паразитов животных, поскольку связи фитофагов, в том числе тлей, с растениями менее тесные. И среди тлей, хотя они относятся к типичным растительноядным паразитам, явные случаи сопряженной эволюции очень редки. Это явственнее прослеживается на древних группах (семейства ляхнид, хайтофорид); среди эволюционно продвинутых семейств, например, у афидид, сопряженную эволюцию тлей с их кормовыми растениями выявить трудно. У тлей видовая дивергенция в основном проходила независимо от дивергенции растений. Это продемонстрировал Г. Х. Шапошников на эволюции группы короткохвостых тлей из семейства Aphididae в связи с эволюцией розоцвет-

ных, среди которых спирейные считаются наиболее древними, филогенетически исходными, а наиболее молодыми — сливовые; яблонные и розанные примерно одного возраста и занимают промежуточное положение. Оказалось, что с наиболее древними спирейными «...связано наименьшее количество представителей более древних групп», и тли, обитающие на спирейных, принадлежат в основном к новейшим группам и не обнаруживают «...ни глубокой специализации, ни родственных отношений друг с другом, наоборот, указывают на связь с тлями с розанных и сливовых» (Шапошников, 1951, с. 36). «И несомненно, что связи тлей со спирейными носят вторичный характер и ни о какой сопряженной эволюции здесь не может быть и речи» (там же, с. 37).

На этом основании Шапошников утверждает, что «эволюция тлей шла в том же направлении, что и эволюция жизненных форм растений, т. е. вегетативных органов растений, на которых паразитируют тли». Идет борьба за влагу, поскольку эволюция флоры с мелового периода осуществлялась по линии приспособления к жизни в условиях пониженной температуры и влажности, что определяло и эволюцию тлей; переход с хвойных на лиственные деревья, с деревьев на кустарники, с деревьев и кустарников на травянистые растения и затем вторично на деревянистые растения. Эти взгляды Г. Х. Шапошникова подтверждаются и на ляхнидах.

Однако, хотя случаи сопряженной эволюции у тлей очень редки, они все же имеют место, даже в молодых группах: «Яблоневые древнее сливовых и тли, живущие на яблоневых, древнее тлей, живущих на сливовых, т. е. в этом случае можно говорить о сопряженной эволюции, но это единственный пример среди короткохвостых тлей» (Шапошников, 1951, с. 43).

Не много, но, вероятно, больше случаев сопряженной эволюции в древних группах тлей, например, у ляхнид или у хайтофорид. В связи со сменой в мезозое флоры, живущим на древних хвойных предкам ляхнид приходилось переходить на вновь появляющиеся хвойные и лиственные и приспосабливаться к ним. Одна группа предковых форм, живущих на древних вымирающих хвойных, переходя на новые мезозойские хвойные, дивергировала соответственно дивергенции кормовых растений: на пихте (*Abies* — род *Dinolachnus*, на соснах (*Pinus*) — род *Cinara*, на кипарисовых — род *Cupressobium*, на елях (*Picea*) — род *Lachniella*, на лиственнице (*Larix*) — род *Cinarellia*. Все перечисленные роды обладают рядом сближающих их архаичных признаков (некоторые афидологи относят их даже в ранг подродов). Поэтому можно допустить, что они произошли от общего предка, а отличия между ними объясняются вторичностью адаптаций к различным вышеперечисленным кормовым растениям при дивергенции. Следом за этим четко прослеживается параллелизм в дивергенции, например, кипарисовых и тлей рода *Cupressobium* на них: на туе, можжевельнике, кипарисе живет по обособленному виду, однако все они близкородственны, — произошли от общего предка.

В семействе хайтофорид интересен род *Periphyllus* Ноев. и особенно три его вида — монофаги (по крайней мере, в прошлом) на различных видах кленов: *P. acericola* Walk. на яворе, *P. minutus* Sharp на татарском клене и *P. aceris* L. — на клене остролистном. Однако в последнее время вид зарегистрирован и на ряде других видов кленов, что может объясняться или его вторичными связями с этими кленами, или же тем, что на них живет другой или другие, близкие *P. aceris* виды, пока никем в этом отношении не исследованные.

