

**В.П. ФЕДОРЕНКО**, доктор біологічних наук  
Інститут захисту рослин НААН

## **КОНЦЕПТУАЛЬНІ ЗАСАДИ КРИТЕРІЇВ ВИДУ НА ПРИКЛАДІ ПОПЕЛИЦЬ (НОМОРТЕРА, APHIDIDAE, PEMPHIGIDAE)**

---

*Показано концепцію критеріїв виду та видоутворення на прикладі попелиць *Aphididae* і *Pemphigidae*, що має теоретичне і практичне значення для розуміння гомеостатичних механізмів утворення адаптивних популяцій з метою удосконалення захисних заходів проти шкідливих комах.*

**вид, гомеостаз, щільність популяції, топічні угруповання, трофічна спеціалізація, саморегуляція, гомеостаз, сезонні морфи, гетересії, анологікля, амфітокія**

Комахи в процесі еволюції досягли вражаючої пластичності, неймовірної адаптивності, широкої екологічної валентності, багатовекторного різноманіття, потужної потенції і виробили такі особливості біології, які не завжди можна втиснути в рамки існуючих біологічних законів.

Це найбільше стосується попелиць, оскільки вони, як справедливо відзначала А.О. Попова, своєю непередбачуваністю викликали у афідологів діаметрально протилежні думки, численні дискусії, суперечки і на сьогодні залишаються ще мало вивченими [7].

Попелиці, наприклад, утворюють поселення, що складаються з кількох сезонних морф, суміші «біологічних та агамних видів», топічних угруповань, форм, що різняться за трофічною спеціалізацією, колоній з чіткою саморегуляцією чисельності залежно від ресурсу трофічного чинника тощо. Вони ведуть осідлий спосіб життя і здатні також продукувати крилатих особин, що сприяє їх інтенсивному розселенню та освоєнню нових територій.

Попелиці в межах однієї популяції утворюють спільноти, які складаються з конгломерату двостатевих і агамних особин, що не відповідає постулатам щодо репродуктивної ізоляції виду [3—6, 8—12].

У попелиць існують, або раптово виникають форми чи раси з підвищеною стійкістю до інсектицидів, адаптовані до рослин, що вирощуються на підвищених дозах мінеральних добрив, або спеціалізованих щодо здатності переносити фітопатогенні віруси та з різним ступенем здатності пошкоджувати сорти сільськогосподарських рослин. У попелиць одного виду є, навіть, форми, що відрізняються за їх

спеціалізацією на рослинах-живителіях. Це особливо чітко прослідковується на прикладі кореневої (*Pemphigus fuscicornis* Koch.) та листкової (*Aphis fabae* Scop.) бурякових попелиць.

Багаторічними дослідженнями встановлено, що коренева бурякова попелиця (*Pemphigus fuscicornis* Koch.) проявляє підвищену шкідливість в роки з недостатньою кількістю опадів, особливо в другій половині вегетації [13—24]. Це пояснюється теорією академіка М.С. Гілярова [1], згідно з якою живлення соковитими підземними частинами рослин є одним з основних пристосувань мешканців ґрунту до захисту від висихання. Попелиці поглинають значно більше рослинних соків, ніж їм потрібно для забезпечення життєдіяльності необхідними вуглеводами, компенсуючи надмірне випаровування води через тонкі хітинові покриви. Саме тому, пристосувавшись до живлення на буряках цукрових, коренева бурякова попелиця освоїла нову трофічну нішу, яка забезпечила їй оптимальні умови, що й призвело до спалаху підвищеної її чисельності [16].

Тому, пізнання організації популяцій та видів попелиць з початкових стадій видоутворення виходить за рамки теоретичних дискусій, і має велике практичне значення.

