

Г. Х. Шапошников

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИВЕРГЕНЦИЯ И КОНВЕРГЕНЦИЯ
В ЭКСПЕРИМЕНТЕ С ТЛЯМИ (НОМОПТЕРА, АРНИДИНЕА)[G. KH. SHAPOSHNIKOV. MORPHOLOGICAL DIVERGENCE AND CONVERGENCE
IN THE EXPERIMENT WITH APHIDS (HOMOPTERA, ARHIDINEA)]

Возникновение новых форм происходит в процессе дивергенции и может сопровождаться конвергенцией. Судят об этом обычно лишь по конечным результатам. Палеонтологи иногда имеют возможность проследить и сам процесс дивергенции, однако лишь фрагментарно, восполняя недостаток фактов догадками. В то же время эксперимент в некоторых случаях позволяет точно зарегистрировать весь процесс от начала до конца.

В эксперименте с тлями удалось получить новую форму видового уровня или во всяком случае близкого к видовому. Процесс изменения экологии новой формы изложен в предшествующей работе (Шапошников, 1961). Настоящая статья посвящена изучению тех морфологических преобразований, которые возникают в процессе естественного отбора и ведут к дивергенции и конвергенции. В статье, следующей за этой (Шапошников, 1965), приводятся данные о возникшей нескрещиваемости и обсуждение всей проблемы в целом.

МЕТОДИКА

Опыт был начат в 1957 г. в районе Майкопа (Шунтук) с тлей *Dysaphis anthrisci majkopica* Shar. Часть потомков одной исходной особи — основательницы — в течение 50 поколений воспитывалась на своем хозяине, зонтичном (*Anthriscus nemorosa*), размножаясь партеногенетически — контроль. Другая часть потомков этой же исходной особи в течение 8 поколений воспитывалась на малопригодном растении (*Chaerophyllum bulbosum*), тоже зонтичном. После того как тли адаптировались к этому растению, они смогли освоить и ранее совершенно непригодное растение (*Chaerophyllum maculatum*) и нормально жить и размножаться на нем до 47-го поколения, когда опыт был прекращен.

Параллельно с опытом и контролем в тех же условиях воспитывался близкий вид *D. chaerophyllina* Shar. на своем хозяине, *Chaerophyllum maculatum*.

В каждом поколении часть взрослых бескрылых особей фиксировалась 75%-м спиртом. Из тлей затем изготавливались микроскопические препараты в жидкости Фора. Для подсчетов, измерений (всегда в микронах — μ) и последующей биометрической обработки бралось обычно 40-50 особей, для некоторых подсчетов больше или меньше. Все измерения сделаны автором, математическая обработка — в значительной мере покойной З. И. Кондратьевой.

Чтобы исключить возможное влияние колебания температуры и влажности воздуха, сравниваются между собой, как правило, поколения тлей, развивавшиеся одновременно, в одних и тех же условиях.

Результаты обработки тлей *D. brachycyclica* Shar., приведенные в графиках и таблице, получены на материале, собранном в природе в той же местности, в то же время, что и соответственные поколения тлей в опытах.

Определительные таблицы составлены на основании обработки сборов из различных мест. При этом использованы также превосходные описания Стройана (Stroyan, 1963).

В тексте и на рисунках 6—24 исследуемые объекты именуются буквами:
 т — *Dysaphis anthrisci majkopica* Shar. с *Anthriscus nemorosa* (клон 0197).
 н — новая форма, образовавшаяся из *majkopica* в результате жизни на *Chaerophyllum bulbosum* и *Ch. maculatum* (клон 0197).

с — *D. chaerophyllina* Shar. с *Ch. maculatum* (клон 0203).

б — *D. brachycyclica* Shar. с *Ch. bulbosum* (сборы 18 VI и 10 VIII 1957).

Приношу искреннюю благодарность моим коллегам, любезно предоставившим мне материалы: М. П. Божко, Л. М. Гусыниной, А. А. Джибладзе, В. А. Мамонтовой-Солухе, D. Hille Ris Lambers, J. Holman, F. P. Müller, G. Petersen, H. L. G. Stroyan, Th. Wildbolz.

1. КОМПЛЕКС БЛИЗКИХ ФОРМ ИЗ ПОДРОДА *DYSAPHIS* СВ.

Подрод *Dysaphis* СВ. с типом *D. anthrisci* СВ. (= *angelicae* СВ., 1931, nec Koch, 1854)¹ включает в себя более 10 видов и значительное количество подвидов, распространенных в Палеарктике. Большинство форм и в том числе формы, участвовавшие в эксперименте, вызывают красные галлы на листьях яблони, из которых в конце весны тли мигрируют на травянистые растения. Биология тлей, а также таблицы для их определения по крылатым мигрантам даны в предшествующих работах автора (Шапошников, 1959, 1961, 1962, 1964). Здесь же приводятся определительные таблицы только для группы близких форм, связанных с зонтичными, как со вторичными хозяевами. Они необходимы для лучшего понимания данных эксперимента.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА ПО БЕСКРЫЛЫМ ДЕВСТВЕННИЦАМ С ЗОНТИЧНЫХ

- 1 (4). На хвостике не менее, чем у 35% особей 7—13 волосков; 4—5 волосков не более, чем у 18% особей. На VIII тергите брюшка у большинства особей 6—16 волосков (рис. 6, в). Срединные бугорки на переднеспинке имеются по одному, реже по два у 15—80% особей.
- 2 (3). Волоски на теле и усиках тонкие, заостряются столь постепенно и тонко, что их окончание трудно разглядеть. Наиболее длинный волосок на 3-м членике усиков 53—74 μ (у крылатых 36—61), краевой на III тергите брюшка 55—75 μ (у крылатых 43—69). Краевых бугорков на VI тергите брюшка, как правило, нет, лишь иногда могут быть с какой-либо одной стороны. На передней половине субгенитальной пластинки не менее 4 волосков. Склеротизация II—IV класса (рис. 1). — Ремигрирует осенью. На *Chaerophyllum temulum*, *Ch. hirsutum*, *Ch. aromaticum*. Прикарпатье, Англия, ГДР, Швейцария. (Использовано 20 особей из 6 сборов)
 *D. chaerophylli* СВ., 1940 (*stroyani* Shar., 1956).
- 3 (2). Волоски на теле и усиках не тонкие, все или многие оканчиваются явственно, на вершине заострены, иногда притуплены или даже (у крылатых) расширены в виде головки. Наиболее длинный волосок на 3-м членике усиков 26—50 μ (у крылатых 16—23), краевой на III тергите брюшка 39—61 μ (у крылатых 26—47). Краевые

¹ Бёрнер (Börner, 1931) дал четкий диагноз нового рода (наличие надкраевых волосков на переднеспинке, связь с яблоней), позволяющий отличить его от соседнего рода, представители которого не имеют надкраевых волосков на переднеспинке и связаны с боярышником. На том основании, что Бёрнер в качестве типа номинально указал вид из соседнего рода, Стройан (Stroyan, 1960) весьма тщательно пересмотрел вопрос о типе рода. Стройан пришел к заключению, что Бёрнер (Börner, 1952) не прав, рассматривая вид *anthrisci* СВ. (= *angelicae* СВ., 1931 nec Koch, 1854) как тип рода *Dysaphis* СВ., и что, следовательно, типом должен быть *angelicae* Koch. Выводы Стройана основаны главным образом на недостатке прямых доказательств в пользу *anthrisci*. Но таковых недостаточно и в пользу *angelicae*. Поэтому выводы Стройана не имеют достаточной формальной силы, чтобы исключить иные толкования. В то же время, если согласиться с точкой зрения Стройана, придется менять диагноз рода и привычные названия, что крайне нежелательно.

бугорки на VI тергите брюшка имеются не менее, чем у 60% особей, причем у 17—80% особей с двух сторон. На передней половине субгенитальной пластинки у 40—80% особей менее 4 волосков. Склеротизация I—II класса (рис. 1, 2). — Ремигрирует летом. На *Chaerophyllum bulbosum*, в ГДР также на *Ch. temulum*, *Ch. hirsutum*. Воронежская обл., Сев. Кавказ, ГДР (80 особей из 9 сборов)

... *D. brachycyclica* Shar., 1961 (*chaerophylli* Börner, 1952, part., Shaposhnikov, 1956, 1959 part.; *anthrisci* Hille Ris Lambers, 1959, part.).¹

4 (1). На хвостике 4—5 волосков, значительно реже 6. На VIII тергите брюшка у большинства особей 4—5 волосков (рис. 6, *m*). Срединных бугорков на переднеспинке нет, лишь изредка у отдельных особей они могут быть с какой-либо одной стороны.

5 (6). Наиболее длинный волосок на 3-м членике усиков и краевой на III тергите брюшка 12—13 μ , равны 0.6—0.7 поперечника 3-го членика усиков. Краевые бугорки на VI тергите брюшка имеются с двух сторон. Волоски притупленные, часто слегка расширенные на вершине. Последний членик хоботка 168—176 μ , в 1.49—1.59 раза длиннее 2-го членика задней лапки, на нем 5 дополнительных волосков. Трубочки 210—220 μ , их длина в 4.2—

¹ В коллекции Бёрнера (Deutsches Entomologisches Institut) на препарате 25/9, обозначенном Бёрнером как тип вида *chaerophylli*, имеется 3 вида: 1) *Anuraphis subterranea* Walk. — самая крупная личинка; 2) *Dysaphis chaerophylli* CB. — личинки, бескрылые и 1 крылатая справа вверху, выделенная как лектотип (Hille Ris Lambers, 1959 : 289); 3) *D. brachycyclica* Shar. — 1 крылатая справа внизу и 1 посредине вверху, определенные Хилле Рис Лямберсом предположительно как *anthrisci* CB.

D. brachycyclica, обычно в смеси с *chaerophylli*, имеется и в других сборах Бёрнера: «*Chaeroph. temul. Gussing. Wurzel Stock 20 7 1941 Dysaphis 25/13*»; «*Chaerophyll. bulbos. kösen. Saalufer 18 6 47 25/12*»; «*Chaerophyll. hirsut. Saalufer Nbg. 14.8—27.8.30*» — в этом сборе имеются и крылатые самцы, появляющиеся столь рано у этого вида; «*Germany. Chaerophyllum temulum (roots) Naumburg 14 VI 45 Leg. C. Börner*» (препарат из коллекции Хилле Рис Лямберса).

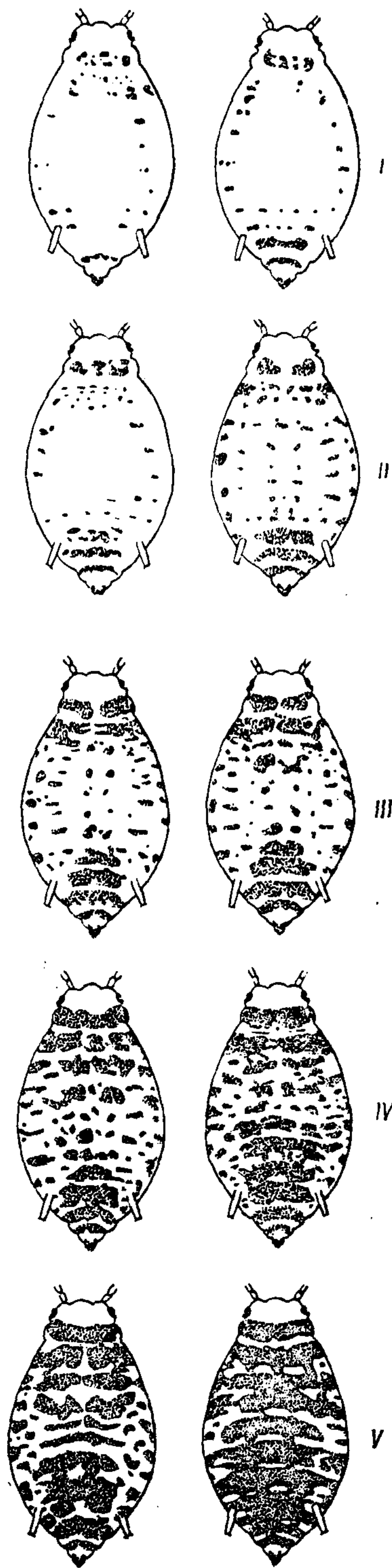


Рис. 1. Степень склеротизации кутикулы на спинной поверхности тела у бескрылых девственников.

I—V — условные классы.

