

УДК 595.7-153.11

**ТРОФИЧЕСКИЕ СВЯЗИ ТЛЕЙ (НОМОРТЕРА, АРНИДИНЕА) КАК
ПРИМЕР ОПТИМАЛЬНОГО ИСПОЛЬЗОВАНИЯ НАСЕКОМЫМИ
КОРМОВЫХ РЕСУРСОВ**

К. П. Дьяконов

Биолого-почвенный институт ДВО РАН, г. Владивосток

В процессе длительной эволюции (более 200 млн лет) тли выработали ряд приспособлений, благодаря которым могут более рационально, чем другие насекомые, использовать кормовые ресурсы. В качестве источника корма тли освоили папоротники, голосеменные и высшие цветковые растения. Они могут переходить с древесных и кустарниковых пород на травянистые растения, питаться их надземной массой, а в ряде случаев – и на корнях. Наличие наряду с бескрылыми самками крылатых особей позволяет им в процессе миграции осваивать новые территории и новые источники питания, колонизировать растения открытого и закрытого грунта. Все это способствует широкому распространению тлей и их массовому размножению, что делает тлей опасными вредителями растений. Их вредоносность усиливается вирофорностью.

Биологические связи между насекомыми и растениями бывают 3 типов.

1. С жесткой зависимостью. Лет насекомого и откладка яиц совпадают с определенной фенологической фазой кормового растения. Например, гусеница листовертки *Cydia nigricana* F. может питаться лишь созревающими (еще мягкими) семенами. Насекомое размножается в одной генерации.

2. С менее жесткой зависимостью. Срок питания и размножения насекомого на кормовом растении ограничен и зависит от возраста этого растения (питание и размножение капустной мухи).

3. Со слабой зависимостью. Насекомое нападает на кормовое растение в течение всего вегетационного периода, возраст кормового растения играет незначительную роль. Идет миграция со стареющих листьев на более моло-

дые. Происходит массовое размножение насекомого. Этот тип связей с кормовым растением наблюдается у тлей.

По характеру питания тли подразделяются на монофагов, олигофагов (узких и широких) и полифагов. Полифагия возникла у тлей в процессе их длительной эволюции (Шапошников, 1955, 1967; Шапошников, Елисеев, 1961).

Представители подотряда Aphidinea существовали, по крайней мере, уже в юре (180–135 млн лет назад), а происхождение самих тлей следует отнести к еще более раннему периоду – к перми (270–225 млн лет назад) (Шапошников, 1967). За столь длительный период эволюции у тлей выработался ряд особенностей, которые позволяют им рационально использовать кормовые ресурсы.

Колюще-сосущий ротовой аппарат тлей дает им возможность извлекать из растений непосредственно сок, не прибегая к поеданию растительной ткани и ее длительному перевариванию. Сосущий способ питания весьма экономичен и позволяет значительную часть ассимилируемой энергии тратить на размножение (Llewellyn, 1988). Однако наличие такого ротового аппарата заставляет его обладателя ориентироваться в питании преимущественно на сочные листья с нежными покровами.

В процессе роста и развития кормового растения, а также в период засухи пищевая ценность его значительно меняется. Тли вынуждены перемещаться на более молодые листья верхнего яруса и боковых и порослевых побегов.

Эксперимент с радиоизотопами показал, что за сутки бескрылые тли перемещаются от первичного растения всего на 10–18 м (Impens et al., 1965). И в процессе эволюции у тлей выработалось еще одно приспособление, позволяющее им оптимизировать поиск кормовых ресурсов. В отличие от многих других насекомых у афидид в имагинальной фазе наряду с бескрылыми особями могут появляться и крылатые девственные (партеногенетические) самки.

Существует несколько мнений относительно того, почему у тлей в какой-то момент формируются крылатые особи. Собственные многолетние наблюдения показали, что толчком к образованию крылатых форм тлей чаще всего служит изменение биохимических процессов в кормовом растении, связанное с окончанием цветения и началом плодообразования. Появление в процессе эволюции крылатых особей (мигрантов) резко расширило возможности афидид в поисках новых кормовых ресурсов. Применение автографического метода показало, что крылатые особи персиковой тли *Myzus persicae* Sulz. разлетаются из колонии на расстояние до 100 м (Harrewijn et al., 1981), а скорость их миграционного, активного полета – до 3,3 км/ч (Robert, 1987). Однако воздушными потоками тли могут быть перенесены на десятки и сотни километров.

Вероятнее всего, в первую очередь крылатые афидиды осваивали виды, близкородственные их основным кормовым растениям.