Таким образом, среди древних групп тлей чаще обнаруживаются случаи сопряженной эволюции в системе «кормовое растение — тли». Но можно с еще большей уверенностью утверждать, что гораздо чаще происходит вторичное заселение растений, и диктуется это не закономерностями фулогенетического параллелизма, а экологическими усло-

виями. И когда осуществляется такой переход исходной формы тли на уже сформировавшийся новый или даже на давно существующий вид растения, то реализуется не сопряженная эволюция, а коэволюция. Отсюда вывод: если «...очевидно, что эволюция любых групп животных протекала как коэволюционный процесс,— такой вывод неизбежен уже вследствие самой природы животных как гетеротрофных организмов» (Родендорф, 1980, с. 179), то сопряженная эволюция — явление, ограниченное достаточно жесткими, редко совпадающими условиями развития, и смешивать воедино эти пути эволюции не следует.

Существуют спекулятивные теории, связанные с понятием сопряженной эволюции. Например, Макауэр (Maskauer, 1965 и др.), исходя из принципа обязательной сопряженной эволюции в системе паразит — хозяин и обнаружив, что состав паразитов тлей (Aphidiidae), паразитирующих на ляхнидах и представителях семейства афидид оказался общим, построил филогенетическую систему — древо тлей, объединив в нем эти два семейства в одну, самую молодую ветвь древа (Aphididae+Lachnidae). На самом деле ляхниды — самое примитивное по строению и одно из древнейших семейств тлей, а афидиды — самое молодое, прогрессивное, эволюционно продвинутое, что изложено нами в другой работе (Мамонтова, 1980).

Сопряженные виды

Явление «сопряженности видов» было установлено В. А. Догелем (1947), а затем развито им в специальной статье (1949), в которой говорится о топологических разностях вида у паразитов, как о возможном источнике внутривидовых дивергенций и образования новых видов и подвидов.

Впервые В. А. Догель встретился с этим явлением еще в 1907 г. у простейших рода *Parlozoon*, паразитирующих в кишечнике полихеты *Travisia*. Часть особей живет в средней части кишечника, а часть — в слюнных железах (рис. 2, А). При этом обе формы приобретают морфологические и физиологические отличия. Догель приводит множество подобных примеров разной топологической локализации паразитов, которая легко может приводить к дивергенции данного паразитического вида. На рис. 2, Б конец тела перьевых клещей с кряквы (по Дубинину). Один вид живет в воздушных коридорчиках маховых перьев (*Freyana anatina*), и у него слабый аппарат прикрепления к хозяину, другой (*F. largifolia*) — на открытых частях опахала, и у него сильно развит аппарат прикрепления. На рис. 2, В — инфузории *Trichodina* — эктопаразиты водных животных, в частности, карася. Виды также топографически локализованы и резко отличаются морфологически. «Таким образом, у паразитов в миниатюре возникают условия пространственной изоляции особей», способствующие дивергенции видов. В результате образуются, по терминологии Догеля, «сопряженные виды» — наличие двух и более видов паразитов из одного и того же рода на одном хозяине, обыкновенно (но не всегда) строго пространственно разграниченные, но с определенной генетической связью.

К сожалению, эти интересные соображения Догеля были, видимо, преданы забвению, например, в БЭС (1986) о них нет ни слова.

Между тем, если примерить это явление на тлей, то оказывается, что оно прекрасно объясняет очень многие случаи совместного обитания близкородственных видов одного рода на одном дереве, на одной ветке, наконец, даже на одном листе березы, тополя и т. п. Видимо, этот путь эволюции вполне применим к насекомым-фитофагам, особенно к паразитам растений, которыми являются представители Homoptera, большинство Hemiptera, возможно, и другие.

