

Министерство науки и высшего образования Российской Федерации
Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
«Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений»

На правах рукописи

Гандрабур Елена Сергеевна

**ПИЩЕВЫЕ СВЯЗИ И ВРЕДОНОСНОСТЬ ЗЛАКОВЫХ
ТЛЕЙ НА СЕВЕРО-ЗАПАДЕ РОССИЙСКОЙ
ФЕДЕРАЦИИ**

Шифр и наименование специальности: 06.01.07 «Защита растений»

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель: **Фролов Андрей Николаевич**
доктор биологических наук, профессор

Пушкин, Санкт-Петербург

2019

Оглавление

ВВЕДЕНИЕ.....	4
Глава 1. Становление взаимосвязей тлей с растениями, вредоносность тлей и современные методы ее ограничения (обзор литературы)	10
1.1. Особенности формирования жизненных циклов и пищевой специализации тлей	10
1.2. Специфика вредоносности тлей	14
1.3. Вредоносность, кормовые растения и биоэкологические особенности злаковых тлей, в том числе обитающих в агробиоценозах на Северо-Западе РФ	16
1.4. Современные методы защиты зерновых культур от повреждений тлями и перспективы их совершенствования.....	26
Глава 2. Материалы и методы исследований	35
2.1. Объекты и предмет исследований.....	35
2.2. Методы исследований	37
2.2.1. Экологические исследования.....	37
2.2.2. Модельные опыты.....	45
2.2.3. Лабораторные исследования.....	47
Глава 3. Особенности структурно-функциональной организации популяций <i>Rhopalosiphum padi</i> , <i>Sitobion avenae</i> и <i>Metopolophium dirhodum</i> на Северо-Западе РФ.....	49
3.1. Особенности развития <i>Rhopalosiphum padi</i> на первичных хозяевах с различными морфо-физиологическими характеристиками	50
3.2. Специфика развития <i>Metopolophium dirhodum</i> на первичных хозяевах	62
3.3. Особенности жизненного цикла <i>Sitobion avenae</i>	66
3.4. Параметры развития клонов <i>Rhopalosiphum padi</i> на первичных и вторичных растениях-хозяевах в рамках единой трофической системы	68
3.5. Особенности формирования потомства у летних морф в клонах <i>Rhopalosiphum padi</i> , колонизирующих вторичные хозяева.....	73
3.6 Сравнительная характеристика скорости развития, численности и состава потомства группы клонов <i>Rhopalosiphum padi</i> , <i>Metopolophium dirhodum</i> и <i>Sitobion avenae</i>	77
Глава 4. Разнообразие вторичных кормовых растений <i>Rhopalosiphum padi</i> , <i>Metopolophium dirhodum</i> и <i>Sitobion avenae</i> и возможности снижения численности этих вредителей в агробиоценозах	80

4.1 Развитие летних морф <i>Rhopalosiphum padi</i> на различных образцах яровой пшеницы в фазах всходов-кущения в вегетационных и полевых условиях.....	80
4.2. Развитие <i>Rhopalosiphum padi</i> , <i>Metopolophium dirhodum</i> и <i>Sitobion avenae</i> на различных образцах яровой пшеницы в фазе цветения в полевых условиях.....	82
4.3. Развитие <i>Rhopalosiphum padi</i> при питании на кормовых растениях из сем. Сурепеае и Juncасеае.....	85
Глава 5. Особенности пищевого поведения и распределения трех видов злаковых тлей на вегетативных и генеративных органах образцов пшеницы на различных этапах органогенеза растений.....	88
5.1. Онтогенетическая специфичность трех видов злаковых тлей	88
5.2. Органогенетическая специфичность трех видов злаковых тлей при питании на пшенице в фазе цветения (полевые опыты)	89
5.3. Распределение <i>Rhopalosiphum padi</i> при заселении образцов пшеницы на различных этапах органогенеза растений (вегетационные опыты).....	95
5.4. Анатомические особенности строения листьев яровой пшеницы в связи с достижением тлями мест питания (лабораторные опыты).....	98
5.5. Длина стилетов трех видов тлей.....	102
Глава 6. Сезонные изменения плотности и вредоносность злаковых тлей на различных этапах органогенеза растений-хозяев.....	103
6.1. Сезонные изменения плотности <i>Rhopalosiphum padi</i> и <i>Metopolophium dirhodum</i> при питании на образцах пшеницы с различными морфофизиологическими характеристиками.....	103
6.2. Специфика вредоносности злаковых тлей	107
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	113
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	117
ПРИЛОЖЕНИЯ.....	142

ВВЕДЕНИЕ

Возрастающее антропогенное воздействие на экосистемы вызывает ухудшение фитосанитарного состояния посевов культивируемых растений: более частое массовое размножение вредящих организмов, формирование видов-супердоминантов, расширение ареалов вредителей (Павлюшин и др., 2013). Решение этой глобальной проблемы затруднено из-за недостатка информации о механизмах взаимоотношений биотрофов между собой и кормовыми растениями. Необходимость изучения и анализа таких сложных биологических систем сформулирована в созданной в ВИЗР новой Парадигме защиты растений, основанной на биоценотическом подходе – использовании способов регуляции взаимоотношений сочленов в агробиоценозах (Павлюшин и др., 2013).

Среди сельскохозяйственных растений зерновые культуры имеют первостепенное значение. В качестве их опасных вредителей злаковые тли известны уже около 100 лет. В настоящее время они приобретают все большую значимость как вредители пастбищных злаковых трав, а также древесных декоративных растений. Высокая экологическая пластичность тлей позволяет им быстро формировать резистентность к применяемым пестицидам и сортам с повышенным содержанием вторичных метаболитов и продуктов их окисления, что вызывает необходимость поиска альтернативных механизмов устойчивости, разнообразие которых обеспечит базу для создания генотипов растений, не вызывающих внутривидовой генотипической изменчивости вредителей. Н.И. Вавилов с большой прозорливостью считал, что явление иммунитета растений можно рассматривать в качестве синонима пищевой специализации фитофагов (Вавилов, 1964). Возникновение характерной для тлей смены систематически удаленных друг от друга хозяев в течение жизненного цикла повлекло за собой формирование единой трофической системы, включающей первичных и вторичных хозяев. Мало исследований, включающих весь комплекс растений-хозяев, определяющих не только массовое размножение, но и способность поддерживать численность особей и среду обитания в различные периоды жизненного цикла этих насекомых. В рамках биоценотической теории представляется перспективным сравнительное изучение формирования трофических отношений тлей

с кормовыми растениями во взаимосвязи с различиями их жизненных циклов и репродуктивных стратегий.

Актуальность темы

Злаковые тли *Rhopalosiphum padi* (L.), *Sitobion avenae* F. и *Metopolophium dirhodum* Walk. – опасные вредители зерновых культур, культивируемых злаковых трав и декоративных растений, в том числе и на Северо-Западе РФ (Берим, 2014; Jaouannet et al., 2014). В связи с поиском новых путей сдерживания их вредоносности (Долженко, 2017), особую актуальность представляет анализ размножения злаковых тлей в рамках единой пищевой цепи их первичных и вторичных хозяев с различными морфо-физиологическими характеристиками.

Степень разработанности темы исследований

Хотя особенности биологии злаковых тлей неплохо документированы (Dixon, 1987; van Emden, Harrington, 2007; Бокина, 2008; Радченко, 2011, 2012; Шпанев и др., 2015), многие аспекты их развития и вредной деятельности остаются неясными, в результате чего прогноз их численности недостаточно надежен. Особенно слабо изучены трофические взаимосвязи обитающих на Северо-Западе злаковых тлей, выявление которых имеет важное значение для создания устойчивых сортов и оценки вредоносности.

Цель работы: выявить особенности развития *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus, 1758), *Metopolophium dirhodum* (Walker, 1849), *Sitobion avenae* (Fabricius, 1775) (Hemiptera, Sternorrhyncha, Aphididae) на первичных и вторичных хозяевах и на этой основе определить характеристики растений, сдерживающие развитие вредителей.

Задачи

1. Описать особенности пищевых связей *Rh. padi*, *S. avenae* и *M. dirhodum* в онтогенезе первичных и вторичных растений-хозяев, в том числе (1) диагностировать виды растений, служащих первичными хозяевами для *Rh. padi* и *M. dirhodum*, и изучить сопряженность их фенологии с развитием тлей. (2) охарактеризовать онтогенетическую и органогенетическую специфичность тлей при питании на яровой

пшенице различных видов, разновидностей и сортов, (3) провести анализ способности *Rh. padi* развиваться на мало- или ранее неизвестных кормовых растениях сем. Осоковых и Ситниковых.

2. Выявить динамику популяционной структуры *Rh. padi*, *S. avenae* и *M. dirhodum* в их жизненных циклах и дать сравнительную оценку клональных параметров летних морф, вредящих пшенице.

3. Определить типы ответных реакций растений пшеницы при повреждении злаковыми тлями по показателям снижения роста, развития и продуктивности растений.

Научная новизна

Детализирован видовой состав первичных растений-хозяев *Rh. padi* и *M. dirhodum* и выявлены факторы, ограничивающие развитие на них тлей. По многолетним данным уточнены сроки миграций *Rh. padi* в агробиоценозы. Дана характеристика погодных условий, сдерживающих рост численности и расселение тлей на зерновых культурах. Обнаружены ранее неизвестные особенности откладки яиц у *M. dirhodum* и *S. avenae* на яровых культурах. Показана важная роль строения колоса в развитии *S. avenae* на пшенице, верхних листьев – *M. dirhodum*, всех надземных органов – *Rh. padi*, в т.ч. плотного и сжатого колоса, толстых и плотных колосковых чешуй, сильной склеренхимизации тканей. Выявлены факторы выносливости пшеницы, связанные с повреждением тлями: устойчивость к полеганию, компенсация роста и повышение кустистости. Показано, что в круг кормовых растений *Rh. padi* на Северо-Западе РФ входят представители осок и ситников, 10 видов из которых указаны впервые. У *Rh. padi* и *S. avenae* выявлены клоны с различными стратегиями репродукции, что при благоприятных условиях позволит тлям заселять зерновые в более ранние сроки. Зафиксирована ранее неизвестная способность гинопар *Rh. padi* питаться на первичном хозяине.

Теоретическая и практическая значимость

Проведенная нами работа вносит серьезный вклад в изучение пищевой специализации комплекса злаковых тлей с различными типами жизненных циклов, а

также познание закономерностей клональной структуры их популяций в онтогенезе кормовых растений. Выявленные морфо-физиологические признаки первичных хозяев, сдерживающие развитие *Rh. padi* и *M. dirhodum*, могут быть использованы в селекции черемухи и шиповника. По результатам изучения особенностей развития комплекса видов злаковых тлей создана База данных, ранжирующая образцы яровой пшеницы по их влиянию на численность вредителей. Показано, что осоки и ситники могут служить источниками вторичного заселения *Rh. padi* посевов зерновых. Систематизация факторов, определяющих крыловой полиморфизм и полифенизм у тлей, а также обобщение результатов многолетних учетов сроков лёта эмигрантов *Rh. padi* представляют существенный интерес для совершенствования их мониторинга.

Методология и методы исследований

Работа направлена на изучение пищевых связей комплекса злаковых тлей (*Rh. padi*, *S. avenae* и *M. dirhodum*) с первичными и вторичными растениями-хозяевами, клонального состава и особенностей развития тлей с целью совершенствования путей защиты растений от этих вредителей. Экологические работы проведены в полевых и вегетационных условиях. В лабораторных исследованиях использовали анатомо-морфологические методы изучения растительной ткани, а также изготавливали препараты тлей в соответствии с общепринятыми методами. Для анализа полученных данных использовали, программу "Statistica", программирование на языке R и метод "суммы мест" (Методические указания..., 1980).

Положения, выносимые на защиту

1. Несмотря на широкие гостальные пищевые связи, *Rh. padi* обнаруживает близкую онтогенетическую и органогенетическую специфичность при обитании на систематически отдаленных первичных и вторичных хозяевах, заселение которых происходит на I-IV, пик численности наблюдается на VIII-IX, а массовая миграция – на X-XI этапах органогенеза.

2. Размножение *Rh. padi* на первичном хозяине ограничивают такие морфо-физиологические особенности черемухи, как позднее начало вегетации, ранний

листопад, отсутствие поросли, обилие вегетативных почек, отстающие от побега почки, некрупные листья, а размножение *M. dirhodum* на представителях рода *Rosa* – неопушенные и бесшипные побеги.

3. Развитие злаковых тлей на яровой пшенице сдерживается на образцах, характеризующихся плотным, сжатым колосом, повышенной склеренхимизацией тканей.

Степень достоверности

Подтверждается большим объемом экспериментальных материалов, полученных с использованием современных методов полевых, вегетационных и лабораторных исследований и их статистической обработкой.

Апробация результатов исследований

Основные результаты исследований были доложены на XVIII International Plant Protection Congress (Germany, Berlin, 2015), Международной конференции "Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы", посвященной 70-летию Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск, 2016), IV Международной конференции «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам» (СПб, Пушкин, 2016), Международной научно-практической конференции профессорско-преподавательского состава «Научное обеспечение сельского хозяйства и снижение технологических рисков в продовольственной сфере» (СПбГАУ, СПб, 2017), XII сессии Генеральной Ассамблеи МОББ (в связи с 40-летием деятельности) и Международной научной конференции "Биологическая защита растений": успехи, проблемы, перспективы" (СПб, 2017), Международной научной конференции, посвященной 105-летию со дня рождения чл.-корр. А.Л. Амбросова и 80-летию со дня рождения академика В.Ф. Самарова (Беларусь, Прилуки, 2017 г.), XV Съезде РЭО. (Новосибирск, 2017), 10th International Symposium on Aphids (Turkey, Nevşehir, 2017), 8th European Hemiptera Congress (ЕНС 8) (Katowice, Poland, 2018), Научное обеспечение развития АПК в условиях импортозамещения: (СПбГАУ, СПб, 2018), Международная научно-практическая конференция «Современные технологии и

средства защиты растений – платформа для инновационного освоения в АПК России» (СПб, Пушкин, 2018).

Организация исследований и личный вклад соискателя

Диссертационная работа выполнена в лаборатории сельскохозяйственной энтомологии ВИЗР в соответствии с Гос. заданиями АААА-А16-116080510094-03 и АААА-А16-116080510093-60 при частичной поддержке проектами РНФ №16-16-04079 и РФФИ №18-316-00099. Экспериментальная работа проведена на опытном поле Пушкинских лабораторий ВИР и в лаборатории анатомии и морфологии растений БИН РАН при использовании оборудования отделения трансмиссионной микроскопии ЦКП БИН РАН. Соискатель принимал непосредственное участие в планировании и проведении полевых и лабораторных экспериментов, анализе и обобщении результатов исследований, представленных в диссертации. Для анализа некоторых результатов использованы данные, ранее полученные сотрудниками ВИЗР.

Публикации

По материалам диссертации опубликовано 23 научные работы, в том числе 4 в изданиях перечня ВАК РФ и Scopus.

Объем и структура диссертации

Диссертация изложена на 141 странице машинописного текста и 39 страницах Приложения.

Благодарности

Искренне благодарю своих руководителей профессора, доктора сельскохозяйственных наук Нину Александровну Вилкову и профессора, доктора биологических наук Фролова Андрея Николаевича за помощь в проведении и написании диссертационной работы. Благодарю всех сотрудников лаборатории сельскохозяйственной энтомологии ВИЗР, в т.ч. Г.Е. Сергеева, А.Б. Верещагину, сотрудников ВИЗР – Г.И. Сухорученко, Н.А. Белякову, А.Г. Коваля, ВИР – Е.В. Зуева, Н.С. Клименко, БИН РАН – Е.В. Вознесенскую, П.Г. Ефимова, ЗИН РАН – А.В. Стеколыщикова.

Глава 1. Становление взаимосвязей тлей с растениями, вредоносность тлей и современные методы ее ограничения (обзор литературы)

1.1. Особенности формирования жизненных циклов и пищевой специализации тлей

Растение-хозяин как биоценотический фактор имеет определяющее значение в формировании популяционно-биологических признаков фитофагов, в том числе и тлей, как на протяжении филогенетического, так и онтогенетического развития их связей (Shaposhnikov et al., 1998; Вилкова, 1998). Трофические адаптации фитофагов, в первую очередь шли путем оптимизации использования веществ, обеспечивающих их пластический и энергетический обмен в условиях онтогенетических, суточных и других изменений метаболизма, как продуцентов, так и консументов (Вилкова, 1979). Формирование пищевой специализации фитофагов происходило в тесной взаимосвязи с необходимостью выбора кормового растения, а также возникновения соответствующего пищевого поведения, ориентированного на поиск источника питания. При этом определяющим фактором были защитные механизмы растений (Шапиро, 1985). Для фитофагов выделены три основных категории пищевой специализации: гостальная (субгостальная), связанная с оптимальностью развития на определенных видах или внутривидовых формах хозяев; органогенетическая (топическая) и онтогенетическая, определяющие локализацию на хозяине в определенном морфо-физиологическом состоянии (Павлюшин и др., 2015). Пока нет хорошо документированных доказательств почему вредоносны лишь определенные виды насекомых. Предполагается, что это может быть связано с лимитом или неоптимальностью пищи, уничтожением энтомофагами, погодными условиями или комбинацией факторов. Однако ясно, что ответ кроется в закономерностях эволюции и экологии взаимосвязей прежде всего между насекомыми и растениями (Schoonhoven et al., 2005).

Считается, что в качестве монофилетической группы, тли дивергировали около 280 млн. лет назад (Simon et al., 2017). В настоящее время известно 5581 вид тлей (Aphids on the world's plants. An online identification and information guide. <http://www.aphidsonworldsplants.info>), из которых 100 причиняют значительный урон сельскохозяйственным культурам (Blackman, Eastop, 2007). Пищевая специализация,

вредоносность и высокая экологическая пластичность тлей сформировались в процессе длительных адаптаций к питанию растительными соками, что сближает их с паразитами. Среди тлей 5% видов относятся к полифагам, а 95% – к олигофагам и монофагам (Blackman, Eastop, 2007). Возникновение партеногенеза рассматривается в качестве ключевого момента в становлении жизненных циклов и внутривидовой структуры популяций у тлей (Shaposhnikov, 1981; Dixon, 1985; Simon et al., 2010). Развитие партеногенеза привело к появлению гетерогонии – смене обоеполых и партеногенетических поколений и телескопического наложения генераций, существованию популяций в виде клонов. Успешность существования клона в течение жизненного цикла зависела то от одних, то от других функций, что в процессе филогенеза привело к разделению «труда» между особями и возникновению полиморфизма. Живорождение и партеногенез позволили тлям необыкновенно быстро увеличивать свою численность, а программа развития путем наложения генераций сократила сроки предрепродуктивного периода до нескольких дней. Возникла гетереция – сезонная смена многолетних древесных (первичных, зимних) хозяев на вторичные (летние, травянистые). Однако считается, что дивергенция видов тлей не имела филогенетического параллелизма с дивергенцией растений, но в эволюции тлей соблюдалась последовательность смены пищевых связей: хвойные – покрытосеменные древесные растения – кустарники или, реже, многолетние травянистые растения – травы (Shaposhnikov, 1987; Стекольников, Кузнецова, 2002). Происхождение гетереции до сих пор обсуждается, однако любая из гипотез подразумевает высокий уровень размножения тлей на вторичных хозяевах (Williams, Dixon, 2007). Таким образом, партеногенез, а затем гетереция способствовали их становлению как массовых вредителей не только древесных, но и травянистых растений, на которых их местообитание временно и ресурсы однолетних растений непредсказуемы. В условиях "мягких зим", где первичный хозяин отсутствует или малочислен, а также в теплицах тли могут не завершать свой жизненный цикл и зимовать в партеногенетической фазе – анголоциклически. Анголоциклия возникла вторично (Delmote et al., 2001). При анголоциклии тли появляются на посевах раньше, их численности нарастает быстрее и степень наносимого вреда на злаках возрастает. В агробиоценозах создаются условия, особенно благоприятные для развития

партеногенетических линий тлей, что предлагается учитывать при разработке способов защиты посевов, в частности, путем снижения стабильности (севообороты, сортосмена, разнообразие растений-хозяев в окружающей среде и др.) сельскохозяйственных сред обитания (Hoffmann et al., 2008). Отсутствие обоеполого процесса способствует сохранению в популяциях всех адаптивных внутривидовых форм, в том числе и резистентных к неблагоприятным условиям питания или обитания (Радченко, 2012). Такая особенность тлей важна для сельскохозяйственной практики, так как требует регулярного мониторинга состояния популяции и смены этих условий (сортот, инсектицидов). В состав популяций тлей могут входить не только голоциклические или анголоциклические клоны, но также имеющие промежуточный (смешанный) цикл развития. Такие клоны способны не только к голоциклии, но и длительному партеногенезу, в их потомстве может присутствовать только одна из половых морф (Williams, Dixon, 2007). В зависимости от типа репродукции онтогенез клонов включает различное количество морф. Каждая из морф появляется на определенном этапе жизненного цикла вида и различается по своим функциям и вредоносности (Dixon, 1998). Морфы с более высокой скоростью размножения (бескрылые виргинопары) причиняют больший вред в результате своей огромной скорости размножения и поглощения ассимилятов растений в результате колонизации хозяев. Крылатые партеногенетические морфы "ответственны" за расселение и перенос первичной вирусной инфекции, мониторинг лёта тлей важен для прогноза времени и объема предполагаемого вреда (Лапшинов, 2010; Williams, Dixon, 2007). Для переноса вторичной вирусной инфекции имеют значение, как крылатые, так и бескрылые морфы, а также личинки (Milošević et al., 2014).

Различным морфам свойственны специфичные стратегии выживания, обеспечивающие экологическую пластичность популяций тлей в целом. Партеногенетические морфы, имеющие высокую скорость размножения на первичных и вторичных хозяевах, проявляют себя как r-стратеги. В то же время при обоеполом размножении на многолетнем первичном хозяине, который обеспечивает питание зимовавшего поколения, происходит переход на K-стратегию и на первый план выступает забота о поиске хозяина, полового партнера и откладке яиц в определенные места. Имеются сведения, что крылатые морфы относятся к K-

стратегам, а партеногенетические бескрылые – к г-стратегам (Dixon, Wellings, 2012). Если г-стратегия способствует формированию новых адаптаций при сдвиге условий среды (движущая форма отбора), то К-стратегия позволяет сохранить стабильность существования популяций в рамках их адаптивных возможностей (стабилизирующая форма отбора) (Гриценко и др., 1983; Вишневский, 2014; Северцов, 2014).

Наиболее полным составом морф характеризуется жизненный цикл гетероциклических видов тлей. Он включает, как правило, следующие партеногенетические живородящие морфы (виргинопары, вивипары): на первичном хозяине – основательницу, вышедшую из зимовавшего яйца, бескрылых самок фундатригенных поколений (поколения, развивающиеся на первичном хозяине в результате партеногенеза основательницы и её потомства), крылатых эмигрантов, перелетающих на вторичных хозяев, их потомков – летних бескрылых и крылатых особей (расселительниц), осенних ремигрантов на первичных хозяев – полоносок, которые производят обоеполое поколение: оба пола у одних видов или гинопар, производящих яйцекладущих самок (овипар), и андропар, производящих самцов, у других (Dixon, 1998; 2005; Glinwood, Petterson, 2000). Из всех морф только основательницы не способны питаться на вторичных хозяевах. Высокая степень пищевой специализации основательниц некоторых гетероциклических видов выражается также в их способности к галлообразованию на первичных хозяевах (Williams, Dixon, 2007). Специфика гостальной, а также онтогенетической специализации обоеполого и первого весеннего поколений обеспечивают надежность встречи полов и выживания потомства (Leather, Dixon, 1981). Многие моноциклические виды тлей произошли от гетероциклических, которые перестали использовать первичных хозяев, однако предпочитают зимовать на многолетних травах (Williams, Dixon, 2007).

В результате длительной эволюции тли освоили для питания не только цветковые, но и голосеменные растения, папоротники и мхи (Holman, 2009). Специализация тлей охватила их топическое распределение, а также сопряженность с развитием хозяев в зависимости от погоды. Тли могут питаться на всех органах растений, включая корни, предпочитая ранние или завершающие этапы развития кормовых растений.

Среди тлей различают паренхимо- и флоэмопитающихся. Большинство видов питается из флоэмы, лишь хермесы и филлоксеры – из паренхимы (Верещагин и др., 1985). Две особенности характеризуют тлей в связи с длительными адаптациями к питанию ассимилятами из флоэмы (Douglas, 2006). Они связаны, во-первых, с низким содержанием незаменимых аминокислот и, во-вторых, с высоким содержанием сахаров и осмотическим давлением во флоэмном соке. Внекишечное пищеварение облегчает тлям доступ ко флоэме и регулирует защитные реакции растений. Симбиотические бактерии р. *Buchera* компенсируют баланс аминокислот. Избыток углеводов синтезируется в длинноцепочечные молекулы и выделяется в виде пади.

1.2. Специфика вредоносности тлей

Тли вызывают экономически значимые потери урожая во всем мире, но особенно в умеренных широтах (Jaouannet et al., 2014). Три способности тлей благоприятствуют их вредной деятельности: высокий темп размножения, способность к расселению и высокая экологическая пластичность.

По рациональности использования кормовых ресурсов, скорости и объему увеличения численности тли занимают первое место среди других сосущих насекомых: цикадовых (Cicadinea), листоблошек (Psyllinea), белокрылок (Aleyrodinea), червецов и щитовок (Coccinea), а также клопов (Heteroptera) (Дьяконов, 2002). Среди них лишь оранжерейные белокрылки могут составить тлям конкуренцию. Однако, например, самка тепличной белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* (West.) откладывает максимум 300 яиц, которые достигнут фазы имаго через 30-40 дней (Biobest Group NV. Sustainable crop management. <https://www.biobestgroup.com>), а у одной самки черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) через 14 дней репродукции появляется 300-500 потомков, а через месяц их будет уже около 15000 и более.

В связи со сменой кормового растения в жизненном цикле гетероцидных видов тлей имеется три волны лёта: весенний (с первичного хозяина на вторичного), летний (переселение с одних растений вторичного хозяина на другие) и осенний (возвращение на первичного хозяина), в течение которых они в массе мигрируют, как на ближние, так и на дальние расстояния. Из-за мелких размеров тли могут

перемещаться с воздушными потоками на огромные расстояния, в том числе между материками (Parry, 2013). Экологическая пластичность тлей выражается в быстром преодолении неблагоприятных для развития факторов путем внутривидовых перестроек. В частности, известно более 100 "биотипов" у 14 видов тлей, преодолевших сортовую устойчивость (van Emden, 2007), а персиковая тля *Myzus persicae* Sulz. занимает первое место среди насекомых по формированию резистентности к инсектицидам (Anstead et al., 2005).

Повреждения растений тлями происходит несколькими способами. В результате массового размножения тли поглощают большие количества ассимилятов, лишая растение питательных веществ и воды. Известно, что в среднем одна особь за час может поглотить из флоэмы объем сока, составляющий 130% массы ее тела (Ehrhardt, 1968). Таким образом, за час 1000 особей могут поглотить около 0.5 мл сока, вызывая в итоге торможение роста, развития, плодоношения и гибель растений.

Свойственные тлям сосущий тип питания и внекишечное пищеварение путем выделения продуктов слюнных желез в растительную ткань вызывают токсические эффекты, включая пожелтение, некрозы, различные деформации, галлообразование. В основе фитотоксического действия "слюны" тлей лежат сложные молекулярные механизмы, которые в последнее время успешно исследуются (van Bel, Will, 2016). Особенности пищевого и миграционного поведения тлей: контактная и вкусовая ориентация путем ощупывания поверхности растений и кратковременного апробирования, питание из сосудистой системы, мотивированный полёт с повторными взлётами и посадками не только на кормовые, но и не кормовые растения, часто сорные, позволили им стать наиболее активными переносчиками вирусной инфекции. Из 600 вирусов 275 передаются тлями (Dedryver, 2010). Иногда вирусные инфекции, переносимые тлями, вызывают большие экономические потери, чем непосредственно питание. Грибные инфекции, развивающиеся на экскрементах тлей, богатых углеводами, снижают фотосинтез растений, ухудшают их декоративность и товарность (Берим, 2017; Dedryver, 2010).

В связи с современными климатическими изменениями, повышением содержания CO₂ в атмосфере и использованием повышенных доз азотных удобрений

существует опасность повышения численности и вредоносности тлей (Finlay, Luck, 2011; Ма, Ма, 2012).

1.3. Вредоносность, кормовые растения и биоэкологические особенности злаковых тлей, в том числе обитающих в агробиоценозах на Северо-Западе РФ

Еще в XVIII веке отмечены опустошительные вспышки размножения злаковых тлей как в России (Бокина, 2008), так и за рубежом (Dixon 1987). Со второй половины XX века они признаны опасными вредителями в Центральной и Западной Европе. В отдельных регионах России злаковые тли ежегодно снижают урожай на 10% и дают вспышки массового размножения 2-3 раза за 10 лет. При массовом повреждении тлями в урожае яровой пшеницы может быть до 66% щуплых семян (Бокина, 2009). В зависимости от численности тлей на колосе, масса зерна на различных генотипах пшеницы может снижаться от 1.0% до 18.2% и более (Байдык, 1982). Изменяется также качество зерна в результате нарушения транспорта ассимилятов. Например, питание 15-20 особей *S. avenae* на пятые сутки снижало содержание сахаров в листьях на 15-21%, а в колосьях на 14-30% (Николенко, Омельченко, 1978). Обзор материалов о влиянии питания злаковых тлей на урожайность зерновых культур представлен Е.Е. Радченко (2011). Имеются сведения, что при определенных условиях злаковые тли могут стимулировать плодоношение растений (Jahn, Mehrbach, 1984).

Наиболее распространенное в мире вирусное заболевание всех зерновых культур, злаковых культур и дикорастущих злаков – вирус желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ). В России это заболевание известно с начала 1960-х годов и приводит к ежегодным потерям до 10% урожая, а в годы эпифитотий в некоторых регионах – до 60-90% (Можаева и др., 2007). В последние годы количество источников и мест резервации инфекции увеличивается за счет заброшенных земель с сорными растениями, которые посещаются злаковыми тлями. Спектр этих кормовых растений еще не вполне изучен и требует ревизии. В последнее время все большее внимание уделяется изучению переноса злаковыми тлями непersistентных вирусов на не кормовые растения, в частности Y-вируса картофеля. В Северо-Западном регионе в 71% инфицированных сортов картофеля выделялся непersistентный Y-вирус картофеля (Фоминых и др., 2017).

Среди наиболее известных 10 вредящих видов злаковых тлей: обыкновенная злаковая тля (*Schizaphis graminum* Rondani, 1852), ячменная (*Brachycolus paxia* Mordvilko, 1913), кукурузная (*Rhopalosiphum maidis* Fitch, 1856), волосатая кукурузная (*Rungsia maydis* Passerini, 1860), тля Курдюмова (*Rungsia kurdjumovi* Mordvilko), вязово-злаковая (*Tetraneura ulmi* Linnaeus, 1758), бересклетовая (*Aphis evonymi* Fabricius, 1775), черемухово-злаковая (*Rhopalosiphum padi* Linnaeus, 1758), большая злаковая (*Sitobion avenae* Fabricius, 1775) и розанно-злаковая (*Metopolophium dirhodum* Walker, 1849) тли (Бокина, 2009). Для Северо-Запада РФ экономическое значение имеют три вида: *Rh. padi*, *S. avenae* и *M. dirhodum*. Ареалы и зоны вредоносности *Rh. padi* включают также южные и центральные регионы России, Северное Поволжье (рис.1а), *S. avenae* – степную и лесостепную зоны европейской части России (рис. 1б), *M. dirhodum* – нижнее Поволжье, Северный Кавказ, Закавказье (рис. 1в) (Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения. <http://www.agroatlas.ru>).

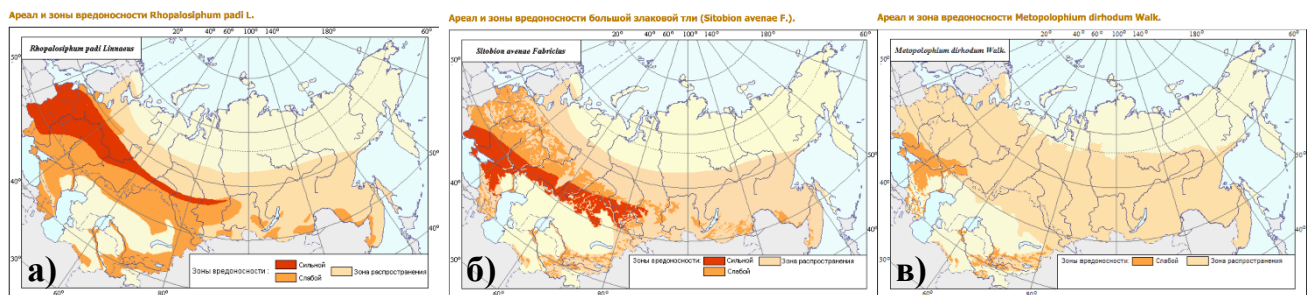


Рис. 1 Ареалы и зоны вредоносности трех видов злаковых тлей

В Ленинградской области, на посевах яровой пшеницы обычно доминирует *Rh. padi*, в меньшей степени *S. avenae* и *M. dirhidum*, на полях эти виды встречаются ежегодно (Прогноз распространения основных вредителей..., 2005). В бóльшей численности *Rh. padi* встречается в Лужском, Гатчинском, Кингисеппском р-нах (Берим, 2014а). На Северо-Западе РФ вспышки массового размножения злаковых тлей отмечаются раз в 4-7 лет, когда урожай зерновых может снизиться вдвое (Берим, 2014б). Для *Rh. padi* они отмечены в 1999 и 2002 гг. Высокая численность *S. avenae* наблюдалась в 2003, 2004 и 2009 гг. (Берим, 2014б). Обработки посевов яровой пшеницы, как правило, требуются против *Rh. padi*, иногда против *S. avenae* (Шпанев и др., 2015). Известно, что эти три вида тлей переносят вирусную инфекцию не только

на зерновые культуры, но и на картофель (Fox et al., 2017), поэтому могут быть вредоносны и при низкой численности.

Rh. padi и *M. dirhodum* относятся к гетероциклическим видам. Их морфотипический состав наиболее полно выражен у голоциклических клонов и включает, как правило, 8 ранее указанных морф (Dixon, 1998). Оба вида вызывают деформации листовых пластинок на первичных хозяевах, нарушая декоративность растений в период цветения и до конца вегетации. Если вредоносность злаковых тлей на вторичных хозяевах документирована, то влияние тлей на плодоношение и устойчивость первичных хозяев практически не изучались.

В качестве первичных хозяев *Rh. padi* указываются в Европе черемуха обыкновенная *Padus avium* Mill., в Северной Америке – черемуха виргинская *P. virginiana* L. и черемуха пенсильванская *P. pensylvanica* Loisel. (Finlay, Luck, 2011). Разные виды первичных хозяев на различных континентах и широкое распространение *Rh. padi* долгое время затрудняли определение ее филогении (Blackman, Eastop, 2007). По данным некоторых авторов (Delmotte et al., 2001; Blackman, Eastop, 2007; Crespo-Herrera, 2012) использование маркеров ядерной и митохондриальной ДНК предполагает ее двойное происхождение. Показано, что наряду с голоциклической формой *Rh. padi* существуют две анголоциклические, одна из которых сохранила способность к обоеполюму размножению, другая, обитающая на травах, имеет более древнее происхождение и способна размножаться только партеногенетически, но может производить самцов, которые скрещиваются с самками первой формы. Таким образом, полной генетической изоляции между формами нет, и популяции в настоящее время имеют смешанный характер, который еще предстоит исследовать.