Многие виды тлей в процессе освоения кормовых ресурсов стали мигрировать на растительность совсем иного типа: с деревьев и кустарников на различные травы. Последние в видовом отношении значительно разнообразнее, чем первичные хозяева тлей. По характеру питания ряд тлей становились полифагами. Тли-полифаги концентрируются на наиболее предпочитаемых рас-

тениях и, таким образом, их репродуктивный потенциал достигает максимума. Параллельно у них шел процесс формирования двудомности. Теперь первая часть жизненного цикла афидид (вылупление личинок из яиц, развитие основательницы и ее первые поколения) проходила на основном, или первичном, растении-хозяине, а дальнейшее развитие и размножение – на дополнительном, или вторичном, хозяине, в роли которого выступали уже травы. Заключительная же фаза (спаривание и откладка яиц) происходила вновь на основном хозяине. В целом тли оставались полноцикловыми, но наряду с однодомными видами появились и двудомные.

Детально взаимоотношения разных видов афидид с кормовыми растениями рассмотрены в монографии А.А. Поповой (1967).

С исчезновением в далекие геологические эпохи первичных растений-хозяев тли могли сохраниться на вторичных кормовых растениях. Но поскольку ремигрировать с трав полоносам было уже некуда, то со временем у таких афидид стали выпадать фазы полоносок и поколения, следующие за полоносками. Оставались лишь бескрылые и крылатые девственницы, производящие таких же партеногенетических самок. Возникли тли с неполным циклом развития, или аналоциклические виды.

Партеногенез у тлей возник еще в пермском периоде, приблизительно 200 млн лет тому назад (Dixon, 1990). Благодаря партеногенетическому размножению афидидами достигается почти 8-кратное увеличение репродуктивного потенциала по сравнению с обоеполыми насекомыми сходного размера, откладывающими яйца (Dixon, 1990). Таким образом, партеногенез обеспечивает быструю и массовую колонизацию кормовых ресурсов и их утилизацию в короткий срок.

В природе существуют виды тлей, развитие которых может идти параллельно по обоим циклам: полному (с половым поколением) и неполному (лишь с партеногенетическим размножением). У примерно 10% всех видов тлей и 42% важных в экономическом отношении видов происходит чередование заселения первичных и вторичных хозяев. У остальных видов (58%) жизненный цикл происходит без смены хозяев (Tatchel et al., 1982).

Возникновение в эволюционном плане двудомных видов афидид привело к увеличению числа генераций за счет более продолжительного питания на травянистых растениях. Таким образом, чередование кормовых растений – один из путей оптимизации их использования.

Круг первичных растений-хозяев у тлей обычно хорошо очерчен. Как правило, ими являются деревья и кустарники. Редко в роли первичного, или зимнего, хозяина выступает травянистое растение. Таковым на Дальнем Востоке является вика однопарная – *Vicia unijuga* A. Br., на которой в фазе яйца зимует зеленая виковая тля – *Megoura viciae* Buckt. (Дьяконов, 1981). У неполноцикловых видов афидид кормовыми ресурсами являются лишь травянистые растения. В весенне-летне-осенний период они питаются на растениях открытого и закрытого грунта, в зимний период – в защищенных от мороза местах: жилых комнатах, теплицах, оранжереях, подвальных помещениях и т.п. Полно- и

неполноциклые афидиды могут питаться на культурных растениях практически весь год, переходя с плодовых деревьев и ягодных кустарников на полевые и огородные культуры, а с них (при уборке урожая) – на теплично-комнатные растения.

Абсолютное большинство видов афидид питаются на наземной массе растений. Но имеется немало и таких видов, которые живут в верхней части почвы и питаются на корнях растений. Как правило, это полноциклые двудомные афидиды.

На протяжении вегетационного периода локализация тлей на питающем растении меняется. Эти изменения, вероятно, связаны с особенностями залегания флоэмы: тли перемещаются на те части кормового растения, где легче и быстрее достичь хоботком флоэмы (Volk, 1990). Из ее сока они экстрагируют сахара и аминокислоты, за сутки потребляя клеточного сока в 20 раз больше собственного веса (средняя особь тли весит 0,40 мг) (Thomas et al., 1977).

В процессе эволюции тли освоили в качестве источника корма папоротники, голосеменные (хвойные) и покрытосеменные (цветковые) растения. На папоротниках питается всего несколько видов тлей (Мордвилко, 1929), около 50 видов хермесов являются монофагами на хвойных сем. Pinaceae. Остальные виды из приблизительно 4 тыс. видов мировой афидофауны трофически связаны с высшими цветковыми растениями (Пашенко, 1988).