Еще сравнительно недавно симпатрическое видообразование многими отрицалось. Майр и в одном из недавних изданий пишет, что оно «...подобно лернейской гидре, у которой взамен отсеченной головы вырастают две новые» (1968, с. 361). И еще: «...обсуждение симпатрического видообразования позволяет нам прийти к заключению, что в этой

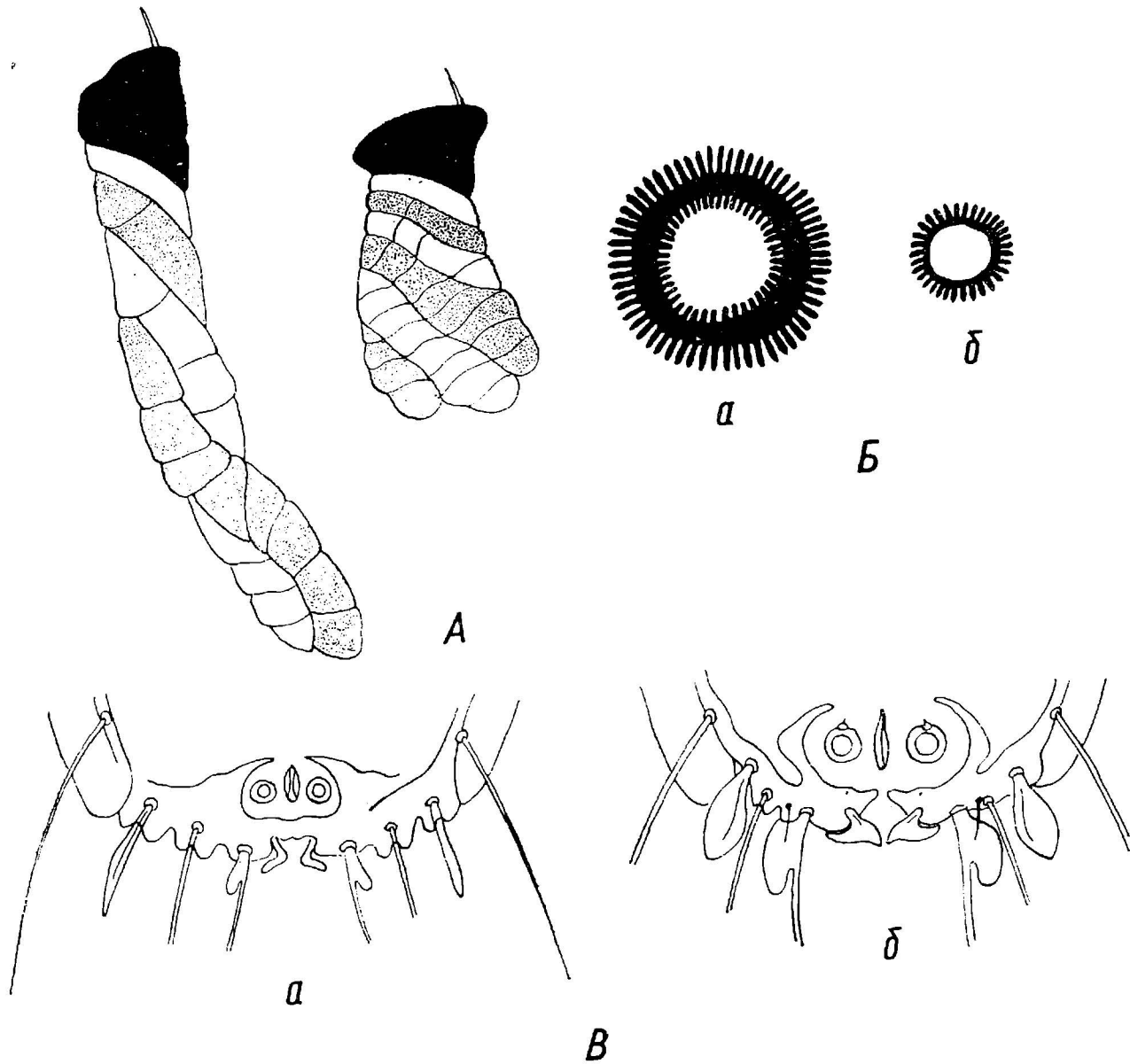


Рис. 2. Сопряженные виды по Догелю (1949):