Черемуха используется в декоративных, лекарственных и пищевых целях. В роде *Padus* насчитывается около 20 видов. В 2003 г. в Государственном Реестре селекционных достижений РФ, среди растений, допущенных к использованию, представлены 12 новых видов, в том числе черемуха (Безменова и др., 2010). Согласно работам ведущих селекционеров страны, только два вида *P. avium* и *P. virginiana* представляют наибольший интерес для создания перспективных генотипов черемухи

для большей части территории России (Симагин, Локтева, 2015). Основными декоративно значимыми достоинствами *P. avium* являются высочайшая среди косточковых морозостойкость и наиболее крупные среди черемух цветки с сильным приятным запахом. Осенняя окраска листьев черемухи обычно желтых тонов, но встречаются формы с красными листьями разных оттенков. Плоды обычно черные, изредка зеленые. Черемуха виргинская обычно произрастает в более сухих местах в виде многоствольных кустов разной высоты (до 5 м), образующих большое количество поросли и принимающих вид большой куртины. Осенняя окраска листьев такая же, как и у черемухи кистевой. Диапазон окраски плодов очень большой: желтые, красные, черные. Для черемухи виргинской характерно позднее наступление всех фенофаз, и, в связи с этим, меньшая зимостойкость в районах с коротким вегетационным периодом (Симагин, Локтева, 2012; 2015). Эти виды легко скрещиваются, образуя плодовые гибриды. Селекция черемухи ведется по следующим признакам: продолжительности цветения и срокам начала цветения, крупности соцветий, махровости цветков, самоочищению соцветий, высоте, постоянству формы соцветий (Симагин, Локтева, 2015). На черемухе питаются четыре вида тлей: *Myzus asiaticus* (Szelegiewicz), *Eumyzus prunicola* (Medda et. Chakrabarti), *Myzus padellus* (H.R.L. et Rog.) и *Rh. padi*. Первые три вида слабо изучены (Aphids on the world's plants. An online identification and information guide. <http://www.aphidsonworldsplants.info>). *Rh. padi* питается преимущественно на нижней стороне и черешках листьев, молодых побегах и соцветиях (Рупайс, 1969; Бокина, 2009).

Первичными хозяевами для *M. dirhodum* в Европе указываются различные виды дикорастущих и культивируемых представителей р. *Rosa* Willmott E.A. (Ellen Ann) (Aphids on the world's plants. An online identification and information guide. <http://www.aphidsonworldsplants.info>). Среди тлей, на розах встречается 6 видов, в том числе *M. dirhodum* (Krzyżanowski, 2017). История возделывания шиповника и роз с декоративными целями насчитывает тысячелетия, для возделывания сортового шиповника с целью получения съедобных плодов – 5-6 десятилетий. В 2016 г. в Государственном реестре селекционных достижений, допущенных к использованию находится 35 сортов шиповника российской селекции. Основной задачей

селекционных исследований по садовому шиповнику является выведение крупноплодных, высокоурожайных, наиболее устойчивых к основным биотическим и абиотическим факторам среды образцов, в том числе высокозимостойких, с повышенной устойчивостью к болезням и вредителям, получение сортов, пригодных к механизированному сбору плодов, с повышенным содержанием мякоти по отношению к весу семян (Ильин, Ильина, 1999). В качестве исходного материала для гибридизации широко используется Роза морщинистая (*R. rugosa* Thunb.). Важнейшим этапом селекции является выведение, в частности, бесшипных образцов (Ильин, 2017).

S. avenae относится к моноциклическим видам. В отличие от гетероциклических для полоносок моноциклических видов характерен полифенизм, когда одна и та же морфа может морфологически и этологически различаться, быть крылатой или бескрылой. Если у гетероциклических видов формирование яйцекладущих самок происходит в результате появления всегда крылатых гинопар, которые перелетают на первичного хозяина, и отрождают овипар, то у моноциклических видов нет необходимости в смене хозяина. У *S. avenae* гинопары в основном крылатые, но могут быть и бескрылыми. Считается, что наличие крылатых гинопар может свидетельствовать о гетероциклическом предке и оставаться как адаптация для миграции и выбора наиболее благоприятных мест для зимовки на различных видах Poaceae, в том числе на озимых злаках (Hand, Wratten, 1985; Honek et al., 2006). Андропары у *S. avenae* могут быть также крылатыми или бескрылыми. Появление самцов в основном контролируется пониженной температурой, хотя короткий фотопериод тоже имеет значение и является более стабильным индикатором наступления зимы. Условия обитания в течение лета ингибируют появление самцов у тлей. Однако в условиях "мягких" зим могут выживать и анголоциклические клоны, в потомстве которых весной, в ответ на пониженные температуры, появляются самцы (Hand, Wratten, 1985). В целом, у *S. avenae* в зависимости от репродуктивной стратегии обнаружены 4 формы: 1) облигатно анголоциклическая; 2) андроциклическая; 3) голоциклическая; 4) промежуточная (с частичным возвратом к обоеполюсному морфам) (Crespo-Herrera et al., 2012). Изучение генетической структуры популяций *S. avenae* с помощью маркеров ДНК позволило выявить две группы, специфичные по растению-хозяину, и одну – с

широкой пищевой специализацией, сохранившейся в результате длительного партеногенеза (Blackman, Eastop, 2007). Первая группа питается только на пшенице, вторая – только на еже сборной *Dactylis glomerata* L. При этом вторая группа имела интрогрессии ДНК от родственного вида *S. fragariae* (Walk., F.), которая в основном встречается на еже, иногда – на пшенице. Отсюда следует, что вредоносность вида будет значительно различаться в зависимости от его внутрипопуляционной структуры. Особенности развития клонов, представляющих популяцию *S. avenae* на Северо-Западе РФ, пока еще слабо изучены.

Конкретные причины, вызывающие миграцию тлей на вторичные хозяева, точно не известны. Иногда их связывают с количеством и составом пищевых компонентов (аминокислот, углеводов, воды) (Sandström, 1998), иногда – фенольных соединений, различных для первичных и вторичных хозяев в период миграций, как это было показано для *Rh. padi* (Czerniewicz et al., 2011). Допускается также, что эмигранты *Rh. padi* покидают черемуху, когда запахи от поврежденных листьев становятся для них репеллентными (Glinwood, Pettersson, 2000; Doring, 2014).

В качестве вторичных кормовых растений для *Rh. padi* указываются растения 110 видов из 7 семейств. В наибольшем количестве представлены виды сем. Poaceae, в том числе все основные злаковые культуры, в меньшей степени – сем. Осоковых (Cyperaceae), Ситниковых (Juncaceae), Ирисовых (Iridaceae) и Рогозовых (Typhaceae) (Markkula, Roukka, 1972; Finlay, Luck, 2011). Для *M. dirhodum* в качестве вторичных кормовых растений указываются представители сем. Poaceae и Cyperaceae (Aphids on the world's plants. An online identification and information guide. <http://www.aphidsonworldsplants.info>). Использование молекулярных маркеров в исследовании структуры популяции *M. dirhodum*, обитающей в Бразилии, позволило выявить группы, специфичные по вторичному хозяину: питающиеся на пшенице, на овсе или на обоих хозяевах (Lopes-da-Silva, Vieira, 2007). Анализ генетической дифференциации этих групп еще только предстоит осуществить. Детали жизненного цикла и клональный состав популяций этих двух видов тлей на Северо-Западе РФ изучены недостаточно и требуют дальнейших исследований.

Известно, что *S. avenae* питается на многочисленных видах сем. Poaceae, в меньшей степени – сем. Cyperaceae и Juncaceae, отмечена также на двудольных сем. Капустных (Brassicaceae) (*Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik.) и сем. Гвоздичных (Caryophyllaceae) (*Spergula arvensis* L.) (Rautapää, 1970; Markkula, Roukka, 1972; Aphids on the world's plants. An online identification and information guide. <http://www.aphidsonworldsplants.info>).

Ни один из трех видов не вызывает видимых локальных повреждений на злаках (Quisenberry, Ni, 2007), однако те или иные аспекты их вредоносности на зерновых культурах и механизмы устойчивости последних к вредителю в настоящее время интенсивно исследуются.

Злаки (сем. Poaceae) занимают особое положение на нашей планете и как источники питательных веществ, и как члены травянистых сообществ (Цвелёв, 1976; Дорофеев и др., 1987; Митрофанова, 2012). Под пшеницу используют 17% или около 1/6 части мировых посевных площадей как продукта питания для 40% населения Земли (Гончаров, 2012). По данным сельхозпортала РФ (СельхозПортал. <https://сельхозпортал.рф>) в 2018 г. в России под посевы яровой пшеницы была занята площадь 5 419.04 тыс. га. Считается, что в РФ на зерновых культурах по уровню вредоносности и хозяйственной значимости злаковые тли занимают второе место после вредной черепашки (Алехин и др., 2016). В 2018 г. в Ленинградской области посевы яровой пшеницы составляли 28 246 га (СельхозПортал. <https://сельхозпортал.рф>).

Пшеница относится к классу Однодольные (*Monocotyledonae*), порядку Poales, сем. Мятликовые (Poaceae), подсем. Мятликовые, или Настоящие злаки (Pooideae), трибе Пшенициевые (Triticeae Dumort.), роду Пшеница (*Triticum* L.). Число видов пшениц достигает 27, имеются около 10 видов искусственно полученных амфидиплоидов (межвидовых гибридов) (Цвелёв, 1976; Гончаров, 2012). В трибе Triticeae к роду *Triticum* очень близки роды *Aegilops* L. и *Secale* L., которые скрещиваются и дают плодовитое потомство. Примером тому может быть *T. kiharae* Dorof. et Migusch. и *Triticale* Müntzing соответственно. Пшеница – это самоопыляемое растение, но может опыляться и ветром. Пшеница относится к розеткообразующим

однолетним растениям. Считается, что ее жизненная форма возникла из многолетних трав, берущих свое начало от кустарниковых форм (Гончаров, 2012). Это может быть важно для понимания возникновения двудомности у злаковых тлей. Виды культурных пшениц по данным цитогенетических исследований объединяют в себе три генома (A, B, D), которые происходят, по-видимому, от трех диких злаков, растущих в Малой Азии, Южной Европе и Северной Африке (Гончаров, 2012). Наиболее древними считаются дикие диплоидные ($2n=14$) однозернянки *T. boeoticum* Boiss. и *T. urartu* Thum. et Gandil., распространенные в Юго-Западной Азии. Одомашнивание коснулось лишь однозернянок с геномом A^b (Дорофеев и др., 1987; Гончаров, 2012). *T. dicoccum* (Schrank) Shuebl. (двузернянка) рассматривается многими авторами как наиболее древний вид, давший начало всем остальным видам культурных пшениц кроме *T. monoccum* (Вавилов, 1986). *T. dicoccum* (геном BA^u) – 28-хромосомный вид пшеницы, характеризующийся многообразием морфологических и физиологических характеристик.

Анатомо-морфологическое строение, особенности морфогенеза и роста пшеницы имеют особо важное значение в становлении органогенетической и онтогенетической специализации тлей в процессе филогенеза, а также их размещении в процессе питания на протяжении онтогенеза растений того или иного генотипа. Сведения о локализации мест питания тлей на растениях имеет важное значение в связи с типом и количеством наносимого ими вреда.

Данные о динамике распределения злаковых тлей на посевах неоднозначны и определяются рядом факторов: видом тли, условиями обитания в агробиоценозе, сроками учетов. В основном, авторы указывают на тенденцию заселять поля сначала с краев, а по мере нарастания численности и развития культуры расселяться по всему полю (Бойко, Слабожанкина, 2013). В целом численность популяций тлей на зерновых культурах тесно связана с созревaniem растений и обычно остается сравнительно низкой до цветения, далее быстро нарастает и снижается при достижении фазы восковой спелости (Poehling et al., 2007). Различия в сезонной динамике численности в первую очередь связаны условиями обитания, видовой и внутривидовой спецификой популяции вредителя, характеристик кормового растения (Sempruch et al., 2009). На

Северо-Западе *Rh. padi* появляется на всходах пшеницы и достигает максимума численности в период выхода в трубку – стеблевания, другие виды появляются и достигают пика численности позже (Шпанев и др., 2015). Все три вида могут образовывать смешанные колонии.

Предпочтения злаковыми тлями мест питания и фаз развития растения в связи с особенностями нанесения ими вреда изучаются уже давно (Vickerman, Wratten, 1979). При питании на пшенице *S. avenae* предпочитает верхние листья, а затем колосья, иногда ее отмечают на нижних листьях, в целом, может питаться на всех надземных органах (Николенко, Омельченко, 1976; Радченко, 2008; Бокина, 2009). *M. dirhodum*, как правило, питается на листьях всех злаков, по мере созревания растений иногда группируется на предколосовом междоузлии (Wratten, 1975; Sempruch et al., 2009; Honek et al., 2018), но варианты ее распределения в группе других тлей не рассматриваются. Считается, что *Rh. padi* в основном обитает также на листьях (Poehling et al., 2007). Однако, при заселении растений совместно с другими тлями заселяет стебель и не изменяет свое предпочтение в зависимости от межвидовых комбинаций (Quereshi, Michaud, 2005). Другие авторы указывают, что в отличие от *S. avenae*, *Rh. padi* изменяет место питания (колос или нижняя часть стебля) в зависимости от сорта кормового растения (Vickerman, Wratten, 1979; Sempurch et al., 2009) или фазы развития – в периоды колошения-цветения переходит на колос, в период созревания зерна часто питается внутри влагалищ (Бокина, 2009). Есть сведения, что для питания *Rh. padi* более благоприятны первый лист на всходах или стебель в более поздние фазы развития растений (Радченко, 2008). Пока остается неясным, чем объясняются различия в онтогенетической и органогенетической специализации этих трех видов тлей.

В зависимости от периода органогенеза растений и места питания вредоносность тлей различается. Наибольший вред яровым и озимым посевам вредители наносят при заселении в фазу всходов. Известно, что в этом случае *Rh. padi* снижает урожай пшеницы на 40-60%, вес зерновок – более, чем на 80% (Papp, Mesterhazy, 1993). Отмечено, что потери урожая озимой пшеницы увеличиваются вдвое при питании *S. avenae* в фазу цветения, чем на более поздних этапах развития

(Poehling et al., 2007), а *M. dirhodum*, несмотря на высокую численность в центральной Европе, в меньшей степени снижает урожай, чем *S. avenae*, поскольку питается на листьях, хотя при питании на ранних фазах развития озимой пшеницы потери могут составлять 15% (Crespo-Herrera, 2012; Honek et al., 2018). Взаимосвязь вредоносности тлей и размещения определяется спецификой их способа питания путем вмешательства в систему обеспечения растений продуктами фотосинтеза.

Продуктивность фотосинтеза зависит от фотосинтезирующего органа, его площади и продолжительности функционирования. Распределение продуктов фотосинтеза обусловлено транспортом ассимилятов по сосудам флоэмы. Пути ассимилятов представляют собой сложную сеть продольных жилок, состоящих из проводящего пучка или группы сомкнутых пучков, связанных между собой более мелкими поперечными комиссуральными пучками (Эзау, 1980). Проводящие пучки пшеницы независимо от расположения являются закрытыми коллатеральными и состоят из ксилемы, флоэмы, паренхимы и периферической склеренхимной обкладки, придающей прочность структуре (Эзау, 1980). Ксилема направлена к верхней (абаксиальной т.е. наружной) поверхности пластинки, флоэма – к нижней (адаксиальной т.е. внутренней). Крупные пучки с сильно развитой ксилемой выполняют преимущественно функцию водоснабжения, малые пучки состоят главным образом из флоэмы и участвуют в сборе и оттоке продуктов ассимиляции. Показано, что преобладающие пути транспорта ассимилятов могут быть изменены под воздействием стрессора. В частности, блокирование оттока ассимилятов вызывает резкое снижение интенсивности фотосинтеза, усиление активности дыхания, деградацию фотосинтетического аппарата и дальнейшее старение листьев, в связи с ремобилизацией азота в зерно (Киризий и др., 2015). Можно предположить, что колонии тлей могут выступать в роли такого стрессора. Например, при заселении кукурузы *S. avenae* и *Rh. padi* были отмечены большие потери хлорофилла в листьях, в большей степени при питании *Rh. padi* (Sytykiewicz et al., 2013). Считается, что 10-76% ассимилятов растения откладывается в зерне (Gebbung, Schnyder, 2001). Ассимиляты формируются в основном в фотосинтетическом аппарате колоса (чешуях и остях), флаговом и предфлаговом листьях, в меньшей степени – открытом стебле и других листьях (Тарчевский, 1972; Gebbung, Schnyder, 2001), где их перехватывают

тли. Эти примеры лишь в малой степени демонстрируют сложность трофических связей тлей с кормовыми растениями.

1.4. Современные методы защиты зерновых культур от повреждений тлями и перспективы их совершенствования

В настоящее время во всем мире реализуется концептуальный подход, именуемый интегрированным методом защиты растений (IPM), включающий оптимальное сочетание химического, биологического, в том числе использование устойчивых сортов, и агротехнических приемов. Ведущим направлением сохраняется применение инсектицидов как относительно дешевого, простого в использовании и надежного метода, несмотря на многие нежелательные последствия.

В Ленинградской обл. для защиты зерновых культур от тлей используют протравители семян (Сценик Комби), а также обработки инсектицидами контактно-кишечного действия (Шарпей, Децис Профи, Фаскорд), отмечается перспективность системных препаратов из класса неоникотиноидов (Шпанев и др., 2015). Целенаправленное использование биологического метода для защиты зерновых культур в полевых условиях требует крупных технических и финансовых вложений, которые не всегда оправдываются (Dedryver et al., 2010). Тем не менее природные энтомофаги при благоприятных условиях способны снизить численность злаковых тлей на 30-70% (Бокина, 2009; Östman et al., 2003). Однако, их эффективность сильно варьирует по годам и требует постоянного мониторинга для регламентации инсектицидных обработок. Использование агротехнических мероприятий включает соблюдение севооборотов, использование мульчи, удобрений, обработку почвы, посадку ветроломных линий и т.д. и служит в качестве дополнительного средства. В частности, наиболее ранние допустимые сроки посева яровых культур и поздние озимых снижают вредоносность злаковых тлей (Слепченко, 2011; Dedryver et al., 2010). К достоинству интегрированного метода относится повышение экологизации защиты растений путем оптимизации сочетания различных мер, однако опыт, накопленный в связи со складывающейся в современных условиях фитосанитарной ситуацией, показал необходимость перехода к новой стратегии защиты растений (Павлюшин и др., 2015). Дальнейшим этапом развития интегрированных систем стали

проведенные в ВИЗР исследования, позволившие разработать новую Парадигму защиты растений, в основе которой лежит биоценотический подход, базирующийся на всемерном использовании эффектов регуляции во взаимоотношениях сочленов в агробиоценозах (Павлюшин и др., 2013). Такой подход предполагает целенаправленное конструирование "биоценотической среды", где основной мишенью служит система "продуцент" (растение) – консументы первого (фитофаги) и второго порядков (энтомофаги) (Павлюшин и др., 2015). Ядром этого "триотрофа" должны быть высокоустойчивые к вредным организмам сорта, не вызывающие адаптивных формообразовательных процессов у вредящих видов. В рамках этой Парадигмы представляется важным упомянуть предложение С.Я. Попова (2003), который подчеркивает эффективность использования устойчивых сортов при составлении программ защитных мероприятий с учетом чередования или сочетания г- и К-стратегий выживания фитофагов, происходящих на протяжении жизненного цикла, их взаимоотношений с энтомофагами и использованием агротехнических приемов. В случае г-стратегии он предлагает использовать инсектициды, вызывающие быструю гибель особей, специализированных энтомофагов и агротехнические приемы, снижающие заселенность растений. При К-стратегии – селективные действия, снижающие выживаемость особей, энтомофагов – полифагов, агротехнику, способствующую меньшей заселенности растений и смертности насекомых.

Иммунитет (устойчивость), согласно определению С.Н. Румянцева (1983) – это совокупность генетически predetermined и индивидуально приобретенных свойств организма, ограничивающих или исключаящих действие на него тех или иных экологических и физических агентов. На основе системного анализа факторов иммунитета растений к вредителям в ВИЗР была разработана система иммуногенетических барьеров растений и связанных с ними откликов фитофагов (Павлюшин и др., 2013) (Приложение, табл.1). Основу этой системы составляет неспецифический конституциональный иммунитет. Модификация конституциональной устойчивости в ответ на воздействие различных факторов представляет индуцированный иммунитет (Вилкова и др., 2015).

Атрептический, как один из наиболее древних иммунологических барьеров, характеризуется снижением доступности пищевых компонентов в результате их стереохимического несоответствия структуре пищеварительных ферментов фитофагов. Значимость этого барьера для развития тлей в связи со спецификой их питания транспортными формами ассимилятов пока еще не выяснена. Однако учитывая, что на пути к флоэме стилеты тлей сталкиваются с высокомолекулярными веществами в межклетниках и некоторыми структурированными белками и углеводами при защитных реакциях флоэмы (Jaouannet et al., 2014; van Bel., Will, 2016), его значимость для тлей исключать нельзя. Роль морфологического барьера в устойчивости зерновых культур к тлям изучена лучше. Имеются данные об иммунологической значимости структуры колоса для питания *S. avenae*. Показано, что тля лучше развивается на сортах пшеницы с рыхлым и остистым колосом, хотя вредоносность выше на безостых образцах (Дворянкина, 1981; Шура-Бура, 1974; Михайлова, 1977). Влияние опушенности на развитие тлей пока недостаточно ясно. Некоторые авторы отрицают его значимость для снижения численности тлей (Parr, Mesterházy, 1993), другие подтверждают, либо высказываются нейтрально (Lage et al., 2004; Радченко, 2011). Роль воскового налета в устойчивости к злаковым тлям также трактуется неоднозначно (Радченко, 2011). Устойчивость зерновых культур также может детерминироваться составом клеточных оболочек, структурой пектинов и проводящих пучков (Шапиро, 1985; Niraz et al., 1985; Dixon, 1987). Органогенетический барьер выражается в высокой скорости прохождения наиболее уязвимых фаз развития растений и нарушениями в сопряженности развития тлей с кормовым растением (Шапиро, 1985; Радченко, 2011; Слепченко, 2011; Dedryver et al., 2010). Физиологический барьер обусловлен содержанием в растениях физиологически активных соединений — фенолов, флавоноидов, свободных ауксинов, алкалоидов, циклических гидроксамовых кислот и др. (Вилкова и др., 2015; Züst, Agrawal, 2016). У растений имеются комплексы белковых ингибиторов, воздействующих на пищеварительные ферменты насекомых. Они относятся к компонентам как конституционального, так и индуцированного барьеров (Вилкова и др., 2015; Конарев, 2017) и имеют значение в устойчивости растений к тлям (Furch et al., 2015). Среди индуцированных барьеров для тлей наиболее важными являются некротический и

галлогенетический. По всей видимости, если галлогенетический барьер основан на эффектах коадаптации тлей и кормовых растений и способствует их совместному выживанию, то некротический – наоборот, вызывает покидание тлями растения.

Из всех факторов, связанных с устойчивостью растений, наиболее сложен вопрос относительно выносливости (толерантности). Выносливость связана со способностью растений выдерживать или восстанавливать нанесенный вред без отрицательного влияния на фитофага — повышение фотосинтеза после повреждений, кущения, роста, использование запасных углеводов и др. (Шапиро, 1985; Koch et al., 2016). При этом на выносливых сортах численность насекомых не снижается, поэтому этот тип устойчивости сам по себе малопривлекателен в практическом отношении, однако в сочетании с другими подходами в защите растений весьма полезен, например, для компенсации растениями повреждений тлями после проведения против них защитных мероприятий.

Эколого-физиологические представления об иммунитете растений к вредителям за последнее время существенно расширились благодаря исследованиям сложных молекулярных взаимодействий вредителей с растениями-хозяевами в процессе питания (Despres et al., 2007; Конарев, 2017).

При контактной ориентации, как на кормовом, так и не кормовом растениях тли сначала ощупывают поверхность и могут "подхватить" хоботком неперсистентные вирусы. Далее стилеты тлей проникают в ткань и двигаются, как правило, межклеточным путем, в течение которого кратко прокалывают близлежащие клетки и пробируют их содержимое, ориентируясь на pH, содержание сахарозы, аминокислот и осмотическое давление (Tjallingii, 2006; Will et al., 2013). В процессе проникновения и апробирования тли выделяют в растительную ткань секреты слюнных желез и кишечника (в результате отрыгивания его содержимого – регургитации), содержащие вещества, называемые эффекторами, способными манипулировать клеточными процессами в растении путем взаимодействия с молекулами хозяина. Известно, что тли выделяют два типа "слюны" — вязкую и водянистую. Вязкая служит для формирования чехлика, который поддерживает стилеты при проникновении в ткани растений, защищает от токсических веществ и выделяется вдоль клеточных стенок в

апопласт. Водянистая распространяется внутриклеточно и имеет решающее значение в пищеварении и токсическом воздействии на растения (Miles, 1999; Tiallingii, 2006). Известно, что продвижение стилетов сопровождается выделением энзимов (пектиназ, включая пектинметилэстеразы и полигалактуроназы, а также целлюлаз), способных разрушать клеточные стенки и межклеточное содержимое (van Bell, Will, 2016). Эффекторы тлей (фитофагов и других стресс-факторов), а также молекулярные фрагменты поврежденных клеточных структур (DAMPs) служат сигнальными соединениями для действия посредников (триггерных соединений), запускающих защитные механизмы у растений. Такими триггерными соединениями часто служат различные гормоны: салициловая, жасмоновая, абсцизовая, гибберрелиновая кислоты, этилен, ауксин и др. (Конарев, 2017; Smith, Boyko, 2007; Jaouannet et al., 2014). Гормональные системы могут по-разному взаимодействовать друг с другом. Питающиеся тли включаются в их взаимодействие, оптимизируя свое питание. Защитные реакции растений против тлей зависят также от компонентов, которые действуют независимо или в комплексе с гормональными сигнальными путями (Jaouannet et al., 2014). Выявлено, что внутриклеточное проникновение стилета вызывает каскад защитных реакций, связанных с выделением ионов Ca^{2+} из клеточных стенок в ситовидный элемент. Наличие в секрете слюнных желез тлей Ca^{2+} -связывающих протеинов может подавлять эти реакции растения. В качестве структурной защиты растений от "утечки" ассимилятов происходит закупорка клеточной стенки и ситовидных пор в результате отложения белков ("Р-белков") и каллозы (1.3- β -глюкан, с немногими 1.6-связями) (Jaouannet et al., 2014). В свою очередь их гидролиз слюнными протеазами повышает количество элементов питания, доступных для всасывания тлями. В слюнных выделениях тлей обнаружены ферменты (полифенолоксидазы, пероксидазы и оксидоредуктазы), выполняющие функции разрушения токсинов растений, например, фенолов. Здесь также найдены белки эндосимбионтов тлей, участвующие в повреждении растений. В целом у тлей найдено несколько сотен "слюнных" протеинов и других веществ, которые являются эффекторами и элиситорами (стимуляторами защитных реакций растений). Они могут действовать, как супрессоры (подавители), так и индукторы защитных реакций растений (Jaouannet et al., 2014; van Bel., Will, 2016). Продолжается изучение влияния

гидроксамовых кислот и их производных – бензоксазолинонов (ДИМБОА, ДИБОА, МБОА, БОА) на питание и развитие злаковых тлей. В настоящее время известно, что гены, ответственные за синтез ДИМБОА (TaVx1-TaVx5), у пшениц находятся в геномах A, B и D (Nomura et al., 2005). Выявлен их детеррентный и антифидантный эффекты (Elek et al., 2013). Предполагается роль ДИМБОА в качестве сигнального фактора для индукции каллозы. В некоторых случаях влияния ДИМБОА на размножение тлей не обнаружено. Показано, что действие бензоксазолинонов селективно и опосредовано различными способностями тлей к их детоксикации по крайней мере путем гликолиза (Niculaes et al., 2018).

Пока нет универсальной гипотезы, объясняющей снижение роста, возникновение хлорозов, некрозов и деформаций, вызываемых тлями. Все эти явления так или иначе связаны с нарушениями метаболизма растений. Предполагается, что возникновению некротических реакций способствуют олигосахариды, появляющиеся в результате деградации клеточных стенок "слюнными" ферментами тлей, нарушения окислительно-восстановительного баланса растений и отрицательного влияния на фотосинтез, в частности связанного с активностью Mg-хелатазы – ключевого фермента биосинтеза хлорофилла и ядерно-пластидной сигнализации (Кабашникова, 2011; Quisenberry, Ni, 2007). Поиск механизмов, вызывающих новообразования при питании некоторых видов тлей, еще продолжается.

Некоторые гены устойчивости растений к фитофагам, в том числе и к тлям, были секвенированы, а продукты их экспрессии идентифицированы. К ним относится группа белков, обозначаемых как NBS-LRR-белки и являющихся продуктами R-генов. При обнаружении повреждений в молекулярных мишенях фитофагов эти белки запускают каскады защитных реакций, которые отличаются от реакций на механические повреждения (Конарев, 2017; Jaouannet et al., 2014). Роль этих белков в метаболизме растений требует дальнейших исследований. В защите растений от тлей ведется работа по созданию генетически модифицированных растений, устойчивых к фитофагам. Например, Vt-токсины оказались неэффективными против тлей (Викторов, 2008), а трансгенные растения *T. aestivum* с экспрессией генов, кодирующих лектин подснежника (*Galanthus nivalis* agglutinin) снижали плодовитость

S. avenae (Stoger et al., 1999). Перспективным биотехнологическим инструментом борьбы с тлями представляется использование РНК-интерференции. В этом случае подавляется экспрессия одного или нескольких генов у вредителя в результате воздействия двуцепочечных РНК трансгенных растений, имеющих участки, комплементарные генам вредителя (Yu et al., 2016).

В последние годы выявлены два молекулярных механизма, связанных с выносливостью растений при питании сосущих насекомых: 1) возрастание фотосинтетической активности и 2) активизация окислительных ферментов, препятствующих повреждению, не сопровождающаяся некротическими реакциями. Показано, что салициловая кислота – ключевая сигнальная молекула, необходимая для включения реакций, связанных с выносливостью растений при повреждении сосущими насекомыми, а жасмоновая – более связана с защитой против грызущих насекомых (Koch et al., 2016).

В результате высокой экологической пластичности тли способны быстро адаптироваться ко многим молекулярным защитным механизмам растений. Резистентные формы известны практически для всех основных вредящих видов злаковых тлей (Радченко, 2011). Проблема поиска доноров устойчивости и селекции устойчивых к злаковым тлям генотипов широко обсуждается в литературе. В частности, в работах Е.Е. Радченко (2011) и Crespo-Herrera L. A. (2012) приводится обзор таких исследований. Оба автора отмечают слабую изученность источников и характера наследования устойчивости пшеницы к *Rh. padi*, *S. avenae* и *M. dirhodum*. Для повышения устойчивости пшеницы к тлям в первую очередь необходимо преодолеть генетическую однородность коммерческих сортов. В решении этой задачи важная роль принадлежит материалу мировой коллекции ВИР им. Н.И. Вавилова, где сосредоточены мировые генетические ресурсы рода *Triticum* L. Генетический контроль устойчивости к *S. avenae* выявлен у некоторых образцов *T. boeoticum*, *T. monococcum*, *T. urartu*, *T. dicoccum*, *T. dicoccoides*, *T. persicum*, *T. araraticum*, *T. persicum*, *T. timopheevi*; к *Rh. padi* – у *T. araraticum* и к *M. dirhodum* – у *T. dicoccum*, к группе этих видов тлей – у *T. monococcum*. К *S. avenae* наиболее устойчивыми себя показали виды с геномами A^u (*T. urartu*) и A^b (*T. boeoticum*, *T. monococcum*).

Предполагается, что устойчивость линий *T. monosocum* к *Rh. padi* связана с уровнем первичных метаболитов во флоэме у неповрежденных образцов и их изменениями при повреждении тлями (Greenslade et al., 2016). Отмечается широкая вариабельность устойчивости образцов *T. dicocum* к *S. avenae*. Среди них относительно слабо заселяемые найдены только среди восточных и эфиопских полб (Радченко, 2000). Генофонды *T. aestivum* и *T. durum* оказались очень бедны носителями устойчивости к злаковым тлям (Радченко, 2000). Перспективным считается использование интрогрессии устойчивости от *Secale cereale* L. и дикорастущих видов сем. *Poaceae*, особенно видов рода *Aegilops* L., а также хромосомной инженерии.

На первом этапе создания устойчивых сортов встает задача их скрининга. Наличие доступных маркеров устойчивости, тестируемых по растениям, зависит от специфики воздействия тлей на растительные ткани. Всех флоэмопитающихся тлей, в том числе и злаковых, делят на две группы. К первой относятся виды, питание которых на исходных культурах происходит асимптоматически (*Rh. padi*, *S. avenae*, *M. dirhodum*, *Rh. maidis* Fitch. и др.). Ко второй группе относятся виды, вызывающие видимые симптомы (хлорозы, некроз, псевдогаллы и различные деформации). К этой группе относятся большинство видов тлей. В том числе среди злаковых – это *Diuraphis tritici* (Gillette), *D. noxia* (Kurdjumov), *Schizaphis graminum* (Rondani), *Sipha flava* (Forbes) (Emden van, Harrington, 2007). Тем не менее многочисленные колонии тлей всегда вызывают нарушения в водообеспеченности и фотосинтезе растений, снабжении их питательными веществами в течение всего периода обитания и питания. В случае первой группы, проведение скрининга осуществляется чаще всего по реактивности тлей. Разработано довольно много методов полевой, вегетационной и лабораторной оценки устойчивости зерновых культур к тлям (Радченко, 2008; Вилкова и др., 2009). Для первой группы видов, к которой относятся наши опытные объекты, массовый скрининг в полевых условиях проводят по балловым шкалам численности насекомых, оценивая совокупный эффект выбора образцов и их антибиотического воздействия на насекомых. Трудности этих методов заключаются в непостоянстве ежегодной численности тлей. При низкой численности приходится создавать провокационные или искусственные фоны заселения вредителем. В лабораторных условиях также проводят тесты на избираемость образцов и их

благоприятность для развития. В первом случае используют свободный выбор растений при чередовании их размещения в камере с насекомыми. Во втором случае часто используют показатель r_m (intrinsic rate of increase), отражающий скорость увеличения численности при питании тлей в течение периода, равного времени от рождения до начала репродукции (Crespo-Herrera, 2012), иногда – в течение 5 дней. Распространено использование показателя MRGR (mean relative growth rate), который показывает прибавление в массе тела особей за единицу времени (Crespo-Herrera, 2012). Эти характеристики рекомендуются только для одной морфы – бескрылых летних самок и не оценивают способность потомства к расселению. В качестве показателей используют также количество выделенной пади, размеры особей, число эмбрионов (Радченко, 2008).

Оценка выносливости носит комплексный характер, поскольку отражает генерализованное воздействие вредителей на растения и не исключает другие факторы устойчивости (антибиоз и антиксеноз). Выносливость обычно определяют при массовом заселении растений тлями. Учеты проводят по выживаемости растений, снижению роста проростков и корней или по потерям сухой массы корней и листьев (Радченко, 2008; Reidell, Kiechefer, 1999). В качестве индикатора системных нарушений, вызываемых тлями, и устойчивости растений также используется определение содержания общего хлорофилла в листьях поврежденных растений (Sytykiewicz et al., 2013). Несмотря на разнообразие существующих методов, каждый из них имеет свои ограничения, которые необходимо учитывать.

Таким образом, пищевые цепи, сложившиеся в процессе сопряженного филогенеза растений и тлей в результате преодоления комплекса взаимных иммунологических реакций и адаптации к общему источнику жизнеобеспечения – первичным продуктам фотосинтеза, нашли свое выражение в совокупности становления жизненных циклов насекомых и специфики метаболизма обеих сторон. Гетереция, сочетание партеногенеза и обоеполого размножения, полиморфизм, клональная структура популяций, сосущий тип питания, внекишечное пищеварение, наличие эндосимбионтов способствуют массовым размножениям и высокой вредоносности тлей в агроценозах. Совершенствование способов сдерживания

вредоносности тлей требует детальной информации о механизмах их эколого-генетических взаимосвязей с растениями хозяевами в течение полного жизненного цикла, имеющего сложную внутреннюю организацию, определяющую все процессы, происходящие на его протяжении, включая вредоносность. Вероятно, древесные растения в процессе длительной сопряженной эволюции с тлями прошли жесткий отбор, позволяющий им выживать в течение многих лет в условиях массового размножения этих насекомых и переносимых ими вирусных инфекций (Aphids on the world's plants. An online identification and information guide. <http://www.aphidsonworldsplants.info>). Механизмы такой длительной устойчивости и возможность ее использования для однолетних растений пока неизвестны. Фрагментарность изучения вредоносности тлей с акцентом на вторичных хозяев (зерновые культуры) не позволяет создать целостную картину представлений о вредоносной деятельности тлей. Изучение взаимоотношений тлей только с вторичными хозяевами придает фрагментарность таким исследованиям, не позволяет концептуализировать полученные факты в единой системе филогенетически сложившейся трофической специализации этих вредителей и сужает область поиска средств защиты растений. Среди тлей *Rh. padi*, *S. avenae* и *M. dirhodum* относятся к широко распространенным вредителям в умеренных широтах, особенности развития и специфика вредоносности которых изучены еще не настолько подробно, чтобы прогнозы их численности были надежны, а способы контроля эффективны и безопасны.