Адаптивність до нових трофічних умов добре простежується на прикладі бурякової листкової попелиці (*Aphis fabae* Scop). Вивчення впродовж 19-ти років впливу мінеральних добрив на розмноження цієї комахи свідчить, що підвищені їх дози з 1973 по 1983 роки пригнічували інтенсивність розмноження попелиці в 3—5 разів. А починаючи з 1984 року такої різниці між контрольними та дослідними варіантами не було. Це спричинено початком широкого застосування у виробництві підвищених доз добрив та, відповідно, пригніченням попелиці різкими змінами в умовах її живлення. В подальшому, внаслідок безперервної зміни поколінь, величезної плодючості, широкої природної мінливості, високої пластичності цього виду відбувся добір популяцій, адаптованих до нових трофічних умов, через що цей чинник перестав бути лімітуючим у розмноженні шкідника [19, 20, 23, 24].

На відміну від листкової, коренева бурякова попелиця в умовах України розмножується виключно партеногенетично, а, отже, незалежно від панміксії, тому щільність її популяції значною мірою визначається трофікою. Встановлено, що на початку вегетації личинки краще приживаються й активніше розмножуються на лободових бур'янах, а в другій половині вегетації — на буряках цукрових.

Зростання плодючості попелиці на буряках зумовлене споживанням більш поживного корму (потомство однієї особини кореневої бурякової попелиці, підсадженої на буряк, через 25 діб досягло 1319, а на лободі — лише 310 екземплярів).

У зв'язку із широким впровадженням токсикації насіння інсекти-

цидними протруйниками у кормах виникає репродуктивний адаптивний гетерозис, що викликає бумеранг-ефект у підвищенні плодючості. Зокрема, особливо інтенсивно формуються генотипи попелиць, резистентні до певної групи інсектицидів.

Вивчення впродовж 20-ти років двох популяцій кореневої бурякової попелиці («Білоцерківська» — зона інтенсивного застосування протруйника Фурадан (карбофуран, 350 г/л) і «Київська», де цей препарат ніколи не застосовувався) показало, що токсикологічна характеристика (СК 95) у київської популяції була у 17 разів чутливіша до інсектицидного протруйника ніж у білоцерківської [19, 20].

Отже популяція попелиць складається:

- З кількох сезонних морф з єдиним генотипом, які різняться фенотипічно і виконують різні функції в життєвому циклі.
- З форм, які різняться за специфікою живлення на рослинах жителів і мають як фенотипічні, так і генотипічні відмінності.
- З колоній, у яких чітко виражена саморегуляція залежно від кормових ресурсів за утворення крилатих особин, які сприяють розселенню виду і освоєнню нових територій.
- З топічних угруповань, характерних для гетереційних видів, що сприяє статевому контакту і формуванню резистентних до інсектицидів популяцій.

Багаторічні спостереження за особливостями біології бурякової листової (*Aphis fabae* Scop.), кореневої бурякової (*Pemphigus fuscicornis* L.), перської (*Myzodes persicae* Sulz.), геліхризової (*Brachycaudus helichrysi* Kalt.), горохової (*Acyrtosiphon pisum* Harris.) і злакових попелиць та представників цієї групи з роду *Pemphigus* Hatig. на тополях дають підстави виділити основні риси, властиві популяціям попелиць як амфіміктичної, клональної, так і інших угруповань.

Характерною особливістю таких систем популяцій є об'єднання споріднених організмів в єдину систему у складі як свого виду, так і властивого екосистемі за конкретних умов.

Варто зауважити що, наприклад, у дводомних видів попелиць *Aphis fabae*, *Myzodes persicae*, *Rhopalosiphum padi*, хоча певні періоди життєвого циклу і проходять в різних екосистемах, та принцип їх приуроченості поширюється лише на так звану материнську, або на ту, з якої починається життєвий цикл.

Популяція попелиць потенційно здатна необмежено тривалий термін самовідтворюватися і є перманентною, якщо здатна реалізувати цю можливість невизначено тривалий час.

Популяція може бути темпоральною, якщо здатна на це лише впродовж короткого періоду і за умови, що вона не пов'язана з перманентними популяціями одного чи кількох видів. В останньому варіанті має місце явище гібридної популяції.

Популяція складається із споріднених і в той же час різноманітних особин, що зумовлюється генетичними механізмами, а саме хромосомними мутаціями, рекомбінаціями, дякуючи асиміляції імгрантів і генів, мігруючих з інших популяцій (гібридизації, обміну клонами, алоплоїдії).