А — *Haplozoon* spp., паразитирующий в кишечнике полихеты *Travisia*; Б — *Trichodina urinaria* (а), *T. percarum* (б); В — *Freyana anatini* (а) и *F. largifolia* (б).

гипотезе нет необходимости и что она не подкреплена необходимыми данными. Она игнорирует тот факт, что видообразование происходит на уровне популяции, а не на уровне особи» (там же, с. 383). Майр ссылался при этом на Тимофеева-Ресовского (1943).

В настоящее время общепринято, в том числе и Тимофеевым-Ресовским, что симпатрия возможна «...вследствие экологической или морфофизиологической изоляции» (1977, с. 89), или при симпатрии видов-двойников в новых экологических условиях (там же, с. 126).

Образование сопряженных видов случай особый: все начинается с топологической изоляции (как бы «микрореографической»), благодаря которой отдельные особи одной популяции, а у тлей — одной колонии оказываются в различных экологических условиях, как при симпатрии, в сторону которой и склоняется, видимо, этот путь эволюции.

Колонии двух видов тлей одного рода *Callipterinella* Goot. на березах располагаются не случайно и не как попало, а строго избирательно по отношению к месту питания: *C. tuberculata* Neud. на концах молодых побегов, черешках листьев с заходом на пластинку листа; *C. callipterus* Hagt. — в складках, трубках листьев, как правило, под прикрытиями. Виды очень близки, их происхождение от общего предка несомненно, но условия обитания у них, видимо, различны.

Еще пример — близкородственные виды тлей рода *Pemphigus* Hagt. Все они могут жить вместе на одном листе осокоря или пирамидального тополя, но один у главной жилки, другой между жилками, третий — на черешке листа. Разобшение их по разным листьям одного