4.6 раза превышает их поперечник в средней части. Склеротизация II класса. — На *Chaerophyllum* sp. (? *Ch. angustum*), на

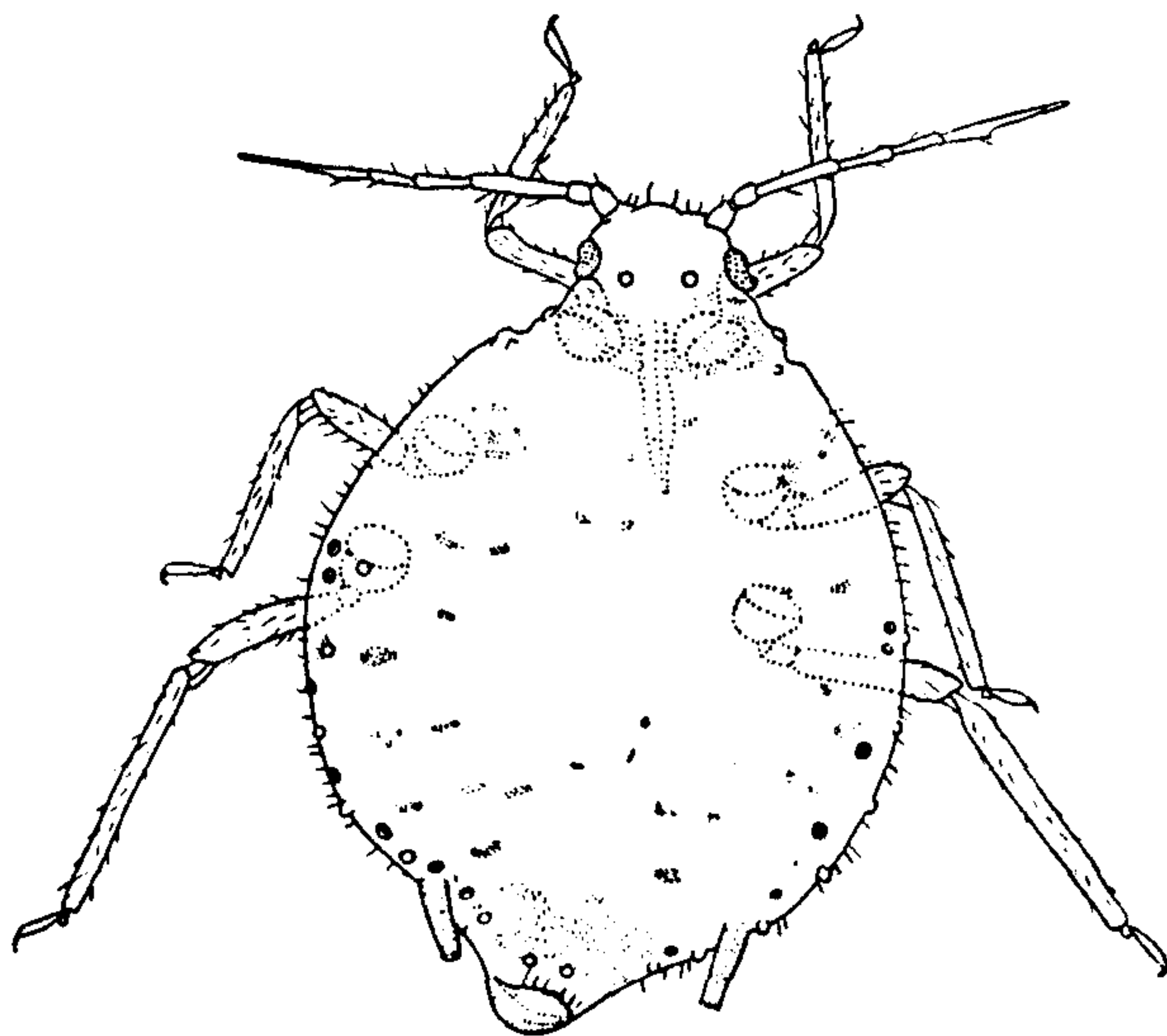


Рис. 2. *Dysaphis brachycyclica* Shar., бескрылая девственница.

корневой шейке. Закавказье: окрестности Сухуми, 17 VI 1958, А. Джибладзе (2 особи). *D. caucasica* Shar., sp. n.

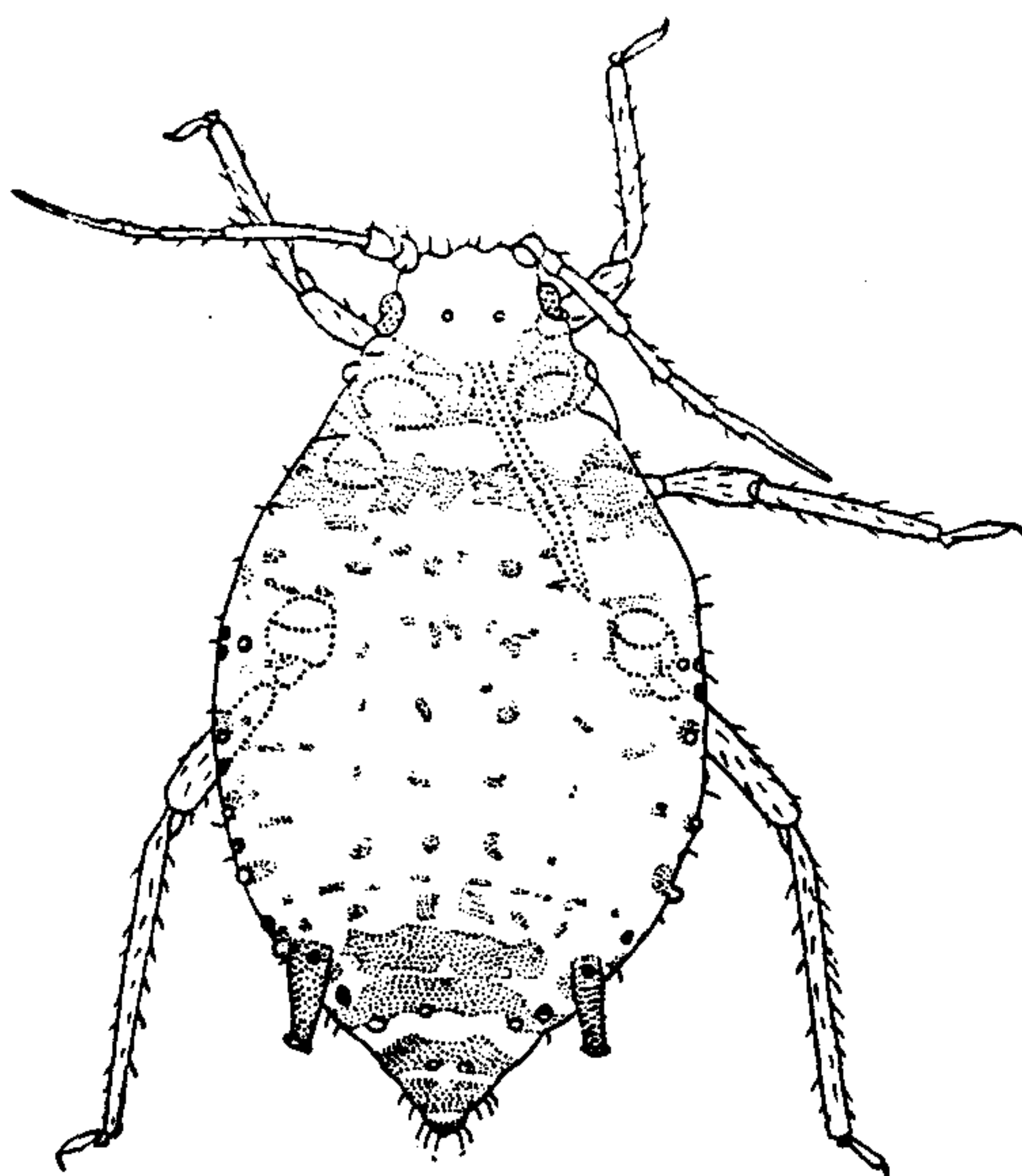


Рис. 3. *Dysaphis chaerophyllina* Shar., бескрылая девственница.

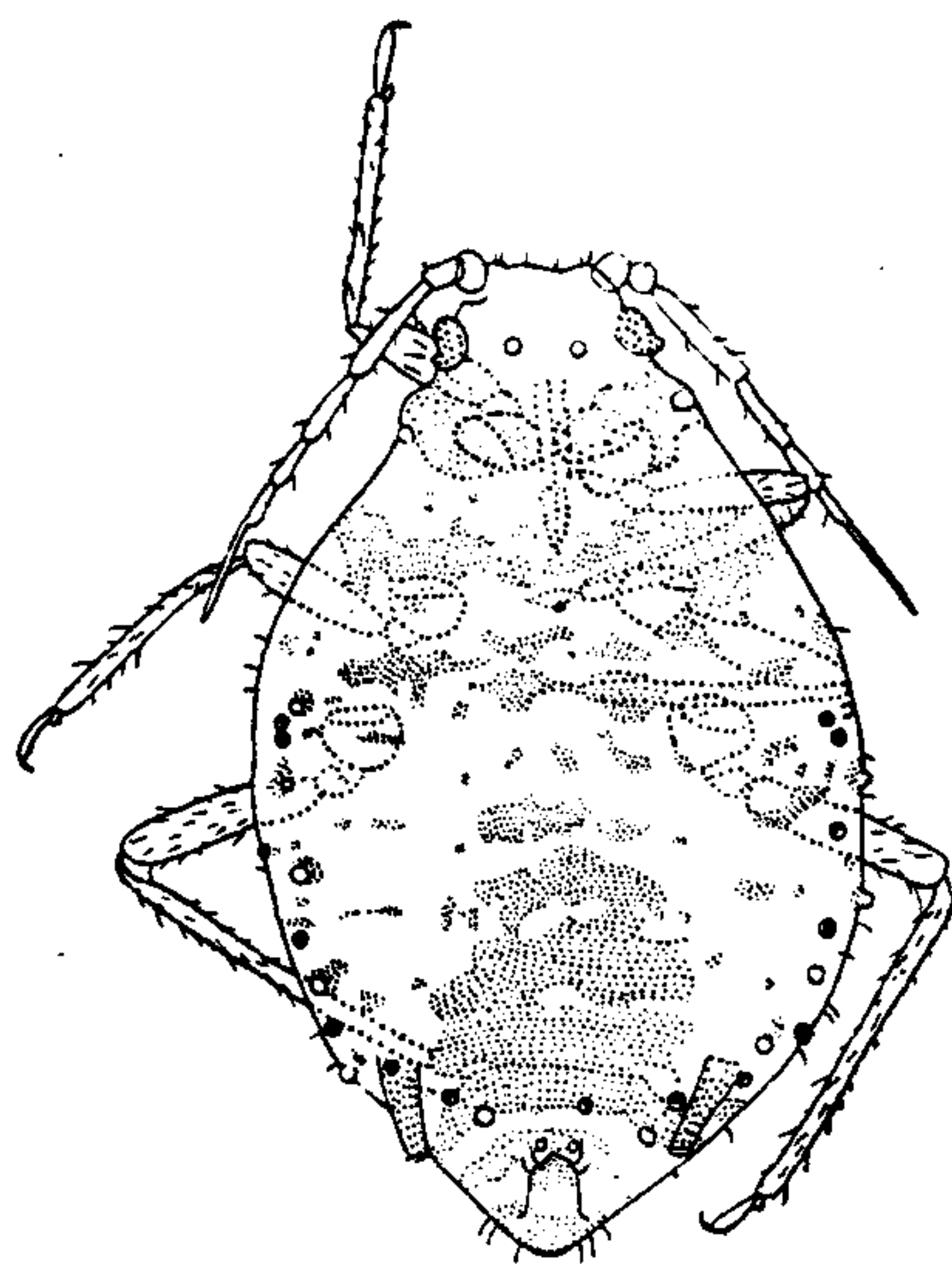


Рис. 4. Новая форма, бескрылая девственница.

- 6 (5). Наиболее длинный волосок на 3-м членике усиков 26—61 μ , равен 1.2—2.6 поперечника этого членика, краевой на III тергите брюшка 29—76 μ , равен 1.4—3.0 поперечника 3-го членика усиков. Краевые бугорки на VI тергите брюшка, если имеются, то лишь с одной стороны и не более, чем у 40% особей. Волоски большей частью заостренные, но не тонкие, оканчиваются явственно.

- 7 (16). Краевые бугорки на VII тергите брюшка имеются с двух сторон, в виде редкого исключения — с одной стороны. На задних бедрах 5 сенсорий, реже 4 или 6.
- 8 (11). Последний членик хоботка равен 138—168 μ , в 1.14—1.35 раза длиннее 2-го членика задней лапки. Трубочки 170—270 μ ; их длина в 2.9—4.7, но иногда до 5.0 раз превышает их поперечник в средней части. — На *Chaerophyllum*.

- 9 (10). Склеротизация II—IV класса, в виде редкого исключения V (рис. 1, 3). На желобковой поверхности последнего членика хоботка 5—6 дополнительных волосков у 0—5% особей, 4 — у 0—10%, 3 — у 15—55%, 2 — у 35—62% (рис. 6, с). Краевой бугорок на VI тергите брюшка имеется в 5—10% возможных случаев. — На *Ch. maculatum* и, возможно, также на некоторых других видах *Chaerophyllum*. Сев. Кавказ. (152 особи из 10 сборов)

. *D. chaerophyllina* Shar., 1959 (*anthrisci chaerophyllina* Shar., 1959, 1961, 1962, 1964).