Фенотипічне різноманіття досягається, крім того, реалізацією «генетичної програми» впродовж одного онтогенезу (модифікації) чи кількох тривалих модифікацій.

Наявність постійного різноманіття особин в популяції відкриває широке поле для природного добору і тим самим створює можливості для адаптивних утворень, як регуляторних, що забезпечують їх стійкість у просторі і часі (популяційний гомеостаз), так і еволюційних, що якісно змінюють генофонд популяції та її адаптацію до конкретного довкілля.

Таким чином популяцію можна трактувати як елементарну складову одиницю еволюційного процесу.

Популяція має свою власну більше чи менше складну структуру, зумовлену поліморфізмом особин, їх розподілом у часі і просторі та за різних механізмів взаємодії між собою.

Різнманітні режими природного добору впливають на структуру популяції, забезпечуючи її пристосування до гетерогенного середовища, що постійно змінюється, а її витривалість і визначає стабільність.

Таким чином з викладеного впливає, що популяція — це об'єднання споріднених особин, потенційно здатних до необмеженого тривалого самовідновлення у складі свого виду та свого біоценозу.

Щодо структурованості цих видів у популяціях, то слід зазначити, що в процесі еволюції у попелиць сформувались певні групи, які різняться між собою.

Більшість видів попелиць є монотипічними, оскільки вони складаються з більше чи менше однорідних амфіміктичних популяцій і не поділяються на підвиди.

Тим не менше, більш глибоке їх вивчення дає можливість виявити політипічні види, які складаються з різних рас і підвидів.

Характерно, що значне зростання різновидів попелиць у пізньому кайнозої пояснюється легкістю їх адаптації до нових кормових рослин живителів через слабку спеціалізацію засновниць, а відтак ще й досі є багато нез'ясованого у біології цих комах.

Власне, всі дослідники вивчали не листову бурякову попелицю, а так звану групу чорних попелиць, або комплекс бобової попелиці, який складається з сімох видів, деякі з яких мають спільних первинних або вторинних рослин живителів.

Це *Aphis fabae* Scop. (бобова або бурякова), *A. evonymi* Fabr. (бруслинова мігруюча), *A. cognatella* Jones. (бруслинова немігруюча),

*A. viburni* Scop. (калинова), *A. rumicis* L. (шавелева), *A. armata* Hausm та *Aphis podagraria* Schr.

У саме листкової бурякової попелиці виділяють ще й самостійні підвиди: *Aphis f. fabae* Scopoli, *Aphis f. solanella* Thebald, *Aphis f. cirsilacanthoidis* Scopoli, *Aphis f. mordvilkoii* Börner — Janish, *Aphis f. philadephi* Müll.

Підвиди можуть бути відносно гомоморфними, наприклад, всі вони однодомні, або всі гетероморфні — дводомні (*Aphis frangulae frangulae* Koch., *A. f. testacea* Thorn., *A. f. beccabungae* Koch.) співіснують з однодомними *A. f. capsella* Kalt. і неповноцикліми *A. f. gossypii* Clov.

Багато гетероморфних видів, таких як *Aphis craccivora* Koch., *Myzodes persicae* Sulz. та інших складаються з панміксічних і клональних популяцій, які інколи називають расами, оскільки вони ще систематично не диференціювались до номенклатурного рангу підвиду.

Разом з тим, певні популяції попелиць космополітів з різних широт чи висот над рівнем моря мають притаманні лише їм спадково закріплені пороги фотоперіодичної реакції.

Це добре прослідковується на широко розповсюдженому виді, який зустрічається практично на всіх континентах — персикова попелиця. Нині відомі два підвиди цього шкідника: поліморфний багатодійний *Myzodes persicae* Sulz. і спеціалізований на *Lycium* — *Myzodes persicae dyslycialis* Müll.

Порівняльне вивчення клонів показало значну різницю у цих попелиць не лише за здатністю продукувати самців і самиць амфігонного покоління, а і їх трофічну спеціалізацію, за темпами розмноження, здатністю відтворювати крилатих розселительок за малої чи великої щільності колоній, за морфологією і забарвленням та здатністю до мінливості залежно від трофіки [2].