Глава 2. Материалы и методы исследований

2.1. Объекты и предмет исследований

Объектами исследований служили черемухово-злаковая *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus, 1758), розанно-злаковая *Metopolophium dirhodum* (Walker, 1849) и большая злаковая *Sitobion avenae* (Fabricius, 1775) тли. Из них первые два относятся к гетероциклическим, третий – к моноциклическим видам. В качестве модельных первичных кормовых растений для *Rh. padi* были выбраны два многолетних дикорастущих образца: черемуха обыкновенная *Padus avium* и гибридная *P. avium* × *P. virginiana*. Для первого образца характерны ранние сроки

вегетации и отстающие от побега почки, для второго – более поздние сроки вегетации, прилегающие к побегу почки и более крупные листовые пластинки. Для *M. dirhodum* использовали три вида дикорастущего шиповника: роза морщинистая *Rosa rugosa* Thub., роза синяя или краснолистная *R. glauca* Pourr. и шиповник собачий *R. canina* L. Работу проводили также на вторичных растениях-хозяевах – яровой пшенице из мировой коллекции ВИР и сортах, внесенных в Госреестр селекционных достижений РФ (табл. 1).

Таблица 1. Список изученных образцов яровой пшеницы (р. *Triticum* L.)

№	кат. ВИР	НАЗВАНИЕ	РАЗНОВИДНОСТЬ	ПРОИСХОЖДЕНИЕ
1	25567	Гирка	lutescens (Alef.) Mansf.	Казахстан
2	45604	Eschima Shinriki	ferrugineum (Alef.) Mansf.	Япония
3	49297	Карагандинская 2	pyrothrix (Alef.) Mansf.	Казахстан
4	51195	Don Jose	ferrugineum (Alef.) Mansf.	Аргентина
5	53994	Линия 15 Н 4	lutescens (Alef.) Mansf.	Россия, Хабаровский край
6	54046	Дельфи 400	delfii (Koern.) Mansf.	Казахстан
7	58625	NIL Thatcher Lr9	lutescens (Alef.) Mansf.	Канада
8	58626	NIL Thatcher Lr19	lutescens (Alef.) Mansf.	Канада
9	64272	SAWSN 125	erythrosporum Korn.	Мексика
10	64432	Дарья	lutescens (Alef.) Mansf.	Беларусь
11	64458	Омская 34	lutescens (Alef.) Mansf.	Россия, Омская обл.
12	64551	Альбидум 32	albidum Al.	Россия, Саратовская обл.
13	64562	АС Nanda	graecum (Koern.) Mansf.	Канада
14	64887	Степная 2	lutescens (Alef.) Mansf.	Казахстан
15	64900	Ленинградская 6	lutescens (Alef.) Mansf.	Россия, Ленинградская обл.
16	65481	—	ferrugineum persicoid	Турция
17	65482	—	erythrosporum Korn.	Турция
18	65662	—	erythrosporum, ferrugineum	Турция
19	65663	—	erythrosporum, ferrugineum	Турция
20	65664	—	barbarossa (Alef.) Mansf.	Турция
21	65665	—	ferrugineum (Alef.) Mansf.	Турция
22	20634	Escana	<i>T. monococcum</i> var. flavescens	Испания
26	38080	—	<i>T. monococcum</i> var. vulgare	Болгария
28	46753	—	<i>T. monococcum</i> var. vulgare	Швеция
29	47897	Амфидиплоид 219	<i>T. kihare</i> Dorof. et Migusch.	Япония
30	64408	Белка	<i>T. dicoccum</i> var. dicoccum	Россия, Ленинградская обл.

31	6411	–	<i>T. monococcum</i> var. <i>macedonicum</i>	Грузия
32	65548	–	<i>T. dicoccum</i> var. <i>haussknechtianum</i>	Армения
33	65464	Алтайский простор	<i>lutescens</i> (Alef.) Mansf.	Россия, Алт. Край
35	64997	Воевода	<i>lutescens</i> (Alef.) Mansf.	Россия, Саратовская обл.
36	64984	Лавруша	<i>lutescens</i> (Alef.) Mansf.	Россия, Омская обл.

Избранные образцы пшеницы характеризуются не только различной таксономической принадлежностью, происхождением и морфо-физиологическими показателями (структура колоса, размеры листьев, опушение и др.), но также иммуногенетическими свойствами по отношению к вредным организмам (Вавилов, 1986; Радченко, 2000). Семенной материал был предоставлен сотрудниками ВИР. Подбор образцов аргументируется необходимостью подробного изучения особенностей их взаимоотношений с тлями. Развитие *Rh. padi* также изучали при питании на 14 видах сем. Осоковых (Cyperaceae Juss.) и 5 видах сем. Ситниковых (Juncaceae Juss.).

Работа включала изучение пищевых связей трех видов злаковых тлей с их кормовыми растениями с целью совершенствования способов защиты растений.

2.2. Методы исследований

В работе применяли экологические исследования, включая полевые, вегетационные работы и модельные опыты, а также лабораторные методы анатомо-морфологического изучения растений и изготовления препаратов тлей.

2.2.1. Экологические исследования

Изучение сезонного развития *Rhopalosiphum padi* на первичных хозяевах

Работа проведена при личном участии автора с 2014 г. Развитие тли проходило на образцах черемухи, имеющих одинаковый фон заселения вредителем. Учеты проводили на 100-200 случайно выбранных однолетних побегах. Весной считали количество яиц и тлей, осенью – количество гинопар, овипар и самцов. Побеги выбрали из различных ярусов растений с целью максимального охвата всей кроны. Весной они были маркированы бирками, осенью побеги не маркировали. Насекомые обитали без изоляторов. Учеты, как правило, проводили с интервалами 6-10 дней. Плотность тлей пересчитывали на 10 учетных почек (побегов) весной и 100 листьев

(почек) осенью. Работа сопровождалась наблюдениями фенологии хозяина и погодных условий (Справочно-информационный портал "Погода и климат". <http://www.pogodaiklimat.ru>). Выборочные метеорологические данные в годы работы представлены в Приложении, табл. 2а, б.

Начало и конец лёта эмигрантов (2000-2018гг.) *Rh. padi* регистрировали на 15 дикорастущих деревьях черемухи на территории г. Павловска, г. Пушкина и г. Коммунара. Учеты проводили 2-3 раза в неделю, начиная с конца апреля. Для этого после появления первых нимф 4 возраста на побеги с колониями *Rh. padi* надевали изоляторы и отмечали появление первых самок эмигрантов, затем изоляторы снимали и наблюдали конец эмиграции.

Методические подходы при изучении развития *M. dirhodum* на первичных хозяевах представлены в Основной части диссертации.

Изучение благоприятности образцов яровой пшеницы для развития трех видов злаковых тлей в полевых условиях

Работу проводили на базе Пушкинских лабораторий ВИР. Посевы для сбора неповрежденных растений и сбора семян производили на территории Павловской опытной станции ВИР.

Изучаемые образцы (табл. 1, исключая образцы 33, 35, 36) оценивали в течение 2-х лет. В другие годы выращивали только отобранные образцы. Закладка посевов проводилась по методикам ВИР, принятым для изучаемой культуры. Каждый образец высевали на делянках площадью в 1 м² в 4-х рядках по 25 семян в рядке. Обработку почвы и уход за посевом проводили в соответствии с агротехническими правилами, принятыми для данной зоны. Один год работу проводили на естественном фоне заселения вредителями, второй год – на искусственном. В обоих случаях для всего посева был сооружен единый садок из спанбонда высотой 130 см. При искусственном заселении на внутренние перекладины садка были развешены побеги черемухи с тлями, через 4 дня побеги убрали. Заселение посевов другими видами тлей происходило естественным путем. Садок использовали и в другие годы исследований. Оценку проводили путем визуальных учетов по двум показателям: проценту заселенных растений и абсолютной численности тлей на всех растениях в фазу

кушения (*Rh. padi*) и по 6-ти бальной шкале для всех видов тлей в фазу цветения (Методы..., 2003). Оценку проводили дифференцированно по видам изучаемых тлей.

Градацию образцов пшеницы на 3 класса по благоприятности для развития тлей (неблагоприятные – НБ, среднеблагоприятные – СБ и благоприятные – Б) к отдельным видам и группе тлей осуществляли методом «суммы мест» по Индексу благоприятности (ИБ). При ранжировании параметров показателей считали, что чем выше процент заселенных растений и чем выше плотность насекомых на растениях, оцененная в баллах, тем более благоприятен образец для развития тлей. Для вычисления ИБ по каждому показателю определяли место (ранг) в порядке снижения благоприятности, затем подсчитывали сумму мест (рангов) и их средние значения по каждому образцу, далее определяли границы, разделяющие образцы на группы благоприятности по ИБ. Граница этой зоны лежит на расстоянии $\pm 2/3 S_x$ от среднего значения ИБ. После этого образцы группируются по классам благоприятности (Методические рекомендации ..., 1980).

Органотропность трех видов тлей при развитии на пшенице в полевых условиях

Одновременно с полевой оценкой были проведены учеты по органотопическому распределению видов тлей на изучаемых образцах пшеницы. Для этого определяли долю (%) стеблей с органом (колос, стебель, флаговый лист, листья), заселенных одним или группой видов тлей, от общего числа заселенных стеблей пшеницы.

Сезонные изменения численности *Rh. padi* и *M. dirhodum* проводили в полевых условиях на естественном фоне заселения тлями на 5-ти образцах пшеницы: Ленинградская 6, Дельфи 400, Омская 34, Амфидиплоид 219 и кат. ВИР 6411. Образцы высевали рандомизировано в 3-х повторностях. Через неделю после появления обоих видов тлей на посевах, было сделано 6 учетов на 70-80 стеблях в каждой повторности. Регистрировали численность тлей на стебле, количество крылатых самок в колониях, количество стеблей, заселенных каждым из видов тлей и одновременно двумя видами. Проведен анализ сопряженности развития тлей с этапами органогенеза и фазами развития первичных и вторичных хозяев. Началом фенологической фазы считался момент, при котором от 5 до 10% ветвей черемухи или пшеницы имели признаки этой

фазы (Методика ...,1989). Этапы органогенеза кормовых растений во всех опытах рассматривали согласно классификации Ф.М. Куперман (1977).

Элементы структуры урожая пшеницы определяли на 30 растениях каждого образца, выращенных в полевых условиях (Якубцинер и др., 1966).

Изучение благоприятности образцов яровой пшеницы для развития *Rhopalosiphum padi* в вегетационных условиях

Полевые исследования по оценке неблагоприятности образцов пшеницы для развития злаковых тлей были дополнены опытами в вегетационных условиях на примере *Rh. padi*. Во всех кратковременных опытах образцы пшеницы на ранних этапах органогенеза (II-III этапы) выращивали в керамических сосудах по 10 растений в каждом. В случае заселения растений на более поздних этапах органогенеза (VI-VIII этапы) использовали пластмассовые сосуды объемом 310 мл. В качестве изоляторов использовали рукава из мельничного газа. Проведено 3 серии опытов. Группы морф (эмигранты, бескрылые и крылатые летние виргинопары) представляли один клон. Опыт проводили в течение 2-х лет: в первый год использовали особей одного клона, во второй – двух (всего три варианта). В одной из них растения каждого из образцов заселяли эмигрантами, в другой – бескрылыми летними виргинопарами, в третьей – крылатыми летними виргинопарами. Оценку развития каждой морфы тлей на всех образцах проводили одновременно, заселяя по 1 особи до начала репродукции. Эмигрантов 3-х клонов собирали на *P. avium* в природе. Ежедневно заселяли по 5-10 образцов пшеницы одной их морф. В первой серии в каждый сосуд со всходами образца пшеницы помещали по 1 эмигранту и изолировали. Во второй серии опытов в сосуд с образцом пшеницы помещали по 2 крылатые виргинопары из того же клона и изолировали. Через сутки крылатых виргинопар удаляли. В потомстве у бескрылых самок регистрировали продолжительность периода до репродукции. Для дальнейших исследований оставляли 1 бескрылую самку на каждом образце. В третьей серии опытов в сосуды со всходами образцов помещали по 1 крылатой виргинопаре. Неблагоприятности образцов для питания тлей соответствовали следующие параметры: длительный период до начала репродукции, низкий начальный объем репродукции, невысокая численность тлей в колониях (П₁₄), значительный процент

нимф и крылатых особей в колониях. Для образцов в фазах всходов – кущения была проведена классификация по ИБ по всем вариантам оценки развития *Rh. padi*.

Определение классов благоприятности образцов пшеницы к трем видам злаковых тлей по полевым и вегетационным учетам проводили на основании ранжирования ИБ к каждому из видов тлей.

Изучение благоприятности растений из сем. Cyperaceae и Juncaceae для питания *Rhopalosiphum padi*

В качестве кормовых растений было испытано 14 видов Cyperaceae и 5 видов Juncaceae (Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. <http://www.plantarium.ru>; ФГБНУ «Центральная научная сельскохозяйственная библиотека». <http://www.cnshb.ru>) (Приложение, табл. 3). Растения собраны в Гатчинском районе Ленинградской обл. Образцы были выкопаны вместе с комом грунта и пересажены в вегетационные сосуды в день сбора. Для опытов использовали молодые растения. В качестве контроля использовали пшеницу сорта Ленинградская 6 в фазе кущения. Все опыты проведены в крытых помещениях, где поддерживались условия, близкие к естественным. Опыты проводили в течение двух лет. В первый год исследований такие виды, как *Carex digitata*, *C. elongate*, *C. flacca*, *C. sylvatica*, *Juncus compressus*, *J. effusus*, *Luzula multiflora*, *L. pilosa* находились в фазе цветения. Каждое растение заселяли 20 эмигрантами тли из 20 клонов, питавшихся на *P. avium*, и изолировали. В связи с тем, что была возможность работать только с одним растением каждого вида, число повторностей в опытах было ограничено. Благоприятность того или иного вида растений для развития тли оценивали путем ранжирования на 3 группы по ИБ, как и в других опытах, согласно числовым значениям показателей. Благоприятному развитию тли соответствовали следующие показатели: низкая смертность эмигрантов, большее количество потомков через 9 дней после заселения растений эмигрантами, более короткий период от рождения до начала репродукции, более высокая потенциальная плодовитость, более высокое количество потомков через месяц после заселения растений эмигрантами. При определении потенциальной плодовитости бескрылых летних виргинопар (n=20) тлей вскрывали в физиологическом растворе и

подсчитывали количество эмбрионов. Период до начала репродукции определяли не менее, чем у 15 особей. При учете этих двух показателей использовали самок первого поколения, развивавшегося на изучаемых образцах растений. Во второй год исследований каждый вид осоки или ситника был представлен двумя растениями. Одно из них заселяли эмигрантами с черемухи, и тли там развивались до осени в условиях изоляции садками. На данных растениях отмечали топическое распределение особей. В конце августа в каждый такой сосуд с образцом растения помещали свежие побеги черемухи, на которых регистрировали появление овипар и самцов, завершающих цикл развития тли. На второе растение каждого образца помещали по 3 молодые бескрылые самки 3-го поколения, пересаженных из материнских колоний на первом растении соответствующего вида. Затем проводили учеты численности и состава потомства самок через 14 суток после переселения. В период данного опыта в фазе цветения находились *C. elongata*, *C. flacca*, *C. sylvatica*, *J. effusus*, *J. filiformis*, *L. multiflora*, *S. sylvaticus*.

Определение видовой принадлежности осок и ситников, а также консультации по их выращиванию проведены сотрудником Ботанического сада БИН РАН канд. биол. н. Ефимовым П.Г.

Изучение развития клонов *Rhopalosiphum padi*, обитающих на Северо-Западе РФ

Развитие онтогенетических морф 9 клонов *Rh. padi* изучали в течение жизненного цикла тли. Клоны отбирали на 9 удаленных друг от друга деревьях черемухи в Павловске, Пушкине и Коммунаре. Клоны размещали в отдельных помещениях. Побеги с яйцами отобранных клонов изолировали. Учеты показателей развития основательниц и эмигрантов проводили через день, бескрылых и крылатых летних морф – ежедневно. Потомство основательниц подсчитывали и удаляли до 5 мая. Далее трехдневные колонии потомков каждой из них изолировали и проводили наблюдения за сроками развития личинок и появления имаго эмигрантов.

В качестве вторичного хозяина использовали пшеницу сорта Ленинградская 6 в фазе кущения (10 растений/сосуд). Эмигрантов, бескрылых и крылатых летних вивипар воспитывали по одной в сосуде под садком. Определяли параметры развития у 6 эмигрантов, 10 бескрылых и 10 крылатых вивипар, а также потенциальную

плодовитость у 20 гинопар в каждом излучавшемся клоне. Единовременно заселяли по 27 сосудов. При подсчете реализованной плодовитости потомство особей ежедневно удаляли. Изучение развития и поведения осенних поколений (гинопар, овипар и самцов) проводили в сосудах с клонами, изначально заселенными тремя личинками 1 возраста из каждого клона. К началу появления ремигрантов колонии тлей были уже многочисленными. В этот период в сосуды с пшеницей и тлями ежедневно помещали свежие побеги черемухи и подсчитывали количество гинопар и самцов, переместившихся на них с пшеницы без дальнего полета (ближние мигранты), а также овипар. Садками со скопившимися сверху особями покрывали другие сосуды со всходами пшеницы без тлей. На следующий день учитывали особей на злаке – расселительниц и потомство. Особей на садке рассматривали в качестве ремигрантов с мотивацией дальнего полета. Среди них подсчитывали количество гинопар и самцов. Сроки появления ремигрантов и яиц в природе фиксировали на основе ежедневного осмотра 5-7 растений черемухи, произрастающих на территории ВИЗР и Павловской опытной станции ВИР. Степень благоприятности условий развития для основательниц, эмигрантов, бескрылых и крылатых вивипар оценивали по таким показателям, как продолжительность периодов до начала репродукции, собственно репродукции и жизни, начальная и реализованная плодовитость; для осеннего поколения – по потенциальной плодовитости гинопар, количества гинопар, овипар и самцов и уровню их миграционной активности.

На основании индексов успешности (ИУ) методом "суммы мест" определяли группу успешности развития клона (успешная, среднеуспешная, неуспешная) в различные периоды онтогенеза популяции, а также в комплексе за весь жизненный цикл. Для такой оценки использовали также метод профилей, при котором сравниваются отклонения средних значений признаков и ИУ от стандарта (нормированные в стандартных отклонениях/дисперсиях стандартного образца). В качестве стандарта используются средние значения признаков и ИУ по всем клонам (Методические рекомендации..., 1980).

С целью выявления "смешанных" клонов, т.е. способных к длительному партеногенезу в популяциях *Rh. padi*, *M. dirhodum* и *S. avenae*, поступали следующим

образом. В сосуды с пшеницей и колониями отдельных клонов гетероцидных видов помещали побеги первичных хозяев и фиксировали начало появления обоеполого поколения. После снижения температур ниже пороговых значений клоны переносили в лабораторию и отмечали те, у которых продолжался партеногенез после окончания ремиграции и далее.

Оценка численности и состава потомства у летних морф в клонах *Rhopalosiphum padi*

Наблюдения за численностью и изменениями в составе потомства проводили в 2-х сериях опытов. В первой серии изучали численность и состав потомства и эмигрантов первых генераций, бескрылых и крылатых летних вивипар у 10 клонов *Rh. padi*. Для этого из каждого клона в 10 сосудов со всходами пшеницы сорта Ленинградская 6 подсеяли по 1-ой не начавшей репродукцию самке. Растения ежедневно заселяли самками из 3-4 клонов (аналогично для всех морф). Численность и состав потомства особей определяли через 14 дней начальной репродукции самок. Во второй серии опытов было проведено сравнительное изучение численности и состава потомства у одной и той же морфы (эмигрантов) различных генераций и клонов *Rh. padi* по той же схеме. Использовали эмигрантов из 5 клонов.

Сравнительное изучение клонового состава *Rhopalosiphum padi*, *Metopolophium dirhodum* и *Sitobion avenae*

Клоны тлей собирали в районах Санкт-Петербурга (Пушкин, Павловск) и Ленинградской обл. (Коммунар, Меньково, Белогорка) на посевах зерновых культур. Изучение развития клонов, представленных бескрылыми летними вивипарами проводили одновременно у трех видов тлей дважды: в июле и августе: *Rh. padi* – 5 клонов; *M. dirhodum* – 9 клонов; *S. avenae* – 19 клонов. Схема опытов была аналогична предыдущим: по 1 самке помещали в изолированный сосуд со всходами пшеницы сорта Ленинградская 6. Определяли численность и состав потомства за 14 начальных дней репродукции. Для выявления периода от рождения до начала репродукции в сосуде оставляли однодневное потомство особей каждого вида тли и наблюдали начало репродукции.

2.2.2. Модельные опыты

Моделирование массового размножения *Rhopalosiphum padi* на посеве яровой пшеницы

Массовое размножения *Rh. padi* моделировали на 15 образцах пшеницы (табл. 1 – №№ 1, 3, 6, 9, 10, 11, 13, 15, 22, 29, 31, 31, 33, 35 и 36). Для посева был оборудован домик (14.0×3.0×2.4 м), обтянутый спанбондом. Каждый образец был высеян по методике ВИР. Образцы Ленинградская 6, Дельфи 400, Омская 34, Амфидиплоид 219, кат. ВИР 6411 высевали в 3-х повторностях, АС Nanda и Алтайский простор – в 2-х. В фазе кущения растения были в массе (не менее 10 особей на растение) заселены тлями путем стряхивания эмигрантов, скопившихся в садках, бывших на черемухе. Учеты плотности тлей (в расчете числа особей на 1 стебель) проводили на 5 последовательных этапах органогенеза пшеницы, начиная с IV-V этапа и вплоть до гибели растений. Отмечали устойчивость к полеганию, долю стебля, покрытого влагилицем листьев, плотность прилегания лигулы. Устойчивость к полеганию оценивали согласно лабораторно-полевому методу (Методические указания ..., 2009). Для этого у отобранных растений (n=20) измеряли высоту стебля (В) и диаметр среднего междоузлия (d). У сортов, устойчивых к полеганию, значения показателя $K=V/d$ находятся в пределах 190-300, у неустойчивых – ближе к 500. Контролем в опыте служил аналогичный удаленный посев в домике без тлей

Изучение органотропности *Rhopalosiphum padi* при заселении и колонизации образцов яровой пшеницы на различных этапах органогенеза растений

Во всех нижеследующих опытах растения выращивали в сосудах объемом 310 мл по 10 растений в каждом.

Распределение *Rh. padi* изучали на 15 образцах пшеницы. Опыты проводили в четырех вариантах в зависимости от этапа органогенеза растений: на II-III-м; III-IV; VI-VII и VIII этапах. В случае 3-го и 4-го варианта учетов, когда растения были уже высокие, садки были изготовлены на специальном металлическом каркасе, внутри которого тли могли свободно перемещаться и выбирать места для колонизации.

В 1-ом; 2-ом и 4-ом вариантах в сосуды с 10-ю растениями того или иного образца выпускали по 30-35 крылатых самок. В 1-ом и 2-м варианте они были представлены эмигрантами, в 4-м – летними крылатыми виргинопарами

(расселительницами). В 3-м варианте образцы заселяли 10-ю летними бескрылыми виргинопарами. Насекомых для расселения собирали в пластмассовые сосуды, которые сразу после сбора помещали под изоляторы. Через 14 дней после выпуска насекомых проводили учет распределения тлей, включая личинок, на всех органах растений, в том числе и на жилках листовых пластинок. Заселение и учеты на всех образцах растений осуществляли в течение одного – двух дней.

Изучение органотропности *Sitobion avenae* на различных образцах яровой пшеницы

Изучение распределения крылатых летних вивипар *S. avenae* проводили на тех же образцах пшеницы в период VI этапа органогенеза, когда тли заселяют посевы яровой мягкой пшеницы на Северо-Западе РФ. Образцы пшеницы выращивали аналогично предыдущему опыту. Каждый образец заселяли 3-мя одновозрастными самками и накрывали изоляторами на каркасе. Через 2 недели проводили учет распределения тлей на растениях.

Изучение вредоносности трех видов злаковых тлей при питании на различных образцах кормовых растений в условиях модельных опытов

Оценка вредоносности *Rh. padi* на черемухе.

В период массового развития тлей маркировали по 30 заселенных и незаселенных соцветий *P. avium*. После созревания отмечали количество ягод в кистях и массу ягоды (Программа..., 1999).

Сравнительная характеристика снижения роста у образцов пшеницы при питании различных видов злаковых тлей

Все растения заселяли в фазу всходов одновременно. В каждый сосуд с 10 растениями помещали по 5 бескрылых самок из 5 клонов одного вида тли (ЭПВ 0,5-1 экз./растение при 50% заселенности растений). Образцы Ленинградская 6, Дельфи 400, Омская 34, Амфидиплоид 219 были заселены *Rh. padi*, Ленинградская 6, Дельфи 400, Амфидиплоид 219, АС Nanda и кат. ВИР 6411 – *M. dirhodum* и *S. avenae*. Для каждого образца пшеницы и вида тли использовали по 5 сосудов. По три сосуда с растениями каждого образца служили контролем. Все сосуды накрывали изоляторами. Оценку высоты стеблей проводили дважды – через 9 и 30 дней после заселения тлями.

Высоту стебля измеряли от поверхности почвы до места отгиба верхнего листа у контрольных и опытных растений одновременно.

Образцы Ленинградская 6 и Дельфи 400 на VIII этапе органогенеза заселяли отдельно *Rh. padi*, *M. dirhodum* или *S. avenae* (10 особей тлей на стебель) и изолировали. Количество повторностей соответствовало предыдущему опыту (5 опытных, 3 контрольных). После созревания растений подсчитывали число зерновок в колосе ($n=25$) и определяли массу 1000 зерен без пересчета на сухое вещество (Мережко и др., 1999).

Оценка вредоносности *Rh. padi* при повреждении пшеницы на различных этапах органогенеза

В первом варианте опыта в сосуды с Ленинградской 6 (5 сосудов) и Дельфи 400 (5 сосудов) в фазе всходов (2 листа) помещали по 5 бескрылых самок *Rh. padi* из одного клона. Для контроля также использовалось по 5 сосудов каждого образца пшеницы. После выхода 4 листа изоляторы снимали, а тлей удаляли с растений. Измеряли высоту стебля на VIII, X, XII этапах органогенеза в контроле и опыте, куститость (среднее число стеблей на одно растение), количество колосков и зерновок в колосе и массу 1000 зерен без пересчета на сухое вещество (Мережко и др., 1999).

Во втором варианте опыта 7 образцов пшеницы (Ленинградская 6, Дельфи 400, Омская 34, Амфидиплоид 219, AC Nanda, кат. ВИР 6411, кат. ВИР 65548), по 5 сосудов каждого заселяли в фазе стеблевания (VI-VII этапы органогенеза) 10-ю особями тлей на стебель. До заселения растения произрастали в поле, затем были пересажены в сосуды и принесены в теплицу. Для контроля каждый из образцов пшеницы выращивался в 3-х сосудах. Для учета количества колосков и зерновок отбирали по 20-25 колосьев в каждой повторности (Пополнение, сохранение..., 1999). Отмечали щуплость зерновок, наличие череззерницы и пустоколосости.

2.2.3. Лабораторные исследования

Изучение анатомо-морфологической структуры листьев и колосковых чешуй 4-х образцов яровой пшеницы

Работы были проведены в лаборатории анатомии и морфологии растений БИН РАН под руководством к.б.н. Вознесенской Е.В. В исследованиях использовалось оборудование отделения трансмиссионной микроскопии ЦКП БИН РАН.

Материал для исследований собирали в поле, не менее, чем с 10 растений каждого сорта, в период прохождения фаз цветения и молочной спелости. Использовали флаговые листья и колосковые чешуи следующих образцов яровой пшеницы: кат. 6411, Амфидиплоид 219, Дельфи 400, Ленинградская 6. В каждом варианте опыта анализировали не менее 50 срезов фрагментов средней части листовой пластинки. Работу проводили по общепринятым методам гистологических исследований на автоматическом ультрамикротоме EM UC6 (Leica Microsystems) (Паушева, 1988; Прозина, 1960; Барыкина и др., 2004; Glauert, 1980).

Исследуемый материал фиксировали в глутаре (2% параформальдегид, 2.5 % глутаральдегид; 0,05М фосфатный буфер с pH 7,4), затем промывали буферной смесью (0,1М фосфатный pH 7,4). Обезвоживание осуществлялось путем последовательной проводки через серию спиртов (30°, 70°, 85°, 96°, 100°), смесь спирт:ацетон (в соотношении 1:1) и ацетон (100°). Для пропитки материала смолой образцы проводили через смеси эпоновых смол с ацетоном в возрастающей концентрации (1:9, 2:8, 3:7, 4:6, 5:5 по 30 мин.-1 час), а затем заливали в резиновые формочки и оставляли на 2-3 дня в эксикаторе для выпаривания оставшегося ацетона. Затем формы ставили в термостат при $t=60^{\circ}$ на 20-30 мин., после этого материал в формах ориентировали и держали в термостате 2-3 дня до затвердения смолы. При подготовке материала для работы на ультрамикротоме EM UC6 из формы доставали блок с образцом, заключенным в смолу, и под лупой (Carl Zeiss) затачивали его в форме пирамиды максимально близко к исследуемому материалу, подрезая лишние края. Для получения срезов изготавливали стеклянные ножи из специального стекла (фирмы LKB) на приборе для изготовления стеклянных ножей Knife Maker KMR 2 (Leica Microsystems). Для изготовления срезов блок устанавливали в специальный держатель на автоматическом ультрамикротоме EM UC6 (Leica Microsystems). Перед началом резки задавали толщину среза и скорость работы микротомы. Полученные срезы при помощи специальной петельки или реснички помещали на предметное

стекло, прогревали на плитке при $t=80^{\circ}$ до выпаривания дистиллята для дополнительного расправления срезов, окрашивали 1% толуидиновым синим на буре (1% тетраборат Na), промывали дистиллятом, снова высушивали, капали иммерсионным маслом и накрывали покровным стеклом. Полученные препараты исследовали и фотографировали с помощью универсального биологического моторизованного флуоресцентного микроскопа Axio Scope A1 (Zeiss) с камерой Axio Cam MRc5 (Zeiss).

Определение длины стилетов трех видов злаковых тлей

Для изготовления препаратов тлей была использована жидкость Фора-Берлезе. На предметное стекло наносилти стеклянной палочкой каплю жидкости, помещали туда тлю и нагревали на пламени спиртовки, не допуская кипения смеси. Для лучшего пропитывания тела тли жидкостью, делали несколько проколов иглой в области брюшка насекомого. Препарат накрывали покровным стеклом, выгоняя пузырьки воздуха (Булыгинская, 2001). Для каждого вида было изготовлено по 20 препаратов.

Глава 3. Особенности структурно-функциональной организации популяций *Rhopalosiphum padi*, *Sitobion avenae* и *Metopolophium dirhodum* на Северо-Западе РФ.

Разнообразие адаптаций видов может быть скрыто и не проявляться до соответствующих изменений среды обитания или питания (Лекавичус, 2018; Aphids on the world's plants. An online identification and information guide. <http://www.aphidsonworldsplants.info>). Такие скрытые резервы у тлей, сформированные на первичных хозяевах в процессе эволюции, входят в состав общепопуляционных и могут быть "неожиданно" востребованы при смене жизненных обстоятельств и привести к увеличению их вредоносности. Большинство исследований по биологии злаковых тлей сделаны в летние месяцы, поэтому нет полных представлений о закономерностях, определяющих взаимосвязи в системе "тли – первичный хозяин – вторичный хозяин". Отсюда возникает необходимость изучения развития гетероцийных видов тлей, вредящих на первичных и вторичных хозяевах в едином ряду поколений.

3.1. Особенности развития *Rhopalosiphum padi* на первичных хозяевах с различными морфо-физиологическими характеристиками

Для *Rh. padi* черемуха – первичный и филогенетически более древний хозяин, чем травянистые растения. Дифференциальные отношения *Rh. padi* с первичными хозяевами до сих пор подробно не изучались.

В течение нескольких лет мы проводили поиски ремигрантов и яиц *Rh. padi* на 7-ми образцах черемухи, произрастающих на территории Ботанического сада в СПб – *P. avium*, *P. avium* × *P. virginiana*, *P. virginiana*, *P. serotina* (Ehrh.) Agardh. (поздняя), *P. Maackii* (Rupr) (медвежья) и *P. ssiori* (Fr. Schmidt) C.K. Scneid. (айнская). Все эти виды используются в озеленении. Гинопары и овипары были обнаружены ежегодно в начале сентября на растениях всех видов кроме *P. Maackii*. Однако яйца и выжившие личинки найдены на *P. avium*, *P. virginiana*, *P. avium* × *P. virginiana* (Гандрабур, 2019).

Помимо *Rh. padi* на листьях *P. avium* часто появлялись гинопары и даже овипары сливово-тростниковой *Hyalopterus pruni* Geoffr. и свидиново-злаковой *Anoecia corni* Fabr. тлей, для которых черемуха не является хозяином. Овипары этих видов не выживали на черемухе (Верещагина, Гандрабур, 2017а). Характеристика модельных образцов черемухи представлена в таблице (Приложение, табл. 4).

Прогноз развития *Rh. padi* на предстоящий вегетационный сезон делают на основании учета численности яиц тли на первичном хозяине. Считается, что при наличии 6-7 яиц на 10 почек черемухи, в нашем регионе может произойти вспышка массового размножения вредителя на зерновых культурах (Берим, 2002; Ежегодный справочник агронома, 2018). Мы провели наблюдения за сроками появления осенних поколений и откладкой яиц у *Rh. padi*. Наиболее раннее появление гинопар отмечено 21-31.08 в 2012, 2015 и 2016 гг. Самцы, как правило, начинали появляться в сентябре (4.09 – 28.09), когда созревали первые овипары. Овипары откладывали яйца у почек или в складках коры на стыке побегов, начиная со второй половины сентября, и до конца листопада, при отсутствии сильных заморозков – еще несколько дней после его окончания. Наиболее поздний листопад (6.11) наблюдался в 2011 г. В связи с этим количество заселенных почек и численность яиц весной 2012 г. оказались наиболее высокими за все годы наблюдений (рис. 2). В результате холодной и ветреной погоды

в конце октября 2012-го и в конце сентября 2013-го гг. овипары в массе погибли вместе с упавшими листьями, не успевая отложить яйца, из-за чего плотности яиц весной 2013 г. и 2014 г. снизились. В последующие годы листопад заканчивался раньше, не позже 26.10, и плотность яиц в целом была ниже. Обилие пауков (до 20 особей на 100 побегов) и масштабная застройка мест произрастания злаковых растений также могли способствовать снижению численности ремигрантов в 2014 г. и плотности яиц при весенних учетах в 2015 г. (рис.2).