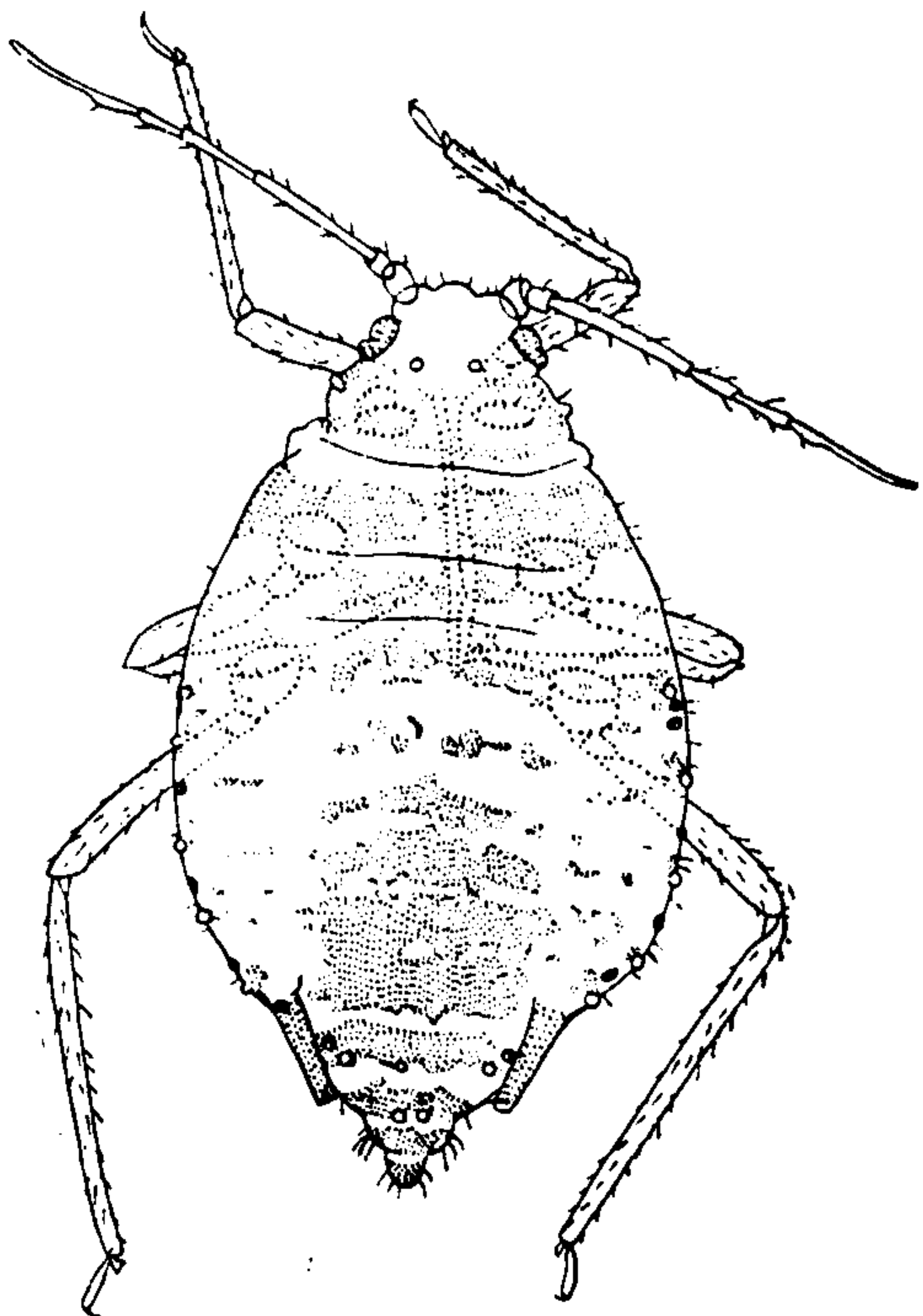


Рис. 5. *Dysaphis anthrisci majkopica* Shar., бескрылая девственница.

- 10 (9). Склеротизация IV—V, реже III класса (рис. 1, 4). На желобковой поверхности последнего членика хоботка 4 волоска у 35% особей, 3 — у 40%, 2 — у 25% (рис. 6, n). Краевой бугорок на VI тергите брюшка имеется в 23% возможных случаев. На *Ch. maculatum*, в лаборатории Новая форма после формирования (в 46-м поколении).
- 11 (8). Последний членик хоботка равен 145—192 μ , в 1.20—1.57 раза длиннее 2-го членика задней лапки. Трубочки 190—370 μ , их длина в 3.4—6.2 раза превышает их поперечник в средней части. — На *Anthriscus* или *Bunium*. (*D. anthrisci* CB., s. l.).
- 12 (13). Трубочки 210—370 μ , их длина в 4.5—6.2 раза превышает их поперечник в средней части. Последний членик хоботка в 1.34—1.57 раза длиннее 2-го членика задней лапки. Склеротизация III—V класса, отдельных особей II класса, причем крымские в основном III (75—100%), реже II класса (0—25%), а северокавказские в основном IV класса (IV—V — 65—100%), редко II класса (0—7%) (рис. 5). Краевой бугорок на VI тергите брюшка имеется в 4—8% возможных случаев. — На *Anthriscus nemerosa*. Крым, Сев. Кавказ (250 особей из 14 сборов) *D. anthrisci majkopica* Shar., 1961.
- 13 (12). Трубочки 200—280 μ , их длина в 3.2—4.8 раза, но иногда до 5.0 раз превышает их поперечник в средней части. Последний членик хоботка в 1.20—1.42 раза длиннее 2-го членика задней лапки. Склеротизация II—III класса, лишь изредка в начале лета IV класса.

- 14 (15). Краевой бугорок на VI тергите брюшка отсутствует или, если имеется, то не более, чем у 25% особей. Длина последнего членика хоботка в 2.5—3.0 раза превышает его наибольшую ширину. — Жизненный цикл заканчивается осенью. На *Anthriscus silvestris*. Англия, Голландия, ГДР, Швейцария, Чехословакия, Ленинградская обл., Воронежская обл. (34 особи из 10 сборов) *D. anthrisci anthrisci* CB., 1950.

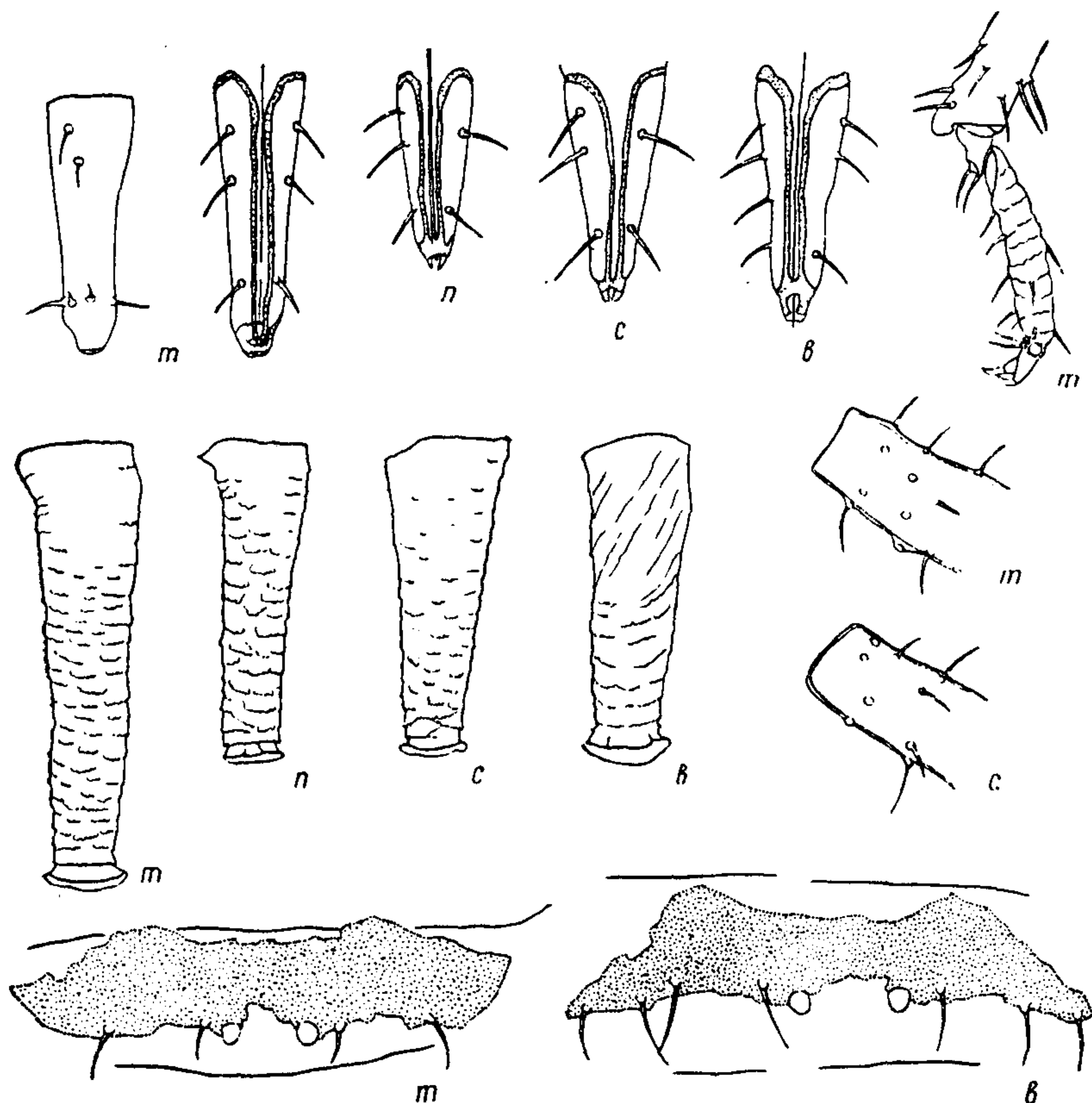


Рис. 6. Детали строения бескрылых девственниц.

В верхнем ряду — последний членик хоботка с тыльной и с желобковой поверхности; перед его вершиной 3 пары постоянных или первичных волосков, ближе к основанию дополнительные или вторичные волоски; справа с края — задняя лапка; в среднем ряду — трубочки, справа с края — основания бедер, на которых видны «сенсории», в нижнем ряду — VIII тергит брюшка.

- 15 (14). Краевой бугорок на VI тергите брюшка имеется примерно у 35—40% особей. Длина последнего членика хоботка в 2.9—3.4 раза превышает его наибольшую ширину. — Жизненный цикл заканчивается, по-видимому, в середине лета. На *Bunium* sp. Зап. Туркмения. Вполне возможно, что это самостоятельный вид (8 особей из 1 сбора) *D. anthrisci bunii* Shar., 1956.
- 16 (7). Краевых бугорков на VII тергите брюшка нет, реже имеется бугорок с какой-либо одной стороны. На задних бедрах 6, реже 5 сенсорий. Трубочки 250—260 м, их длина в 4.1—5.0 раз превышает их поперечник в средней части, в 8.0—8.7 раза меньше длины тела. Последний членик хоботка 150—155 м, равен 1.12—1.18 2-го членика задней лапки. Склеротизация II—III класса. — Жизненный цикл не выяснен. На *Physocaulis nodosus*. Крым, 3 VI 1955, В. Мамонтова (4 особи) . . *D. physocaulis* Shar., sp. n.

ОПРЕДЕЛИТЕЛЬНАЯ ТАБЛИЦА
ПО НОРМАЛЬНЫМ (ЯЙЦЕКЛАДУЩИМ) САМКАМ С ЯБЛОНИ

- 1 (4). На хвостике по крайней мере у половины особей 7—9 волосков, 5 волосков лишь у единичных особей. На VIII тергите брюшка у всех или у большинства особей 10—15 волосков. Подавляющее большинство усиков явственно 5-или 6-члениковые.
- 2 (3). Усики 6-члениковые, лишь изредка 5- или неявно 5- или 6-члениковые. Наиболее длинный волосок на 3-м членике усиков 16—29 μ . — Встречается летом (26 особей из 3 сборов) *D. brachycycla* Shar.
- 3 (2). Усики 5-члениковые, лишь изредка неявно 5- или 6-члениковые. Наиболее длинный волосок на 3-м членике усиков 23—34 μ . — Встречается осенью (6 особей из 1 сбора) *D. chaerophylli* CB.
- 4 (1). На хвостике 5, реже 6 волосков. На VIII тергите брюшка у всех или у большинства особей 6—9 волосков, но у *новой формы* 7—13. Многие усики могут быть неявно 5- или 6-члениковые.
- 5 (6). Последний членик хоботка 118—135 μ , равен 1.12—1.35 (у *majkopica* 1.18—1.35) длины 2-го членика задней лапки. Трубочки 118—150 μ , их длина в 2.3—3.3 раза превышает их поперечник в средней части. На задних голених 84—197 ложносенсорий (*anthrisci anthrisci*, 8 особей из 1 сбора; *anthrisci majkopica*, 33 особи из 2 сборов) *D. anthrisci* CB.
- 6 (5). Последний членик хоботка 105—118 μ , равен 1.07—1.29 длины 2-го членика задней лапки. Трубочки 98—132 μ , их длина в 1.5—3.1 раза превышает их поперечник в средней части. На задних голених 32—124 ложносенсории (у *chaerophyllina* 32—98).
- 7 (8). На VIII тергите брюшка 7—13, в среднем 9.3 волоска (35 особей). Новая форма.
- 8 (7). На VIII тергите брюшка 6—9, в среднем 6.2 волоска (28 особей из 2 сборов) *D. chaerophyllina* Shar.

2. ИЗОМОРФИЗМЫ, СЕЗОННАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ТЛЕЙ И ЕЕ ПРИЧИНЫ

В течение сезона изменяется температура воздуха, влажность, длина дня, в сильной степени изменяется состав пищи тлей (Mittler, 1958; Kloft u. Ehrhardt, 1959; Шапошников, 1959; Pintera u. Ulrychova, 1960, и др.). Температура и пища влияют не только на плодовитость, темпы роста и размеры тлей, что отмечалось многими авторами, но также и на их морфологию.

Образуются специализированные сезонные формы тлей: основательница, бескрылая, крылатая девственница и т. д. Более того, одна и та же форма, например бескрылая девственница, может сильно меняться в течение сезона. Так, у многих видов из рода *Aphis* L. и некоторых других родов все летние бескрылые девственницы (или только часть их) отличаются от весенних укороченными конечностями, уменьшенным числом члеников усиков (5 вместо 6), меньшими размерами, меньшей плодовитостью.

Какие же факторы могут вызывать модификационные или иные морфологические изменения у тлей?

Рассмотрим сначала влияние температуры.

Укорочение конечностей, усиков, в частности шпика последнего их членика, наблюдается не только у летних форм бескрылых девственниц, но и у тлей из жарких пустынь (Невский, 1929). У одних и тех же видов более северные популяции имеют более длинные, тонко заостренные волоски, южные — короткие, часто притупленные. Это наблюдалось авто-

ром у *Lachnus roboris* L., *Dysaphis radicola* Mordv., *D. anthrisci* CB. и др., Хилле Рис Лямберсом (Hille Ris Lambers, 1960) у американских видов *Chaitophorus* Koch, Нарзикуловым и Верецагиным (1961) у *Maculolachnus submacula* Walk., у которого отмечено также укорочение усиков.