Вид поділяється на раси за спеціалізацією не лише на різних кормових рослинах а й на одній і тій же рослині в різних географічних зонах. Відомо, що тютюн у тропіках, субтропіках та у південній частині помірного поясу заселяється неповноциклою формою, тоді як у Середній Азії — виключно повноциклою.

На північному Кавказі мігранти з персика, за умови пересадки на тютюн, гинули, не встигаючи відродити личинок. Натомість, у повноциклої форми на тютюн могли переходити виключно нашадки мігрантів з картоплі.

В центральній і південній Європі поряд з повноциклою формою, відома і неповноцикла, яка надає перевагу капусті. Виявлені форми розрізняються за здатністю переносити фітопатогенні віруси та за стійкістю до афіцидів тощо.

На підставі викладеного аналізу впливає висновок нагальної необхідності для сільськогосподарської практики оцінити структуру

попелиць — шкідників, встановити у них наявність форм у тій чи іншій місцевості.

Крім того, наразі наростає вплив антропоічних факторів на розширення ареалу, зони шкідливості на структуризації видів попелиць, які, дякуючи спонтанному впливу людини, реалізують свої потенції до клонального існування, підвищення шкідливості, особливо як векторів вірусних інфекцій рослин, які набирають глобального значення з врахуванням того, що численні види стають космополітами.

Розуміння цих процесів є вагомим теоретичним підґрунтям для розробки екологічно орієнтованих систем захисту сільськогосподарських культур від цієї групи шкідників.

Дослідження попелиць дають підстави для переосмислення філософії існуючих біологічних закономірностей і уточнення усталених визначень, зокрема нового бачення критеріїв виду та процесів видоутворення комах в антропогенізованих біогеоценозах.

Отже, вид можна розглядати як систему подібно адаптованих споріднених або генетично замкнених популяцій.

Всі популяції, як сукупність особин одного виду, відіграють більшу чи меншу споріднену роль в екосистемах і мають набір загальних, обов'язкових для них адаптацій, що дозволяють їм існувати за певних екологічних умов.

Отже, видові адаптації властиві всім популяціям і, відповідно, популяційні адаптації сприяють пристосуванню виду у замкнених локальних екологічних умовах.

За різних стацій чи мінливості локацій видові адаптації, зазвичай, зберігаються, а зміни відбуваються, головним чином, на рівні популяцій. Наприклад, *Aphis fabae fabae* адаптовані до живлення на одних і тих же видах первинної кормової рослини, у другому поколінні мігрують на вторинні рослини одного і того ж виду.

Таким чином, два підвиди мають подібні консорційні зв'язки і відіграють аналогічну роль у біоценозах. У випадках, коли вид поширюється за межі географічної зони, популяційна адаптація змінюється, а видові пристосування, що визначають роль виду в екосистемах, залишаються константними.

Отже, чинники, що розділяють місцеві популяції різних підвидів, поступаються факторам, що об'єднують їх в системі єдиного виду.

Оскільки вид — це генетично цілісна система популяцій, то їх спорідненість забезпечується, перш за все, стабілізуючим доббором, який і зберігає видові адаптації, зменшуючись від виду до підвиду, раси, популяції, що і перешкоджає міжпопуляційному обміну генами.

Вид, як потенційно цілісна система популяцій, зберігає її генетичну єдність. Подібні популяції, які складаються з однієї раси, можуть поповнюватися іммігрантами і об'єднуватися в період спалахів

масового розмноження виду. Що стосується менш подібних за цією ознакою популяцій, то їх об'єднання можливе лише за умов певних екологічних ситуацій. При цьому одна популяція проявляє мінливість до іншої, або обидві популяції паралельно коадаптуються до нових екологічних умов.

Вид є динамічною системою, здатною до саморегуляції, про що свідчить складна структура багатьох видів попелиць та й інших комах, здатних до адаптивних утворень впродовж кількох, а інколи й одного вегетаційного періоду.

На особливу увагу заслуговують темпоральні популяції, які можуть багатократно утворюватись, як в межах свого ареалу, так і поза ним внаслідок пасивних міграцій. Прискореній адаптації за нових екологічних умов сприяють, перш за все, надзвичайно високі темпи розмноження попелиць, що і призводить до утворення їх колоній на значній відстані від основного ареалу.