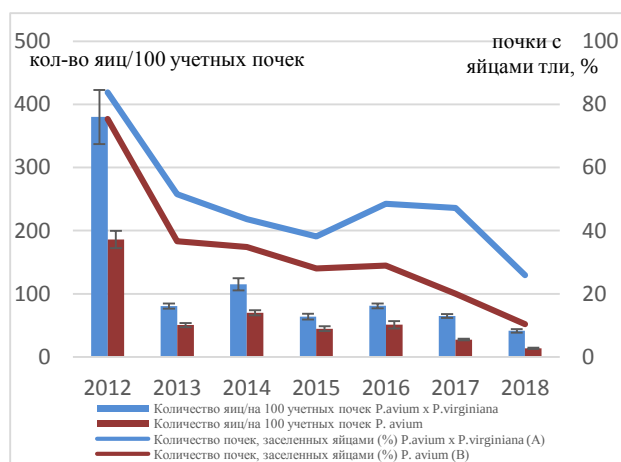
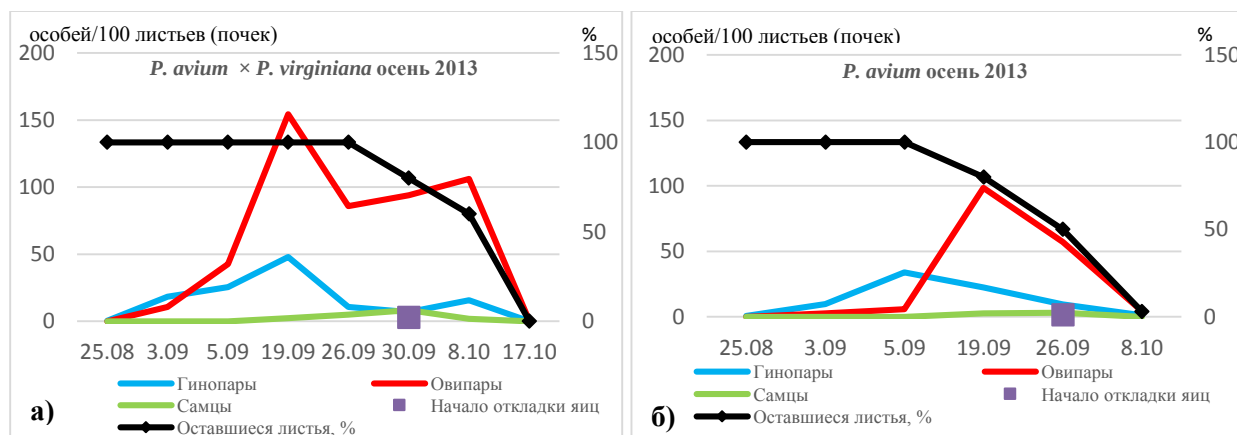


Рис. 2. Вариации заселенности почек яйцами *Rh. padi* (L.) на модельных образцах черемухи, произрастающих на территории ВИЗР

Изменения численности осенних морф *Rh. padi* на модельных образцах черемухи были выявлены в 2013, 2017 и 2018 гг. (рис. 3 а-е).



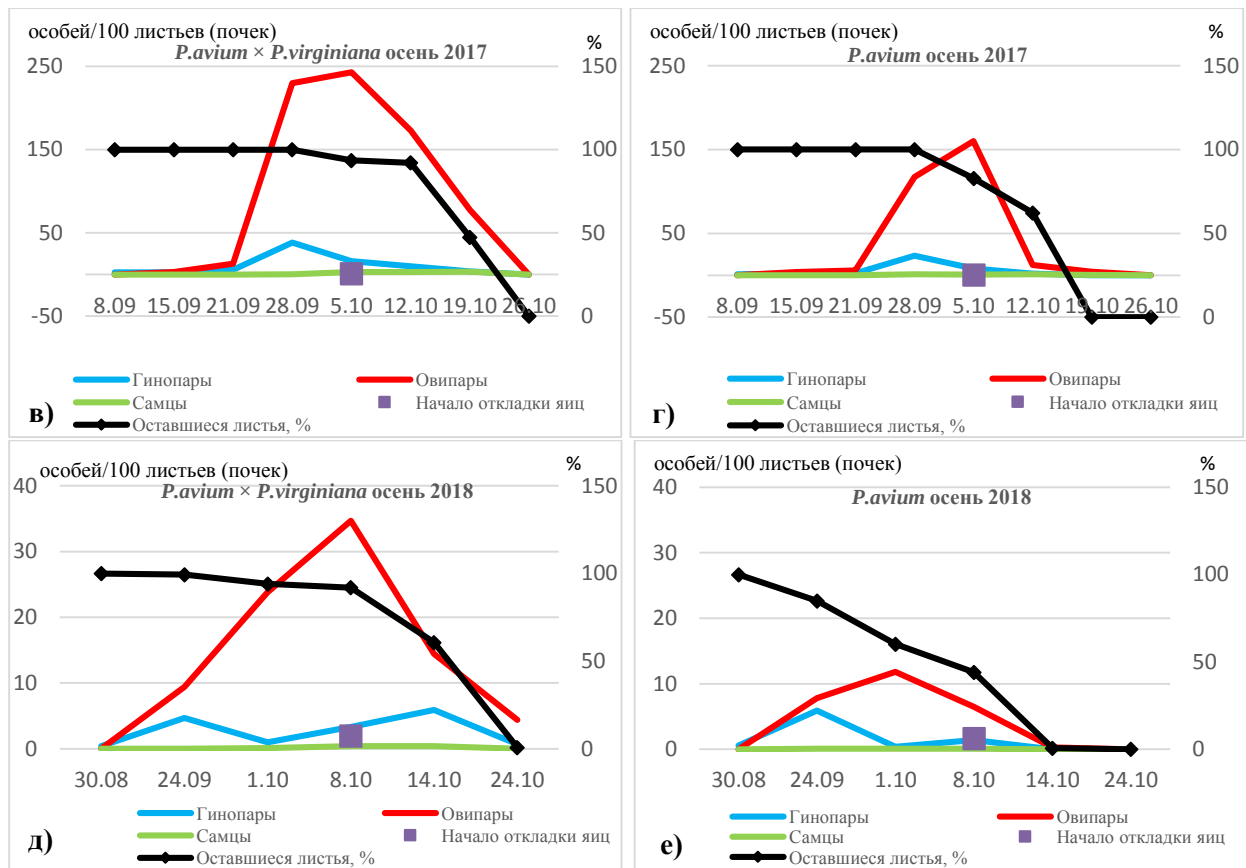


Рис. 3. Изменения численности осенних морф *Rh. padi* на модельных образцах черемухи в 2013 (а, б), 2017 (в, г) и 2018 г. (д, е)

Полученные результаты иллюстрируют особенности ремиграции и откладки яиц *Rh. padi* и позволяют сравнить образцы между собой и в различные годы. Численность осенних поколений на *P. avium* × *P. virginiana* превышала таковую на *P. avium* в течение 3-х лет, и это показывает, что гибридная черемуха более привлекательна для ремигрантов *Rh. padi*, чему, возможно способствуют ее крупные листья (Приложение табл. 4). На примере *P. avium* × *P. virginiana* заметно, что пики численности гинопар, а затем овипар следовали друг за другом с интервалом приблизительно в неделю (рис. 3 б, г, е). На графиках хорошо заметна зависимость изменений численности тлей от погодных условий (Справочно-информационный портал "Погода и климат". <http://www.pogodaiklimat.ru>; Приложение табл. 2б) и сроков листопада в различные годы. В 2013 г. осень была продолжительная и теплая (средняя температура за сентябрь-октябрь составила +9.7°C), длительных периодов низких температур не было до конца ноября, сумма осадков за два месяца составила 93% от нормы. Однако снижение температур ниже порога развития тлей и сильный ветер в

период 25.09-2.10, а затем повышение температуры 3-11.10 до +6.2-11.7°C, как уже указывалось, вызвало колебания в численности тлей, особенно выраженные на *P. avium* × *P. virginiana*, где оставалось больше листьев (рис. 3 а, б) и количество яиц оказалось гораздо меньше ожидаемого. Осень 2017 г. (сентябрь-октябрь) характеризовалась холодной ($t_{cp.}=+9.1^{\circ}\text{C}$) и дождливой погодой (сумма осадков в среднем составила 130.5% от нормы). Несмотря на высокую плотность овипар, численность яиц оказалась довольно низкой, возможно, из-за трудностей перелётов и спаривания в плохую погоду. Осень 2018 г. была наиболее теплой ($t_{cp.}=+11.0^{\circ}$) и сухой (сумма осадков в среднем составила 66.5% от нормы) (Справочно-информационный портал "Погода и климат". <http://www.pogodaiklimat.ru>; Приложение табл. 2б), однако, перепады температур в конце сентября 2018 г. ускорили листопад, особенно на *P. avium* и снизили численность гинопар и овипар на обоих образцах черемухи (рис. 3 д, е). Процент заселенных почек и численность яиц на *P. avium* × *P. virginiana* были выше, чем на *P. avium* на протяжении всех лет исследований (рис. 2) (Gandrabor, 2015; Верещагина, Гандрабур, 2016 а). Как нами было показано, численность яиц зависит от расположения и формы почек на побегах: у прилегающих к побегу почек *P. avium* × *P. virginiana* тли охотнее откладывали яйца, чем у отстающих от побега почек *P. avium* (Гандрабур, 2016; Gandrabor, Vereschagina, 2017). Более высокой численности тли способствовали также более поздние (на 5-9 дней) сроки опадения листьев на *P. avium* × *P. virginiana* и, как следствие, увеличение продолжительности откладки яиц. Критическим моментом для откладки и численности яиц тлей можно считать сроки опадения листвы (органогенетический барьер), определяемые генетическими особенностями образцов и погодными условиями.

Установлена достоверная корреляция между среднесуточными температурами за октябрь, когда происходит листопад, и количеством яиц на *P. avium* (рис. 4).

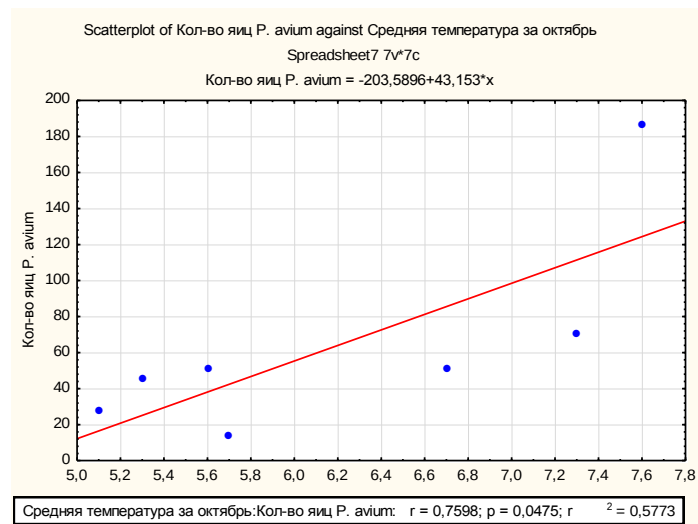


Рис. 4. Корреляция между среднесуточными температурами за октябрь и плотностью яиц/100 учетных побегов на *P. avium*

Как правило, в течение зимы яйца тлей лучше сохраняются у прилегающих к побегу почек (рис. 5).

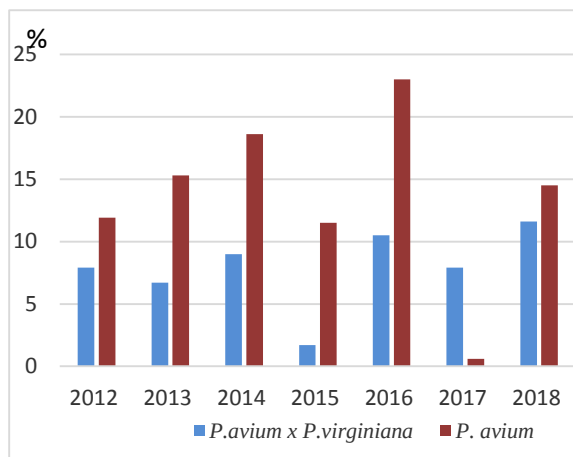


Рис. 5 Вариация (%) гибели яиц *Rh. padi* (L.), до выхода основательниц на модельных образцах черемухи, произрастающих на территории ВИЗР

Однако при обильных осадках – в марте 2014 г. они составили 103%, а весной 2017 г. 277% от нормы (Справочно-информационный портал "Погода и климат". <http://www.pogodaiklimat.ru>) – у прилегающих почек яиц погибало больше, в частности, из-за застоя воды и вымокания (рис. 5, Приложение, рис. 1). Тем не менее, за все годы исследований не выявлено достоверной корреляционной зависимости между суммой осадков за октябрь и плотностью яиц на обоих образцах черемухи (на *P. avium* × *P. virginiana* $r=0.52$ при $p=0.22$; на *P. avium* $r=0.26$ при $p=0.55$).

Дальнейшее развитие яиц в значительной степени зависит от сопряженности развития личинок основательниц, а далее – фундатригенных поколений с растением-

хозяином (Верещагина, Гандрабур, 2017б). Известно, что фенофазы у *P. virginiana* (L.) Mill. наступают позже, чем у *P. avium* (Симагин, Локтева, 2015). Пороговой температурой развития для *P. virginiana* считается +5.2°C, для *P. avium* – переход за 0°C (Кищенко, 2017). У гибридов *P. avium* × *P. virginiana* время наступления фаз развития колеблется в широких пределах (Анциферов, 2004). Пороговая температура для развития *Rh. padi* оценивается +4.5°C (Бокина, 2009). Результаты изучения сопряженности развития основных весенних морф *Rh. padi* и модельных образцов черемухи в течение 6 лет представлены в Приложении, табл. 5. Показано, что выход личинок основательниц из яиц происходит, когда появляются зеленые конусы и начинается распускание почек (I-IV этапы органогенеза), начало репродукции основательниц и нарастание численности колоний совпадает с фазой "белых бутонов" и началом цветения (VII – начало VIII этапов органогенеза). Численность тлей быстро увеличивается до начала отцветания, когда появляются первые эмигранты (VIII этап органогенеза). После отцветания черемухи эмиграция быстро заканчивается (конец-VIII – начало IX этапов органогенеза). Погодные, а также климатические изменения могут нарушать исторически сложившиеся отношения между растениями и тлями и изменять уровень вредоносности насекомых (Harrington et al., 2007). Часто это связано с тем, что насекомое быстрее реагирует на повышение температуры окружающей среды, чем растение. Нарушение сопряженности развития растения и тлей в период выхода личинок из яиц может стать критическим для дальнейшего формирования численности насекомых. Так произошло в 2014 г., когда температура воздуха в последнюю декаду марта превысила средние многолетние до 5.7°C (Справочно-информационный портал "Погода и климат". <http://www.pogodaiklimat.ru>) и личинки *Rh. padi* начали выходить из яиц за 10 дней до начала появления зеленых конусов на *P. avium* × *P. virginiana*. Из-за отсутствия питания и укрытия в этот период на образце погибло больше личинок (49.2%), чем на *P. avium* (29.6%), где почки в это время уже начали раскрываться (Рис. 6).

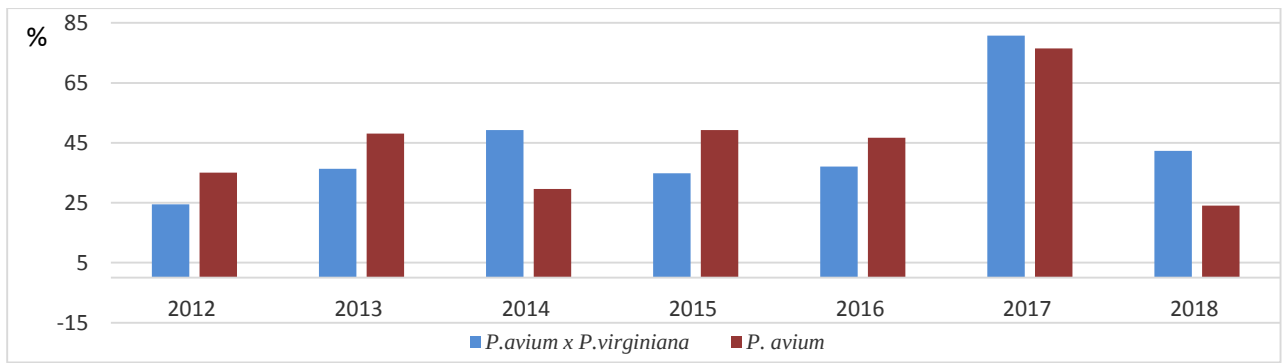


Рис. 6. Вариация гибели личинок младших возрастов *Rh. padi* (% от живых яиц) на модельных образцах черемухи

В 2017 г. на обоих образцах черемухи был изучен ход изменения численности популяции *Rh. padi* от выхода основательниц из яиц до окончания миграции (рис. 7). Весной 2017 г. личинки младших возрастов тли в массе погибали из-за плохой погоды (Приложение, табл. 2 а, б). В апреле этого года среднемесячные температуры оказались ниже средних многолетних на 2.3° , а количество осадков составило 277% от нормы (Справочно-информационный портал "Погода и климат". <http://www.pogodaiklimat.ru>). Численность личинок младших возрастов сократилась на 80.8% на *P. avium* × *P. virginiana* и на 76.5% на *P. avium*. В целом в 2017 г. из живых яиц дожило до имаго всего 6.1-6.4% основательниц. Аналогичная ситуация произошла в 2018 г., когда первая половина апреля сопровождалась регулярными ночными заморозками и низким количеством осадков (Справочно-информационный портал "Погода и климат". <http://www.pogodaiklimat.ru>; Прогноз и архив погоды. <http://weatherarchive.ru>). При этом на *P. avium* выжило 22.3%, на *P. avium* × *P. virginiana* 44.6% основательниц (рис. 6). Высокая и сильно варьирующая смертность основательниц в личиночном возрасте свидетельствует о необходимости уточнения прогноза численности *Rh. padi*, составленного на основании данных учетов зимующих яиц, оценками плотности основательниц в период начала их репродукции.

Различия в изменениях численности тлей вызываются не только смертностью яиц и личинок младших возрастов из-за погодных условий и нарушениями в сопряженности развития с хозяевами весной, но и дальнейшим развитием популяции (рис. 7).

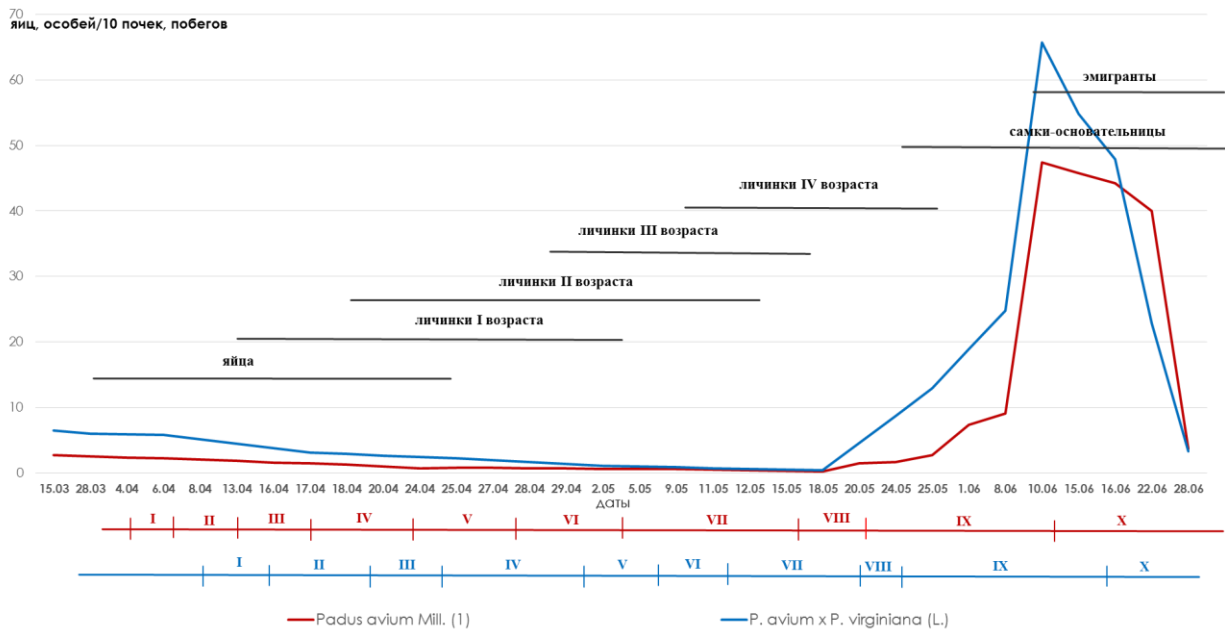


Рис. 7 Сезонные изменения численности *Rh. padi* при питании на первичном хозяине (2017 г.). Примечание: I-X – этапы органогенеза черемухи

В 2017 г. численность тлей достигла максимума 10.06, когда обычно эмиграция тлей уже закончена. В третьей декаде мая на *P. avium* тли перемещаются на соцветия, т. к. заканчивается быстрый рост листовых пластинок, начинается бутонизация и к соцветиям усиливается приток ассимилятов, что благоприятно для их развития. На *P. avium* × *P. virginiana* соцветий меньше, чем на *P. avium*, поэтому эмиграция тлей с гибрида проходила в большей степени с вегетативных побегов и менее плавно (рис. 7; Приложение, табл. 4).

Расселение эмигрантов *Rh. padi* тесно связано с заселением агробиоценозов и переносом вирусной инфекции (Williams, Dixon 2007; Бокина, 2009).

Известно, что появление крылатых тлей в воздухе зависит, как от их численности и скученности, так и от условий окружающей среды, необходимых для взлёта и полёта. Эти условия включают температуру, осадки, скорость ветра, фотопериод, качество растения-хозяина и представляют собой сложный комплекс, специфичный для вида и региона (Parry, 2013).

Метеорологические данные, характеризующие условия окружающей среды в регионе за 13 летний период исследований, включали температуру и осадки были взяты из Справочно-информационного портала "Погода и климат".

<http://www.pogodaiklimat.ru>. Некоторые метеорологические данные, особенно важные для анализа влияния погодных условий на полёт тлей, представлены в Приложении (Приложение в табл. 2 а, б).

Сроки и продолжительность эмиграции в условиях Северо-Запада были определены в течение 13 лет (рис. 8).

Нами показано, что лёт эмигрантов начинался, как правило, во второй половине мая и заканчивался во второй-третьей декадах июня.

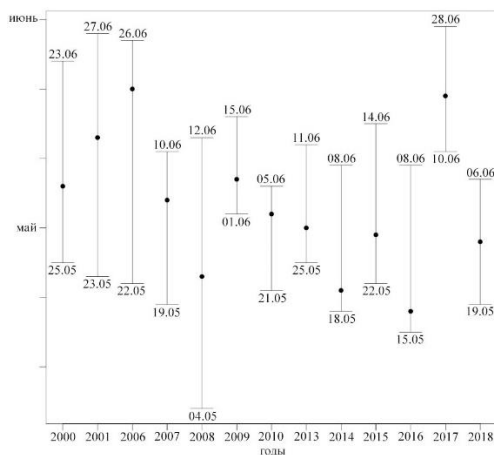


Рис. 8. Сроки лёта *Rh. padi* в условиях Северо-Запада РФ (г. Павловск, г. Пушкин, г. Коммунар)

Примечание: Точки обозначают даты начала массового лёта эмигрантов.

Раннему началу лёта *Rh. padi* в 2008 г. сопутствовала теплая и довольно сухая погода в апреле и мае (Приложение табл. 2 а, б). Среднемесячные температуры составили +7.1°C и +10.9°C при средних многолетних +4.4°C и +9.8°C соответственно. Количество осадков в апреле, хотя и составило 43.3 мм, но они в основном выпали во вторую декаду в течение 2-х дней (11 апреля – 16.9 мм и 14 апреля – 11.1 мм). В мае количество осадков составило 18.7 мм и было ниже нормы средних многолетних (38 мм). Перепады температур в Пушкине от -3-0°C в конце апреля (20, 21 и 23 числа) до +23°C 22 апреля и в начале мая также могли спровоцировать ранний лёт тлей. Лёт *Rh. padi* в 2008 г. был самым длительным (39 дней) за все годы наблюдений (рис. 8). Наиболее поздний и относительно короткий лёт эмигрантов *Rh. padi* в 2017 г (рис. 8) был вызван холодной погодой с большим количеством осадков, рекордным за последние 20 лет (Росгидромет. Северо-Западное УГМС. ФГБУ «Северо-Западное управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды». <http://www.meteo.nw.ru>; Gismeteo. <https://www.gismeteo.ru>). Замедленное развитие тлей сдерживало начало их эмиграции до наступления пика численности (рис.7 по

динамике численности в 2017 г.). Непродолжительный лёт тлей (15 дней) в 2009 г. и 2010 г. сопровождался дождливой погодой в этот период (53.6 мм и 48.9 мм осадков соответственно).

За годы исследований массовый лёт тлей обычно наблюдался ближе к середине периода лёта (рис. 8). Однако в 2014 г. и 2016 г. его сроки сместились, и он был отмечен уже через 2 дня после начала лёта (21 и 18 мая соответственно), хотя продолжительность лёта не была слишком короткой и составила 21 и 24 дня соответственно. Сильные ливневые дожди в третьей декаде мая в 2014 г. (Приложение табл. 2 а, б) сместили пик лёта ближе к его началу (рис. 8), видимо, из-за снижения численности летающих тлей. Обильные осадки во второй и третьей декаде апреля и очень сухая погода во второй и третьей декадах мая в 2016 г. повлияли на динамику численности тлей и, вероятно, стали причиной нетипичного положения пика лёта (рис. 8). В это время происходит выход основательниц из яиц и их развитие до имаго (Верещагина, Гандрабур, 2016 а).

Найдена достоверная отрицательная корреляция между суммой эффективных температур (СЭТ) за 2 и 3 декаду мая и 1 декаду июня и продолжительностью лёта *Rh. padi* (рис. 10) При этом нижний порог развития для *Rh. padi* составлял +4.5°C (Бокина, 2009). Статистически достоверных связей сроков начала лёта и его продолжительности для СЭТ в другие периоды и суммой осадков нами не обнаружены.

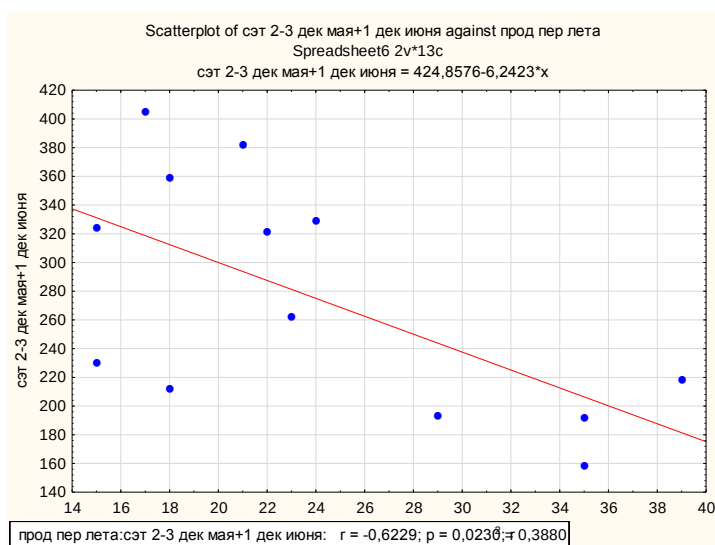


Рис. 9. Корреляция продолжительности лёта *Rh. padi* с СЭТ за вторую и третью декады мая и первую декаду июня (12 лет исследований).

W. Wikteliu (1984) одним из первых обратил внимание на отсутствие корреляции между весенними температурами и поимкой первых эмигрантов *Rh. padi* в ловушки. Он объяснял этот факт важным значением длительности периода до формирования скученности, необходимой для развития мигрирующих самок. В настоящее время известны и другие эндогенные и экзогенные факторы, связанные с индукцией крылового полиморфизма и полифенизма у одного и того же генотипа. Особенности появления первых эмигрантов у различных клонов расширяют представления о генетической детерминации влияния этих факторов на крылообразование у тлей. На черемухе развивается не более 4-х фундатригенных генераций тлей. Считается, что первые эмигранты могут появиться среди потомства первого или второго фундатригенного поколения *Rh. padi* в зависимости от плотности колоний: при высокой плотности раньше, при низкой – позже (Wikteliu, 1984; Glinwood, Pettersson, 2000). Допускается также, что эмигранты покидают черемуху, поскольку запахи от поврежденных листьев становятся для них репеллентными (Glinwood, Pettersson, 2000; Döring, 2014). Вероятно, это справедливо лишь для периода массового лёта, поскольку имеются данные, что первые эмигранты появляются у некоторых клонов уже среди начального (однодневного) потомства основательниц (Верещагина, 2017), когда "эффект скученности" или измененное в результате питания тлей качество листьев, на процесс крылообразования и взлёт эмигрантов еще не могут влиять. Основная масса эмигрантов была отмечена во 2-ой фундатригенной генерации.

Отмечают, что нижний порог лёта у тлей составляет 13-16°C (Irwin et al., 2007). У *Rh. padi* он зависит от времени сезона. Весной это 16-17°C, летом 13-14°C, осенью 9-10°C выше нуля (Wikteliu, 2009). Верхний порог лёта тлей, за редкими исключениями, составляет +31°C (Robert, 1987; Irwin et al., 2007).

Влияние осадков на полёт тлей еще изучено недостаточно, и об этом мало сведений в литературе (Parry, 2013). Известно, что осадки могут непосредственно влиять на рост популяций тлей и, следовательно, их расселение, и косвенно – путем изменений качества растений-хозяев и влияния на природных врагов или болезни (Alyokhin et al., 2011). Сильные дожди значительно снижают количество тлей,

оседающих на полях (Cocu et al., 2005; Kelm et al., 2009). Их воздействие может быть важным для взлёта и передвижения в воздухе. Однако, мы не обнаружили достоверной зависимости между суммой осадков в первой и второй декадах мая и сроками начала лёта эмигрантов *Rh.padi* и их суммой во вторую и третью декады мая и первую декаду июня и продолжительностью лёта.

В прохождении миграции у тлей также имеет значение ветреная погода. Отмечается, что скорость ветра более 2 м/с, препятствует лёту тлей (Дьяконов и др., 2005).

Тли летают только в светлое время суток. Пороги освещенности для видов тлей могут различаться, но обычно для взлёта тлям необходима освещенность в 1000 лк (Robert, 1987). Возможно, освещенность влияет на количество дневных пиков лёта тлей. Весной и летом в течение дня у них наблюдается бимодальное миграционное поведение (утром и вечером), осенью или на севере ареала – мономодальное из-за короткого светового периода (Irwin et al., 2007; Wikteliu, 2009; Kirchner et al., 2013).

Эмигранты в основном перелетают на посевы яровых зерновых культур, злаковых трав, а также других представителей сем. Роасеае и некоторых других семейств. Здесь развиваются бескрылые и крылатые летние партеногенетические поколения. После уборки яровых культур питавшиеся на них тли перелетают на культивируемые и дикорастущие травы, где продолжают размножаться до ремиграции и ухода на зимовку. Также мы наблюдали размножение панмиктической популяции *Rh. padi* на поросли гибридной черемухи в течение лета. Широко распространенная у нас черемуха обыкновенная поросли не образует (Симагин, Локтева, 2015).

Нарушения в сопряженности развития *Rh. padi* и первичного хозяина можно изобразить схематически (Приложение, рис. 2). Модель показывает, как относительный уровень фенологического развития зимнего хозяина (1 – *P. avium* × *P. virginiana* и 2 – *P. avium*) в различное время вегетационного сезона может влиять на численность *Rh. padi*.

В популяции *Rh. padi*, обитающей на Северо-Западе, были обнаружены так называемые "смешанные" клоны, способные как к партеногенезу и обоеполюму размножению, так и к длительному партеногенезу после окончания откладки яиц. В 2011 г. из 20 клонов такой был 1, в 2013 из 16-ти – 6, в 2014 из 20 – 3, в 2016 из 20-ти – 1. Последний клон партеногенетически размножался в течение 2-х лет. Продолжительная анголоциклия при благоприятных погодных условиях может изменить динамику численности и статус тли как вредителя.

Таким образом, развитие тлей зависит не только от непосредственного влияния абиотических факторов (температуры и фотопериода), но и от изменений в фенологии растения-хозяина. Влияние биотических факторов (энтомофагов) происходит на более высоких трофических уровнях и зависит от численности выжившей популяции (Ciss et al., 2014).

Таким образом, впервые проведено сравнительное изучение развития *Rh. padi* на первичных хозяевах с различными морфо-физиологическими характеристиками. Показано, что позднее начало вегетации, ранний листопад, отсутствие поросли, отстающие от побего почки, оптимальное соотношение генеративных и вегетативных почек, небольшие листовые пластинки способствуют снижению ее численности.

3.2. Специфика развития *Metopolophium dirhodum* на первичных хозяевах

В районе Санкт-Петербурга и его окрестностей *M. dirhodum* на посевах зерновых культур встречается ежегодно, хотя ее численность редко достигает значений, требующих проведения защитных мероприятий. Тем не менее, в 2017 г. она достигла ЭПВ (экономического порога вредоносности).

Взаимоотношения морф *M. dirhodum* с первичными хозяевами на Северо-Западе изучены плохо. В качестве первичных хозяев тли в различных странах указываются дикорастущие и культивируемые виды р. *Rosa*, включая *R. rugosa* и *R. canina* L. (Lubiarz, Cichocka, 2014). При маршрутных обследованиях мы не находили этот вид на первичном хозяине. Чтобы выяснить ситуацию, в середине сентября в большой сосуд с растением шиповника *R. canina* был помещен сосуд с пшеницей и *M. dirhodum*. На следующий день на побеге шиповника были обнаружены крылатые гинопары,

бескрылые имаго овипар, которые переползли с пшеницы на шиповник, крылатые самцы и яйца (рис. 10). Шиповник с яйцами успешно перезимовал на открытом воздухе. В 2018 г. личинки основательниц вышли из яиц 12-15.04. Самки-основательницы начали репродукцию 28-30.04 (рис. 10). Эмигранты появились 25.05 (рис. 10) в период начала цветения *R. canina* (23.05). Через несколько дней эмигранты улетели. На посевах яровой пшеницы (фаза выхода в трубку) тли были найдены в конце второй декады июня.

В 2018 г. в качестве кормовых растений были испытаны другие виды шиповника: *Rosa rugosa* Thub. и *Rosa glauca* Pourr. (S). Показано, что у 10 клонов *M. dirhodum* на пшенице развиваются не только гинопары и самцы, но и созревают многочисленные овипары, которые могут спариваться и откладывать яйца на пшенице. В то же время из 9 клонов *Rh. padi* лишь у одного было обнаружено 7 личинок овипар на пшенице, из которых одна отложила 1 яйцо (Верещагина, Гандрабур, 2016 а). Сходные результаты репродукции *Rh. padi* получены в Китае при $t=+12^{\circ}\text{C}$ и фотопериоде 8 часов (Peng, Qiao et al., 2017). Обнаруженная особенность свидетельствует о более низкой мотивированности ремигрантов *M. dirhodum* на дальний полёт в отличие от *Rh. padi*, у которой гинопары и самцы не остаются на вторичных хозяевах. Однако, если в сосуды с пшеницей поместить побеги шиповника, то тли быстро начинают на них мигрировать. Распределение тлей происходило в зависимости от вида шиповника. На протяжении всего опыта тли предпочитали заселять *R. glauca*, где размещались и откладывали яйца исключительно на листьях. На *R. rugosa* тли в значительной степени заселяли стебель, где откладывали яйца между шипами, у их основания или на вершине. В других местах яйца не были обнаружены. (рис. 11).



Рис. 10. Яйца и морфы *M. dirhodum* на *Rosa canina* L. и на *Triticum* spp.