Однако у *Myzodes persicae* Sulz. повышенная температура вызывала не укорочение, а, наоборот, удлинение шпика последнего членика усиков (Waldhauer, 1953; Müller, 1958). Укорочение ног и усиков наблюдается у арктических тлей (Hille Ris Lambers, 1955; Prior a. Stroyan, 1960) и у основательниц — первого весеннего поколения.

У северных, особенно у арктических популяций тлей наблюдается сокращение жизненных циклов, переход от зимней диапаузы к летне-зимней (Шапошников, 1962).

Из приведенных фактов трудно сделать вывод о непосредственном влиянии температуры на морфологию тлей. Во всяком случае в укорочении конечностей может быть повинно как повышение, так и понижение температуры.

Значительно яснее обстоит дело с влиянием пищи.

В опытах Джекоба (Jacob, 1949) у тлей *Aphis sambuci* L., воспитывавшихся в благоприятных условиях питания, волоски на 3-м членике усиков были длиннее поперечника этого членика в его основании, в неблагоприятных — короче. «Длинноволосковые» и «коротковолосковые» тли, взятые с разных кормовых растений, при реципрокном скрещивании всегда давали «длинноволосковых».

В опытах Самохваловой (1951, 1954) у тлей *Neomyzus circumflexus* Buckt., перенесенных с гороха на перец или на гречиху, уже в 1-м поколении началось изменение рисунка склеротизации кутикулы спинной поверхности тела, а к 10-му поколению все особи имели рисунок иной, чем на горохе. При помещении тлей в условия, одинаковые с контролем, на горох или на вику, новый характер рисунка сохранялся по крайней мере в течение 15 поколений. Изменение рисунка коррелируется с размерами тела, плодовитостью, скоростью развития, находится в прямой зависимости от пригодности кормового растения и не специфично для вида растения (Самохвалова, 1954; Смирнов и Самохвалова, 1955; Смирнов, 1961).

Известно, что разные виды тлей из одной и той же или из разных систематических групп, специализированные на определенной группе растений, имеют сходную морфологию хоботка. Например, все тли, живущие на надземных частях злаков, имеют короткий хоботок, с коротким тупым последним члеником и часто удлиненную форму тела; тли с полынью и особенно с цмина, наоборот, — удлиненный и заостренный последний членик хоботка.

Рассмотрим характер сезонных изменений у *majkopica* на *Anthriscus* (*m*) и на *Chaerophyllum* (*n*). Кривые, соединяющие средние арифметические, по многим показателям, как абсолютным (рис. 8, *m*, 13, 16, 20, 22, 24), так и относительным (рис. 17, 18, 21) в общих чертах зеркально повторяют температурную кривую (рис. 7). В известной мере подтверждается предположение, что повышенная температура ведет к уменьшению размеров тела и ряда органов. Однако следует учесть и то обстоятельство, что минимальное значение кривых приходится на период, когда растения страдали от засухи, что могло ухудшить условия питания тлей.

У *chaerophyllina* на *Ch. maculatum* (*c*) кривые большинства показателей не повторяют температурную кривую (см. те же рис.). Минимальное значение этих кривых приходится на первую половину сезона, когда среди тлей наблюдалась повышенная смертность (в 5-м—8-м поколениях смертность личинок 22.5%, в 9-м—10-м — 13.2, в 12-м—47-м — 12.2%), что наряду с мелкими размерами тела (рис. 8) указывает на неблагоприятные условия, видимо, питания, возможно, на ежегодную адаптацию к ним после миграции с яблони. Для сравнения стоит указать, что у *m* смертность не превышала 10%, выше были плодовитость и темпы развития,

а у его хозяина выше содержание небелкового азота (благоприятный момент).

У *n* длина тела (рис. 8) дважды уменьшается, от 6-го к 8-му и от 10-го к 13-му поколению, и дважды резко увеличивается в 10-м и 14-м поколениях. Соответственно уменьшается и плодовитость тлей. Так, в 13-м поколении у *n* средняя реализованная плодовитость была 36.6, у *m* 69.7, у *c* 53.1. Здесь наблюдается то же, что и у *Neomyzus circumflexus* Buck.

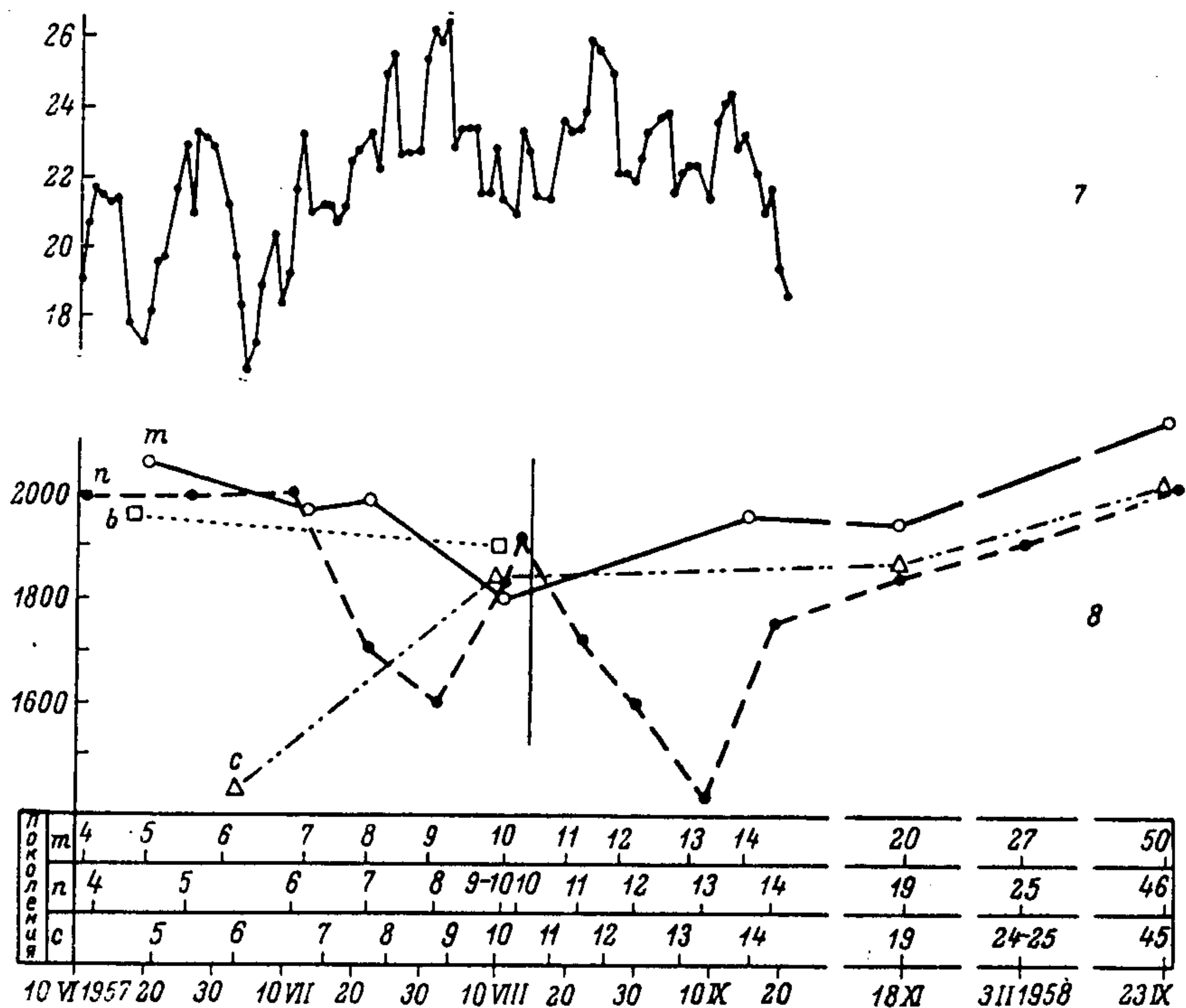


Рис. 7—8.

7 — среднесуточная температура воздуха в лаборатории в ° С; 8 — длина тела бескрылых девственниц, по оси ординат — средние арифметические длины тела (в μ), слева от вертикальной линии — питание новой формы на *Chaerophyllum bulbosum*, справа — на *Ch. maculatum*.

По оси абсцисс — время в масштабе 1 мм = 1,5 суток и соответственно поколения тлей.

в работах Е. С. Смирнова и его сотрудников. Уменьшение размеров тела и плодовитости у *n* каждый раз сопровождается повышением смертности личинок от 6-го к 7-му поколению с 55 до 62% и от 9-го к 11-му с 8 до 22%; увеличение размеров и плодовитости — понижением смертности в 9—10-м поколении до 8%, в 13-м до 7%.

Наблюдаемые дважды понижение и затем повышение размеров тела и плодовитости и соответственно повышение и затем снижение смертности у *n* отражают два периода адаптации — сначала к *Ch. bulbosum*, затем к *Ch. maculatum*.

Из приведенных фактов можно сделать следующие выводы.

1. Популяции тлей разных видов, из разных систематических групп, населяющие одну местность или живущие на одной группе растений, имеют некоторые общие для всех них особенности в морфологии и в жизненном цикле. Это явления изоморфизма и изоциклизма, носящие приспособительный, конвергентный характер. Еще больший изоморфизм наблюдается у разных видов тлей в одни и те же периоды сезона.

2. Непосредственной причиной временных или постоянных изменений в морфологии тлей является изменение состава пищи. Температура также влияет на морфологию тлей, однако не ясно, в какой мере непосредственно, в какой мере через растение.

3. ПРОЦЕСС ДИВЕРГЕНЦИИ МАЛКОРИСА НА ДВЕ ФОРМЫ — СТАРУЮ И НОВУЮ

В биометрии основным показателем изменчивости служит среднее квадратичное отклонение или сигма (σ). Для сравнения различных признаков употребляется производное сигмы — коэффициент вариации (CV).

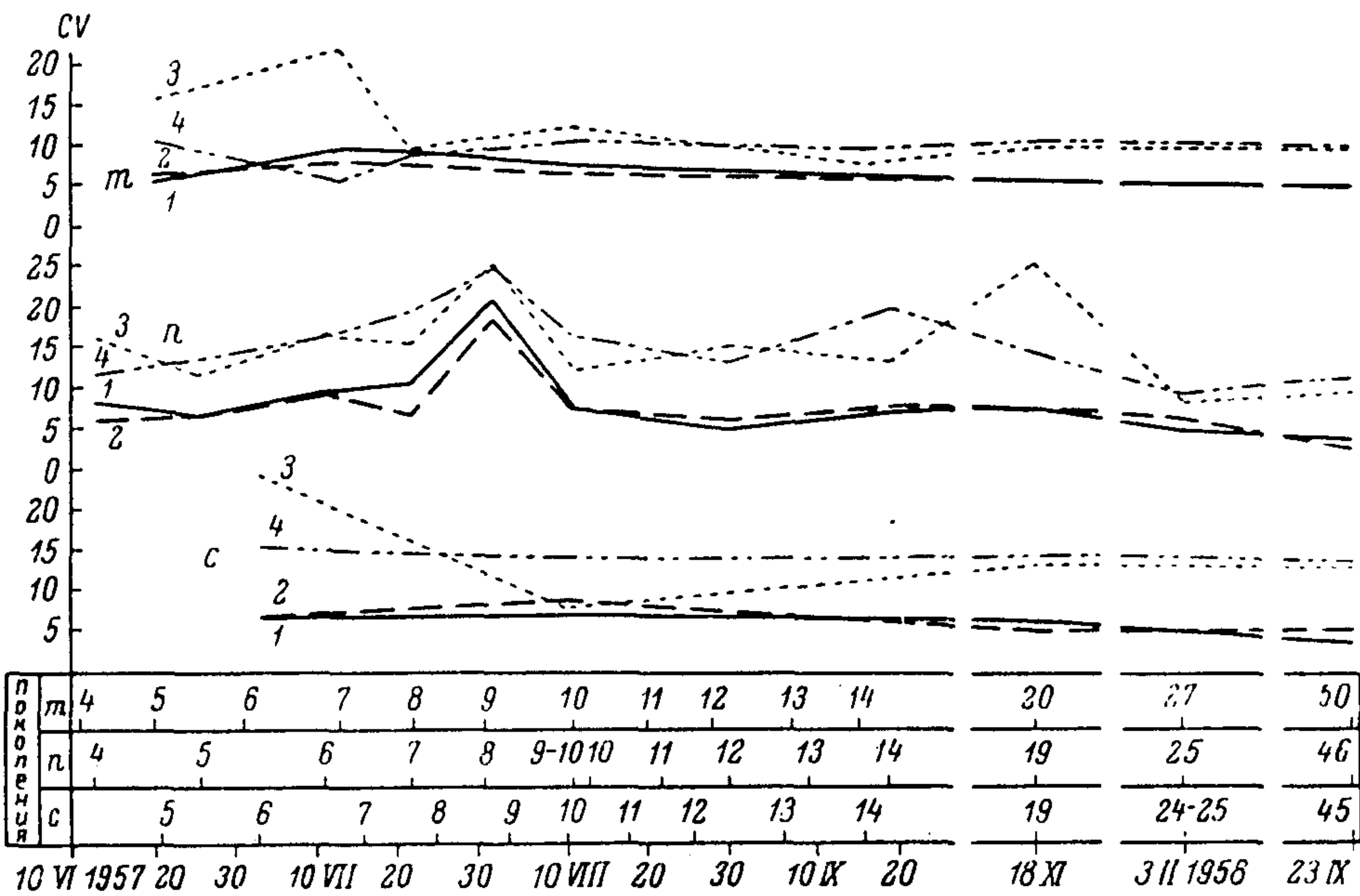


Рис. 9. Коэффициент изменчивости (CV).