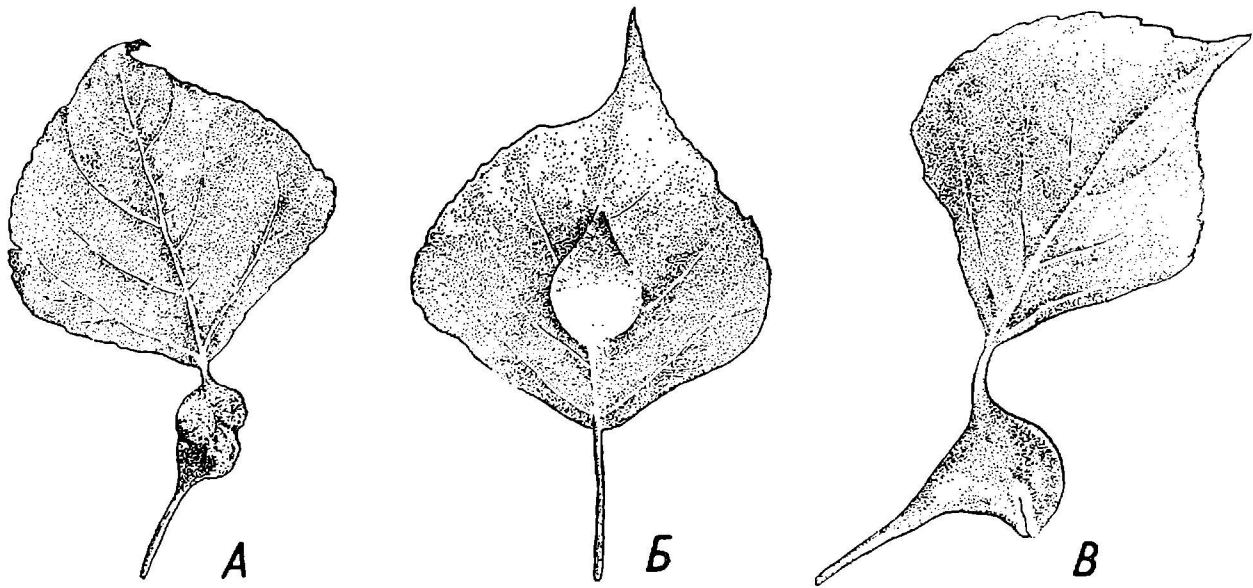


Рис. 3. Сопряженные виды тлей рода *Pemphigus* Hart. на черном тополе: А — *P. Protospirae* Licht., Б — *P. populinigrae* Schr., В — *P. bursarius* L.

дерева не противоречит правилу, поскольку яйца всех видов откладываются в щелях коры на стволе, откуда вылупившиеся весной личинки основательниц и расползаются строго по местам обитания видов (рис. 3).

Интересны сопряженные виды в семействе ляхнид (Lachnidae). На одном дереве сосны (*Pinus silvestris*) может жить целый комплекс близкородственных видов тлей рода *Cinara* Curt.: *C. (Cinarella) pinea* Mordv., — видимо, исходный и достигший уже ранга подрода или даже рода. Он размещается строго постоянно на концах этого года (т. е. очень молодых) побегов; *C. hyperophila* Koch — на 2—3-летнего возраста побегов; на старых ветвях — *C. pini* L., а на коре стволов — *C. nuda* Mordv. На черной сосне (*Pinus nigra* var. *austriaca*) — свой комплекс цинар из двух видов: *C. brauni* Vögn. — на молодых побегов и *C. schimitscheki* Vögn. — на коре ветвей и на стволах, а летом — на корнях сосны. То же самое наблюдается на ели, на пихте, причем виды располагаются аналогично тому, что приведено для сосен: на этого года побегов, на ветвях, на стволах.

Таким образом, расселение близких видов тлей одного рода по различным частям дерева, полностью отражает явление сопряженности видов у паразитов. Путем обмена фаун от других хозяев это произойти не могло, так как эти близкородственные виды живут только на определенных видах растений: на *Pinus silvestris* — один комплекс, на черной сосне — другой, на *P. cembra* — также свой и т. п.

Все вышесказанное позволяет сделать вывод, что после дивергенции хвойных и соответственно тлей-ляхнид на предков родов *Dinolachnus* на пихте (*Abies*), *Cinara* — на соснах (*Pinus*), *Cupressobium* — на кипарисовых (Cupressaceae), *Lachniella* — на елях (*Picea*) и *Cinarellia* — на лиственницах (*Larix*), путем ли сопряженной эволюции или во многих случаях путем вторичного перехода на новые кормовые растения, на каждом из видов перечисленных растений образовались сопряженные виды путем топологической изоляции. У тлей это может происходить очень быстро, поскольку в течение сезона их развивается до 20 и больше поколений. Известные эксперименты Г. Х. Шапошникова показали, что новая форма видового ранга может образоваться у тлей за 13 поколений.

И если, как упоминалось выше, сопряженная эволюция даже у паразитов явление довольно редкое, то видообразование путем дивергенции на сопряженные виды, наоборот, имеет, видимо, довольно большой вес и, возможно, во многих группах животных.

Наконец, интересно определить, под какой же тип видообразования подходит явление сопряженности видов. Как известно, основное различие между аллопатрией и симпатрией заключается в том, что симпатрическое видообразование происходит в пределах одной популяции, аллопатрическое — в пределах разных, изолированных популяций. Сопряженные виды образуются в пределах одной популяции, а у тлей еще уже — в пределах одной колонии. И, как пишет Догель, «сопряженные виды интересны тем, что они отлично иллюстрируют обе главных воздействующих на становление видов причины: изоляцию популяций и воздействие внешних условий...» (Догель, 1949, с. 14). Т. е. происходит явная топологическая, в миниатюре «географическая» изоляция. И при этом она обусловлена экологическими факторами, как при симпатрии. В общем на лицо еще одно свидетельство чрезвычайного многообразия явлений природы, которые далеко не всегда можно втиснуть в прокрустово ложе наших представлений.