Любой живой организм в процессе эволюции приспосабливается к изменяющимся условиям среды существования. Эти приспособления в первую очередь направлены на оптимизацию питания и максимальное использование репродуктивного потенциала. Среди растительноядных насекомых в рассматриваемом аспекте тли "добились", пожалуй, наибольшего успеха.

Помимо тлей из растительноядных насекомых колюще-сосущим ротовым аппаратом обладают цикадовые (Cicadinea), листоблошки (Psyllinea), белокрылки (Aleyrodinea), червецы и щитовки (Coccinea), а также клопы (Heteroptera). Наличие хоботка позволяет им, как и афидидам, проникать во флоэму и извлекать непосредственно из ее клеток растительный сок.

Перечисленные насекомые уступают тлям в использовании кормовых ресурсов для увеличения своего репродуктивного потенциала.

Личинки цикад в своем развитии проходят 5 возрастов (у тлей, как правило, 4). Весь цикл развития многих цикадовых длится от полугода до года, а у ряда видов – от 4 до 17 лет. Развитие тлей от личинки до имагинальной фазы при оптимальных условиях заканчивается за 5–7 дней.

Листоблошки, дающие всего 1–5 поколений в году и обладающие крайне узкой пищевой специализацией, также не могут составить афидидам конкуренцию в освоении и рациональном использовании кормовых ресурсов.

Еще менее конкурентоспособны червецы и щитовки (кокциды). У них лишь личинка I-го возраста (бродяжка) ведет активный образ жизни.

По массовости размножения и плотности заселения кормовых растений с тлями сравнимы алейродиды. Однако высокая степень колонизации белокрылками характерна лишь для оранжевых растений и тепличных культур. В

естественных ценозах большинство видов имеет на Дальнем Востоке 1 поколение. Белокрылки обоополы, и, значит, их репродуктивный потенциал примерно в 8 раз меньше, чем у афидид, имеющих партеногенетическое размножение. Наконец, алейродида, в отличие от тлей, используют кормовое растение только в определенный цикл своего развития.

По многоядности и мобильности мало в чем уступают тлям растительноядные клопы, в частности *Lygus pratensis* L. Но клопы обоополы, в связи с чем их репродуктивный потенциал значительно ниже, чем у афидид. У клопов удлиненная генерация: эмбриональное развитие длится около 10 дней, личиночная фаза – 25–30 дней. В условиях Дальнего Востока полевой клоп имеет 2 поколения. В итоге клопы не столь эффективны, как тли, в освоении кормовых ресурсов и их утилизации.

От всех других насекомых с колюще-сосущим ротовым аппаратом, питающихся из флоэмы, тлей отличает способность к партеногенетическому размножению, за счет чего быстро нарастает плотность популяции афидид и обеспечивается высокая степень колонизации кормовых растений.

Помимо тлей партеногенез (девственное размножение) свойственен многим орехотворкам (Hymenoptera, *Cynipidae*) и ряду палочников (Phasmoptera). Те и другие малоподвижны: местообитание орехотворок ограничено ими же образованными галлами; палочники впадают в состояние каталептической неподвижности. У орехотворок грызущий ротовой аппарат, питаются они растительными тканями, что не столь эффективно по сравнению с питанием соком из флоэмы.

Следует ожидать, что наибольшее видовое разнообразие афидид и их массовое размножение будут наблюдаться в стациях с наибольшим флористическим разнообразием. Особенно оптимально для тлей, в первую очередь для полноцикловых двудомных видов, сочетание древесных (кустарниковых) пород с травянистыми растениями. Это – лесные опушки, сады и ягодники, дачные участки и т. п. Благоприятная кормовая ситуация складывается для афидид и на полях с обилием сорняков, а также при чередовании различных культур на малых площадях и огородах. Персиковая тля на сорняках в персиковых садах достигает огромной численности – 530 млн экз. на 1 га (Tamaki et al., 1980).

На территории Российской Федерации именно ландшафтно-природные условия Дальнего Востока наиболее благоприятны для существования тлей. Здесь, по сравнению с другими регионами, богатейшая флора, которая представлена 4178 видами (Кожевников, Рудыка, 2000). Из них 474 вида – с деревенеющими стеблями, в том числе 30 хвойных и 444 лиственных вида. Эти виды относятся к 116 родам и 45 семействам. Представители 34 родов встречаются в России только во флоре Дальнего Востока (Воробьев, 1968).