1 — длина последнего членика хоботка; 2 — отношение длины последнего членика хоботка к длине 2-го членика задней лапки; 3 — длина трубочек; 4 — отношение длины трубочек к их поперечнику в средней части. Остальные обозначения те же, что на рис. 7—8.

Из рис. 9, а также из рис. 13 и 14 видно, что у *m* и *c* CV и σ из поколения в поколение изменяются мало, оставаясь на одном более или менее постоянном уровне. Однако в первый период они несколько выше, чем в последующий, возможно, в связи с недавней сменой кормового растения — яблони на зонтичное. Амплитуда изменчивости последнего членика хоботка ниже, чем трубочек,

У *n* с 4-го по 8-е поколение наблюдается постепенно усиливающееся нарастание изменчивости. Изменчивость последнего членика хоботка в 9—10-м поколении уменьшается и в дальнейшем остается лишь незначительно большей, чем в контрольных линиях *m* и *c*, а в 25—46-м поколении такой же или даже меньшей. Видимо, этот признак адаптивный и, однажды возникнув, более строго сохраняется в пределах определенной нормы. Изменчивость трубочек в 9—10-м поколении тоже резко сокращается, однако в дальнейшем сохраняется весьма высокой по крайней мере до 19-го поколения, но в 25—46-м поколениях стабилизируется и уже не превышает контрольную.

У *n* высокий CV наблюдается не только у бескрылых девственниц на вторичном хозяине, ином, чем у исходной формы, но и у нормальных са-

мок на первичном хозяине, таком же, как у исходной формы. Так, СВ «ложносенсорий» на задних голених (признак, отсутствующий у девственниц) у *m* 19.4, у *n* 30.6, СВ длины последнего членика хоботка у *m* 3.5, у *n* 4.3, отношение длины трубочек к их поперечнику в средней части у *m* 7.4, у *n* 18.7.

Из рис. 10—12 также можно видеть, что наибольшего размаха изменчивость достигает в 8-м поколении. Здесь вариационная кривая сильно уплощена и имеет

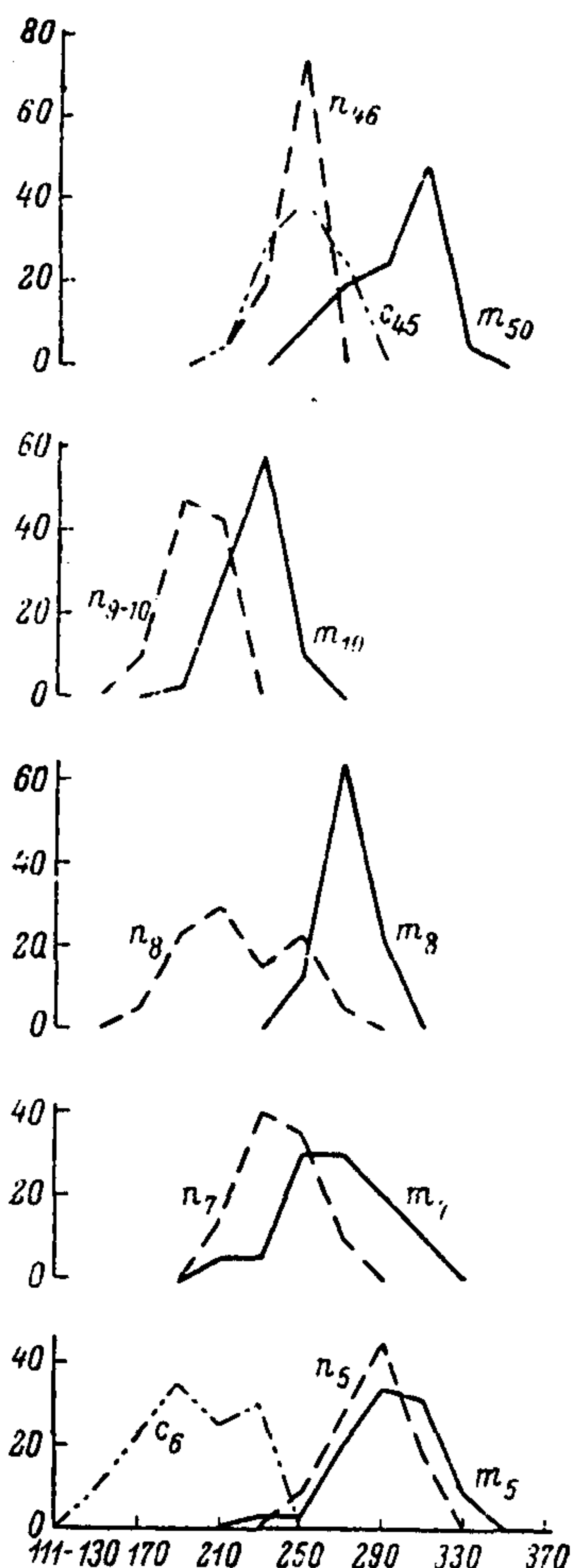


Рис. 10. Длина трубочек бескрылых девственниц.

По оси абсцисс — размеры; по оси ординат — процент особей, имеющих одинаковую длину трубочек. Цифры при буквах (*c*₆, *n*₅ и т. п.) означают порядковый номер поколения.

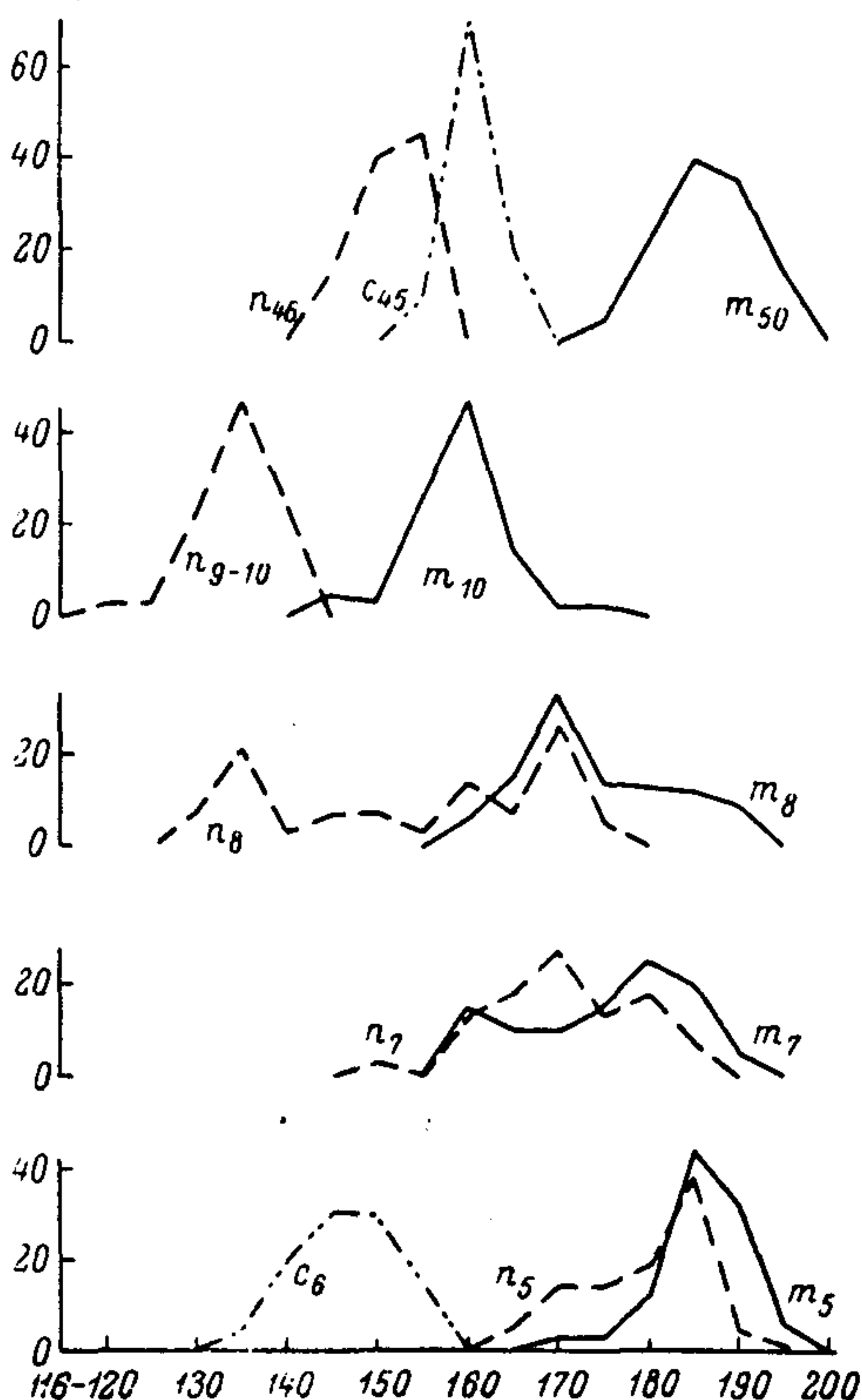


Рис. 11. Длина последнего членика хоботка бескрылых девственниц.

По оси абсцисс — размеры; по оси ординат — процент особей, имеющих одинаковую длину последнего членика хоботка. Цифры при буквах (*c*₆, *n*₅ и т. п.) означают порядковый номер поколения.

некоторую тенденцию к двухвершинности, что указывает на возникшую разнородность популяции.

Таким образом, в период с 4-го по 8-е поколение и особенно в 8-м поколении создаются широкие возможности для естественного отбора.

Как уже отмечалось (Шапошников, 1961), как раз в этот период, с 4-го по 8-е поколение, и наблюдался интенсивный естественный отбор. На это указывают различия в смертности личинок: у *m* от 0 до 10%, в среднем 6%, у *n* от 53 до 75%, в среднем 60%. Это в период адаптации к *Ch. bulbosum*. В 9—10-м поколениях отбора не было, смертность не превышала контрольную. В период адаптации к *Ch. maculatum* в 10—12 поколениях естественный отбор был значительно слабее: личиночная смертность у *m*

колебалась от 0 до 8%, в среднем 4%, у n — от 15 до 22%, в среднем 18%.

На рис. 10—12 можно видеть, что в результате отбора произошло резкое смещение вариационных кривых n по отношению к m . На рис. 13—20 изображены кривые, соединяющие средние арифметические ряда поколений. Здесь также констатируется расхождение m и n по разным признакам как в их абсолютных, так и относительных значениях.

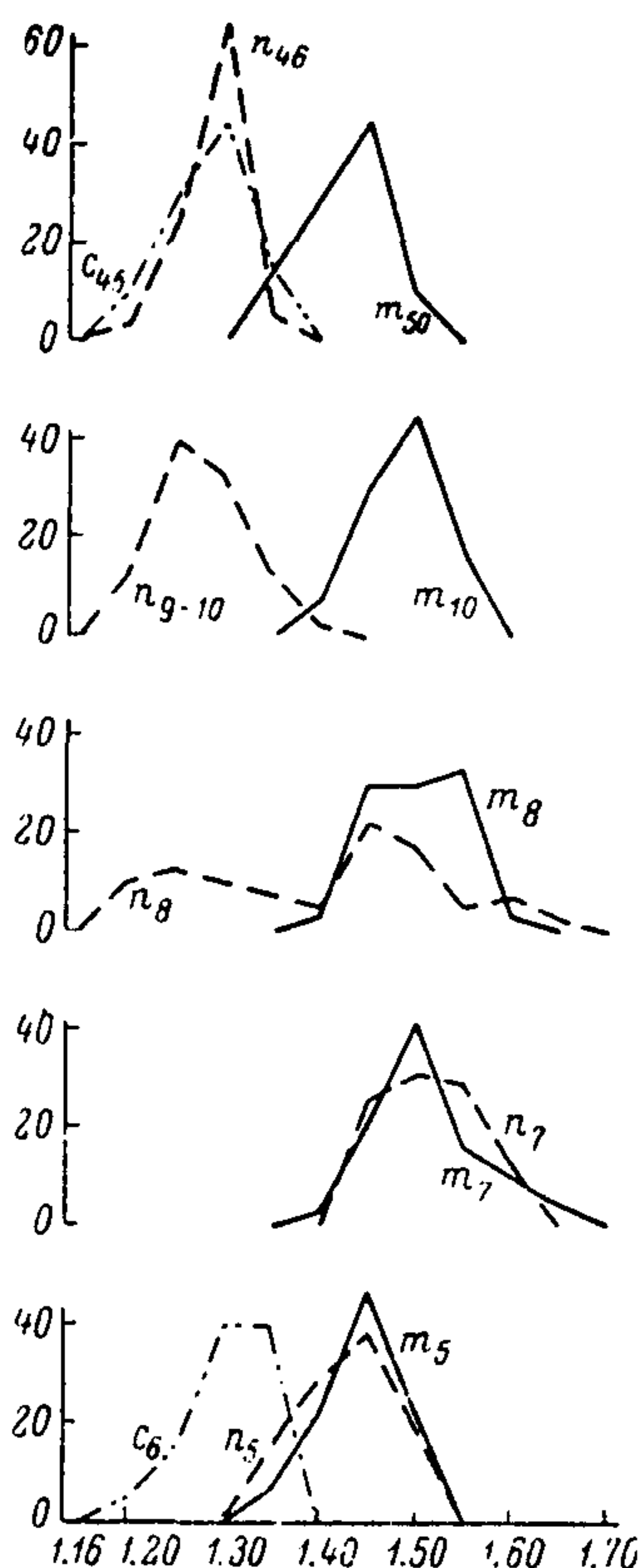


Рис. 12. Отношение длины последнего членика хоботка к длине 2-го членика задней лапки без коготков у бескрылых девственниц.

По оси абсцисс — величины данного индекса; по оси ординат — процент особей, имеющих одинаковую величину этого индекса. Цифры при буквах (c_6 , n_5 и т. п.) означают порядковый номер поколения.