Примечание: а) эмигрант; б) самец и овипара; в) яйца; г) основательница с потомством; д) гинопара; е) колония летних виргинопар на пшенице

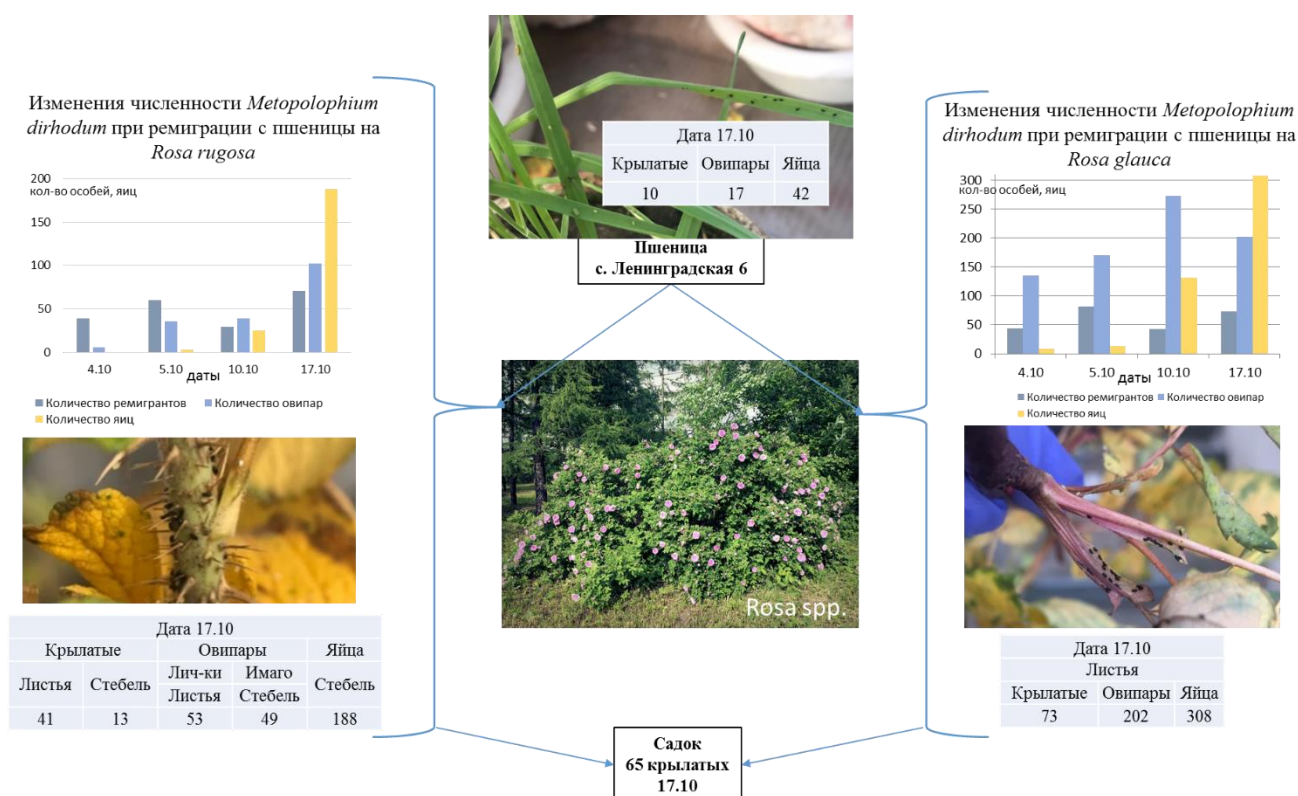


Рис. 11. Изменения численности *M. dirhodum* при ремиграции на виды р. *Rosa*

Первые яйца тли обнаружены 3.10 на листьях *R. glauca*, куда мигрировали имаго овипар с пшеницы, на *R. rugosa* – 5.10. Откладка яиц в опыте закончилась 17.10. Исследование развития *M. dirhodum* на шиповнике проводится в Польше, где она часто встречается в городских условиях (Kmieć, 2006; Krzyżanowski, 2017). Показано, что тля предпочитает питаться на *R. rugosa* и откладывает яйца за листовыми почками, между шипами, иногда на шипах, а также на коре побегов *R. canina* (Lubiarz, Cichocka, 2014). Следует отметить, что *R. rugosa* отличается более ранними сроками начала вегетации и повторным цветением, которое может продолжаться до опадения листьев (Евтухова, 2016) и, таким образом, растущие побеги, могут поддерживать развитие тлей в течение всего лета. О развитии осеннего поколения тли на пшенице эти авторы не сообщают (Евтухова, 2016; Lubiarz, Cichocka, 2014). Отмечено, что божьи коровки могут снижать численность яиц тлей на шиповнике (Lubiarz, Cichocka, 2014).

Если допустить возможность перезимовки яиц тли на вторичных хозяевах, то выживание вышедших из них личинок возможно только на первичном хозяине вследствие их узкой пищевой специализации (Мамонтова, 1973; Leather, Dixon, 1981).

Выживание яиц на опавших листьях шиповника также слишком маловероятно. В результате смертности яиц из-за нарушения отношений с хозяином, численность весенней популяции тли оказывается ниже.

Нами установлены первичные кормовые растения и места откладки яиц *M. dirhodum* на Северо-Западе. На *R. canina* и *R. rugosa* тли не только откладывают яйца, но и могут питаться весной до миграции. Впервые показана способность овипар тли в массе развиваться на вторичном хозяине и откладывать там яйца, что можно отметить в качестве критического момента для формирования численности популяции тли. Выявленные особенности развития *M. dirhodum* могут быть использованы для объяснения снижения численности ее популяций на Северо-Западе. Бесшипные образцы шиповника весной будут заселены тлями слабее, чем несущие шипы и имеющие опушенные побеги.

3.3. Особенности жизненного цикла *Sitobion avenae*

В период наших исследований первые немногочисленные колонии *S. avenae* отмечены на полях озимого тритикале в первую декаду мая. На посевах яровых культур тля появлялась в фазу выхода колоса в третьей декаде июня. Поскольку яйца тли в природных условиях найти достаточно сложно, чтобы установить сроки появления обоеполого поколения и яиц, были проведены модельные опыты. В колониях 24 клонов *S. avenae*, начиная с конца августа, проводили наблюдение появления яиц. До 1 октября яиц не было. Дублирующие сосуды с пшеницей и клонами тли были перенесены в лабораторию 1 октября после снижения среднесуточных температур ниже +10°C. Первые яйца появились на яровой пшенице в лаборатории 21.10 у 4-х клонов, 13.11 яйца найдены у 14 клонов, 1 клон погиб, 26.11 яйца были найдены в потомстве всех клонов на яровой и озимой пшенице (рис. 12).



Рис. 12. Осенние морфы *S. avenae*:

а – самец с овипарой; б, в – овипары с яйцами; г – гинопара

В начале марта два клона продолжали давать партеногенетическое потомство, остальные клоны оказались голоциклическими. Можно заключить, что миграция тли для зимовки на многолетние травы имеет факультативный характер. В вегетационных условиях, близких к открытому воздуху, небольшое количество яиц обнаружено лишь у одного из изучаемых клонов. Тли замерзли, так и не отложив яиц.

Специфика взаимоотношений трех изучаемых голоциклических видов злаковых тлей с кормовыми растениями в период смены хозяина и способа репродукции перед зимовкой отличались, как между гетероциийными видами, так и при сравнении с моноциийным. Большое значение при этом имеет листопадность зимних хозяев. Гетероциийные *Rh. padi* и *M. dirhodum* уходят на зимовку раньше, чем моноциийная *S. avenae*, т.к. у них первичные растения листопадные, и им необходимо переселиться и отложить яйца. У *S. avenae* обоеполое поколение требуется только для

откладки зимующих яиц, но не миграции. Она способна к репродукции на травах до вымерзания. Мотивированность *M. dirhodum* на перелёты между зимними и летними хозяевами оказалась ниже, чем у *Rh. padi*, что нашло свое выражение в способности овипар развиваться и откладывать яйца на вторичном хозяине в отличие от *Rh. padi*. Возможность развития обоеполого поколения, в том числе овипар, и откладка яиц на вторичных хозяевах служит примером экологической и трофической связи между первичными и вторичными кормовыми растениями.

Среди клонов *Rh. padi* и *S. avenae* были обнаружены "смешанные", способные, как к длительной анголоциклии, так и голоциклии. Все изучаемые клоны *M. dirhodum* оказались голоциклическими.

Изучение адаптированности тлей к разнообразию первичных и вторичных кормовых растений предполагает выявление генетического потенциала клонов, составляющих их популяции в определенных регионах.

3.4. Параметры развития клонов *Rhopalosiphum padi* на первичных и вторичных растениях-хозяевах в рамках единой трофической системы

Работа, предполагающая мониторинг состояния популяций тлей в агробиоценозах, поиск источников устойчивости растений, разведение тлей в качестве кормовой базы для энтомофагов нуждается в изучении клонового состава, в значительной степени определяющего ответную реакцию тлей на условия обитания.

Формирование численности голоциклических популяций тлей на вторичных хозяевах, в первую очередь на зерновых культурах, происходит на основе сложных трофических взаимоотношений комплекса перезимовавших клонов и составляющих их онтогенетических морф сначала на первичных хозяевах в случае гетероциклическости. У *Rh. padi* известно 7 основных морф – основательницы, эмигранты, крылатые и бескрылые летние вивипары, гинопары, самцы, овипары (рис. 13).

Каждая из морф появляется на определенном этапе жизненного цикла и адаптирована к выполнению функций, обеспечивающих успешное прохождение того или иного этапа. Успешнее выживают те клоны, у которых оптимизировано развитие всех морф в комплексе (Dixon, 2005).

Мы проследили развитие 9 клонов *Rh. padi* по ранее указанным показателям (см. раздел 2.2.1.6) составляющих их морф на протяжении вегетационного периода (Верещагина, Гандрабур, 2016а, 2017). Успешность развития клонов по индексу успешности (ИУ) в группах успешных (У), среднеуспешных (СУ) и неуспешных (НУ) оценивалась в зависимости от рангов успешности показателей у морф.

Показатели развития основательниц и эмигрантов представлены в Приложении (рис. 3, 4). Реализованная плодовитость и длительность репродукции у этих морф оказались наибольшими у одних и тех же клонов: 26, 38, 56 и 36. Было показано, что клоны 26 и 36, представленные основательницами на черемухе и эмигрантами, переселяющимися на вторичных хозяев, были успешными на обоих хозяевах, а клоны 48 и 44 – неуспешными. В отличие от крылатых (эмигрантов и расселительниц), у бескрылых морф (основательниц и летних виргинопар), выполняющих (в основном) функцию увеличения численности потомства, наблюдался более короткий период до начала репродукции, более длительный период репродукции и более высокая плодовитость (Приложение, рис. 3-5). ИУ клона в онтогенезе изменялся, так как параметры одноименных показателей развития у различных морф данного клона, по рангам успешности не совпадали. По некоторым показателям все морфы клона могли попасть в сходные группы успешности. Например, по показателю реализованной плодовитости все морфы клона 38 были более успешными, чем морфы клонов 44 и 67. Не у всех клонов наблюдались такие совпадения. Это может быть связано, как с индивидуальной изменчивостью, так и спецификой ответных реакции различных внутриклональных морф на окружающую среду. Тем не менее, морфы различных клонов в течение онтогенеза не переходили в противоположные группы успешности в течение онтогенеза популяции. Исключение составил клон 54, который переместился из группы "неуспешных" для эмигрантов в группу "успешных" для бескрылых и крылатых летних виргинопар (по показателям короткого периода до репродукции у крылатых виргинопар, высокой начальной скорости репродукции и



Рис. 13. Морфы *Rh. padi*: а – яйца; б – личинка основательницы; в – самка-основательница с фундатригенным поколением; г – фундатригенное поколение; д – эмигрантка; е – летняя бескрылая виргинопара; ж – колония с крылатой виргинопарой (расселительница); з – гинопара; и – самец и овипара; к – овипары

продолжительной жизни бескрылых виргинопар) и вновь в группу "неуспешных" для осенних поколений.

Первые гинопары, как в природных, так и в опытных условиях, появились в одно и то же время с некоторыми различиями между клонами. У клонов 44 и 48 – 22.08, у клонов 26 и 67 – 27.08, у остальных – 25.08. Последние гинопары в клонах отмечены в разное время: 2.09 у 56 клона, 15.09 у 67 клона, 10.11 – у 26 клона. У других клонов – в промежуточное время. Начало лёта самцов отмечено 22.09 при фотопериоде 12 час. 19 мин. и снижении дневных температур ниже +17°C. Первые самцы обнаружены у 48 и 56 клонов. Лёт самцов закончился 27.10 (54 клон) и 7.11 (67 клон). Учитывая продолжительность жизни овипар (19-47 суток), позднее появление самцов оправдано. Известно, что фенология лёта осенних морф *Rh. padi* может изменяться в зависимости от сочетания фотопериода и температур. В целом, выявлено 8 типов последовательностей появления морф в соответствии с режимом климатических и погодных условий (Austin et al., 1996).

Не только сроки лёта, но и соотношение численности осенних ремигрантов у клонов различались: доля гинопар составляла от 56.8% у клона 44 до 86.8% у клона 38. Межклональные различия в сроках появления и составе ремигрантов могут быть связаны с ответными реакциями морф на изменения окружающей среды.

Осенние ремигранты отличались по облигатности полёта. К облигатным были отнесены те, которые скапливались в верхней части садка, и, нуждаясь в дальнем полете, не приступали к воспроизводству. Факультативные, наоборот: гинопары рождали личинок, а самцы спаривались без дальнего полёта. Количество облигатных мигрантов у клонов различалось, и у гинопар составило – 29.3-69.6%, у самцов – 20.0-57.1% (Приложение, рис. 6).

Клоны существенно различались по потенциальной плодовитости гинопар (Приложение, рис. 6). Количество овипар, рожденных гинопарами в первый день репродукции у различных клонов, зависело не только от плодовитости гинопар, но и от их готовности к воспроизводству, а не миграции. Нами доказано, что сведения о неспособности гинопар гетероцидных видов Aphididae питаться на зимних хозяевах

(Dixon, Kundu, 1994) оказались ошибочными. Гинопары *Rh. padi* в течение трех недель питались и размножались на побегах черемухи.

На основании комплексной оценки успешности развития клонов *Rh. padi* по усредненным одноименным показателям весенних и летних морф, а также показателям осенних морф было выделено 3 успешных (26, 36, 38) и 4 неуспешных клона (67, 56, 54, 44) (Приложение, рис. 7) (Верещагина, Гандрабур, 2016а). Следует отметить, что клональный состав группы успешных клонов в весенний период совпал с итоговым.

В результате статистического анализа полученных материалов было показано, что по ИУ различных морф группы успешных и неуспешных клонов существенно различались только по показателям развития летних морф (Приложение, рис. 8в). У других морф выявлены существенные различия в параметрах лишь отдельных показателей развития. Для основательниц (весна) неуспешных клонов высокую диагностическую ценность имели показатели длительности периодов от рождения до начала репродукции и реализованной плодовитости (Приложение, рис. 8а), для эмигрантов неуспешных клонов – реализованной плодовитости (Приложение, рис. 8б), для крылатых и бескрылых виргинопар (лето) неуспешных клонов – четыре показателя (Приложение, рис. 8в), осенью – для неуспешных клонов – количество гинопар и самцов, а также мотивированности гинопар на дальний полет (Приложение, рис. 8г). По комплексной оценке, включая все морфы, эти две группы клонов существенно различались по ИУ, а также количеству потомков за первые 5 дней репродукции и показателю общей численности гинопар до окончания их лета (Приложение, рис. 9).

На основании этих и других опытов были выявлены нормы развития у 7 морф *Rh. padi*, обитающей на Северо-Западе (табл. 2).

Таблица 2. Демографические показатели ($X_{\min}$ - $X_{\max}$) морф *Rh. padi* при питании на благоприятных кормовых растениях в условиях Северо-Запада РФ

Морфа	Период до начала размножения, дни	Период размножения, дни	Продолжительность жизни, дни	Реализованная плодовитость, особи	Потенциальная плодовитость, эмбрионы
Основательницы	17-33	11-29	28-49	46-119	40-78
Эмигранты	9-15	10-28	19-52	17-55	9-26
Летние бескрылые вивипары	5.3-11	13-42	19-49	41-126	40-52
Летние крылатые вивипары	7-13	13-39	21-52	30-61	
Гинопары	13-14	10-25	24-38		5-18
Овипары	7-11	12-30	19-47	5-12	
Самцы	13-15				

Максимальные значения реализованной плодовитости отмечены у основательниц и летних бескрылых виргинопар, минимальная – у овипар. Максимальная продолжительность жизни и потенциальная плодовитость заметно ниже у гинопар, чем у весенних и летних морф. Сходные результаты были получены при изучении развития морф *Rh. padi* в Китае (Peng et al., 2017).

В природных условиях, когда особи часто погибают от различных воздействий, отсутствующих в модельных опытах (дождь, ветер, энтомофаги, болезни), наиболее успешными будут клоны, способные максимально увеличить свою численность в начале жизни. К ним относятся клоны с минимальным периодом до начала репродукции у морф и высокой начальной скоростью воспроизводства. Сроки выхода основательниц из яиц, сроки появления и продолжительность лёта эмигрантов и ремигрантов у различных клонов и их сопряженность с вегетацией хозяина также входят в состав комплекса факторов, влияющих на успешность клонов.

3.5. Особенности формирования потомства у летних морф в клонах

Rhopalosiphum padi, колонизирующих вторичные хозяева

Вторичные хозяева заселяются эмигрантами *Rh. padi*, потомство которых представляет собой бескрылых и крылатых летних партеногенетических виргинопар,

которые в свою очередь в течение лета воспроизводят дальнейшие поколения таких же летних морф. Развитие летних поколений тлей тесно связано с их вредоносностью на зерновых культурах. Для оценки устойчивости растений или влияния других факторов на развитие тлей в лабораторных условиях часто рекомендуют использовать показатель скорости нарастания численности особей r_m (relative intrinsic rate of increase) (Jeffer, Leather, 2013). Однако, этот удобный показатель не включает оценку морфотипического (фенетического) состава потомства в клоне и его возможности расселения.

У тлей различают полиморфизм и полифенизм (Гандрабур, Верещагина, 2018а). При полиморфизме особи одной и той же морфы не имеют существенных морфологических различий (например, основательницы, эмигранты, самцы). При полифенизме наблюдается изменение фенотипов потомков одной морфы в зависимости от факторов среды (Brisson, 2010). У тлей различают репродуктивный и крыловой полиморфизм и полифенизм (Ogawa, Miura, 2014). Для летних морф характерен крыловой полиморфизм и полифенизм, когда в потомстве появляются крылатые или бескрылые особи. Эти морфы различаются не только по демографическим показателям, но и по развитию органов чувств, поведению, составу пади и мицетоцитных симбионтов, активности пищеварительных ферментов (Верещагина, 2002; Верещагина, Гандрабур, 2015; Ogawa, Miura, 2014).

Проявление крылового полиморфизма среди летних поколений заключается в том, что в потомстве самих эмигрантов, а также последующих поколениях всегда будут присутствовать крылатые и бескрылые потомки в зависимости от присущих им эндогенных ритмов (Vereschagina, Shaposhnikov, 1998). Однако сроки их появления и количество зависят от многих факторов (полифенизм). Нами был проведен анализ и систематизация этих факторов в связи с вредоносностью тлей (Приложение, рис. 10) (Vereschagina, Gandrabur, 2014). На схеме показана система, обеспечивающая оптимизацию уровня численности и расселения тлей в связи с их образом жизни, эпигенезом, поведением, абиотическими, биотическими и антропогенными факторами среды. В контролируемых условиях модельных опытов наибольшее

значение будут иметь лишь некоторые факторы, которые были охарактеризованы нами на примере летних морф *Rh. padi* (Гандрабур, Верещагина, 2018 а, б).

В качестве основного мы использовали показатель Π_{14} , с помощью которого возможно оценить не только численность, но и онтогенетический, морфотипический и этологический состав потомства за первые 14 дней репродукции особей определенной морфы.

В случае питания в сходных условиях между эмигрантами и летними бескрылыми виргинопарами, бескрылыми и крылатыми виргинопарами, эмигрантами и крылатыми виргинопарами 10ти клонов *Rh. padi* по численности потомства за 14 дней репродукции выявлена положительная корреляция: $r=0.84$ при $t=4.4>t_{0.01}$; $r=0.61$ при $t=2.23=t_{0.05}$ и $r=0.76$ при $t=3.4>t_{0.01}$ соответственно. Тем не менее, количество потомков у эмигрантов оказалось статистически выше, чем у бескрылых ($t=2.46>t_{0.05}$) или у крылатых виргинопар ($t=2.7>t_{0.05}$). Через 14 дней после начала репродукции их количество определялось не только скоростью репродукции материнских, но и дочерних морф, а также продолжительностью периода от рождения до начала репродукции. При питании на сорте Ленинградская 6 он составлял у бескрылых виргинопар 9.0 ± 0.1 дней, у крылатых – 11.3 ± 0.1 дней.

Нами показано, что состав потомства морф различается (рис. 14 а-в). Из 10-ти клонов у 9-ти за 14 дней репродукции крылатых самок эмигрантов в потомстве не обнаружено (рис. 14 а). Исключение составил клон №3, при средней численности колоний имеющий в потомстве эмигрантов крылатых особей (5.7%) и большое количество нимф (27.4%). В потомстве бескрылых и крылатых виргинопар этого клона крылатые особи отсутствовали, количество нимф оказалось низким (рис. 14 а-в), что не характерно для тлей. У других клонов в потомстве бескрылых виргинопар присутствовали крылатые особи, а в потомстве крылатых виргинопар – отсутствовали либо имелись единичные экземпляры. Таким образом, крылообразование у потомства морф имеет клональную специфичность. В целом, состав потомства более однороден у крылатых морф.

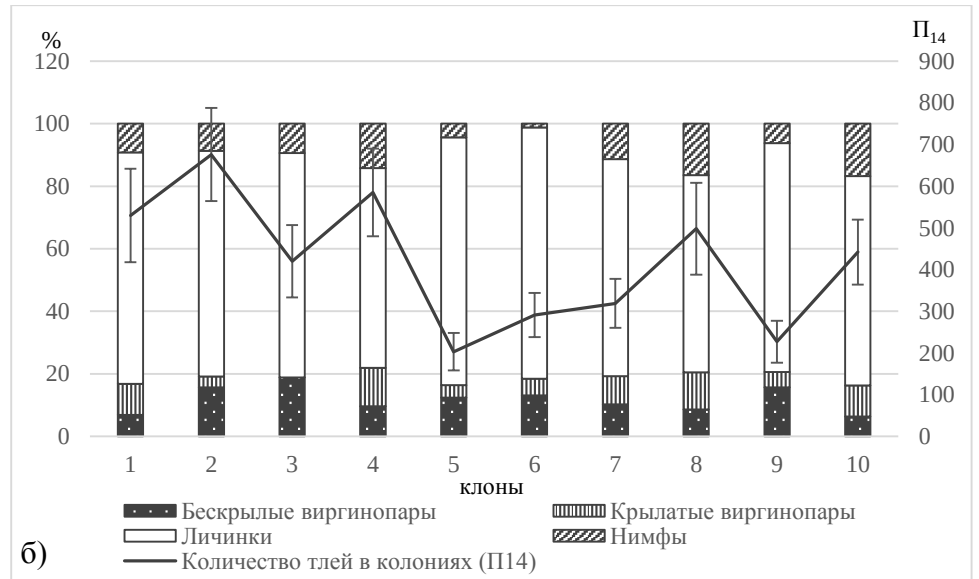
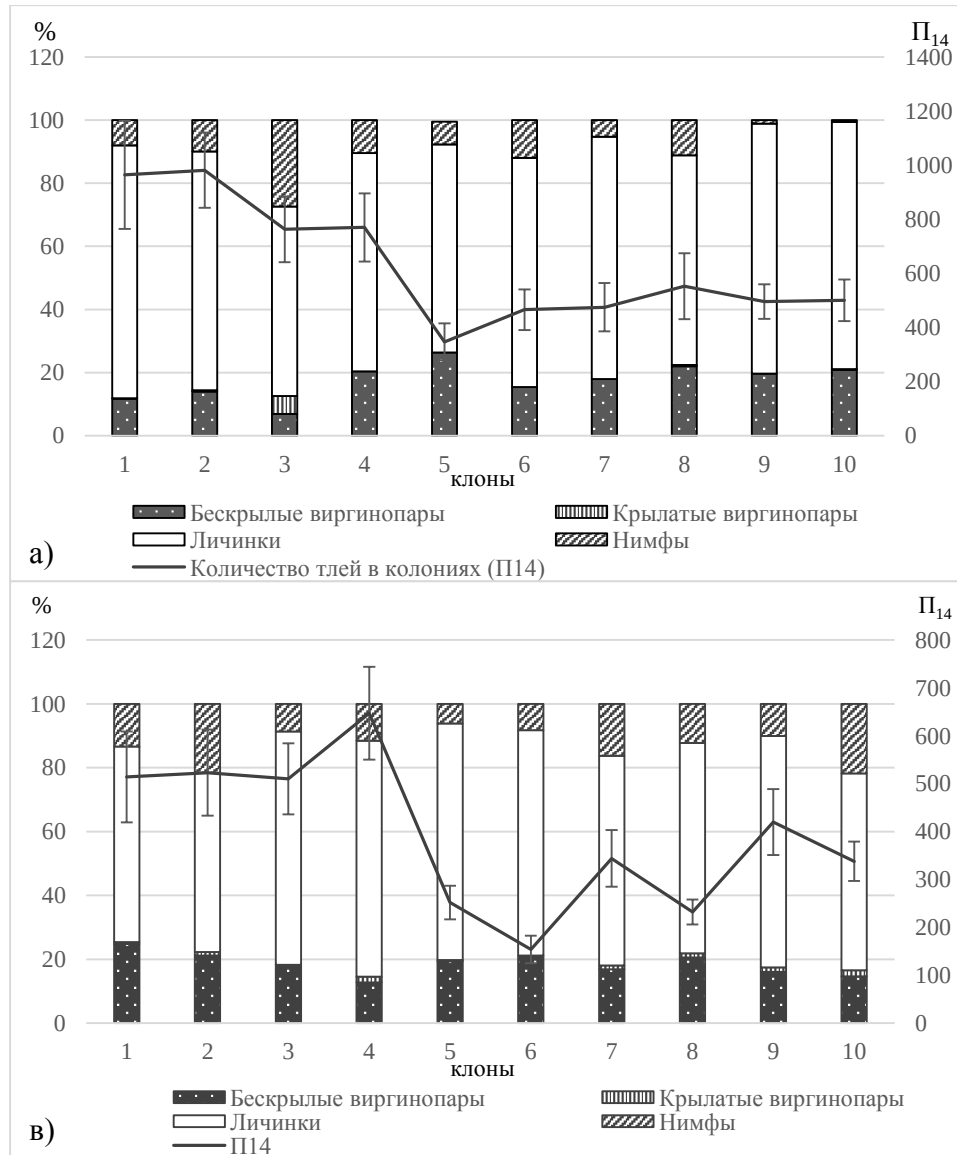


Рис. 14. Численность и состав потомков эмигрантов (а), бескрылых виргинопар (б), крылатых виргинопар (в) различных клонов *Rh. padi*

Примечание: линия на рис. 14 а-в показывает различие в численности потомков у соответствующих морф; П₁₄ – численность потомства за 14 дней начальной репродукции

Численность и состав потомства у морф различается в зависимости от генерации. В частности, потомки эмигрантов из второй генерации тлей на черемухе были более многочисленны, чем потомки из более поздних и более плотных колоний тлей (371.8 ± 136 и 199.6 ± 11.6 при $t=2.57 > t_{0.05}$) и имели в своем составе меньше крылатых особей и нимф (6.6% и 10.3% соответственно). Полученные результаты отражают влияние скученности материнского поколения на численность и индукцию крылатости у потомства эмигрантов.

3.6 Сравнительная характеристика скорости развития, численности и состава потомства группы клонов *Rhopalosiphum padi*, *Metopolophium dirhodum* и *Sitobion avenae*

Изучение развития клонов, представленных бескрылыми летними виргинопарами проводили одновременно у трех видов тлей.

Продолжительность периода от рождения до начала репродукции у летних морф *Rh. padi* составляла 5.3 ± 0.5 дней у бескрылых и 7 ± 0.2 дней у крылатых виргинопар. У *S. avenae* она составляла 7.1 ± 0.5 и 7.6 ± 0.5 дней, у *M. dirhodum* 9.8 ± 1.2 и 10.8 ± 0.8 дней соответственно. Численность и состав колоний в потомстве бескрылых самок клонов трех видов тлей за 14 дней репродукции в июле и августе представлены на рис. 15 а, б. В среднем репродукция была выше у *Rh. padi* и составляла в июле 1105 ± 204 потомков, значительно ниже у *S. avenae* – 408 ± 44.4 , а у *M. dirhodum* – лишь 354 ± 71.1 . В августе репродукция у *Rh. padi* составила 710 ± 130 потомков, у *S. avenae* – 135 ± 17 , у *M. dirhodum* – 101 ± 11.6 . Следует отметить, что в потомстве *M. dirhodum* отсутствовали крылатые самки в обоих учетах, в потомстве *Rh. padi* их количество не превышало 1.9%, в потомстве *S. avenae* 8.3%. *Rh. padi* имеет стойкое преимущество по скорости размножения среди основных вредящих видов злаковых тлей в нашем регионе.

Таким образом, численность колоний тлей на том или ином кормовом растении складывается в зависимости от специфики развития морф, последовательно появляющихся в потомстве различных генераций у клонов, составляющих популяцию вида в регионе. При питании на растениях различной приемлемости ответная реакция морф может оказаться еще более неоднозначной.

Полученные результаты и анализ материалов других авторов позволяют предложить некоторые методические приемы для фитосанитарного мониторинга изменчивости внутривидовой структуры тлей и индикации развития морф при изменении условий обитания и питания.

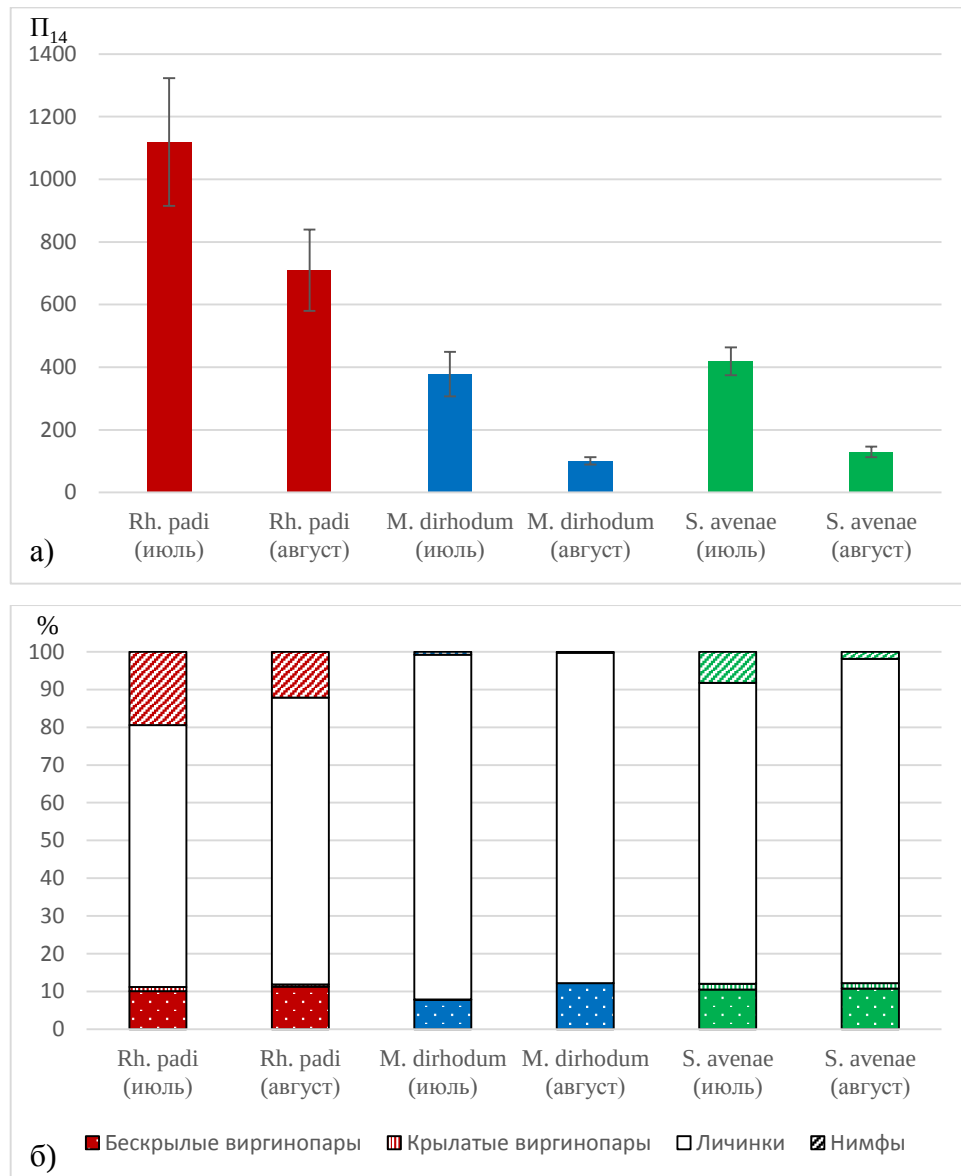


Рис. 15. Численность (а) и состав (б) потомства в группах клонов у бескрылых летних виргинопар трех видов тлей при питании на всходах яровой мягкой пшеницы сорта Ленинградская 6 в различные периоды вегетационного сезона

Примечание: P_{14} – численность потомства за 14 дней начальной репродукции

1. Для диагностики клонального состава популяций голоциклических видов следует использовать эмигрантов, собранных из потомства различных основательниц. Клоны с нетипичными показателями развития требуют дополнительных

исследований. Выявление "смешанных" или анголоциклических клонов проводить на основании выявления возможности длительного партеногенеза особей после окончания откладки яиц.

2. Скрининг образцов кормовых растений проводить путем использования показателей развития различных обитающих на них морф повышает его достоверность.

3. Оценивать успешность развития морф по показателю численности и состава потомства через 14 дней от начала репродукции (P_{14}) включает параметры развития двух генераций и способность потомства к расселению.

4. При определении показателя P_{14} у эмигрантов и летних расселительниц необходим контроль начала репродукции, поскольку не все особи сразу оседают из-за мотивированности на миграцию.

5. Летние крылатые виргинопары, не имеющие мотивации дальнего полёта, более надёжны при изучении избирательности растений тлями в результате тривиальных полётов.

6. Пренатальное программирование предполагает необходимость контроля развития морфы материнского поколения (качество питания, скученность) тестируемых особей.

7. Следует учитывать, что одни и те же морфы различных генераций будут отличаться по параметрам показателей развития.

Таким образом, адаптивные преобразования в популяции тлей обеспечиваются онтогенезами морф, входящих в ее клоновый состав на протяжении жизненного цикла.

Глава 4. Разнообразие вторичных кормовых растений *Rhopalosiphum padi*, *Metopolophium dirhodum* и *Sitobion avenae* и возможности снижения численности этих вредителей в агробиоценозах

Летом изучаемые нами виды тлей питаются преимущественно на представителях сем. Poaceae, среди которых важное место отводится яровой мягкой пшенице. При выборе 28 изучаемых образцов пшеницы мы опирались на результаты исследований Е.Е. Радченко (1997). Поэтому в число испытуемых были включены образцы, отмеченные им в качестве устойчивых к злаковым тлям. Необходимость проведения нами повторной оценки образцов на устойчивость обусловлена изменчивостью клонального состава тлей и изменениями климата, наблюдаемыми за последние 20 лет. Цель нашей работы состояла в ранжировании образцов по благоприятности для развития злаковых тлей и выявлении признаков растений, способствующих подъему или сдерживанию роста численности этих вредителей. Кроме того, мы проводили оценку элементов структуры урожая изучаемых образцов пшеницы (Приложение, табл. 6), которые отличались по форме, длине, плотности и опушенности колоса, площади листовой пластинки, наличию воскового налета.