Сельскохозяйственные угодья на Дальнем Востоке, как правило, вкраплены в естественные растительные сообщества долин и увалов, что содействует взаимному проникновению тлей из одних ценозов в другие. В агроценозах высокая численность афидид поддерживается за счет колонизации ими не только возделываемых культур, но и многочисленных сорняков. Одна из при-

чин высокой засоренности полей в Дальневосточном регионе – муссонный климат. Благодаря ему удлиняется и вегетационный период, что способствует увеличению числа генераций полно- и неполноцикловых видов тлей.

Муссонный климат благоприятен и для самих афидид, имеющих нежные покровы тела. Нами установлено, что для развития и лёта тлей местных популяций наиболее оптимальны: температура воздуха в пределах 20–25° С, относительная влажность – 55–75%, отсутствие осадков и скорость ветра не более 2 м/с (Лебедева и др., 1982).

Наличие на юге Дальнего Востока оптимальных условий для существования тлей подтверждается их широким распространением по региону и крайне высокой плотностью полевых популяций, максимальная численность которых достигает 67–75 млн особей на 1 га, а в отдельных очагах – до 260 млн экз. в пересчете на гектар. Среднесуточная же численность афидид на поле в течение вегетации культуры оценивается в 5–30 млн экз./га (Дьяконов, 1989).

За период с 1972 по 1990 г. среднегодовое количество тлей, отловленных в 1 ловушку Мёрике, составило: в Амурской области – 486 экз., в Приморском крае – 502, в Сахалинской области – 115 и в Хабаровском крае – 225 экз. (Дамрозе, 1991). Более высокие показатели даны лишь для Курской области (706 экз.) и Алтайского края (864 экз.). В 1989 г. в 26 административных территориях РФ (не считая Приморского края) самая высокая численность отловленных в 1 ловушку тлей была зафиксирована в Хабаровском крае – 1309 экз., что в 4,7 раза больше, чем в среднем по России (Дамрозе, 1990). По личным наблюдениям автора, в Приморье крылатых афидид отлавливается в 2,6–4 раза больше, чем на соседней территории.

Для практики сельского хозяйства большое значение имеет видовой состав отлавливаемых тлей, так как разные их виды обладают различными вироформными свойствами. Наиболее вредоносна в этом отношении персиковая тля (распространена повсеместно, переносчик 60 фитовирусов, круг кормовых растений насчитывает свыше 400 видов). За высокую эффективность в переносе вирусов каждая крылатая особь оценивается в 1 балл. Другие виды тлей как переносчики вирусной инфекции оцениваются в 0,70 (*Aphis frangulae* Kalt., *A. nasturtii* Kalt.) – 0,01 (*Brachycaudus helichrysi* Kalt.) балла (Дамрозе, 1990). С учетом количества и видового состава отлавливаемых в ловушки крылатых тлей определяется сумма давления переносчиков (в усл. ед.).

На территории РФ самая высокая сумма давления переносчиков была зафиксирована в 1989 г. в Хабаровском крае – 668,75 усл. ед. (Дамрозе, 1990). В Приморском крае сумма давления переносчиков на полях картофеля, по данным автора, достигает 1013,15 усл. ед. Здесь в учетах доля особей персиковой тли составляет от 5 до 19% , а в отдельные годы в период массового лёта за сутки отлавливается около 250 экз. *M. persicae*, что создает напряженную фитовирусологическую ситуацию в посевах (посадках) многих культур. В Курской области и Алтайском крае доля персиковой тли в отловах не превышает 1% (Дамрозе, 1990, 1991).

Судя по приведенным цифрам и фактам, на территории Дальнего Востока России популяции афидид стабильны и многочисленны. Высокая плотность тлей поддерживается благодаря оптимальному использованию ими богатейших кормовых ресурсов региона. Высокому репродуктивному потенциалу местных популяций афидид способствует муссонный климат региона.

При наличии природных популяций тлей создается повышенный «запас» вредителя в агроценозах. В качестве переносчиков вирусной инфекции тли наносят растениеводству более ощутимый ущерб, чем как непосредственные вредители культивируемых растений.