Иначе обстоит дело с n . Как можно видеть их сопоставления рис. 8, 13 и 15, а также 8, 16 и 18, изменение длины последнего членика хоботка и длины трубочек у n происходило почти независимо от изменений длины тела. В итоге размеры тела, несмотря на сильные колебания, в конце опыта

возникшие различия статистически достоверны и по некоторым признакам значительны (см. таблицу). При вычислении коэффициента достоверности было принято, что между m , n , c и b нет корреляции ($r=0$). Это вполне допустимо, исходя из характера вариационных кривых — более или менее симметрично двухсторонних с вершиной близко от середины (рис. 10—12). Однако на самом деле, как это можно видеть из сопоставления кривых m и n на рис. 13, 16, 17, 20—22, между ними существует некоторая прямая корреляция. Это подтверждается и тем фактом, что у m и n одновременно (в 14-м и 19—20-м поколениях) наблюдалось внезапное нарушение корреляции между длиной трубочек и длиной последнего членика хоботка; позднее корреляция и у m и у n восстановилась. Если бы корреляция между m и n была учтена, то t_a увеличился бы и еще больше выявилась бы глубина дивергенции.

У m и особенно у c в первый период после миграции на вторичного хозяина наблюдаются в слабой степени те же явления, что и у n при освоении нового хозяина: повышенная смертность, замедленное развитие, уменьшенные размеры тела, повышенная изменчивость. Это подтверждает предположение, что при миграциях тли каждый год как бы заново осваивают своего вторичного хозяина (Шапошников, 1961 : 751).

Однако возникающие при этом морфологические изменения у m и c носят иной характер, чем у n . Как уже отмечалось во 2-м разделе статьи, у m и c , равно как у *Arhizambusi* L. и *Neomyzus circumflexus* Buckt, морфологические изменения являлись, так сказать, функцией малоблагоприятных усло-

$$\text{Коэффициент достоверности (дифференция)} \quad t_d = \frac{d}{m_d}; \quad \gamma = n_1 + n_2 - 2$$

| Поклоения | | Бескрылые девственницы (viviparae) | | | | | | | | | | Нормальные самки (oviparae) 16—19 | | |
|-----------|--|------------------------------------|-------|----------|-------|----------|-------|----------|-------|----------|-------|-----------------------------------|-------|----------|
| | | 5 | | 7 | | 8 | | 10 | | 14 | | 20 | | |
| | | 5 | | 7 | | 8 | | 9—10 | | 14 | | 19 | | |
| | | 6 | | — | | — | | 10 | | — | | 19 | | |
| | | γ | t_d | γ | t_d | γ | t_d | γ | t_d | γ | t_d | γ | t_d | γ |
| $m-c$ | | 52 | 18.3 | — | — | — | — | 58 | 1.5 | — | — | 57 | 2.0 | 38 |
| $m-n$ | | 54 | 1.6 | — | — | — | — | 78 | 0.9 | — | — | 76 | 3.4 | 38 |
| $c-n$ | | 40 | 17.5 | — | — | — | — | 58 | 0.3 | — | — | 57 | 0.7 | 38 |

Длина тела

| | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|----|------|---|---|---|---|---|----|-----|---|---|----|-----|----|---|---|
| $m-c$ | 52 | 18.3 | — | — | — | — | — | 58 | 1.5 | — | — | 57 | 2.0 | 38 | — | — |
| $m-n$ | 54 | 1.6 | — | — | — | — | — | 78 | 0.9 | — | — | 76 | 3.4 | 38 | — | — |
| $c-n$ | 40 | 17.5 | — | — | — | — | — | 58 | 0.3 | — | — | 57 | 0.7 | 38 | — | — |

Длина последнего членика хоботка

| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|----|------|---|---|---|---|---|----|------|---|---|----|------|----|------|----|------|
| $m-c$ | 52 | 41.6 | — | — | — | — | — | 58 | 7.4 | — | — | 58 | 21.6 | 38 | 36.9 | 40 | 12.3 |
| $m-n$ | 53 | 3.7 | — | — | — | — | — | 78 | 20.7 | — | — | 78 | 35.5 | 38 | 51.2 | 40 | 11.7 |
| $c-n$ | 39 | 24.8 | — | — | — | — | — | 58 | 9.5 | — | — | 58 | 6.0 | 38 | 8.8 | 42 | 1.6 |

Отношение длины последнего членика хоботка к длине второго членика задней ланки

| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|----|-----|---|---|---|---|---|----|------|---|---|----|------|----|------|---|---|
| $m-c$ | 52 | 9.8 | — | — | — | — | — | 58 | 12.2 | — | — | 58 | 14.8 | 38 | 12.7 | — | — |
| $m-n$ | 53 | 1.3 | — | — | — | — | — | 78 | 20.8 | — | — | 78 | 11.8 | 38 | 15.3 | — | — |
| $c-n$ | 39 | 8.1 | — | — | — | — | — | 58 | 2.0 | — | — | 58 | 2.5 | 38 | 0.3 | — | — |

Густота волосков на последнем членике хоботка (отношение числа дополнительных волосков на этом членике к его длине)

| | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|-------|----|-----|---|---|---|---|---|----|-----|---|---|----|-----|----|-----|---|---|
| $m-c$ | 52 | 8.8 | — | — | — | — | — | 57 | 5.5 | — | — | 57 | 5.5 | 38 | 4.3 | — | — |
| $m-n$ | 53 | 0.3 | — | — | — | — | — | 78 | 1.8 | — | — | 78 | 1.8 | 38 | 0.9 | — | — |
| $c-n$ | 39 | 6.3 | — | — | — | — | — | 57 | 3.7 | — | — | 57 | 3.7 | 38 | 2.9 | — | — |

остались почти те же, что и в начале, тогда как абсолютные и относительные размеры ряда органов сильно изменились.

Несмотря на неблагоприятные условия питания, тли не только теряли (укоротились последний членик хоботка и трубочки), но и приобретали — увеличилось число краевых бугорков на VI тергит брюшка (рис. 19).

1.63-25-66

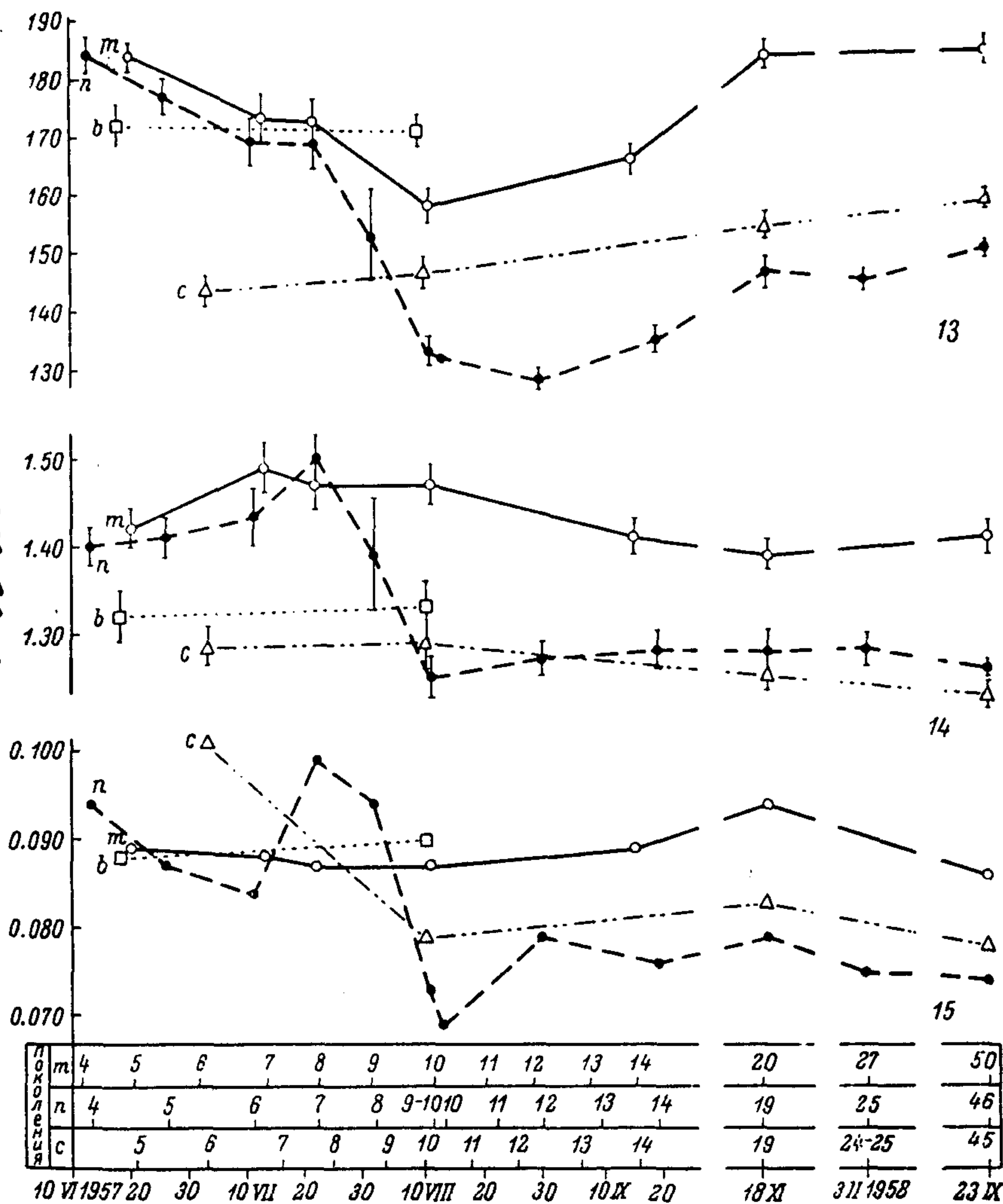


Рис. 13—15.

13 — длина последнего членика хоботка; 14 — отношение длины последнего членика хоботка к длине 2-го членика задней лапки; 15 — отношение длины последнего членика хоботка к длине тела.

По оси абсцисс — время в масштабе 1 мм = 1,5 суток [и соответственно поколения тлей; по оси ординат — средние арифметические абсолютных размеров (в μ) или индекса по деталям строения бескрылых девственниц. На рис. 13 и 14 короткие вертикальные линии указывают величину среднего квадратичного отклонения (σ).

Все отмеченные изменения у *n*, видимо, необратимы. Во всяком случае, взрослые к 8-му поколению уже полностью утратили возможность питаться на своем старом хозяине, а личинки 1-го возраста стали плохо приживаться в 9-м и 10-м поколениях и полностью потеряли способность жить на *Anthriscus* в 11-м поколении (Шапошников, 1961). Отсюда естественно думать, что наиболее существенные изменения произошли в тон-

ком строении пищеварительных органов, в ферментативной деятельности, вообще на клеточном и молекулярном уровне. К сожалению, эти моменты остаются неизученными.

Поскольку возникшие различия сохранились до 46-го поколения, есть основания полагать, что при тех же условиях они могли бы существовать в течение неопределенно долгого времени.

Нужно подчеркнуть, что дивергенция наблюдалась не только в тех поколениях, которые жили на вторичном хозяине, на новом растении. В 16—19-м поколениях были получены нормальные самки, отродившиеся и выросшие на первичном хозяине — яблоне, т. е. на том же растении, что и исходная форма. Как нетрудно видеть из таблицы, между *m* и *n* имеются статистически достоверные различия по ряду признаков не только по бескрылым девственницам, но и по нормальным самкам.

Таким образом, в период адаптации к новому растению-хозяину резко увеличилась изменчивость, и в процессе естественного отбора произошла дивергенция по ряду признаков. Постепенные, медленные изменения в 4—7-м поколениях сменились быстрыми скачкообразными в 8—10-м, что привело к образованию *новой формы*.

4. КОНВЕРГЕНЦИЯ НОВОЙ ФОРМЫ С БЛИЗКИМИ ВИДАМИ

Новая форма возникла в результате адаптации к новым растениям — *Chaerophyllum bulbosum* и *Ch. maculatum*. Поэтому естественно сравнить ее с близкими видами, специализированными на этих растениях.

Как уже было отмечено во втором разделе статьи, у тлей наблюдаются изоморфизмы на близких видах растений, например в строении хоботка. Длина последнего членика хоботка широко применяется в систематике тлей как надежный признак для различения близких видов, живущих на разных видах растений. Особенно широко используется этот признак в его относительном виде — к длине 2-го членика задней лапки, реже к длине тела или к своей ширине. Можно предположить, что существует какой-то адаптивный стандарт хоботка у тлей, свойственный данному растению.

Из рис. 9 нетрудно видеть, что абсолютная и относительная длина последнего членика хоботка менее изменчивы, чем абсолютная или относительная длина трубочек или, например, густота волосков на последнем членике хоботка. Это, по-видимому, также указывает на необходимость более строгого соответствия между строением хоботка и питающим растением.

Из приведенных соображений вытекает, во-первых, что *brachycyclica* и *chaerophyllina*, живущие на видах *Chaerophyllum*, по строению хоботка должны иметь большее сходство друг с другом, чем с *majkopica*, живущим на *Anthriscus*, и, во-вторых, что новая форма, приспособившаяся к *Chaerophyllum*, должна конвергировать по этому признаку с *brachycyclica* и *chaerophyllina*.

Это предположение полностью подтвердилось как раз по наиболее широко используемому в систематике признаку (рис. 14): различия между формами *b*, *c* и *n* невелики, находятся на грани статистической достоверности или недостоверны; в то же время эти формы достаточно сильно отличаются от *m* (см. таблицу). Тем самым эмпирически найденный признак получает некоторое обоснование. При трудном и важном акте проникновения колющих щетинок хоботка в ткани растения несомненно большую роль играют ноги и в особенности лапки с их коготками. Вопрос этот заслуживает специального исследования.

По менее широко используемым признакам хоботка предположение оправдалось в меньшей степени и только в отношении *chaerophyllina* (рис. 13, 15).