4.1 Развитие летних морф *Rhopalosiphum padi* на различных образцах яровой пшеницы в фазах всходов-кущения в вегетационных и полевых условиях

Используя вышеуказанные приемы, мы провели оценку воздействия образцов пшеницы с различными свойствами на развитие трех морф *Rh. padi* в период начальной колонизации растений при контролируемых условиях воспитания насекомых. Показано, что благоприятность образцов пшеницы по тем или иным показателям развития для отдельных морф и комплекса морф не всегда совпадала. Например, наиболее длительный период до начала репродукции – 10 дней и выше обнаружен у бескрылых вивипар при питании на образцах Карагинская 2, Дельфи 400, Don Jose, NIL Thatcher Lr 9, NIL Thatcher Lr 19 и кат. ВИР 6411. Наименьшая начальная скорость репродукции (за 5 суток) выявлена у бескрылых виргинопар на образцах Eschima Shinriki, Линия 15Н4, Гирка, Карагинская 2, за 14 суток – на Дельфи 400, AC Nanda, кат. ВИР 6411. Наибольший процент крылатых самок и нимф в потомстве эмигрантов обнаружен на образцах Ленинградская 6, Don Jose, кат. ВИР

38080, у бескрылых виргинопар – на кат. ВИР 6411, SAWSN 125, кат. ВИР 46753, Escapa и др. Наименее благоприятными для развития эмигрантов оказались образцы кат. ВИР 38080, Омская 34, Степная 2, для бескрылых виргинопар – кат. ВИР 6411, Линия 15Н4, Карагандинская 2, Дельфи 400, для крылатых виргинопар кат. ВИР 65663, Ленинградская 6, Омская 34 (Приложение, рис. 11 а, б). Нами не найдено статистически достоверной связи между показателями развития у морф при питании на различных образцах пшеницы. Например, согласно индексу благоприятности (ИБ): между эмигрантами и бескрылыми виргинопарами $r=0.004$, $p=0.8$, между эмигрантами и крылатыми виргинопарами $r=0.07$, $p=0.7$, между бескрылыми и крылатыми виргинопарами $r=-0.08$, $p=0.6$. Такие результаты свидетельствуют о дифференцированном воздействии сортов хозяина на морфы тли.

По показателям развития всех трех морф в вегетационных условиях изучаемые образцы пшеницы при прохождении фазы кушения были ранжированы на три группы по их благоприятности (Приложение, рис. 11 б).

Проведенная оценка позволяет выявить и проанализировать значения показателей в комплексе ответных реакций морф, входящих в состав популяции тлей, на воздействие кормового растения. Обобщение основных показателей развития трех морф тли создает возможность более объективно оценить степень благоприятности образца для размножения тли (Гандрабур, 2018а). Сведений о проведении аналогичных работ в опубликованных материалах других авторов нами не выявлено.

Проведена полевая оценка благоприятности образцов пшеницы в фазе кушения для развития *Rh. padi* (Методы..., 2003), которая позволила охарактеризовать особенности выбора образцов пшеницы эмигрантами *Rh. padi* в период миграции с черемухи (рис. 14 а). Результаты полевой оценки в фазу кушения обнаружили сильную положительную корреляцию с итоговой оценкой (для всех морф) тех же образцов пшеницы в вегетационных условиях ($r=0.71$, $p=0.00002$). Наиболее сильной была корреляция результатов полевой оценки и оценки ИБ бескрылых виргинопар ($r=0.71$, $p=0.00001$), гораздо слабее — для эмигрантов ($r=0.38$, $p=0.046$) и крылатых виргинопар ($r=0.36$, $p=0.059$). Обобщенные оценки (вегетационные и полевые

условия) позволили выделить неблагоприятные для развития *Rh. padi* образцы пшеницы (рис. 14 б).

4.2. Развитие *Rhopalosiphum padi*, *Metopolophium dirhodum* и *Sitobion avenae* на различных образцах яровой пшеницы в фазе цветения в полевых условиях

На следующем этапе работы проведена полевая оценка изучаемых образцов пшеницы в фазе цветения к *Rh. padi*, *M. dirhodum* и *S. avenae*.

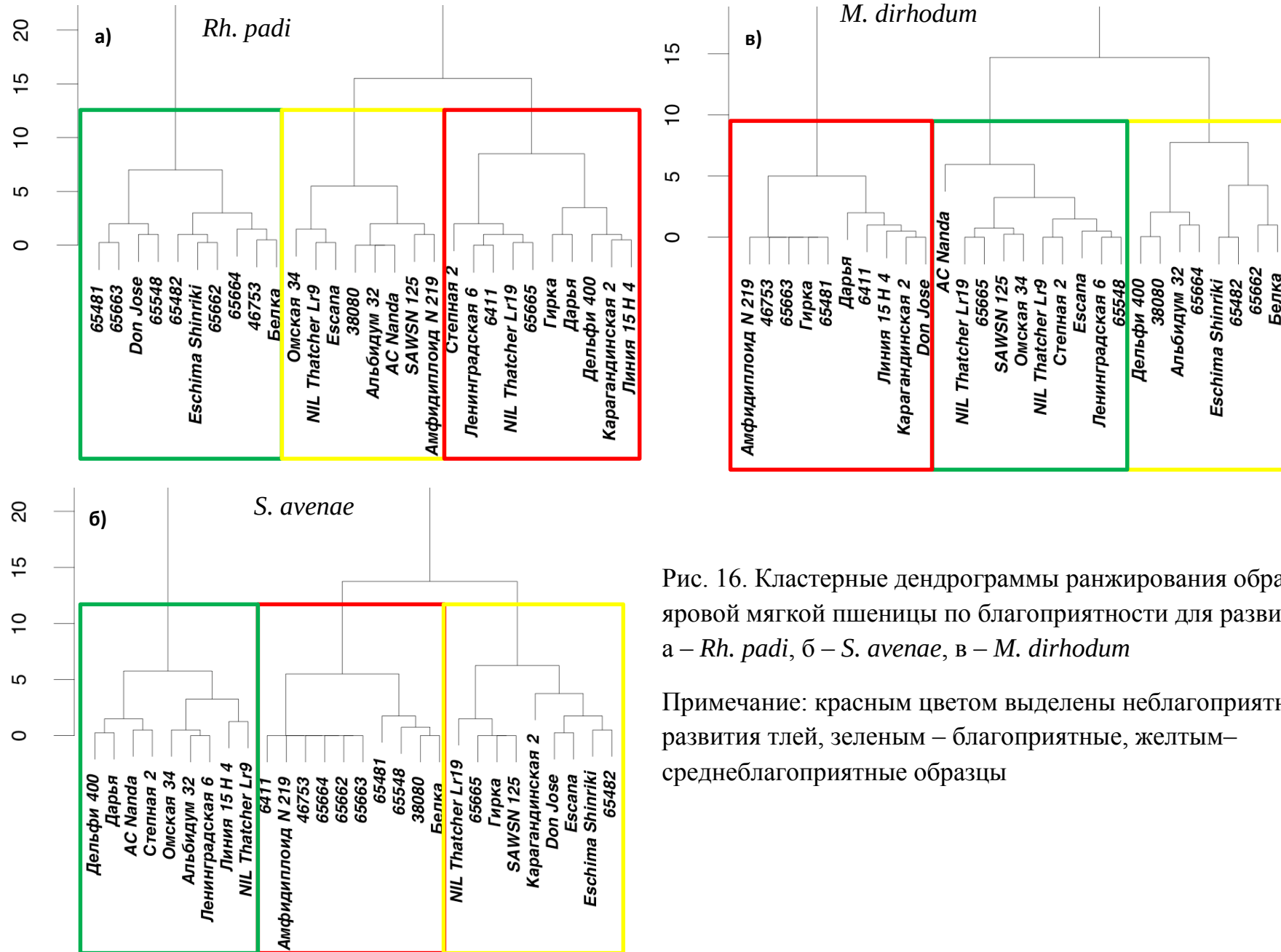
Благоприятность образцов пшеницы в фазах кущения и цветения для развития *Rh. padi* коррелировала достоверно, но на среднем уровне ($r=0.49$, $p=0.008$). Изменения в обмене веществ и морфологические преобразования, сопровождающие развитие растения, отражаются и на особенностях взаимодействия растительных тканей и вредных организмов (Рубин и др., 1975) и могут изменить иммунологический статус растений. Тем не менее, при всех вариантах оценки образцы Дельфи 400, Степная 2 и кат. ВИР 6411 вошли в группу неблагоприятных, что вполне согласуется с результатами, полученными Е.Е. Радченко (2011), который показал, что Дельфи 400 имеет два доминантных комплементарных гена, контролирующих антиксеноз и антибиоз к *Rh. padi*. Дифференциация образцов к каждому из трех видов тлей представлена на дендрограммах (рис. 16 а-в).

При градации образцов пшеницы по степени благоприятности для развития каждого из видов тлей лишь один образец – кат. ВИР 6411 (*T. monosocum*) оказался неблагоприятным для всех трех видов (рис. 16 а-в). *S. avenae* на трех образцах *T. aestivum* (кат. ВИР 65662; кат. ВИР 65663; кат. ВИР 65664), *T. monosocum* (кат. ВИР 46753, кат. ВИР 6411), а также на *T. kihare* (Амфидиплоид 219) практически отсутствовала (рис. 16 б). Все изучавшиеся нами образцы (кроме Альбидум 32 – средний колос) отличались мелким колосом. Образцы, не заселенные *S. avenae*, характеризовались как рыхлым опушенным или неопушенным, так очень плотным колосом (Приложение, табл. 6). Низкую заселенность колосьев *T. monosocum* этим видом связывают с черепицеобразным расположением колосков (Михайлова, 1977). Три образца из упомянутых (кат. ВИР 65663, кат. ВИР 46753 и Амфидиплоид 219) не заселялись также *M. dirhodum*. Таким образом, вероятно, для заселения тлей большее значение имели не размеры, а структура колоса.

В группы неблагоприятных для развития *Rh. padi* и *M. dirhodum* вошли 3 образца *T. aestivum* var. *erythrospermum*, *ferrugineum* (Гирка, Дарья, Линия 15Н4) и 1 – var. *pyrothrix* (Карагандинская 2). Образцов, неблагоприятных одновременно для развития *Rh. padi* и *S. avenae* (кроме кат. ВИР 6411) обнаружить не удалось.

В результате дополнительного анализа образцов пшеницы по Иб для развития группы изучаемых видов тлей были выделены наименее благоприятные (рис. 16 г) (в порядке повышения благоприятности): Амфидиплоид 219 (*T. kihare*) < кат. ВИР 6411 (*T. monococcum* var. *macedonicum*) < Гирка (*T. aestivum* var. *lutescens*) < Карагандинская 2 (*T. aestivum* var. *pyrothrix*) кат. ВИР 46753 (*T. monococcum* var. *vulgare*) < Дарья (*T. aestivum* var. *lutescens*) < кат. ВИР 65663 (*T. aestivum* var. *erythrospermum*, *ferrugineum*) (Гандрабур, Верещагина, 2017).

Таким образом, образцы *T. monococcum* проявили большую неблагоприятность для развития *S. avenae*. Исключение составил образец Escapa, который не проявил полевой устойчивости ни к одному из трех видов тлей. Два образца *T. dicoccum* проявили различную степень неблагоприятности для развития тлей. *T. kihare* (Амфидиплоид 219) геном D от *Ae. tauschii* проявил высокую степень неблагоприятности для *S. avenae* и *M. dirhodum*. Из 21 образца *T. aestivum* выделено 9 неблагоприятных для развития *Rh. padi*, 3 – к *S. avenae*, 7 – к *M. dirhodum* и 7 – сравнительно неблагоприятных для развития 3-х видов тлей (Приложение, табл. 7). Наиболее неблагоприятным для развития каждого из трех видов тлей и к их группе оказался образец *T. monococcum* кат. ВИР 6411. Полученные нами результаты согласуются с выводами, сделанными Е.Е. Радченко (1994, 1997, 2000, 2011).



Среди неблагоприятных для развития тлей имеются образцы, различающиеся по опушенности, плотности колоса, размерам листьев, скорости роста и содержанию ДИМБОА (2,4-дигидрокси-7-метокси-(2H)-1,4-бензоксазин-3(4H)-она), указанном для листьев 6-ти дневных растений – от 10.8 ng/μl у *T. aestivum* var. *lutescens* до 55.7 ng/μl у *T. monococcum* var. *vulgare* (Schütze et al., 2009; Приложение, табл. 8). Содержание этого вещества и его производных, отмеченное среди факторов устойчивости злаков к тлям (Emden van., 2007), значительно варьирует в зависимости от возраста растений и условий их произрастания (Schütze et al., 2009). Можно предполагать, что ДИМБОА в большей степени будет обеспечивать устойчивость пшеницы к *Rh. padi*, которая заселяет растения в фазу кущения, чем к *M. dirhodum* или *S. avenae*, которые появляются на посевах значительно позже, когда концентрация ДИМБОА в растениях должна снижаться. Кроме этого известно, что токсичными для фитофагов являются аглюконы ДИМБОА и его производные, образующиеся при разрушении клеточных стенок в период питания насекомых. Известно, что у тлей имеется комплекс ферментов, способных преодолевать их вредное воздействие в период проникновения стилетов к флоэме (Urbanska et al., 2004). Для тлей, стилеты которых проникают к местам питания межклеточным путём, эти вещества в значительной степени безопасны (Dixon, 1987). Поэтому не удивительно, что прямой корреляции между содержанием ДИМБОА и устойчивостью к тлям не обнаружено (Приложение. табл. 8).

4.3. Развитие *Rhopalosiphum padi* при питании на кормовых растениях из сем. Cyperaceae и Juncaceae

О роли кормовых растений *Rh. padi* из сем. Cyperaceae и Juncaceae в формировании динамики численности тлей, внутрипопуляционных перестройках и переносе вирусных заболеваний известно очень мало, хотя растения этих семейств распространены на всех континентах и имеют важное биоценотическое значение.

Было изучено развитие *Rh. padi* при питании на растениях 14 видов Cyperaceae и 5 видов Juncaceae (Приложение, табл. 3).

По комплексу показателей к благоприятным для развития *Rh. padi* кормовым растениям отнесены: *Luzula pilosa*, *L. Multiflora*, *Carex sylvatica*, *Juncus filiformis*,

J. effusus. Все растения кроме *J. filiformis* находились в фазе цветения (Приложение, табл. 9). Из них четыре вида относятся к сем. Juncaceae и лишь один – к Cyperaceae. К наименее благоприятным отнесены *C. rostrata*, *C. digitata*; *Scirpus sylvaticus* и *C. brizoides* (Приложение, табл. 9). Эти растения в период проведения учетов не цвели. Наиболее крупные тли были отмечены на цветущих растениях *C. sylvatica*, *L. multiflora*; *J. effusus* и *L. pilosa*.

Было выявлено, что численность и состав потомков через 14 дней репродукции 3-х бескрылых самок существенно различались (Приложение, рис. 14). Единичные особи были отмечены на *C. acuta* и *C. rostrata*. Наибольшая численность колоний отмечена на цветущих Juncaceae – *J. filiformis*, *J. effusus*, *L. multiflora* и осоке в фазе цветения – *C. elongata* (среднеблагоприятная).

На трех видах Juncaceae (*J. filiformis*, *L. multiflora* и *L. pilosa*) и четырех видах Cyperaceae (*C. tomentosa*, *C. cespitosa*, *C. hartmanii* и *C. elongata*) тли оказались способными размножаться и продуцировать обоеполое поколение (Vereschagina, Gandrabur, 2018). Растения *J. effusus* и *L. multiflora* оказались настолько неустойчивыми, что погибли в результате питания на них тлей. Некоторые виды Cyperaceae следует отнести к потенциальным кормовым растениям, поскольку *Rh. padi* способна на них питаться лишь некоторое время, не завершая цикл развития (Верещагина, Гандрабур, 2017а).

В районе Санкт-Петербурга мы не находили значительных колоний злаковых тлей на Cyperaceae в течение лета, что может быть связано с особенностями их выбора. Однако в Нарьян-Маре А.В. Стекольников наблюдал на видах этого сем. большие колонии *Rh. padi* (устное сообщение). Учитывая некоторую неопределенность в круге кормовых растений *Rh. padi* в период, предшествующий миграции, вполне можно предположить ее локализацию в зонах меристематического роста у растений этих семейств.

Становление круга кормовых растений у тлей происходило в зависимости от видового разнообразия, распространения и совпадения местообитаний первичных и вторичных хозяев. Огромная территория обитания черемухи служит благоприятным

фактором для широкого распространения *Rh. padi*. В зонах с умеренным климатом, где наиболее широко распространены тли, черемуха часто произрастает во влажных местах вблизи водоемов и болот (Симагин, Еремин, 1999). Учитывая мелкие размеры и необходимость избегать угрозы высыхания, такие местообитания, где рядом произрастают первичный хозяин и разнообразные виды Poaceae, Cyperaceae и Juncaceae (Приложение, табл. 3), обеспечивают наилучшие условия для выживания тлей. Способность многолетних корневищных видов трав к образованию новых надземных растущих побегов в течение лета также было благоприятствует развитию тлей.

По результатам исследований виды Cyperaceae – *C. disticha*, *C. brizoides*, *C. flacca*, *C. tomentosa*, *C. cespitosa*, *C. rhizina*, *C. digitata*, *C. hartmanii* и Juncaceae – *J. filiformis*, *J. compressus* впервые отмечаются в качестве пригодных для развития *Rh. padi*.

Выбор растений и развитие злаковых тлей (*Rh. padi*, *M. dirhodum* и *S. avenae*) на Cyperaceae и Juncaceae ранее изучалось в Финляндии (Rautapää 1970; Markkula, Roukka 1972). Несмотря на методические различия, результаты нашей работы во многом совпали, однако в отличие от вышеуказанных авторов, *M. dirhodum* и *S. avenae* не питались на тестируемых нами видах растений.

Известно, что в природе местом резервации вирусной инфекции служит дикорастущая флора (Маркелова, Кириллова, 2010). В частности, многолетние виды Poaceae отмечены в качестве бессимптомных носителей вируса желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ). Насколько часто кормовые растения из других семейств содержат вирусную инфекцию пока остается неясным. Поводом для проведения таких работ могут служить случаи переноса ВЖКЯ тлями *Paraschizaphis* sp., питавшихся на растениях р. *Carex* (Halbert, Voegtlin, 1998).

Изучение новых видов растений-хозяев тлей позволяет определить места резервации вредителей, источники внутрипопуляционной изменчивости и вирусной инфекции. Эта работа важна для выявления механизмов устойчивости растений с целью их дальнейшего использования в селекции.

Глава 5. Особенности пищевого поведения и распределения трех видов злаковых тлей на вегетативных и генеративных органах образцов пшеницы на различных этапах органогенеза растений

Различия в органотропности и онтогенетической специализации между различными видами тлей зависят от особенностей их жизненных циклов и метаболической специфичности, а также свойств кормовых растений. Причины этих различий изучены еще недостаточно. Ответы на эти вопросы создают базу для селекции устойчивых сортов.

5.1. Онтогенетическая специфичность трех видов злаковых тлей

Формирование урожая в посевах зерновых культур зависит от состояния растений в критические этапы органогенеза культуры. Например, в период II-III этапов органогенеза (кущение) формируется число продуктивных стеблей, на IV-VII (период выхода в трубку) – количество зерновок в колосе, на VIII-IX – качество зерна и масса 1000 зерен. В связи с этим периоды заселения растений различными видами тлей, место и продолжительность их питания оказывают существенное влияние урожайность тех или иных сортов.

Rh. padi появляется на посевах яровой пшеницы в фазы всходов-кущения и способна обитать до фазы восковой спелости и далее. Единичные особи *M. dirhodum* в наших опытах также появлялись на посевах яровой пшеницы в фазу кущения на образцах Дарья, АС Nanda и кат. ВИР 65481. Как правило, *M. dirhodum* в основном заселяет пшеницу позже – в фазу выхода в трубку. В массе этот вид развивается в период цветения. Однако на образцах Дарья и кат. ВИР 65481 *M. dirhodum* в это время практически не было. *S. avenae* заселяет посевы, как правило, перед цветением, несмотря на то, что в вегетационных условиях при искусственном заселении она успешно обитает на всех образцах яровой пшеницы в период III-IV этапов органогенеза.

Различия в сроках заселения яровой пшеницы у *Rh. padi*, *M. dirhodum* и *S. avenae* связаны с особенностями жизненного цикла этих видов. *Rh. padi* и *M. dirhodum* относятся к гетероцийным видам и весной мигрируют на вторичных хозяев с кустарников (*M. dirhodum*) и деревьев (*Rh. padi*). Среди вторичных хозяев наиболее

подходящим оказываются всходы яровой пшеницы. *S. avenae* зимует на травах, иногда на озимых культурах, где мы находили ее весной в период миграции упоминавшихся двух других видов тлей. В связи с такими особенностями локализации ее зимовки, она перелетает на яровые культуры позже, когда появляются крылатые мигранты на озимых культурах или злаковых травах. *Rh. padi* последней исчезает на посевах пшеницы. В середине августа тлей можно найти на дикорастущих злаковых травах в фазу цветения или в период роста после укосов. Нами также отмечено, что Сурегасеae и Juncaseae в фазе цветения наиболее благоприятны для размножения тли (Vereschagina, Gandrabur, Efimov, 2017).

5.2. Органогенетическая специфичность трех видов злаковых тлей при питании на пшенице в фазе цветения (полевые опыты)

Rhopalosiphum padi

Все образцы пшеницы можно разделить на несколько групп по топическому распределению *Rh. padi* (Приложение, табл. 10, табл. 6).

1). В отличие от двух других изучаемых видов тлей, образцов, не заселенных *Rh. padi*, не обнаружено, кроме этого *Rh. padi* заселяла внутреннюю сторону влагалищ листьев. Особенно это было выражено при ее питании на образце Eschima Shinriki. В целом, тли колонизировали все надземные органы растений, включая листья всех ярусов. На всех образцах были заселены колосья и флаговые листья, другие органы были заселены не на всех образцах.

2). У образцов с рыхлым колосом – Линия 15Н4, Степная 2, кат. ВИР 65482, кат. ВИР 65662, кат. ВИР 65663, кат. ВИР 65664, кат. ВИР 65665, Амфидиплоид 219 колос был заселен в большей степени, чем другие органы растений. У одного образца с рыхлым колосом (Альбидум 32) в большей степени были заселены листья.

3). На образцах с рыхлым колосом (кат. ВИР 65662, 65663, 65482, 65481) тли переходили к питанию на стебле из-за высокой численности. На образцах с колосом средней плотности (Омская 34, Eschima Shinriki, SAWSN 125) стебель заселялся редко. На образце SAWSN 125 (широкий лист) стебель был заселен лишь у единичных растений.

4). У образцов с плотным и очень плотным колосом и мелкими листьями — Escapa, кат. ВИР 38080, кат. ВИР 6411, Белка в большей степени были заселены листья и стебли. Это образцы относятся к *T. monosocum* и *T. disocum*.

5). У 14 образцов пшеницы были заселены нижние (увядающие) листья и/или листья в узле кущения. Максимальное количество тлей в узле кущения обнаружено у образцов AC Nanda и кат. ВИР 65481, у которых формировалось до 5-9 дополнительных стеблей.

6). При массовом заселении растений *Rh. padi*, когда они теряют тургор и перестают расти, т.е. нарушается функционирование меристематических тканей, к которым приурочено питание тлей, распределение насекомых становится сплошным по всему растению.

7). При работе с клонами мы обнаружили, что при частом беспокойстве (касание кисточкой) тли перемещаются на основание стебля под поверхностью почвы, где их трудно найти. Способность *Rh. padi* размещаться под поверхностью почвы была обнаружена на посевах ячменя (Wiktelius, 1987). Это обстоятельство необходимо учитывать при определении мест локализации и численности тлей.

В период выхода соцветия и цветения Cyperaceae и Juncaceae многочисленные колонии тлей располагаются на соцветиях и цветоносах, в меньшей степени — во влагалищах листьев, в узле кущения или на усыхающих концах листовых пластинок (*C. hartmanii*). После окончания цветения растений все особи, как правило, перемещались в узел кущения за влагалища листьев. На Juncaceae колонии тлей размещались по всему растению (Vereschagina, Gandrabur, Efimov, 2017).

Таким образом, для органогенетического распределения *Rh. padi* на пшенице наибольшее значение имела плотность колоса. Представлена схема распределения тлей, составленная на основании расчета процентного соотношения стеблей с локализацией тлей в том или ином месте (колос, флаговый лист, листья исключая флаговый, узел кущения, стебель) и общей суммы заселенных стеблей для образцов с рыхлым и среднеплотным колосом (рис. 17а) и образцов с плотным и очень плотным колосом (рис. 17б). Если в первом случае колос был заселен тлями у 43.1% заселенных стеблей, то во втором — у 11.5%. Для *M. dirhodum* и *S. avenae* даны аналогичные схемы на том же рисунке (рис. 17 в-г).

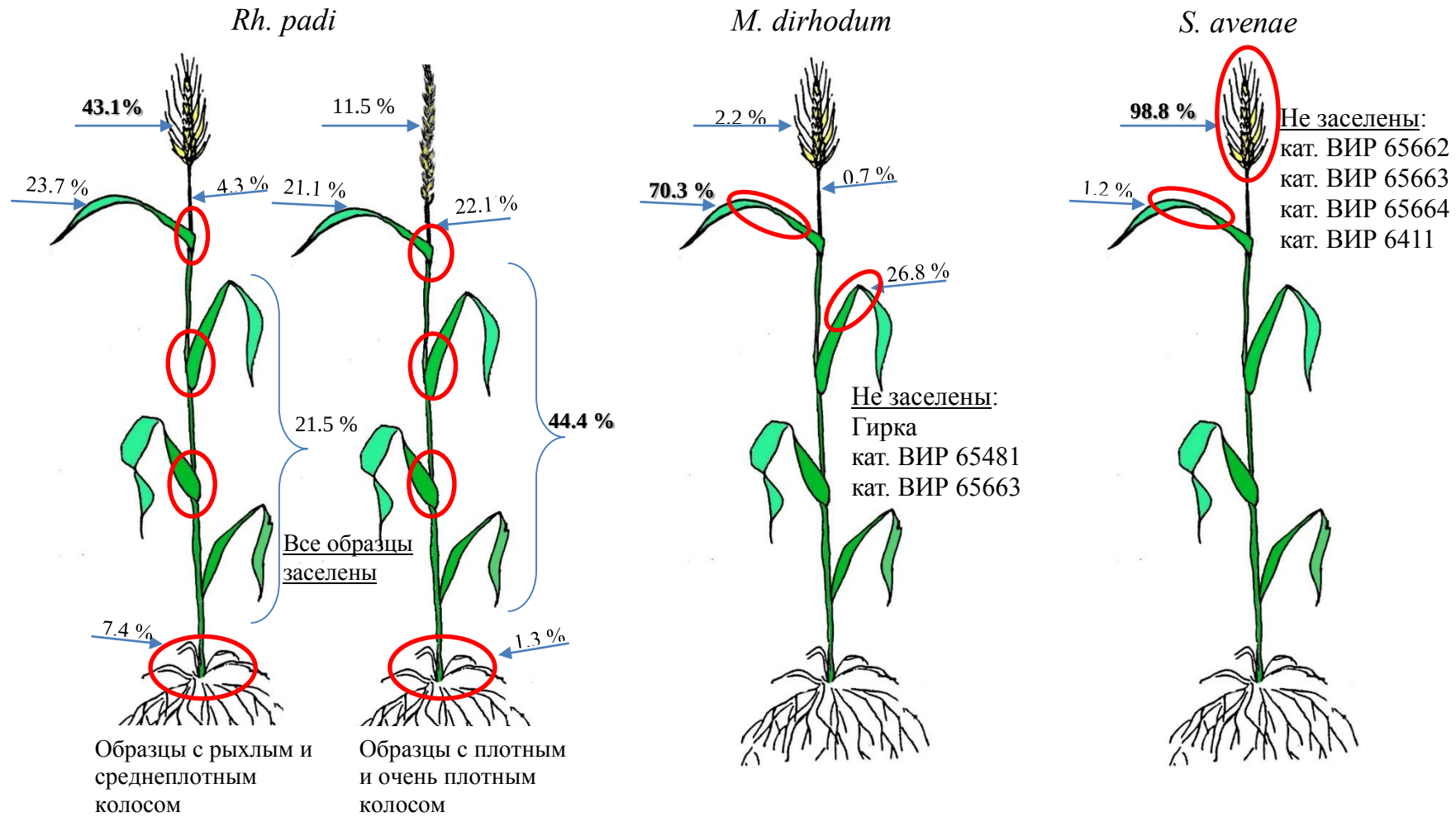


Рис. 17. Органотропность (распределение особей по растениям) трех видов злаковых тлей при заселении образцов яровой мягкой пшеницы в полевых условиях

Metopolophium dirhodum

На основе проведенных исследований (Приложение, табл.11, табл. 6) образцы можно охарактеризовать следующим образом.

- 1) Четыре образца пшеницы не заселялись *M. dirhodum* (Гирка, кат. ВИР 65481, кат. ВИР 65663, Амфидиплоид 219) (Приложение, табл. 6).
- 2) У всех заселенных образцов, исключая кат. ВИР 6411 (очень мелкий лист), был заселен флаговый лист. У 21 образца, в том числе и кат. ВИР 6411 был заселен также предфлаговый лист.
- 3) Небольшое количество стеблей (предколосовое междоузлие) заселено у двух образцов с очень плотным колосом и мелкими листьями (кат. ВИР 38080 и Escana).
- 4) Небольшое количество колосьев было заселено у трех образцов — Омская 34, Альбидум 32 и Степная 2. Из них последние два образца характеризуются рыхлым колосом.

Распределение *M. dirhodum* оказалось более однообразным по сравнению с *Rh. padi*: растения ниже флагового листа не были заселены, на колосе тли найдены лишь на 2.2% стеблей, но на флаговом листе на 70.3% (рис. 17 в).

Следует отметить, что в отличие от *Rh. padi* личинки *M. dirhodum* в течение первых 12 дней репродукции, как правило, не меняют места питания, локализованного вдоль центральной жилки листовой пластинки.

Sitobion avenae

Органотропность *S. avenae* отличается от таковой у *Rh. padi* и *M. dirhodum*, вероятно, по причине более позднего заселения яровой пшеницы.

- 1) Не были заселены тлями 5 образцов пшеницы – с рыхлым и опушенным колосом (кат. ВИР 65664 и Амфидиплоид 219), с рыхлым и неопушенным колосом (кат. ВИР 65663, кат. ВИР 65662), с очень плотным колосом (кат. ВИР) (рис. 17 г; Приложение, табл. 6).
- 2) У всех заселяемых образцов был заселен колос.
- 3) Флаговый лист был заселен лишь у 4-х образцов (Карагандинская 2, Дельфи 400, Don Jose, NIL Thatcher Lr 9).

4) Какие-либо листья, исключая флаговый (см. пункт 3), а также стебли не заселялись *S. avenae*.

Интересно отметить, что в результате изучения распределения *S. avenae* в ювенильный период развития растений (вегетационные опыты) было выявлено, что этот вид до выхода колоса из влагалища на всех образцах заселяет только листовые пластинки и не образует плотных колоний, характерных для *Rh. padi*. На II-IV этапах органогенеза тли часто питались на вершине листовой пластинки. Лишь на образце SAWSN 125 на влагалище обнаружено 9.8% особей. Причины такого распределения пока неясны. Крупные колонии вид формирует на колосе и в верхней части предколосового междоузлия.

Распределение смешанных колоний злаковых тлей при совместном поселении

На образцах Eschima Shinriki, кат. ВИР 65663, Амфидиплоид 219 и кат. ВИР 6411 совместных колоний видов тлей не обнаружено.

В опыте учитывали количество (%) совместных колоний от общего числа колоний сравниваемых видов тлей.

Небольшое число смешанных колоний было образовано *Rh. padi* и *S. avenae* на колосьях у 18-ти образцов — от 29.2% на Гирке до 1.4% на кат. ВИР 65482. На 4-х образцах доминировала *R. padi*, на трех — *S. avenae*, в остальных случаях численность была одного порядка. На образцах с рыхлым колосом оба вида предпочитали распределяться по колосьям на различных стеблях растений (Приложение табл. 6, 11 и рис. 18). На колосе совместные колонии *S. avenae* и *M. dirhodum* наблюдались только на Омской 34 (1.5%), при этом доминировала *S. avenae*: средний балл численности особей составлял 2.0 и 1.0 соответственно. У *Rh. padi* и *M. dirhodum* совместные колонии наблюдались только на NIL Thatcher Lr 9 (6.4%), при этом доминировала *M. dirhodum*: средний балл численности тлей составил 5.7 и 5.0 соответственно.

На флаговом листе смешанные колонии отмечены для *Rh. padi* и *M. dirhodum* на 14 образцах — от 25.0% на кат. ВИР 65665 до 1.1% на Омской 34 (в 12 случаях доминировала *Rh. padi*) (Приложение табл. 10, рис. 18), а для *Rh. padi* и *S. avenae* — только на NIL Thatcher Lr 9 (1.6%), где доминировала *S. avenae* при средних баллах

численности 6.0 и 4.0 соответственно. На листьях ниже флагового совместные колонии были обнаружены у *Rh. padi* и *M. dirhodum* на 6 образцах пшеницы – от 13.1% на Escana до 2.3% на Омской 34. В 5-ти случаях доминировала *Rh. padi* (Приложение табл. 11, рис.18).

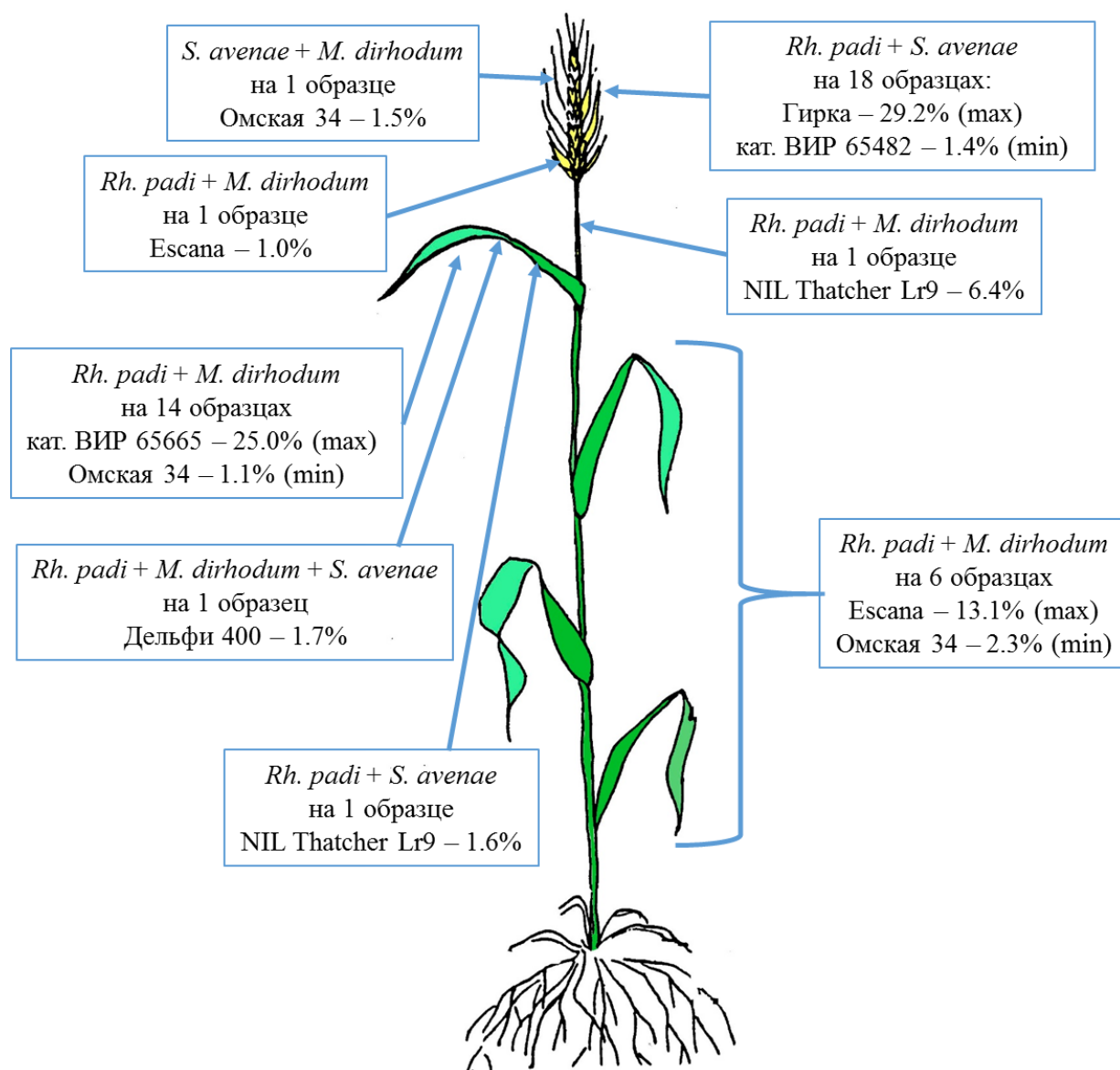


Рис. 18. Распределение совместных колоний трех видов злаковых тлей на отдельных органах яровой пшеницы в полевых условиях

На стебле совместные колонии выявлены у *Rh. padi* и *M. dirhodum* на Escana (1.0%). Доминировала *M. dirhodum* – средний балл численности тлей составил 3.0 и 1.0 соответственно. Единственная колония (1.7%), состоявшая из особей трех видов

тлей, питалась на флаговом листе Дельфи 400. По численности ни один из видов не обнаруживал преимуществ.