Такий відбір, як показують багаторічні спостереження (1972—2010 рр.), призводить до:

- скорочення чисельності або загибелі одних популяцій і заміни їх іншими;
- утворення темпоральних популяцій і перетворення їх в перманентні;
- адаптації різних популяцій, що може відбуватися в одному або кількох векторах;
- міжпопуляційного обміну іммігрантами і генетичною інформацією.

Такі утворення є елементом гомеостазу на видовому рівні, як основа саморегуляції чисельності виду, відокремлена система популяцій, закріплена генотипічно, що є своєрідним механізмом захисту від проникнення чужорідних генів.

Види з перехресним заплідненням найбільш досконало захищені при репродуктивній ізоляції, внаслідок чого відбувається елімінація підвидових структурних одиниць, як менш адаптованих до конкретних екологічних умов.

Таким чином, відокремленість видів забезпечується не лише репродуктивною ізоляцією, а й природним добром у біологічних і агамних видів.

На особливу увагу заслуговує процес видоутворення за аналогією, пов'язаної з повною втратою амфігонного розмноження і спрощенням життєвого циклу. Це прослідковується на кореневій буряковій попелиці *Pemphigus fuscicornis* Koch., яка походить від *Pemphigus betae* Doane з американського континенту, але із втратою первинних кормових рослин живителів з роду тополь *Populus*, вона по суті стала новоутвореним видом у Євразії.

Резюмуючи викладене, можна констатувати, що вид — це система споріднених популяцій, здатних до взаємодії, взаємозаміни, злиття, ізоляції від інших подібних утворень, які є потенційно цілісними структурами до еволюційних змін і гомеостатичних перетворень.

Ступінь відокремленості виду визначається сукупністю критеріїв (молекулярного, клітинного, морфологічного, етологічного) та є важливим теоретичним критерієм для обґрунтування екологічно орієнтованих систем захисту рослин.

## БІБЛІОГРАФІЧНИЙ СПИСОК

1. *Гиляров М.С.* Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых / М.С. Гиляров. — М.-Л.: АН СССР, 1949. — 280 с.

2. *Колесова Д.А.* Грушевые тли Крыма. Автореферат диссертации / Д.А. Колесова. — Л. — 1968. — 19 с.

3. *Майр Э.* (E. Mayr, 1965) Зоологический вид и эволюция / Э. Майр. — М.: Мир, 1971. — 597 с.

4. *Мамонтова В.А.* Тли сельскохозяйственных культур Правобережной Лесостепи УССР / В.А. Мамонтова. — К.: АН УССР, 1953. — 73 с.

5. *Мамонтова В.А.* Полиморфизм тлей (Homoptera, Aphidinea) в свете эволюции / В.А. Мамонтова. — Вестник зоологи. — № 6. — 1999. — С. 3—15.

6. *Мордвилко А.К.* Тли: циклы поколений и их эволюция / А.К. Мордвилко. — Природа №11. — 1935. — С. 34—44.

7. *Попова А.А.* Типы приспособлений тлей к питанию на кормовых растениях / А.А. Попова. — Л.: Наука, 1967. — 219 с.

8. *Шапошников Г.Х.* К вопросу о переходе тлей с одних растений на другие / Г.Х. Шапошников. Тр. Зоологический институт АН СССР. Т. 21. — 1955. — С. 241—246.

9. *Шапошников Г.Х.* Эволюция жизненных циклов тлей в процессе приспособления к циклам их хозяев / Шапошников Г.Х. — В кн. The ontogeny of insects. Praga. — 1960. — С. 328—335.

10. *Шапошников Г.Х., Э.И. Елисеев.* Жизненные циклы тлей (*Aphididae*) в связи с биохимическим составом их первичных и вторичных хозяев / Г.Х. Шапошников, Э.И. Елисеев // Зоологический журнал Т. 40. — Вып. 2. — 1961. — С. 189—192.

11. *Шапошников Г.Х.* Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора. Экспериментальные исследования / Г.Х. Шапошников // Энтомологическое обозрение. — Т. 40. — Вып. 4. — 1961. — С. 739—762.