ЛИТЕРАТУРА

- Воробьев Д.П.* Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968. 278 с.
- Дамрозе И.П.* Динамика лёта тлей – переносчиков вирусов картофеля (отчет за 1989 г.). Елгава: ЛСХА, 1990. 48 с.
- Дамрозе И.П.* Динамика лёта тлей – переносчиков вирусов картофеля (отчет за 1990 г.). Елгава: ЛСХА, 1991. 48 с.
- Дьяконов К.П.* Тли Homoptera, Aphidinea бобовых растений Дальнего Востока // Фауна и экология насекомых Приморского края и Камчатки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. С. 14–33.
- Дьяконов К.П.* Тли как компонент агроценозов юга Дальнего Востока // Защита растений на Дальнем Востоке. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. С. 39–44.
- Кожеевников А.Е., Рудыка Э.Г.* О региональной сводке «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» // Комаровские чтения. Вып. 46. Владивосток: Дальнаука, 2000. С. 147–157
- Лебедева Е.Г., Дьяконов К.П., Немилостева Н.И.* Насекомые-переносчики вирусов растений на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1982. 196 с.
- Мордвилко А.К.* Кормовые растения тлей СССР и сопредельных стран // Тр. по прикладной энтомологии. Т. 14, вып. 1. Л.: Гос. институт опытной агрономии, 1929. С. 1–100.
- Пащенко Н.Ф.* Подотряд Aphidinea – Тли // Определитель насекомых Дальнего Востока СССР. Л.: Наука, 1988. Т. 2. С. 546–686.
- Попова А.А.* Типы приспособлений тлей к питанию на кормовых растениях. Л.: Наука, 1967. 292 с.
- Шапошников Г.Х.* К вопросу о переходе тлей с одних растений на другие // Тр. Зоол. ин-та. АН СССР. 1955. Т. 21. С. 241–246.
- Шапошников Г.Х., Елисеев Э.И.* Жизненные циклы тлей (Aphididae) в связи с биохимическим составом их первичных и вторичных хозяев // Зоол. журн. 1961. Т. 40, вып. 2. С. 189–192.
- Шапошников Г.Х.* Эволюция тлей в связи со специализацией и сменой хозяев: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1967. 42 с.
- Dixon A.F.G.* Evolutionary aspects parthenogenetic reproduction in aphids // Acta phytopathol et entomol. hung. 1990. Vol. 25, N 1–4. P. 41–56.
- Harrewijn P., van Hoof H., Noordink J.P.* Flight behaviour of the aphid *Myzus persicae* during its meiden flight // Neth. J. Plant Pathol. 1981. Vol. 87, N 3. P. 111–117.
- Impens R., Francois E., Riga A.* Les radioisotopes on ecologie animale // Meded. Landbouwhogeschool en opzoekingastat. staat Cent. 1965. Vol. 30, N 2. P. 1009–1015.

Llewellyn M. Aphid energy budgets // *Aphid their Biol., Nat. Enemies and Contr.* Vol. B. 1988. P. 109–117.

Robert Y. Aphids and their environment: Dispersion and migration // *Aphids: Biol. Natur. Enemies and Contr.* Vol A. 1987. P. 299–313.

Tamaki G., Fox L., Chauvin R. Green peach aphid: orchard weeds are host to fundatrix // *Environ. Entomol.* 1980. Vol. 9, N 1. P. 62–66.

Tatchell G.M., Parker S.J., Woiwod I.P. Synoptic monitoring of migrant insect pests in Great Britain and Wesaphids in Great Britain // *Rothamstead Exp. Stat. Rept.* 1982 (1983), N 2. P. 45–57.

Thomas A.A., Ludlow A.R., Kennedy J.S. Sinking speeds of falling and flying *Aphis fabae* Scop. // *Ecol. Entomol.* 1977. Vol. 2, N 4. P. 315–326.

Vokl W. Seasonal changes in the feeding sites of *Capitophorus carduinus* Walk.: relation to plant morphology // *Acta phytopathol. et entomol. hung.* 1990. Vol. 25, N 1–4. P. 197–202.

APHIDS (HOMOPTERA, APHIDINEA) FODDER ABILITIES AS AN EXAMPLE OF OPTIMAL USE OF FODDER RESOURCES BY INSECTS

K. P. Dyakonov

Institute of Biology and Soil Science, Far Eastern Branch of Russian
Academy of Sciences, Vladivostok, 69022, Russia

Aphids are one of the most ancient in the world. Due to the long evolution (more than 200 million years) they managed to produce some devices which help them to use fodder resources more efficiently than other insects.

Aphids can cope with ferns, cone-bearing and flower-bearing plants, wild and cultivated, as fodder resources. They also are able to change woody plants and bushes for grass and feed with its over-ground mass and even sometimes with roots.

Among aphids there are wingless females and wing ones. This fact permits a population to explore new territories and new fodder resources more successfully and colonize either wild and greenhouse plants while migrating.

The above mentioned conditions create favorable opportunities for aphids' wide spreading and mass reproduction. The virulence of aphids multiple their harmfulness and make them quite dangerous pests.