Таким образом, своеобразие топического распределения трех видов злаковых тлей позволяет им заселять растения, как правило, не конкурируя за место питания. В тех случаях, когда образуются совместные колонии, преимущество в развитии чаще обнаруживает *Rh. padi* (Гандрабур, 2017).

5.3. Распределение *Rhopalosiphum padi* при заселении образцов пшеницы на различных этапах органогенеза растений (вегетационные опыты)

Распределение *Rh.padi* на органах пшеницы в течение органогенеза было более детально изучено в модельных опытах. Опыты проводили в четырех вариантах в зависимости от этапа органогенеза растений: на II-III; III-IV; VI-VII и VIII этапах (рис. 19 а-г; Приложение табл. 12-13). Эмигранты заселяли пшеницу на самых ранних этапах органогенеза. Количество осевших эмигрантов и соотношения распределившихся особей различалось в зависимости от образца пшеницы. Образцы Карагандинская 2 и кат. ВИР 46753 менее всех были заселены эмигрантами в течение первых двух учетов (Приложение табл. 12). На многих образцах на II-IV этапах были найдены особи, питающиеся на вершине листьев, что можно объяснить особенностями роста листовых пластинок – на ранних этапах развития листа функционирует апикальная меристема (Эзау, 1980). На II-IV этапах органогенеза небольшая часть эмигрантов и личинок питалась на центральной жилке листьев, позже, когда она содержит больше склеренхимной ткани, тли переходили на питание из жилок меньших порядков (рис. 19; Приложение табл. 12), которые распределяют транспирационный ток по мезофиллу и служат начальными пунктами сбора продуктов фотосинтеза и их транспорта из листа (Эзау, 1980; Gandrabur, Vereschagina, 2017). Следует отметить, что на некоторых образцах личинки не были найдены на центральной жилке листа или были найдены в крайне малых количествах как в 1ом, так и 2ом учетах (Дельфи 400, АС Nanda, кат. ВИР 6411, кат. ВИР 46753) (Приложение табл. 12).

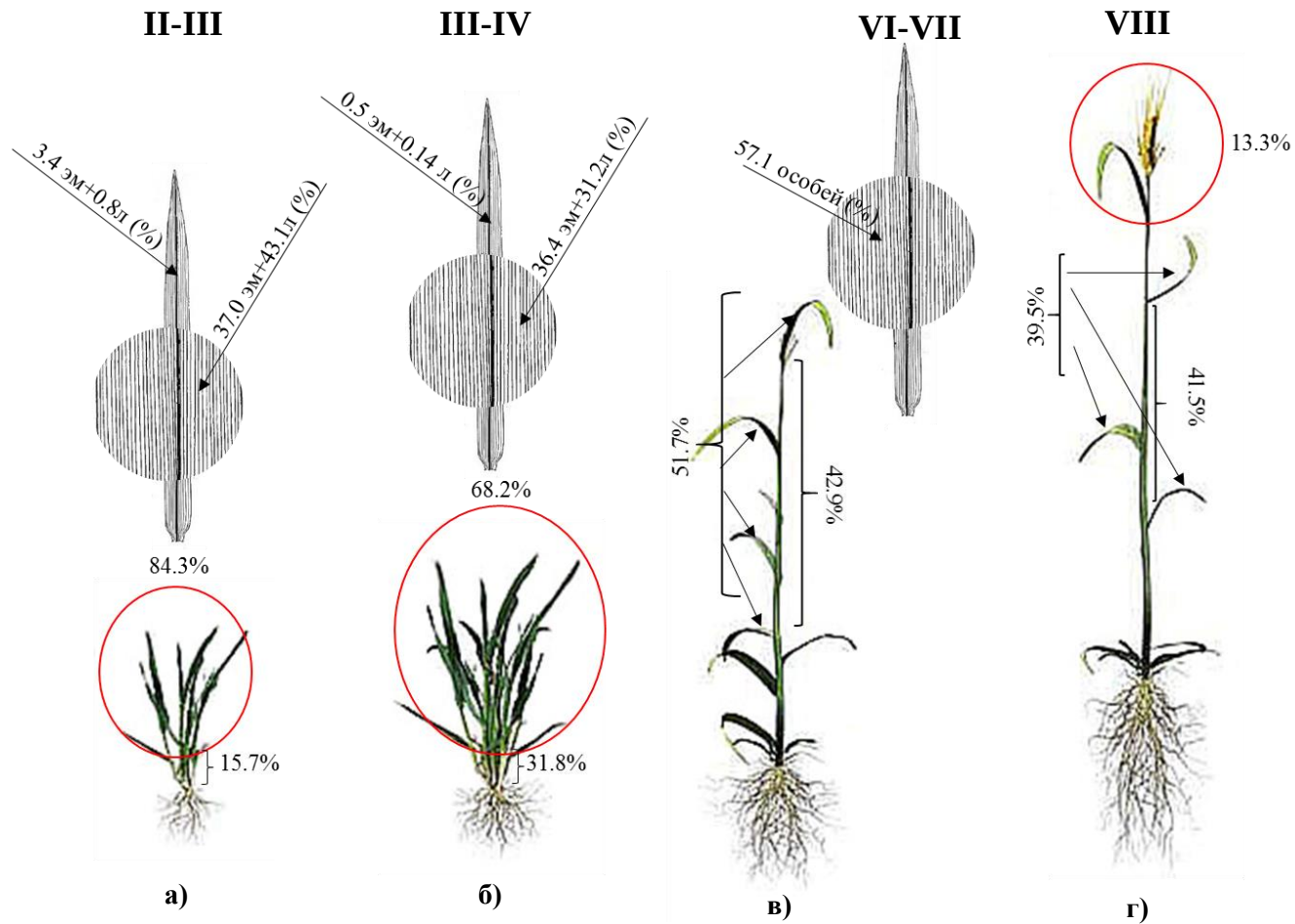


Рис. 19. Распределение *Rh. padi* при колонизации образцов яровой пшеницы на различных этапах органогенеза

Примечание: II-VIII – этапы органогенеза растений

По мере роста растений тли перемещались на влагалища листьев и стебель, но до VIII этапа органогенеза в большей степени заселяли листовые пластинки. Такое перемещение связано с усилением роста междоузлий и влагалищ листьев. На VI-VII этапах органогенеза тли большей частью переместились в базальную часть листовой пластинки, питаясь в районе узлов. Образец AC Nanda характеризуется широкими листовыми пластинками, короткими междоузлиями, почти полностью покрытыми влагалищами листьев и на нем тли предпочитали заселять листовые пластинки. В этот период многие образцы образовывали боковые побеги с 3-4-мя листьями (Ленинградская 6; Гирка, кат. ВИР-65482, кат. ВИР-65665, кат. ВИР-6411, Амфидиплоид 219). На образцах Карагандинская 2; Don Jose и Escana на боковых побегах сформировался уже 5-ый лист. На всех этих образцах большое количество тлей находилось в зоне узла кущения, где шел рост дополнительных побегов.

Тли не проникали внутрь плотно прилегающих к стеблю влагалищ листьев на образцах Ленинградская 6, Escana, AC Nanda.

Четвертый вариант опыта проводили, когда у растений колос вышел из влагалища и появились первые цветки. В этот период колонии *Rh. padi* размещались преимущественно у основания листовых пластинок и на рядом расположенных участках стебля. Часть особей перемещалась на верхнее (подколосовое) междоузлие, а также на колос, заселяя ости, стержень колоса и колосковые чешуи (рис. 19; Приложение табл. 13).

Колос в меньшей степени был заселен у образцов с плотным колосом в сравнении с образцами, обладающими рыхлым и среднеплотным колосом (11.8% и 13.8% соответственно), при этом стержень колоса почти не заселялся, хотя рыхлый и опушенный колос Амфидиплоида 219 (8.0%) и среднеплотный, но неопушенный колос у Don Jose (8.4%) все же заселялись в слабой степени. Зависимости между степенью заселения колоса и его опушенностью здесь не обнаруживается. Если на опушенном колосе Амфидиплоида 219 тли предпочитали заселять ости, на Дельфи 400 – стержень, колосковые чешуи и колосоножки, то на образце Карагандинская 2 тли заселили только стержень. На образцах с узкими мелкими листьями (кат. ВИР 65482,

Escapa и кат. ВИР 6411) тли предпочитают заселять междоузлия (влагалища листьев и стебель) (Приложение табл. 13).

Таким образом, выявлена дифференциация 15 образцов яровой пшеницы в связи с топическим, в том числе и невральным распределением *Rh. padi* на четырех этапах органогенеза растений, охватывающих периоды от всходов до выхода колоса из влагалища. *Rh. padi* образует большие колонии на всех надземных органах растений, включая основание стебля ниже поверхности почвы. На образцах с плотным колосом и мелкими листьями тли предпочитают заселять междоузлия. У центральных жилок тли питаются только на ранних этапах органогенеза.

Отношения между колосом и ассимиляционным аппаратом очень важны для селекционеров, т.к. это связано с продуктивностью сортов. Предполагается, что эти особенности детерминированы организацией зерновки, начинают складываться на III этапе органогенеза пшеницы, когда закладывается число члеников колосового стержня, и продолжают вплоть до усыхания верхнего листа (Куперман, 1977). Селекционная работа, направленная на повышение продуктивности пшеницы, ее устойчивости к полеганию и засухе, привела к изменению структурно-функциональных показателей проводящей системы, обеспечивающей поток ассимилятов к колосу, особое внимание при этом уделяется подколосовому междоузлию стебля (Дждеид Хоссин, 2006). В этой связи топическое распределение тлей, перехватывающих ассимиляты на определенных участках проводящей системы на различных этапах органогенеза пшеницы, приобретает важное значение в формировании ее продуктивности.

5.4. Анатомические особенности строения листьев яровой пшеницы в связи с достижением тлями мест питания (лабораторные опыты)

Для достижения места питания тлям необходимо преодолеть путь от эпидермиса через ткани мезофилла листа к флоэме. Известно, что стилеты изучаемых видов тлей продвигаются межклеточно (van Emden, Harrington, 2007) и не вызывают патологических нарушений внутритканевой структуры (рис. 20).

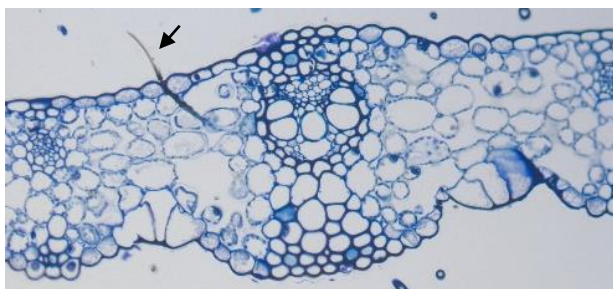


Рис. 20. Поперечный срез листа пшеницы Дельфи 400 со стилетом *Rh. padi* при увеличении $\times 20$, толщина среза $7\ \mu\text{m}$

Успешность продвижения стилетов в значительной степени определяется анатомо-морфологическим строением пластинки листа. Строение листовой пластинки флагового листа яровой пшеницы показано на рис. 21.

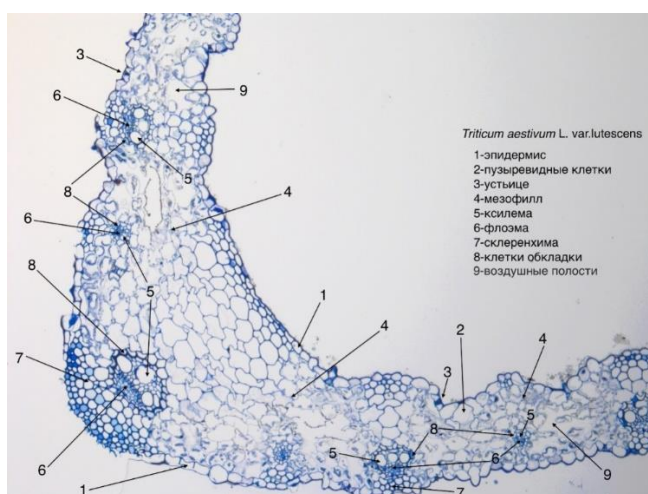


Рис. 21. Поперечный срез флагового листа пшеницы *T. aestivum* (Эзау, 1980)

Нами показано, что образец Дельфи 400 характеризуется существенно отличными от сорта Ленинградская 6 значениями ряда морфологических показателей листовой пластинки, а именно, большей толщиной листа в области жилок различных порядков, большим расстоянием между жилками различного порядка, большей площадью склеренхимы жилок, предпочитаемых тлями при питании на листьях в фазе цветения пшеницы. (табл. 3а, б; рис. 22а, б). Полученные материалы указывают на возможные причины более низкой избираемости эмигрантами *Rh. padi* крупных жилок на листьях Дельфи 400 (Приложение табл. 12).

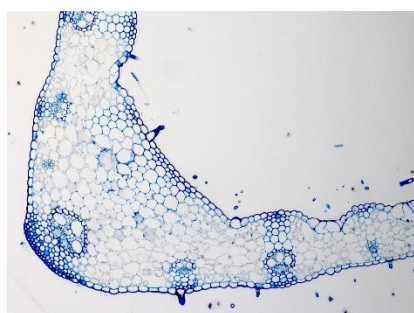
Таблица 3а. Отдельные показатели анатомического строения флаговых листьев яровой пшеницы

Образец	Толщина листа, μm			Расстояние м/у жилками, μm		
	Гл. ж.	Пп.	М/у ж.	М/у I и II п.	М/у ж II п.	М/у II и III п.
Ленинградская 6	471.5 ± 6.4	250.3 ± 3.3	182.5 ± 7.2	563.3 ± 6.6	540.8 ± 6.5	250.5 ± 6.5
Дельфи 400	558.0 ± 3.4	269.1 ± 4.7	213.3 ± 9.4	735.7 ± 2.4	664.2 ± 3.3	330.9 ± 1.9

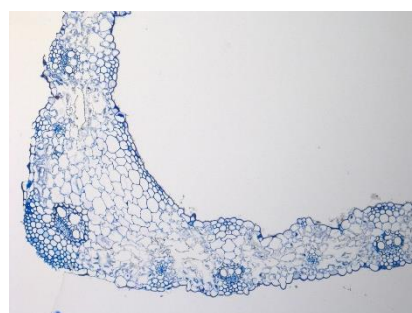
Таблица 3б. Отдельные показатели анатомического строения флаговых листьев яровой мягкой пшеницы

Образец	Площадь склеренхимы, μm^2		
	I п.	II п.	III п.
Ленинградская 6	14584.6 $\pm$ 472.3	2430.4 $\pm$ 111.7	2118.4 $\pm$ 88.5
Дельфи 400	24914.5 $\pm$ 2397.5	3097.8 $\pm$ 122.9	3320.5 $\pm$ 156.4

Примечание: м/у – между, ж. – жилка, Гл. ж. – главная жилка, I, II, III п. – жилки первого, второго и третьего порядков



а)



б)

Рис. 22: а) срез флагового листа яровой мягкой пшеницы Дельфи 400 (x10 увеличение, толщина среза 7 μm); б) срез флагового листа яровой мягкой пшеницы Ленинградская 6 (x10 увеличение, толщина среза 7 μm)

Известно, что формирование урожая хлебных злаков в период колошения в значительной степени зависит от фотосинтетической активности элементов колоса. Хлорофиллоносная паренхима располагается неравномерно вдоль колосковых чешуек, имеет высокую концентрацию хлорофилла и фотосинтетическую способность, необходимую для формирования урожая (Зверева, 2012). Проводящая система колосковых чешуек обеспечивает ассимилятами формирующиеся зерновки. Питаясь из проводящей системы колосковых чешуек, тли значительно снижают их обеспечение необходимыми элементами питания. На колосковых чешуях тли питаются с абаксиальной стороны, предпочитая жилки низких порядков.

Структура колосковых чешуек изучаемых нами образцов пшеницы отличалась по ряду показателей (табл. 4а, б; рис. 23а-г). Максимальная толщина колосковой чешуи в области главной жилки оказалась максимальной у образца кат. ВИР 6411, так же этот образец характеризовался наибольшим количеством слоев склеренхимы с абаксиальной (наружной) стороны проводящего пучка первого порядка. Можно предположить, что труднодоступность сосудистых пучков на колосках у образцов кат.

ВИР 6411 и Амфидиплоид 219, Дельфи 400 связана с высокой степенью склеренхимизации колосковых чешуй, большим числом слоев склеренхимы, и при этом меньшим числом слоев хлоренхимы.

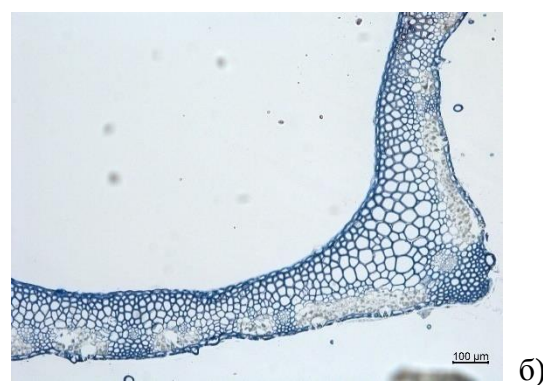
Таблица 4а. Особенности анатомического строения колосковых чешуй яровой пшеницы

Образец	Толщина, μm			Расстояние склеренхимы до жилки, μm			Толщина слоя эпидермы, μm
	гл. ж.	Ппор	м/у ж.	Ипор	Ппор	Шпор	
Ленинградская 6	226.6 $\pm$ 0.7	195.7 $\pm$ 1.7	101.2 $\pm$ 9.4	26.9 $\pm$ 0.6	12.3 $\pm$ 1.7		14.65 $\pm$ 0.9
Дельфи 400	454.7 $\pm$ 1.9	176.2 $\pm$ 1.5	161.7 $\pm$ 4.3	101.2 $\pm$ 2.1	50.4 $\pm$ 0.9	43.2 $\pm$ 1.1	16.6 $\pm$ 0.7
Амфидиплоид 219	424.7 $\pm$ 6.2	306.4 $\pm$ 6.5	158.5 $\pm$ 6.9	141.5 $\pm$ 14.1	79.3 $\pm$ 2.3	42.7 $\pm$ 4.6	15.0 $\pm$ 0.8
кат. ВИР 6411	484.5 $\pm$ 1.5	195.7 $\pm$ 5.6	76.6 $\pm$ 3.3	160.5 $\pm$ 0.8	47.3 $\pm$ 3.4	39.8 $\pm$ 0.84	10.7 $\pm$ 0.9

Таблица 4б. Особенности анатомического строения колосковых чешуй яровой пшеницы

Образец	Расп. хлоренхимы	Число слоев хлоренхимы	Число слоев склеренхимы до пучка у гл. ж.
Ленинградская 6	аба и ада	5	4
Дельфи 400			6
Амфидиплоид 219	аба	2-3	7-8
кат. ВИР 6411	ада	2	14

Примечание: аба-абаксиально, ада-адаксиально



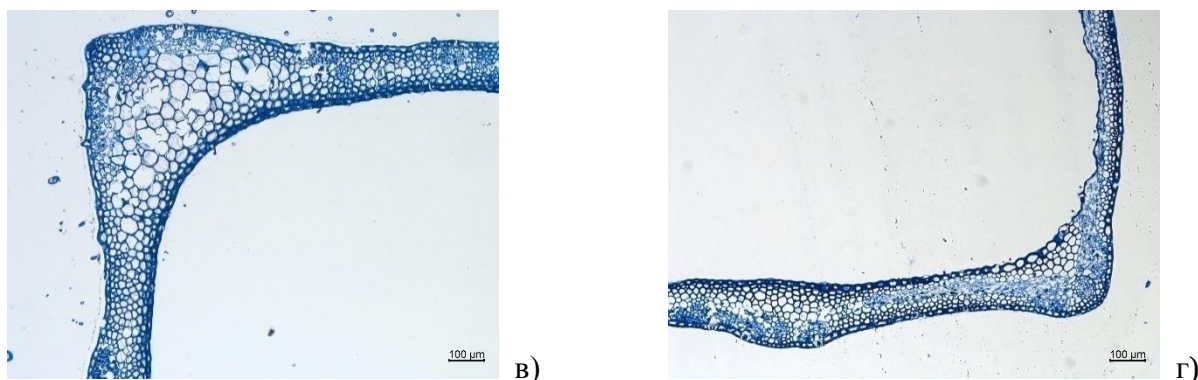


Рис. 23. Анатомическое строение колосковых чешуй образцов яровой пшеницы: а) кат. ВИР 6411; б) Амфидиплоид 219; в) Дельфи 400; г) Ленинградская 6

5.5. Длина стилетов трех видов тлей

Длина стилетов тлей (рис.24 а-в) характеризует расстояние, которое стилет тли способен преодолеть, чтобы достичь флоэмы. На примере изучаемых объектов нами было показано, что она составляла у *Rh. padi* – $405.6 \pm 11.9 \mu\text{m}$, *M. dirhodum* – $386.1 \pm 7.2 \mu\text{m}$, *S. avenae* – $501.6 \pm 6.4 \mu\text{m}$. Она вполне сопоставима с максимальной толщиной листовых пластинок и колосковых чешуй пшеницы изучаемых образцов и не будет лимитировать проникновение в растительные ткани.



Рис. 24. Препараты тлей (x20): а) *Rh. padi*; б) *M. dirhodum*; в) *S. avenae*

Таким образом, дифференциация образцов яровой пшеницы по благоприятности для развития различных видов тлей связана с особенностями их онтогенетической и органогенетической специфичности.

S. avenae тяготеет к колосу – месту наибольшего притока ассимилятов. Анатомо-морфологические факторы, сдерживающие ее развитие на пшенице, будут в значительной степени связаны с формированием и архитектоникой колоса, в некоторых случаях – флагового листа.

M. dirhodum приурочена к питанию в местах наиболее интенсивного фотосинтеза – флаговому и предфлаговому листьям, а на них – к центральной жилке, где происходит скопление ассимилятов для дальнейшего транспорта, в основном, в колос. Ее малоподвижность свидетельствует о достаточно стабильном уровне питания в этих местах. Для ее развития, наибольшее значение будут иметь характеристики верхних листьев и сопряженность развития с кормовым растением. Широкие листья благоприятны для ее питания.

У *Rh. padi* специфичность шире, а подвижность колоний выше, чем у других двух видов. Зоны ее питания расположены на всех надземных органах растений, включая места оттока ассимилятов на стареющих частях растений, а также узлы кущения и подземную часть стебля, где не питаются два предыдущих вида. В случае образования смешанных колоний, она, как правило, доминирует. Можно предположить, что устойчивость к ней растений будет определяться более широким набором признаков, чем к *M. dirhodum* и *S. avenae*.

Развитие тлей ограничивается на плотном и сжатом колосе, в местах высокой склеренимизации тканей и сосудистых пучков, а также большим расстоянием между жилками. Длина стилетов тлей достаточна для достижения сосудов флоэмы.

Все три вида пищевой специфичности реализуются при формировании сезонных изменений численности тлей.

Глава 6. Сезонные изменения плотности и вредоносность злаковых тлей на различных этапах органогенеза растений-хозяев

6.1. Сезонные изменения плотности *Rhopalosiphum padi* и *Metopolophium dirhodum* при питании на образцах пшеницы с различными морфо-физиологическими характеристиками

Численность основных видов злаковых тлей, обитающих на Северо-Западе РФ, в период опытов (2017 г.) отличалась своеобразием из-за пониженных температур и повышенного количества осадков в весенне-летний период: *S. avenae* практически отсутствовала на посевах, численность *Rh. padi* оказалась существенно ниже, чем *M. dirhodum*, которая достигла экономического порога вредоносности (ЭПВ). Чаше

всего максимальной численности достигает *Rh. padi*, реже *S. avenae*, и еще реже *M. dirhodum*.

На Северо-Западе сначала с первичных хозяев мигрирует *Rh. padi*, через 10-14 дней – *M. dirhodum*, главным образом на яровые культуры, которые в этот период находятся соответственно на II-III и IV-V этапах органогенеза. Пастбищные злаковые травы на VIII-IX этапах органогенеза, а также озимые культуры на VII-VIII этапах органогенеза тли предпочитают не заселять в это время и считается, что они переселяются на них после уборки яровых (Бокина, 2009). В южных частях ареала, где тли зимуют в активной фазе на травянистых растениях, их часто можно обнаружить на злаковых травах и озимых культурах. При анголоцикличности у тлей может изменяться предпочтение вторичных хозяев и статус вредоносности на яровых зерновых культурах (Dixon, 1987).

Динамика плотности и заселения стеблей пшеницы *Rh. padi* и *M. dirhodum* при питании на 5 модельных образцах пшеницы отражает воздействие кормового растения на развитие двух видов тлей в онтогенезе пшеницы (рис. 25-26; Приложение рис. 15-16 соответственно).

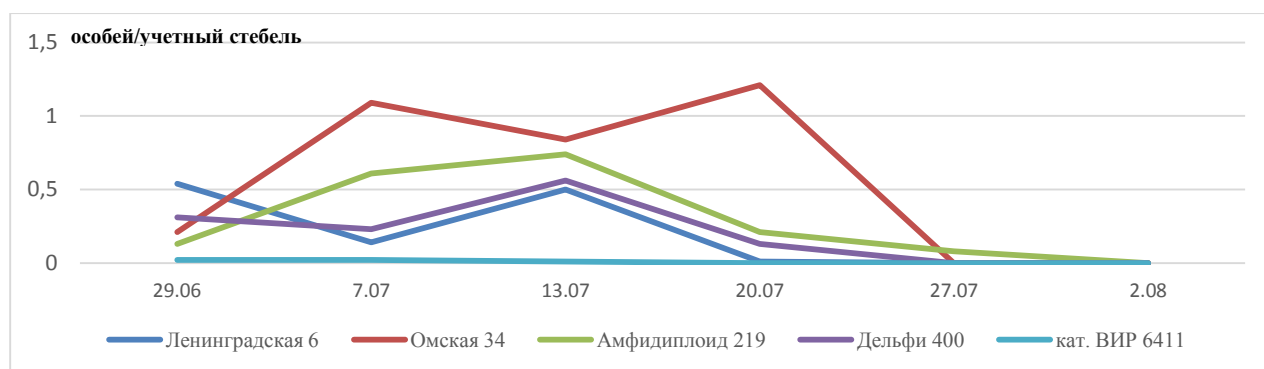


Рис. 25. Сезонные изменения плотности *Rh. padi* при питании на 5 образцах пшеницы в поле.

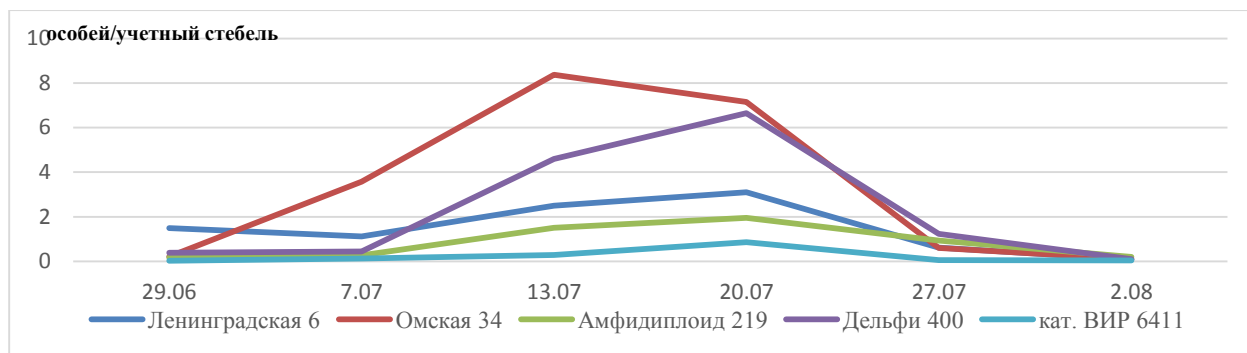


Рис. 26. Сезонные изменения плотности *M. dirhodum* при питании на 5 образцах пшеницы.

Показано, что на протяжении всего периода колонизации растений образцы Омская 34 и Амфидиплоид 219 более благоприятны для развития *Rh. padi*, чем Ленинградская 6 и Дельфи 400, а Омская 34 и Дельфи 400 более благоприятны для питания *M. dirhodum*, чем Ленинградская 6 и Амфидиплоид 219. Выраженная опушенность Амфидиплоида 219, вероятно, большей степени снижала нарастание численности *M. dirhodum* на верхних листьях, чем *Rh. padi* с более широкой органотропностью. Образец кат. ВИР 6411 (*T. monosocum*) с мелким плотным колосом и узкими короткими листьями оказался неблагоприятным для развития обоих видов тлей. Полегая при ливнях, этот образец в меньшей степени заселялся тлями. Однако, при высокой численности тли в массе размножались на его стебле и листьях. Показано, что численность *M. dirhodum* достигла своего пика на неделю позже, чем *Rh. padi* и в среднем по образцам достигла ЭПВ (Орлов, 2006). Численность и заселенность стеблей пшеницы *Rh. padi* оставались низкими даже в период пика численности и к 27.07 (конец цветения) тли уже не обнаруживались.

Выявлено сходство в динамике заселенности стеблей и изменениях плотности тлей на указанных образцах пшеницы (Приложение рис. 15-16). Снижение численности и количества заселенных тлями стеблей в период 29.06-7.07 было связано с ливнями, наблюдавшимися в это время.

Одним из факторов, определяющих колебания численности тлей, является формирование крылатых мигрирующих особей (рис. 27).

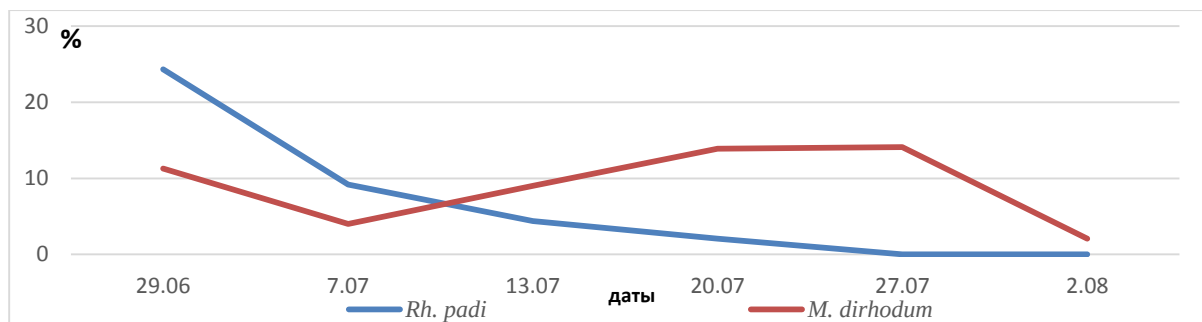


Рис. 27. Динамика численности крылатых самок в колониях *Rh. padi* и *M. dirhodum* при питании на яровой пшенице в поле.

Крылатые особи в первые два учета – это эмигранты, численность которых снижается. По мере нарастания численности *M. dirhodum* процент летних крылатых виргинопар (расселительниц) увеличивался (20-27.07), в результате чего численность тлей начинала снижаться. Поскольку численность *Rh. padi* оставалась низкой, расселительницы появлялись в незначительном количестве. Таким образом, динамика численности летних расселительниц при высокой и низкой численности тлей заметно различалась. В отчетный период совместных колоний обоих видов тлей не наблюдалось, вероятно, в связи с низкой численностью *Rh. padi*. Число совместно заселенных стеблей росло по мере роста численности обоих видов тлей.

Анализируя сопряженность развития *Rh. padi* с первичными и вторичными растениями-хозяевами, можно отметить ряд закономерностей.

Выход личинок из перезимовавших яиц на черемухе происходит в период от начала раздвигания почечных чешуй до конца распускания почек (I-IV этапы органогенеза в зависимости от образца хозяина), обычно 3.04-20.04. Первые потомки у основательниц появляются в начале появления белых бутонов (VI-VII – VIII этапы органогенеза), обычно 20.04-6.05 (в 2017 г. 18.05-25.05). Пик численности тлей наступает в фазу цветения (конец VIII-IX этапов органогенеза), обычно 15.05-25.05 (в 2017 г. 10.06). Эмиграция тлей начинается чуть раньше пика численности и продолжается до начала плодоношения (X этап органогенеза), обычно конец мая – начало июня (в 2017 г. 28.06). Таким образом, от выхода личинок до начала репродукции основательниц проходит 17-20 дней, от начала репродукции основательниц до полной миграции – несколько больше 40 дней. В активном возрасте

тли пребывают на первичном хозяине около 2 месяцев. На яровые культуры *Rh. padi* мигрирует, когда они находятся на II-III-IV этапах органогенеза (конец мая – начало июня), и в отличие от первичного хозяина тли сразу начинают размножаться. Нарастание численности происходит, как и на черемухе, при прохождении растениями VI-VIII этапов органогенеза с пиком численности на VIII-IX этапе. Миграция тлей начинается на тех же этапах органогенеза, как и на первичном хозяине, как правило, заканчиваясь к началу фазы восковой спелости. В среднем на пшенице тля питается с конца мая о начала августа в течение 60-70 дней, редко дольше. Осенью на черемухе тля обитает тоже около 40-60 дней, а первые яйца отмечаются не раньше, чем через 3-4 недели после появления первых гинопар. Сроки питания на хозяевах зависят от условий среды и генотипических характеристик растений.

6.2. Специфика вредоносности злаковых тлей

О вредоносности *Rh. padi* на первичном хозяине в литературе сведения отсутствуют, о "прямой" вредоносности злаковых тлей в результате поглощения флоэмного сока на вторичных хозяевах скудны из-за трудности ее оценки при отсутствии вирусных и других заболеваний в неконтролируемых условиях окружающей среды. Степень воздействия тлей на растения зависит от многих факторов, в том числе от характеристик колонизируемого растения, этапа органогенеза в период питания вредителя, вида тли, ее численности и продолжительности питания.

Повреждения черемухи *Padus avium*, вызванные питанием *Rhopalosiphum padi*

Питание *Rh. padi* на первичном хозяине вызывает скручивание (открытые галлы), пожелтение, иногда усыхание листьев. Первые деформации появляются через месяц после выхода основательниц из яиц или через 7-10 дней после появления личинок первого фундатригенного поколения (Гандрабур, 2019). Декоративность растений снижается на весь вегетационный период. Показано, что нарушение роста и развития побегов *P. avium* при средней численности тли весной 1-2 яйца/10 почек вызывает снижение урожайности – число ягод в кисти снижается в 2.9 раза, масса ягоды – в 1.3 раза (рис. 28). Иногда наблюдается полное бесплодие соцветий.



Рис. 28. Повреждения черемухи при питании *Rh. padi*

Задержка развития пшеницы при заселении тремя видами тлей на различных этапах органогенеза растений

Проведен анализ дифференцированного воздействия *Rh. padi*, *S. avenae* и *M. dirhodum* на 6 образцов пшеницы через 9 и 30 дней после заселения всходов растений тлями (Приложение табл. 14). Во время первого учета потомство поселенцев составляло 160-200 особей. *S. avenae* и *M. dirhodum* стимулировали рост Ленинградской 6 и Дельфи 400, *M. dirhodum* – Амфидиплоида 219, при питании *S. avenae* рост Амфидиплоида 219 и AC Nanda не изменился (Приложение табл. 14). При питании *Rh. padi* высота растений снижалась на 17.6-22.9% по отношению к контролю. В меньшей степени – у позднеспелого Амфидиплоида 219.