Из рис. 16—18 видно, что конвергенция произошла не только по последнему членику хоботка (адаптация к питанию на новом растении), но и по трубочкам (защитная и выделительная функции). Вероятно, эти признаки связаны коррелятивно.

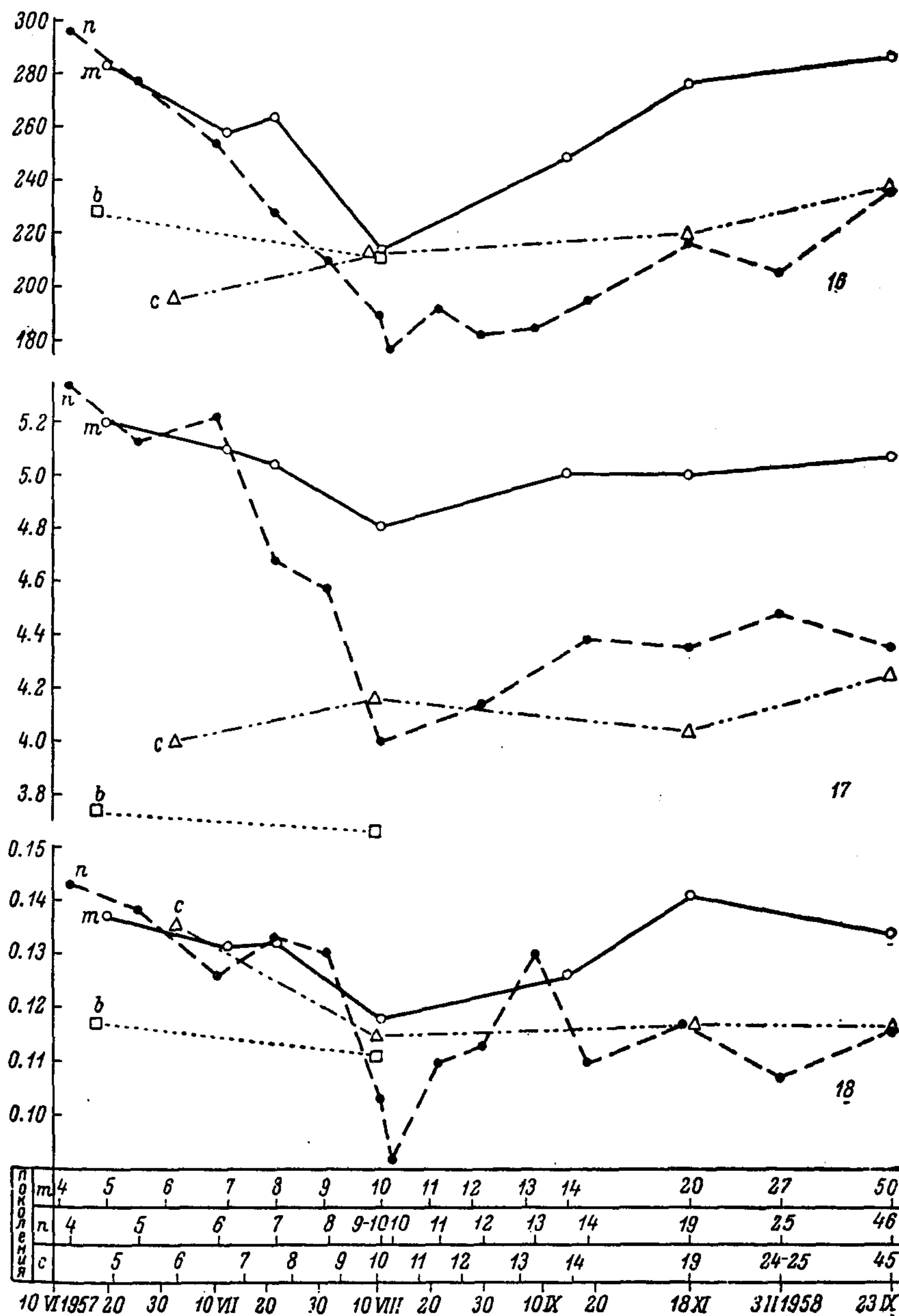


Рис. 16—18.

16 — длина трубочек; 17 — отношение длины трубочек к их поперечнику в средней части; 18 — отношение длины трубочек к длине тела. Обозначения те же, что на рис. 13—15.

Конвергенция по этим признакам началась уже в 5-м поколении: различия между *n* и *c* стали меньше, чем между *m* и *c*, особенно в длине последнего членика хоботка (см. таблицу). Однако все особи определялись

как *majkopica* (см. определительную таблицу в 1-м разделе). В 6-м поколении некоторые особи уже носят промежуточный характер. В трех следующих поколениях по абсолютным и относительным значениям длины последнего членика хоботка и трубочек на каждые 40 особей приходилось:

| | Особей типа <i>majkopica</i> — теза 12 (13) | Промежу- точных особей | Особей типа <i>chaetophyl- lina</i> + новая форма — теза 8 (11) |
|-----------------------|---|------------------------------|--|
| В 7-м поколении . . . | 27 | 13 | 0 |
| В 8-м » . . . | 15 | 8 | 17 |
| В 9—10-м » . . . | 0 | 1 | 39 |

Кроме этих признаков, *m* отличается от *b* и *c* по склеротизации кутикулы. Новая форма в этом отношении не изменилась (рис. 2—5 и 22). В практической работе этот признак позволял с легкостью отличать *m* от *c* и *b* по живым колониям на видах *Chaetophyllum*.

Наиболее существенными отличиями *m* от *b* следует считать количество волосков на хвостике и на VIII тергите брюшка и наличие краевых бугорков на VI тергите брюшка. Однако число волосков сохранилось прежним как на VIII тергите брюшка (рис. 23), так и на хвостике. Что же касается бугорков на VI тергите, то у *m* произошло хотя и небольшое, но статистически достоверное отклонение в сторону *b* (см. таблицу и рис. 19); если $18 \text{ VI } t_a \text{ } b-m=6.1$ и $b-n=6.1$, то $10 \text{ VIII } b-m=15.3$, а $b-n=13.2$.

В процессе эволюции рода, подтрибы, да и всего сем. *Aphididae*, наблюдается постепенное исчезновение краевых бугорков (Шапошников, 1956). Поэтому появление бугорков на VI тергите брюшка у новой формы возможно рассматривать и как явление атавизма. Уместно заметить, что атавистические признаки иногда появляются у гибридов.

Кроме основных отличий в строении хоботка и трубочек и в склеротизации кутикулы, *m* отличается от *c* также по количеству и по густоте волосков на последнем членике хоботка, а также по числу «сенсорий» на основаниях бедер. Как видно из рис. 20 и 21 и таблицы, *n* несколько сблизились с *c* по абсолютному числу волосков на последнем членике хоботка, но не по густоте волосков на этом членике. Здесь следует заметить, что по густоте волосков более или менее хорошо различаются между собой подопытные клоны *m* и *c*, в популяциях же различия менее значительны: у *c* средняя густота (отношение числа дополнительных волосков на последнем членике хоботка к его длине) равна 19—28, у *m* — 24—33. Намечившееся было сближение по числу «сенсорий» на основаниях задних бедер в общем, видимо, не осуществилось (рис. 24).

Конвергенция, так же как и дивергенция, наблюдалась не только на вторичных хозяевах, но и на яблоне. Нормальные самки *n* по числу волосков на VIII тергите брюшка конвергировали с *b* настолько, что различия между ними по этому признаку находятся на грани статистической достоверности. Интересно, что партеногенетические самки по этому признаку, как уже отмечалось, не конвергировали. Конвергенция *n* с *c* произошла, по-видимому, по всем признакам за исключением этого одного (см. таблицу и определительную таблицу в 1-м разделе).

Таким образом, новая форма, освоившая новые кормовые растения *Chaetophyllum bulbosum* и *Ch. maculatum*, изменилась морфологически в сторону двух видов из того же рода, живущих на этих растениях. Весьма значительная конвергенция наблюдается в строении хоботка (адаптивный признак) и трубочек (признак, по-видимому, коррелятивно связанный с хоботком). По другим признакам наблюдается лишь очень незначительная конвергенция. Ряд различий, существовавших между исходной формой и видами с *Chaetophyllum*, у новой формы сохранился неизменным.

Поскольку *tajkorica* довольно сильно отличался от *brachycyclica*, причем главным образом не по адаптивным признакам, основные отличия между ними сохранились. Поскольку основные отличия *tajkorica* от

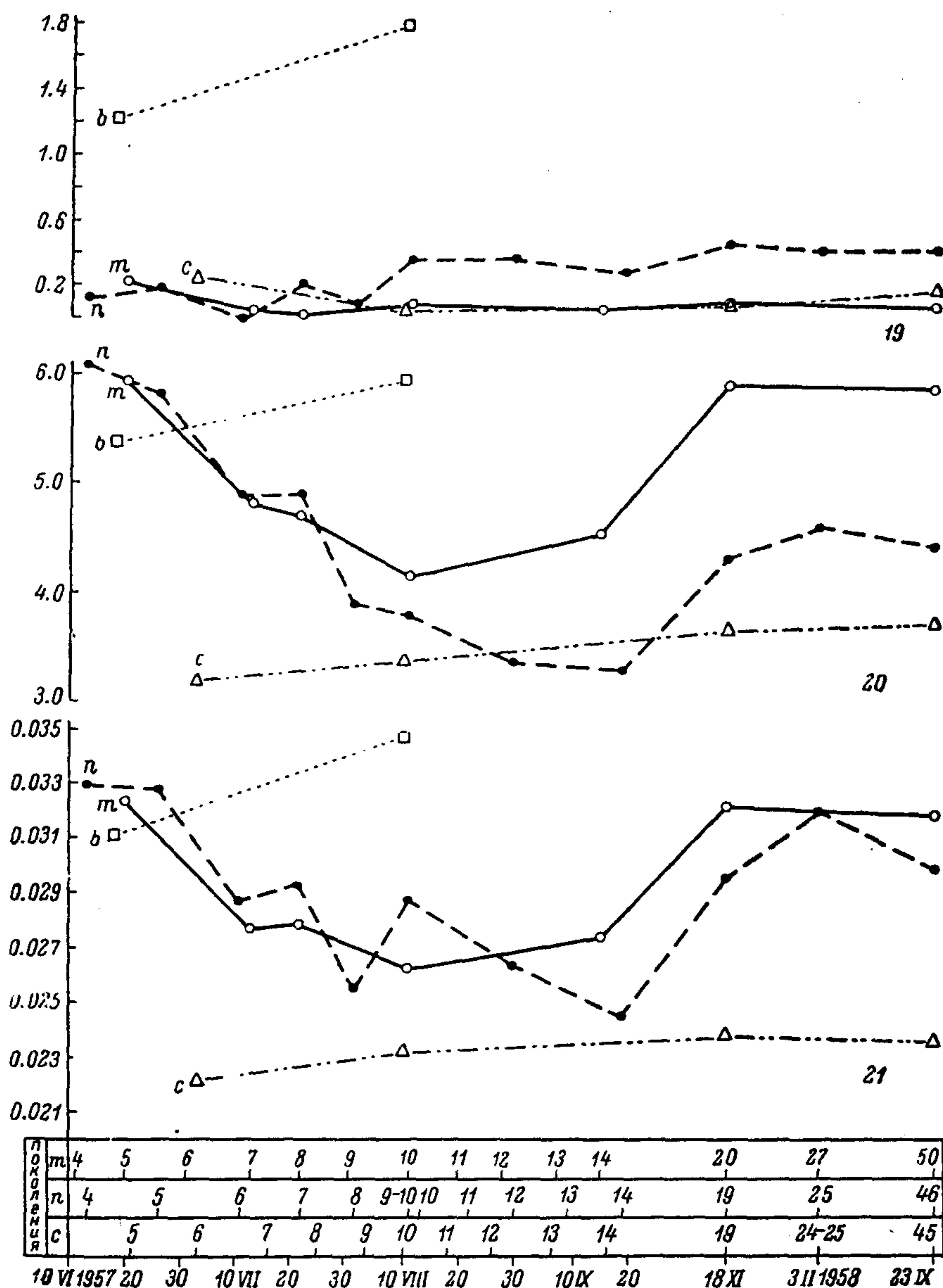


Рис. 19—21.

19 — число краевых бугорков на VI тергите брюшка; 20 — число дополнительных волосков на последнем членике хоботка; 21 — густота волосков на последнем членике хоботка (отношение числа дополнительных волосков на этом членике к его длине).