- Биологический энциклопедический словарь.*— М.: Сов. энциклопедия, 1986.— 832 с.
- Догель В. А.* Курс общей паразитологии.— Л.: Изд. Мин-ва просвещ. РСФСР, 1947.— 372 с.
- Догель В. А.* Явление «сопряженности видов» у паразитов и эволюционное значение этого явления // Изв. АН КазССР. Сер. паразитологии.— 1949.— Вып. 7.— С. 3—15.
- Гиляров М. С.* Эколого-физиологические причины выделения медвяной росы тлями (Aphididae) и другими Homoptera // Докл. АН СССР.— 1948.— 60, № 3.— С. 477—480.
- Гринфельд Э. К.* Происхождение и развитие антофии у насекомых // Л.: Изд.-во Ленингр. ун-та.— 208 с.
- Кривошеина Н. П.* Стратегия борьбы с вредителями в свете сопряженной эволюции продуцентов и консументов: Тез. IX съезда ВЭО. Ч. 1.— К., 1984.— С. 254.
- Малышев С. И.* Пути и условия происхождения муравьев // Тр. ин-та морф. животных им. Северцова АН СССР.— 1959.— Вып. 27.— С. 249—260.
- Майр Э.* Зоологический вид и эволюция.— М.: Мир, 1968.— 600 с.
- Мамонтова В. А.* Попелиці — ляхніди.— К.: Наук. думка, 1972.— С. 49—51.— (Фауна України; Т. 20. Вып. 7).
- Мамонтова В. А.* Эволюция, филогенез и система тлей семейства ляхнид // Вестн. зоологии.— 1980.— № 1.— С. 3—10.
- Мордвилко А. К.* Кровяная тля и другие Eriosomea. Биология и распространение.— М.: Новая деревня, 1924.— 109 с.
- Пианка Э.* Эволюционная экология.— М.: Мир, 1981.— 393 с.
- Попов В. В.* Особенности сопряженной эволюции *Macropis*, *Epeoloides* (Hymenoptera, Apidae) и *Lysimachia* // Энтотомол. обозрение.— 1958.— 37, № 3.— С. 499—519.
- Рафес П. М.* Об экологической нише растительноядных лесных членистоногих // Фитофаги в растительных сообществах.— М.: Наука, 1980.— С. 43—62.
- Родендорф Б. Б.* Общие закономерности эволюции насекомых // Историческое развитие класса насекомых.— М.: Наука — 1980.— С. 175—185.
- Рубцов И. А.* Филогенетический параллелизм паразитов и хозяев и его значение // Усп. совр. биологии.— 1940.— 13, № 3.— С. 430—456.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В.* Краткий очерк теории эволюции.— М.: Наука, 1977.— 304 с.
- Шапиро И. Д., Вилкова Н. А.* Современные теоретические представления об иммунитете растений к вредителям // Экологические основы стратегии и тактики защиты растений.— Л., 1979.— С. 41—56.— (Тр. Всесоюз. НИИ защиты растений).
- Шапошников Г. Х.* Эволюция некоторых групп тлей в связи с эволюцией розоцветных: Чтения памяти Н. А. Холодковского.— Л.: Наука.— 1951.— Т. I.— С. 28—60.
- Brooks D.* Phylogenesis and Future of Systematic Helminths // Parasitology.— 1985.— 71, N 6.— P. 719—727.
- Timofeeff-Ressovsky N. W.* Erbliche und oekologische Isolation // J. Ornithol.— 1943.— 91.— P. 326—327.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР (Киев)

Получено 12.02.87