12. *Шапошников Г.Х.* Популяция, вид, род как живые системы и их структура у тлей / Шапошников Г.Х. В кн. Теоретические вопросы систематики и филогении животных // Л.: Наука, 1974. — С. 106—173.

13. Федоренко В.П. Плодовитость свекловичной корневой тли в зависимости от состояния ее кормовых растений / В.П. Федоренко // Защита сахарной свеклы от вредителей: сб. научных трудов / Всесоюзный научно-исследовательский институт сахарной свеклы. — К., 1977. — С. 102—105.

14. Федоренко В.П. Влияние гидротермических факторов на развитие корневой свекловичной тли / В.П. Федоренко // Сахарная свекла. — 1978. — № 8. — С. 39.

15. Федоренко В.П. Причины массового размножения корневой свекловичной тли / В.П. Федоренко // Защита растений. — 1979. — № 9. — С. 28.

16. Федоренко В.П. Влажность почвы и корневая свекловичная тля / В.П. Федоренко // Защита растений. — 1981. — № 2 — С. 31—32.

17. Федоренко В.П. Влияние условий питания на сезонную динамику численности и плодовитости корневой свекловичной тли / В.П. Федоренко // Борьба с вредителями сахарной свеклы при возделывании её по индустриальной технологии : сб. науч. тр. / Всесоюз. науч.-исслед. ин-т сах. свеклы. — К., 1984. — С. 12—19.

18. Федоренко В.П. Факторы, ограничивающие вредоносность корневой свекловичной тли / Федоренко В.П. // Защита растений. — 1985. — № 12. — С. 12—13.

19. Федоренко В.П. Трофический фактор в развитии корневой свекловичной тли / В.П. Федоренко // Защита растений. — 1987. — № 7. — С. 28.

20. Федоренко В.П., Мамонтова В.А. Биологические особенности и меры борьбы с корневой свекловичной тлей *Pemphigus fuscicornis* Koch. (Pemphigidae, Homoptera) на Украине / В.П. Федоренко, В.А. Мамонтова // Ред. журн. «Вестн. зоологии». — К., 1991. — 158 с. — Деп. в ВИНТИ 29.12.91, № 4858 — А 91.

21. Федоренко В.П. Контроль численности листовой свекловичной тли / Федоренко В.П. // Защита растений. — 1992. — № 8. — С. 46—47.

22. Fedorenko V.P. The Most Important Sugar Beet Pests in Ukraine and Integral Measures for their Control / V.P. Fedorenko // 4<sup>th</sup> International Symposium on Sugar Beet Protection : Programme : book of abstracts, Novi Sad, 26—28 Sept. 2005. — Novi Sad (Serbia and Montenegro), 2005. — P. 18—19.

23. Федоренко В.П. The Most Important Sugar Beet Pests in Ukraine and Integral Measures for their Control / В.П. Федоренко // Збірник Matica srpska proceedings for natural sciences. — 2006. — № 100. — Novi Sad. — С. 21—38.

24. Fedorenko V.P. Ökologische Gesetzmäßigkeiten der Zahlendynamik der Zückerrübenblattlaus in den Beständen der Mittelwaldsteppe der Ukrai-

ne / V.P. Fedorenko // Deutsche Pflanzenschutztagung in Halle. — Saale Berlin. — 1998. Bd. 51. — S. 15.

**Федоренко В.П. Концептуальные основы критериев вида на примере тлей (Homoptera, Aphididae, Pemphigidae)**

*Показана концепция критериев вида и видообразования на примере тлей Aphididae и Pemphigidae, что имеет теоретическое и практическое значение для понимания гомеостатических механизмов образования адаптивных популяций с целью усовершенствования защитных мероприятий против вредных насекомых.*

**Fedorenko V. Conceptual basis of the criteria of species on the example of aphids (Homoptera, Aphididae, Pemphigidae)**

*The conception of species and speciation criteria for the example of Aphididae and Pemphigidae aphids is shown, which is of theoretical and practical importance for understanding homeostatic mechanisms of formation of adaptive populations in order to improve protective measures against harmful insects.*