Обозначения те же, что на рис. 13—15.

chaetophyllina были по признакам адаптивным и, видимо, коррелятивно связанным с ними — они исчезли; остались лишь второстепенные отличия, как существовавшие ранее (склеротизация кутикулы, густота волосков на последнем членике хоботка), так и вновь приобретенные (краевые бугорки на VI тергите брюшка).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Некоторыми исследователями и прежде всего Е. С. Смирновым и его сотрудниками экспериментально были получены изменения в морфологии тлей. Эти изменения возникали в результате питания тлей на новом растении без участия естественного отбора. Они наследовались в течение ряда

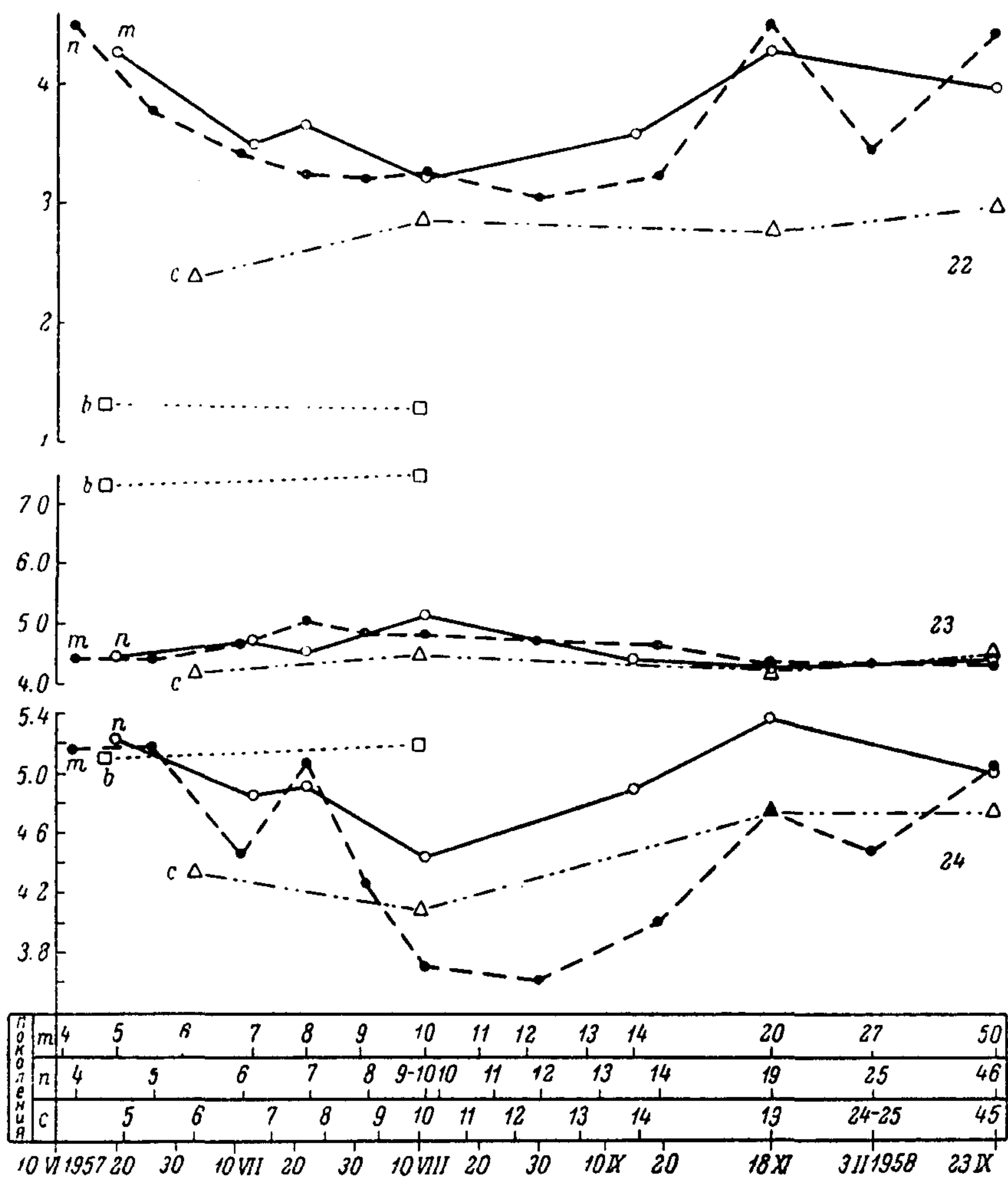


Рис. 22—24.

22 — класс склеротизации кутикулы (см. рис. 1) на спинной поверхности тела; 23 — число волосков на VIII тергите брюшка; 24 — число «сенсорий» на основании задних бедер.

Обозначения те же, что на рис. 13—15.

поколений, однако при возвращении тлей в прежние условия оказывались обратимыми. Трудно сказать, возможно ли образование новых форм таким путем. По-видимому, для исследования процесса возникновения новых форм нужны изменения более глубокие, необратимые.

Dysaphis anthrisci majkopica Shar. в течение 50 поколений воспитывался на своем хозяине *Anthriscus* (контроль) и параллельно на малоприспособленном растении *Chaerophyllum bulbosum* и затем, адаптировавшись к нему, — на ранее непригодном, устойчивом *Ch. maculatum*.

Адаптация к новому растению вызвала процесс дивергенции, включающий в себя три этапа.

1. С 4-го по 8-е поколение постепенно усиливающееся нарастание беспорядочной изменчивости, интенсивный естественный отбор и постепенное изменение свойств в направлении адаптации, в частности изменение морфологии тлей и в первую очередь органа питания — хоботка.

2. В 9—10-м поколении резкий скачкообразный необратимый переход в новое адаптивное состояние, сопровождающийся резким снижением изменчивости, прекращением естественного отбора, увеличением размеров тела, повышением плодовитости; в 8—10-м поколениях возникли существенные морфологические различия между исходной формой и образовавшейся *новой*, уже неспособной жить на старом хозяине.

3. С 10-го по 46-е поколение дальнейшее постепенное снижение изменчивости, увеличение размеров тела и повышение плодовитости. Однако в этот период, в 10-м—11-м поколениях, тли были переведены с *Ch. bulbosum* на *Ch. maculatum*. Адаптация ко второму новому хозяину вызвала вновь значительное уменьшение размеров тела, снижение плодовитости и заметное повышение смертности, незначительное повышение изменчивости и незначительные морфологические изменения.

В природе наблюдаются изоморфизмы у тлей разных видов и групп, населяющих одну местность или одну группу растений. Например, тли из разных групп, живущие на злаках, имеют короткий и тупой последний членик хоботка, на цмине — длинный, заостренный.

Новая форма тли в строении последнего членика хоботка сильно дивергировала с исходной формой и, наоборот, конвергировала с двумя близкими видами, живущими на *Chaerophyllum*. Конвергенция наблюдалась также и в строении некоторых других органов. Таким образом, конвергентная сущность изоморфизмов подтверждена экспериментально.

Все морфологические изменения статистически достоверны. Насколько они глубоки, можно судить по тому, что, во-первых, в 7-м поколении одна треть всех особей, в 8-м более половины, а в 9—10-м почти все особи уже не определяются как исходная форма и морфологически ближе стоят к виду *D. chaerophyllina* Shar., во-вторых, новая форма не скрещивается с исходной и дает плодовитое потомство с *chaerophyllina* (Шапошников, 1965).

Изучение характера и закономерностей морфологической изменчивости заставило автора более критически подойти к выбору и оценке признаков при составлении определителя восточно-европейских тлей.

Итак, в процессе адаптации к новому растению-хозяину (*Chaerophyllum*) у тлей резко усилилась изменчивость и под действием естественного отбора произошла дивергенция. Возникшая новая форма конвергировала с видами, живущими на *Chaerophyllum*, особенно тесно с *chaerophyllina*.

ЛИТЕРАТУРА

- Н а р з и к у л о в М. Н. и Б. В. В е р е щ а г и н. 1961. К морфологии и биологии розанного ляхнуса — *Maculolachnus submacula* Walk. (Aphidoidea, Lachninae). Изд. отд. сельскохоз. и биол. наук АН Таджикск. ССР, 3 : 56—60.
- Н е в с к и й В. П. 1929. Тли Средней Азии. Узбек. опытно-ст. зап. раст., 16 : 1—424.
- С а м о х в а л о в а Г. В. 1951. Получение наследственных изменений у тлей при перемене кормовых растений. Журн. общ. биол., XII, 3 : 176—191.
- С а м о х в а л о в а Г. В. 1954. Получение направленных наследственных изменений у тлей при перемене кормовых растений. Сообщение второе. Зоол. журн., XXXIII, 5 : 1032—1040.
- С м и р н о в Е. С. 1961. Наследование приобретенной ритмики размножения у *Neotuzus circumflexus* Buckt. (Aphidae). Журн. общ. биол., XXII, 3 : 164—178.
- С м и р н о в Е. С., Г. В. С а м о х в а л о в а. 1955. Изменения наследственности и жизнеспособности тлей при смене кормовых растений. Агроботаника, 2 : 61—77.
- Ш а п о ш н и к о в Г. Х. 1956. Филогенетическое обоснование системы короткохвостых тлей (Aphidina) с учетом их связей с растениями. Тр. Зоол. инст. АН СССР, XXIII : 215—320.
- Ш а п о ш н и к о в Г. Х. 1959. Становление смены хозяев и диапаузы у тлей (Aphidae) в процессе приспособления к годичным циклам их кормовых растений. Энт. обзор., XXVIII, 3 : 483—504.

- Шапошников Г. Х. 1961. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора. (Экспериментальное исследование). Энтом. обозр., XL, 4 : 739—762.
- Шапошников Г. Х. 1962. Тли с сокращенным жизненным циклом и летне-зимним диапаузированием. Чтения памяти Н. А. Холодковского : 79—95.
- Шапошников Г. Х. 1964. Подотряд — Aphidinea — тли. В кн.: Определитель насекомых европейской части СССР, 1 : 489—616.
- Шапошников Г. Х. 1965. Возникновение репродуктивной изоляции в эксперименте с тлями и видообразование. Зоол. журн., XLIV.
- Börner C. 1931. Mitteilungen über Blattläuse. Anz. f. Schädlingssk., 7 : 8—11.
- Börner C. 1952. Die Blattläuse Mitteleuropas. Mitt. thüring., botan. Ges., Beiheft 3 : 1—488.
- Hille Ris Lambers D. 1955. Hemiptera 2. Aphididae. The Zoology of Iceland, III, 52a : 1—29.
- Hille Ris Lambers D. 1959. The identity of *Dysaphis chaerophylli* Börner, 1940 (Homoptera, Aphididae). Mitt. Schweiz. entom. Gesellsch., XXXII, 2—3 : 287—293.
- Hille Ris Lambers D. 1960. The genus *Chaitophorus* Koch in North America (Homoptera, Aphididae). Tijdschr. v. Entomologie, 103, 1/2 : 1—30.
- Jacob F. H. 1949. A study of *Aphis sambuci* L. (Homoptera : Aphididae) and a discussion of its bearing upon the study of the «black Aphids». Proc. Roy. Entom. Soc. London, Ser. A., 24 : 90—110.
- Kloft W. und P. Ehrhardt. 1959. Zur Sitkalauksalamität in Nordwestdeutschland. Waldhygiene, 3, 1—2 : 47—49.
- Mittler T. E. 1958. Studies on the feeding and nutrition of *Tuberolachnus salignus* (Gmel.) (Homoptera : Aphididae). II. The nitrogen and sugar composition of ingested phloem sap and excreted honey-dew. Journ. exper. Biol., 35, 1 : 74—84.
- Müller F. P. 1958. Bionomische Rassen der grünen Pfirsichblattlaus *Myzodes persicae* (Sulz.). Arch. Freunde Naturgesch. Mecklenburg, IV : 200—233.
- Pintera A., M. Ulrychova. 1960. Der Einfluss der Wirtspflanzenwuchsphase auf die Entwicklung der Blattlausart *Myzodes persicae* (Sulz.). The Ontogeny of Insects. Praha : 333—338.
- Prior R. N. B. and H. L. G. Stroyan. 1960. On a new collection of Aphids from Iceland. Entom. Medd., XXIX : 266—293.
- Stroyan H. L. G. 1960. The typus generis of *Dysaphis* Börner, 1931 (Homoptera, Aphididae). Mitt. Schweiz. entom. Gesellsch., XXXIII, 1 : 97—100.
- Stroyan H. L. G. 1963. The British species of *Dysaphis* Börner. Part II. The subgenus *Dysaphis sensu stricto*. London.
- Waldhauer W. 1953. Über Rassendifferenzierung im Formenkreis der grünen Pfirsichblattlaus (*Myzodes persicae* Sulz.). Nachrichtenblatt für den Deutsche Pflanzenschutzdienst, 7, 5/6 : 95—99.

Зоологический институт
Академии наук СССР,
Ленинград.

SUMMARY

Dysaphis anthrisci majkopica Shap. was reared on its host *Anthriscus* (control) during 50 generations and simultaneously on a relatively unsuitable plant *Chaerophyllum bulbosum* and then on quite resistant *Ch. maculatum*.

The adaptation to a new plant caused the divergence including three stages:

1) from the 4th to the 8th generation — a gradually intensifying increase of disorderly variability, intensive natural selection and gradual change of properties in the direction of adaptation, in particular changes of the morphology of aphids, first of all of the organ of feeding, proboscis.

2) in the 9th—10th generation — a sharp irreversible transition to a new adaptive state accompanying by a sharp decrease of variability, cessation of the natural selection and the rise in size, fecundity, survival; in the 8th—10th generations considerable morphological distinctions arose between the initial form and a new one incapable of living on an old host.

3) from the 10th to 46th generation — a further gradual decrease of variability and the rise of viable potentialities. However in this period in

the 10th—11th generations aphids were transferred from *Ch. bulbosum* to *Ch. maculatum*. The adaptation to the second new host caused a notable increase of mortality, insignificant increase of variability and insignificant morphological changes.

In nature there are observed isomorphisms in aphids of different species and groups inhabiting the same locality and the same group of plants. E. g. the aphids belonging to different groups and living on Graminea have a short and obtuse last joint of proboscis, those living on *Helichrisum* — long and pointed.

A new form of aphid strongly diverged in the structure of the last joint of proboscis from the initial form and on the contrary converged with two allied species living on *Chaerophyllum*. The convergence took place as well in the structure of some other organs. Thus the convergent essence of isomorphisms was confirmed experimentally.

All the morphological changes are statistically trustworthy. In the 7th generation one third in all individuals, in the 8th more than a half and in the 9th—10th nearly all individuals are not regarded as an initial form and morphologically become more closely allied to the species *D. chaerophyllina* Shap. A new form does not cross with an initial one and give a fruitful progeny with *D. chaerophyllina* (Шанонников, 1965).

Thus, in the course of adaptation to a new host-plant (*Chaerophyllum*) the variability of aphids sharply increased and under the influence of natural selection a divergence took place. A new form converged with the species living on *Chaerophyllum*, i. e. with *brachycyclica* and especially *chaerophyllina*.