Ко второму учету рост заселенных растений снизился во всех вариантах заселения. В целом, в результате питания *Rh. padi* высота стеблей снижалась в большей степени, чем двух других видов. Более выносливыми к воздействию *Rh. padi* оказались позднеспелые образцы Дельфи 400 и Амфидиплоид 219, к *S. avenae* – Ленинградская 6 и кат. ВИР 6411, к *M. dirhodum* – Амфидиплоид 219 (Приложение табл. 14). У всех образцов происходила задержка в прохождении этапов органогенеза.

При заселении пшеницы на VIII этапе органогенеза все три вида тлей оказывали существенное влияние на продуктивность растений (табл. 5).

Таблица 5. Снижение продуктивности пшеницы при заселении тремя видами тлей на VIII этапе органогенеза растений

Ленинградская 6				Дельфи 400		
Количество зерновок в колосе						
Контроль	Снижение к контролю, %			Контроль	Снижение к контролю, %	
	<i>Rh. padi</i>	<i>M. dirhodum</i>	<i>S. avenae</i>		<i>Rh. padi</i>	<i>M. dirhodum</i>
25.0±1.1	37.6	36.0	40.0	26.1±1.0	34.1	28.7
Масса 1000 зерен, г						
31.2±0.5	48.4	29.0	55.0	34.1±0.8	35.3	14.7

При сходной плотности колоний трех изучаемых видов тлей, наименьшие потери массы зерновок вызвало питание *M. dirhodum*. Кроме того, при питании тлей на образце Дельфи 400 потери были ниже, чем на сорте Ленинградская 6.

Формирование компонентов урожая пшеницы при повреждении *Rhopalosiphum padi* в различные периоды развития растений

На примере двух образцов пшеницы (Ленинградская 6 и Дельфи 400) показано, что питание колоний *Rh. padi* (5 самок/сосуд при заселении) в период от всходов до выхода 4 листа вызывало снижение темпов роста и органогенеза растений, повышение кустиности и понижение урожайности (табл. 6).

Таблица 6. Повреждение пшеницы, вызванное *Rh. padi* при питании на растениях от всходов до выхода 4 листа (II-III этапы органогенеза)

Дата	Неповрежденные растения (контроль)	Поврежденные растения					
		этап органогенеза	этап органогенеза	куститость (% повышения к контролю)	Снижение к контролю, %		
	высота стебля				колосков/ колос	зерновок/ колос	масса 1000 зерен, г
Ленинградская 6							
9.07	VIII	VII		50.5			
23.07	X	IX	25.0	47.0			
11.08	XII	X	22.6	32.4			
20.08	XII	XII			9.6	19.1	18.7
Дельфи 400							
9.07	VII	VI		65.0			
23.07	IX	VIII	28.6	35.0			
11.08	X	IX	13.8	8.5			
20.08	XII	XI			18.7	11.1	10.0

Впервые отмечена способность растений компенсировать потери, вызванные тлями, путем повышения вегетативной массы (кустистости) и увеличения темпов роста. Образец Дельфи 400 быстрее восстановил рост и проявил бóльшую

выносливым к повреждению *Rh. padi* на ранних этапах органогенеза, чем сорт Ленинградская 6 (табл. 5).

При массовом развитии *Rh. padi* на 7 образцах пшеницы в период от стеблевания (VI-VII этапы органогенеза) до зрелости (XI этап органогенеза) количество зерновок в колосе снижалось на всех образцах от 40.2% до 56.9% по отношению к контролю, исключая ВИР 6411 (9.2%) (табл. 7). Сильнее страдали зерновки у образца с рыхлым (Амфидиплоид 219) и среднеплотным колосом (Ленинградская 6), наименее – с плотным, сжатым (кат. ВИР 6411). На всех изучаемых образцах пшеницы наблюдались череззерница, щуплость, недоразвитие зерновок (рис. 29). Пустые колосья отмечены на всех образцах кроме АС Nanda и кат. ВИР 6411.

Таким образом, при высокой численности *Rh. padi*, когда она заселяет пшеницу в период VI-VII – XI этапов органогенеза и питается на колосе, продуктивность растений снижается более, чем на 40% (табл. 7). При этом большое значение имеют плотность и сжатость колоса. При питании *Rh. padi* на пшенице от всходов до выхода 4 листа продуктивность растений снижалась в меньшей степени (на 11.1-19.1%) (табл. 6).

Для изучения повреждения образцов пшеницы в условиях стрессовой ситуации было проведено моделирование вспышки массового размножения *Rh. padi*. В этих условиях учеты численности тлей производили на 5-ти образцах пшеницы, начиная с IV этапа органогенеза (Гандрабур, 2018 б). Уже при первом учете численность тлей превышала ЭПВ (Приложение рис. 17) на всех образцах, в меньшей степени – на кат. ВИР 6411. При массовом размножении тлей пик численности и миграция начались на 10 дней раньше, чем при низкой (рис. 18, Приложение рис. 17). Численность тлей начало снижаться, но в целом заселенность растений оставалась высокой вплоть до осенней ремиграции. Более высокая плотность тлей отмечена на Омской 34 и Амфидиплоиде 219. На VII-м этапе органогенеза началось массовое стеблевое полегание растений из-за ослабления в результате повреждения тлями. Образцы Алтайский простор, Омская 34, Дельфи 400, Гирка, АС Nanda, Лавруша, Воевода, SAWSN 125 не полегли или полегли незначительно (Приложение табл. 15).

Таблица 7. Влияние питания *Rh. padi* на продуктивность яровой мягкой пшеницы при заселении растений на VI-VII этапах органогенеза

Образец	Кол-во колосков в колосе (снижение к контролю, %)	Кол-во зерновок в колосе (снижение к контролю, %)
Ленинградская 6	2.4	47.4
Дельфи 400	2.9	44.4
Омская 34	2.4	40.2
Амфидиплоид 219	6.6	56.9
АС Nanda	2.2	41.3
кат. ВИР 6411	1.3	9.2
кат. ВИР 65548	7.3	45.9

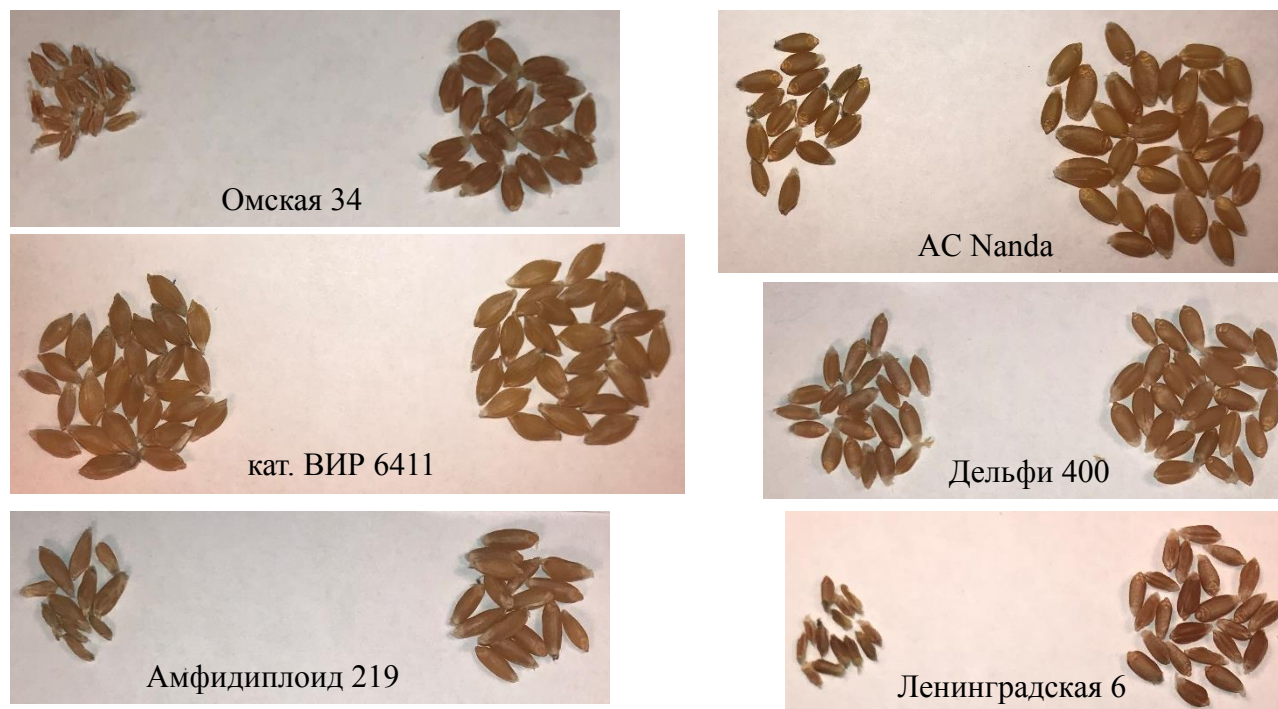


Рис. 29. Повреждение зерновок яровой пшеницы, вызванные питанием *Rhopalosiphum padi* при заселении растений на VI-VII этапах органогенеза

К концу вегетации погибли образцы Escana, Омская 34 и кат. ВИР 6411. В последние годы в селекции пшениц уделяется особое внимание повышению устойчивости к полеганию за счет увеличения количества проводящих пучков в стебле, что одновременно увеличивает и продуктивность растений (Сигнаевский, 2014). Соответственно, в качестве побочного эффекта можно ожидать роста устойчивости новых сортов к тлям.

При массовом размножении особое значение приобретает опушенность растений. Волоски у пшеницы – это одноклеточные образования, которые образуются в результате разрастания внешних стенок клеток эпидермиса. Они пусты и бесцветны (Промышленный портал Оренбургской области. Листья пшеницы. <http://agro-portal.su>). Значимость опушенности для развития тлей в литературе трактуется неоднозначно. Есть сведения, что высокая плотность опушения затрудняет поиск места питания у *Diuraphis noxia* (Mord.) и *Sipha flava* (Forb.), но не мешает *Schizaphis graminum* Rond. (Webster et al., 1994; Bahlmann et al., 2003). Длинные трихомы на кормовых растениях не мешали питанию *Rh. padi*, хотя в некоторых случаях могли оказывать антибиотическое воздействие (Радченко, 1997; Гандрабур, 2016). В нашем опыте при массовом размножении *Rh. padi* можно было наблюдать, что опушенность (Амфидиплоид 219, Карагандинская 2, Дельфи 400) не препятствует ее питанию в начале заселения. В дальнейшем накопление пади привлекает энтомофагов, способствует развитию грибной инфекции, вызывает гибель и миграции тлей.

Таким образом, все три вида злаковых тлей (в меньшей степени *M. dirhodum*) при заселении растений на различных этапах органогенеза вызывали 1) замедление роста растений, 2) торможение развития, в том числе процессов оплодотворения и созревания зерновок, и, как следствие, мелкозернистость, череззерницу и пустоколосость, 3) куститость, 4) полегание, 5) гибель растений.

Препятствием для развития *Rh. padi* служат 1) органогенетический барьер – быстрое прохождение наиболее уязвимых этапов органогенеза и 2) морфологический барьер – плотный и сжатый колос, толстые и плотные колосковые чешуи, в какой-то степени опушенность. Впервые обнаружены

проявления выносливости пшеницы при массовом размножении тлей – повышение кустиности, компенсация роста и устойчивость к полеганию.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Злаковые тли *Rh. padi*, *S. avenae* и *M. dirhodum* – широко распространенные вредители зерновых культур и злаковых трав. *Rh. padi* и *M. dirhodum* недостаточно изучены в качестве вредителей видов р. *Padus* и р. *Rosa*, соответственно. Спорадические повышения их численности вызывают необходимость защитных мероприятий на Северо-Западе ареала. Вредоносность тлей связана с комплексом трофических взаимосвязей на протяжении жизненного цикла, их нагрузкой на растения на тех или иных этапах органогенеза.

Становление гетереции, гостальной и субгостальной специфичности у тлей на вторичных хозяевах шло на фоне уже сформированных адаптаций к первичным хозяевам, обеспечивающих перезимовку и развитие весенних поколений, и в значительной мере определяется морфо-физиологическими характеристиками первичных хозяев. На первичном хозяине формируется клональный состав и создается плотность особей, необходимая для успешности расселения мигрирующих в агробиоценозы и повреждающих зерновые культуры тлей. Адаптивный потенциал тлей, в том числе выраженная способность к диверсификации, включает не только комплекс клонов, но и последовательное появление онтогенетических морф, отличающихся особенностями развития и поведения. Онтогенетическая и связанная с ней органогенетическая пищевая специфичность у флоэмопитающихся видов тлей строго определяется необходимостью питания в зонах выраженного потока ассимилятов и, в связи с этим, сопряженностью развития с этапами органогенеза растений на протяжении вегетационного периода. Видовая специфика в воздействии *Rh. padi*, *S. avenae* и *M. dirhodum* на развитие и продуктивность яровой пшеницы, а также различия в рангах ее благоприятности для питания тлей зависят от онтогенетической и органогенетической специфичности этих видов. Длительное ограничение влияния тлей на снижение продуктивности хозяев возможно путем возделывания

сортов, обладающих признаками, препятствующими сопряженности их развития с вредителями и доступности мест питания.

Полученные экспериментальные данные позволяют сделать ряд выводов:

1) На примере *Rh. padi*, *M. dirhodum* и *S. avenae* показано, что механизмы приспособительной изменчивости в популяциях тлей включают разнообразие клонов, проявляющих различные стратегии выживания, основанные на сочетании онтогенезов внутриклональных морф при развитии на первичных и вторичных растениях-хозяевах.

2) Установлено, что яйца *M. dirhodum*, зимуют на опушении и шипах *R. canina* и *R. rugosa*, но погибают на листьях *R. glauca* и яровой пшенице. Оvipары *Rh. padi* не откладывают яйца на *P. serotina*, *P. ssiori* и *P. Maackii*. У гетероцидных видов тлей развитие овипар и откладка яиц на однолетних растениях служит примером экологической и трофической связи между их первичными и вторичными хозяевами, определяющей их численность.

3) Установлено, *Rh. padi* слабее повреждает позднеспелые образцы черемухи, не образующие поросли, с ранним листопадом, с преобладанием вегетативных почек (органогенетический барьер), с отстающими от побега почками и некрупными листовыми пластинками (морфологический барьер).

4) Обнаружено, что критическими для формирования численности *Rh. padi* и ее воздействия на продуктивность растений являются нарушения в сопряженности развития с фенологией первичных и вторичных хозяев (органогенетический барьер) в периоды выхода основательниц из яиц (I-II этапы органогенеза черемухи), эмиграции на вторичные хозяева (VIII-IX этапы органогенеза черемухи и II-III пшеницы) и откладывания яиц (листопад). Плотность яиц на *P. avium* положительно коррелировала со среднесуточными температурами за октябрь, а продолжительность эмиграции – отрицательно с СЭТ за 2 и 3 декаду мая и 1 декаду июня.

5) Онтогенетическая и органогенетическая специфичность *Rh. padi*, *M. dirhodum* и *S. avenae* позволяет им успешно выживать на одном растении

пшеницы. При формировании совместных колоний, как правило, доминирует *Rh. padi*; факторы, препятствующие развитию тлей связаны со сроками заселения, развития и предпочтением мест питания: *S. avenae* – колоса, *M. dirhodum* – верхних листьев; *Rh. padi* – всех надземных органов растений.

6) Выделено 10 образцов пшениц, неблагоприятных для развития трех видов тлей, в т.ч. у *T. aestivum* var. *lutescens* (3), var. *erythrosperrum-ferrugineum* (1), var. *ferrugineum persicoid* (1), var. *pyrothrix* (1), *T. monococcum* var. *vulgare* (2), var. *macedonicum* (1) и *T. kihare*. Выявлен комплекс признаков, сдерживающих размножение тлей на пшенице – плотный и сжатый колос, толстые и плотные колосковые чешуи, высокая степень склеренхимизации тканей (морфологический барьер). Впервые описаны факторы выносливости пшеницы к тлям – низкий коэффициент полегания, плотное прилегание лигулы и длинного влагалища листа к стеблю), способность к компенсации роста и питания.

7) Вредоносность *Rh. padi* и *M. dirhodum* на первичных хозяевах выражается в деформации их листьев и снижении урожайности. При питании злаковых тлей на вторичных хозяевах при численности близкой к ЭПВ наблюдаются: 1) замедление роста растений при заселении тлями в фазе всходов на 31.1-45.9%, в фазе стеблевания на 1.6-5.7%, 2) нарушение органогенеза, вызывающее мелкозернистость, череззерницу и пустоколосость – число зерновок в колосе снижается от 9.2 до 59.6%, а масса 1000 зерен на 10.0-55.0% по отношению к контролю. Заселение пшеницы тлями только на ранних этапах органогенеза в меньшей степени влияет на урожайность, чем колонизация в период VI-VII этапов органогенеза и до созревания. Среди изучаемых видов тлей наименее вредоносна *M. dirhodum*.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

1) Для ограничения численности *Rh. padi* на первичных хозяевах рекомендуется культивировать *P. serotina*, *P. Maackii* и *P. ssiori*; для *M. dirhodum* – *R. glauca*, а также осуществлять мониторинг мест произрастания видов Осоковых и Ситниковых как места возможной резервации злаковых тлей. В селекции видов р. *Padus* рекомендуется учитывать признаки, сдерживающие

развитие тли, – позднее начало вегетации, ранний листопад, отсутствие поросли, отстающие от побега почки, некрупные листья; а р. *Rosa* – бесшипность и отсутствие опушения на побегах.

2) Для анализа механизмов устойчивости пшеницы к тлям в селекционно-генетических исследованиях и фитосанитарном мониторинге использовать составленную нами Базу данных образцов пшеницы, дифференцированных по благоприятности для развития тлей, а также применять предложенный нами показатель P_{14} , включающий не только скорость репродукции, но и способность потомства морф к расселению.

3) Прогнозы численности *Rh. padi*, составляемые на основе учета перезимовавших яиц, следует дополнять оценкой плотности выживших основательниц к началу их репродукции (конец апреля) и мониторингом сроков эмиграции тли в агробиоценозы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения / Афонин А.Н.; Грин С.Л.; Дзюбенко Н.И.; Фролов А.Н. (ред.). – URL: <http://www.agroatlas.ru> (дата обращения: 30.08.2019)
- Анциферов, А.В. Хозяйственно-биологическая оценка сортов и отобранных форм черемухи в условиях Центрально-Черноземного региона / А.В. Анциферов: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук. – Мичуринск, 2004. – 26 с.
- Байдык, Г.В. Вредоносность злаковых тлей / Г.В. Байдык // Тр. Харьк. с.-х. ин-та. – 1982. – Т. 282. – С. 3-5.
- Безменова, М.Д. Некоторые аспекты адаптации видов черемухи (*Padus* Mill.) в условиях Белогорья / М.Д. Безменова, В.И. Сорокопудов, Т.А. Резанова // Науч. ведомости Белгород. гос. ун-та. Сер. естеств. науки. – 2010. – N 15 (80), вып. 12. – С. 66-71.
- Берим, М.Н. Мониторинг злаковых тлей (Homoptera, Aphididae) в Северо-Западном регионе России / М.Н. Берим // XII съезд Русского. энтомол. о-ва: тез. докл. (Санкт-Петербург, 19-24 авг. 2002 г.). – СПб: Русское энтомол. о-во, 2002. – С. 39-40.
- Берим, М.Н. Наиболее вредоносные виды тлей на Северо-Западе России / М.Н. Берим // Защита и карантин растений. – 2014а. – N 9. – С. 29-31.
- Берим, М.Н. Тли на зерновых культурах / М.Н. Берим // С.-х. вести. – 2014б. – N 1. – С. 16-18.
- Берим, М.Н. Тли – вредители картофеля / М.Н. Берим // Защита картофеля. – 2017. – N 1. – С. 30-34.
- Бокина, И.Г. От чего зависит размножение злаковых тлей и их энтомофагов / И.Г. Бокина // Защита и карантин растений. – 2008. – N 11. – С. 21-22.

- Бокина, И.Г. Злаковые тли и их энтомофаги в лесостепи Западной Сибири / И.Г.Бокина. – Новосибирск: РАСХН Сиб. отд-ние ГНУ СибНИИЗХим, 2009. – 182 с.
- Бойко, С.В. Пространственное распределение фитофагов в посевах зерновых культур / С.В.Бойко, О.Ф. Слабожанкина // Защита и карантин растений. – 2013. – N 3. – С. 23-26.
- Вавилов, Н.И. Проблемы иммунитета культурных растений / Н.И. Вавилов. – Избр. тр. – М.-Л.: Наука, 1964. – Т. 4 – 158 с.
- Вавилов, Н.И. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям / Н.И. Вавилов. – М.: Наука, 1986. – 519 с.
- Верещагина, А.Б. Эколого-физиологические особенности цикловых форм северной популяции черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) / А.Б. Верещагина // XII съезд Русского. энтомол. о-ва: тез. докл. (Санкт-Петербург, 19–24 авг. 2002 г.). – СПб: Русское энтомол. о-во, 2002. – С. 59.
- Верещагина, А.Б. Развитие черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphidoidea) при питании на образцах черемухи с различными сроками вегетации и морфо-физиологическими характеристиками на Северо-Западе РФ / А.Б. Верещагина, Е.С. Гандрабур // Сохранение разнообразия растительного мира в ботанических садах: традиции, современность, перспективы: материалы Междунар. конф., посвящ. 70-летию Центрального сибирского бот. сада (Новосибирск, 1-8 авг. 2016 г.). – Новосибирск: Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 2016. – С. 50-53.
- Верещагина, А.Б. Изменчивость параметров развития клонов черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) в течение жизненного цикла как генотипическая адаптация данного вида / А.Б. Верещагина, Е.С. Гандрабур // Энтномол. обозр. – 2016. – Т. 95, вып. 4. – С. 729-747. [Entomol. Rev. – 2016. – V. 96, N 8. – P. 983-996.]

Верещагина, А.Б. Крылатость у тлей и ее значимость в формировании численности популяций и вредоносности на примере черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) / А.Б. Верещагина, Е.С. Гандрабур // Евразийский Союз Ученых (ЕСУ). Биол. н. – 2015. – N 12 (21). – С.21-26.

Верещагина, А.Б. Полифенизм черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) при питании на черемухе обыкновенной *Padus avium* Mill / А.Б. Верещагина // «Научное обеспечение развития АПК в условиях импортозамещения»: Сб. науч. тр. Межд. научно-практической конф. професс.-преп. состава «Научное обеспечение сельского хозяйства и снижение технологических рисков в продовольственной сфере». СПб, 26-28 янв. 2017. Ч. 1 – СПбГАУ: СПб, 2017. – С. 27-30.

Верещагина, А.Б. Разнообразие растений в связи с их пригодностью для питания тлей / А.Б. Верещагина, Е.С. Гандрабур // Мат. XII сессии Ген. Ассамблеи МОББ (в связи с 40-летием деятельности) и докладов Международной научной конференции "Биологическая защита растений": успехи, проблемы, перспективы" 24-27 апреля 2017а г. – СПб, 2017. – С. 58-62.

Верещагина, А.Б. Особенности развития клонов черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) при гетероцидном образе жизни / А.Б. Верещагина, Е.С. Гандрабур // XV Съезд РЭО. Новосибирск. 31 июля-7 августа 2017 г. Материалы съезда. – Новосибирск: Изд. Гарамонд. – 2017б. – С.104-105.

Верещагин, Б.В. Тли Молдавии / Б.В. Верещагин, А.В. Андреев, А.Б. Верещагина. – Кишинев: Штиинца, 1985. – 158 с.

Взаимоотношения в системе "Вирус-Вектор-Агробиоценоз" / К.П. Дьяконов [и др.] // Известия Тимирязевской с.-х. акад.–2005. – Вып. 3.– С. 107-115.

Викторов, А.Г. Тли и Vt-растения / А.Г. Викторов // Защита и карантин растений. – 2008. – С. 16-17.

- Вилкова, Н.А. Иммуитет растений к вредителям и его связь с пищевой специализацией насекомых-фитофагов / Н.А. Вилкова // Чтения памяти Н.А. Холодковского (11 апр. 1978 г.). Т. 31. – Л.: Наука, 1979. – С. 68-103.
- Вилкова, Н.А. Биоценоотическое значение иммунитета растений к вредителям в агроэкосистемах / Н.А. Вилкова // Проблемы экологии в России: сб. тр. РАН. –, 1998. – С. 63-64.
- Вилкова, Н.А. Иммуитет семенных растений и его фитосанитарное значение в агроэкосистемах/ Н.А. Вилкова, Л.И. Нефедова, А.Н. Фролов // Защита и карантин растений. – 2015. – N8. – С. 3-9.
- Вишневский, А.Г. Демографическая революция меняет репродуктивную стратегию *Homo sapiens* / А.Г. Вишневский // Демографическое обозрение. – 2014. – Т.1, N1. – С. 6-33.
- Вредная черепашка и другие хлебные клопы / В.А. Павлюшин [и др.] – СПб: ФБГНУ ВИЗР. – 2015. – 272 с.
- Гандрабур, Е. Факторы устойчивости растений к злаковым тлям / Е. Гандрабур// Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам: тез. докл. IV Междунар. конф. (Санкт-Петербург, 11-13 окт. 2016 г.). – СПб: Всерос. ин-т защиты растений, 2016. – С. 23.
- Гандрабур, Е.С. Особенности субгостальной пищевой специализации трех видов злаковых тлей *Rhopalosiphum padi* (L.), *Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* Walk. (Homoptera: Aphididae) при питании на представителях рода *Triticum* L. / Е.С. Гандрабур, А.Б. Верещагина // Экологическая безопасность защиты растений: материалы Междунар. науч. конф. посвящ. 105-летию со дня рожд. чл.-кор. А.Л. Амбросова и 80-летию со дня рожд. акад. В.Ф. Самерсова (Прилуки, 24-26 июля 2017 г.). / Нац. акад. наук Беларуси. Научн.-практ. центр по земледелию. Ин-т защиты раст. Минск: Беларуская навука. – 2017. – С. 39-43.

- Гандрабур, Е. Топическое распределение *Rhopalosiphum padi* (L.), *Sitobion avenae* F., *Metopolophium dirhodum* Walk. при питании на образцах яровой мягкой пшеницы // Идеи Н.И. Вавилова в современном мире: тез. докл. IV Вавиловской междунар. конф. (Санкт-Петербург, 20-24 нояб.2017г.). – СПб: Всерос. ин-т растениеводства, 2017. – С. 74.
- Гандрабур, Е.С. Особенности формирования фенетической структуры популяций тлей и методы ее диагностики на примере черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae) (часть 1) / Е.С. Гандрабур, А.Б. Верещагина// Вестник защиты растений. – 2018. – N3(97). – С. 18-23.
- Гандрабур, Е.С. Особенности формирования фенетической структуры популяций тлей и методы ее диагностики на примере черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera: Aphididae) (часть 2) / Е.С. Гандрабур, А.Б. Верещагина// Вестник защиты растений. – 2018. – N 4(98). – С. 13-17.
- Гандрабур, Е.С. К формированию базы данных образцов яровой мягкой пшеницы, ограничивающих развитие черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hemiptera, Sternorrhyncha: Aphididae) / Е.С. Гандрабур // Междунар. науч.-практ. конф. «Современные технологии и средства защиты растений – платформа для инновационного освоения в АПК России»: материалы конф. (Санкт-Петербург, Пушкин, 8-12 окт. 2018 г.). – СПб, 2018. –С. 47-49.
- Гандрабур, Е.С. Взаимоотношения пшеницы и черемуховой тли в условиях модели ее массового размножения / Е.С. Гандрабур // Научное обеспечение развития АПК в условиях импортозамещения: сб. науч. тр. Ч. 1. – Санкт-Петербург: Санкт-Петербургский государственный аграрный университет, 2018. – С. 128-132.
- Гандрабур, Е.С. Устойчивость черемухи к черемухово-злаковой тле / Е.С. Гандрабур // Защита и карантин растений. – 2019. – N 5. – С. 46-50
- Гончаров, Н.П. Сравнительная генетика пшениц и их сородичей. – Изд. 2-е испр. и доп. / Н.П. Гончаров. – Новосибирск: Гео, 2012. – 523 с.

- Гриценко, В.В. Концепции вида и симпатрическое видообразование / В.В. Гриценко, А.Г. Креславский, А.В. Михеев, А.С. Северцов, В.М. Соломатин – М.: Моск. гос. ун-т, 1983. – 192 с.
- Дворянкина, В.А. Морфо-физиологические признаки устойчивости пшеницы к большой злаковой тле / В.А. Дворянкина// VII Всесоюз. совещ. по иммунитету с.-х. растений к болезням и вредителям: тез. докл. (Омск, 4-7 августа, 1981) – Новосибирск, 1981. – С. 107-108.
- Дьяконов, К.П. Трофические связи тлей (Homoptera, Aphidinea) как пример оптимального использования насекомыми кормовых ресурсов / К.П. Дьяконов // Чтения памяти А.И. Куренцова. Вып.13. – Владивосток: Даль наука, 2002. –С. 53-60.
- Дждеид, Х. Особенности анатомического строения стебля яровой мягкой пшеницы разных лет селекции в Центральном регионе нечерноземной зоны / Х. Дждеид: дис. ... канд. биол. наук. – М., 2006. – 190 с.
- Евтухова, М.В. Изучение эколого-биологической изменчивости представителей рода *Rosa* L. для селекции в условиях Юго-Запада ЦЧЗ / М.В. Евтухова: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Рамонь, 2016. – 25 с.
- Ежегодный справочник агронома. – СПб: Россельхозцентр, фил. по Ленинград. обл., 2018. – 168 с.
- Зверева, Г.К. Структура хлоренхимы колосковых чешуй хлебных злаков / Г.К. Зверева // Вестн. Алтайск. гос. аграрн. ун-та. – 2012. – N 10 (96). – С. 65-69.
- Злаковые тли на озимой пшенице и обоснование мер борьбы с ними в условиях юга Украины: Методические рекомендации / М.П. Николенко, Л.И. Омельченко. – Одесса: Всесоюзный селекционно-генетический институт, 1974. – 10 с.
- Злаковые тли / Е.Е. Радченко // Изучение генетических ресурсов зерновых культур по устойчивости к вредным организмам: метод. пособие; ред. Е.Е. Радченко. – М.: Россельхозакадемия, 2008. – С. 214-257.

- Ильин, В.С. Шиповник / В.С. Ильин, Н.А. Ильина // Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур. Орел: ВНИИСПК. 1999. С. 467-472.
- Ильин, В.С. Шиповник, клюква и другие редкие культуры сада / В. С. Ильин. – Челябинск: ФГБНУ ЮУНИИСК, 2017. – 318 с.
- Кабашникова, Л.Ф. Фотосинтетический аппарат и потенциал продуктивности злаков / Л.Ф. Кабашникова. - Минск: "Беларуска навука", 2011. - 327 с.
- Киризий, Д.А. Содержание растворимых углеводов и старение флагового листа пшеницы при экспериментальном блокировании оттока ассимилятов / Д.А. Киризий, В.В. Франтийчук, О.О. Стасик // Физиология растений и генетика. – 2015. – Т. 47, N 2. – С. 136-146.
- Кищенко, И.Т. Развитие интродуцированных видов *Padus* Mill. (Rosaceae Adans) в Южной Карелии / И.Т. Кищенко // Arctic Environ. Res. – 2017. – V. 17, N 1. – С. 30-40.
- Конарев, А.В. Молекулярные механизмы иммунитета и создание устойчивых к вредителям форм растений / А.В. Конарев // Защита и карантин растений. – 2017. – N 11. – С. 3-8.
- Куперман, Ф.М. Морфофизиология растений / Ф.М. Куперман. – М.: Высшая школа, 1977. – 288 с.
- Лапшинов, Н.А. Влияние вирусной инфекции на урожайность картофеля в условиях северной лесостепи Западной Сибири / Н.А. Лапшинов // Достижения науки и техники АПК. – 2010. – N 09. – С. 27-29.
- Лежачихин, Э. Биологическое разнообразие – зачем и почему? I. Поиски функционального объяснения / Э. Лежачихин // Журн. общ. биол. – 2018. – Т. 79, N 3. – С. 201-220

- Мамонтова, В.А. Подотряд тли – Aphididae / В.А. Мамонтова // Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений. Т. 1. – Киев: Урожай, 1973. – С. 214-305.
- Маркелова, Т.С. Вирусные болезни пшеницы / Т.С. Маркелова, Т.В. Кириллова // Защита и карантин растений. – 2010. – N 4. – С. – 21-23.
- Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Вып. 2-ой. Зерновые, крупяные, зернобобовые, кукуруза и кормовые культуры. М: Госагропром СССР, Гос. комиссия по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур. 1989. 194 с.
- Методические указания по оценке устойчивости картофеля и кукурузы к главнейшим вредителям / И.Д. Шапиро [и др.]. – Л.: ВИЗР., 1980. – 138 с.
- Методы оценки сельскохозяйственных культур на групповую устойчивость к вредителям / Н.А. Вилкова [и др.]. – Санкт-Петербург: ВИЗР, 2003. – 112 с.
- Методические указания для проведения учебной практики по дисциплине «Производство продукции растениеводства» / сост. М. М. Графин. – Дмитровград: Мин. с.-хоз-ва РФ, Технологический ин-т, Филиал ФГЛУ ВПО, Ульяновская гос. с.-х. академия, 2009. – 29 с.
- Митрофанова, О.П. Генетические ресурсы пшеницы в России: состояние и предселекционное изучение / О.П. Митрофанова // Вавиловский журнал генетики и селекции. – 2012. – Т. 16, N 1. – С. 10-20.
- Михайлова, Н.А. Некоторые вопросы иммунитета растений к насекомым / Н.А. Михайлова // Журнал общей биологии. – 1977. – N1(38). – С. 48-56.
- Можаева, К.А. Угроза поражения зерновых культур ВЖКЯ сохраняется! / К.А. Можаева, Т.Б. Кастальева, Н.В. Гирсова // Защита и карантин растений. – 2007. – N 4. – С 46.

- Морфогенетические аспекты продуктивности яровой мягкой пшеницы сортов Саратовской селекции / В.Д. Сигнаевский: дисс. ... канд. биол. наук. – Саратов, 2014. – 170 с.
- Николенко, М.П. Особенности массового размножения злаковых тлей на юге Украины в 1971-1974 годы / М.П. Николенко, Л.И. Омельченко // Пути создания исходного материала для селекции зерновых культур: сб. научн. тр. Всесоюзного селекционно-генетического ин-та, 1976. – Вып. 14. – С. 110-129.
- Орлов, В.Н. Вредители зерновых колосовых культур / В.Н. Орлов. – М.: Печатный Город, 2006. – 104 с.
- Паушева, З.П. Практикум по цитологии растений. – 4-е изд., перераб. и доп. / З.П. Паушева – М.: Агропромиздат. – 1988. – 271 с.
- Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. – URL: <http://www.plantarium.ru> (дата обращения: 30.08.2019)
- Попов, С.Я. Принципы ограничения численности и вредоносности членистоногих-вредителей на основе учета их жизненных стратегий / С.Я. Попов // Агрохимия. – 2003. – N 1. – С. 74-90.
- Пополнение, сохранение в живом виде и изучение мировой коллекции пшеницы, эгилопса и тритикале. Методические указания / А.Ф. Мережко [и др.]. – Санкт-Петербург: Всерос. ин-т растениеводства, 1999. – 81 с.
- Принципы и методы выявления источников групповой и комплексной устойчивости основных сельскохозяйственных культур / Н.А. Вилкова [и др.]. – СПб: Всерос. ин-т защиты растений, 2009. – 88 с.
- Прозина, М.Н. Ботаническая микротехника / М.Н. Прозина. – М.: Высш. шк., 1960. – 203 с.

Прогноз распространения основных вредителей и болезней сельскохозяйственных культур в Ленинградской области в 2005 г. и рекомендации по борьбе с ними / сост. А.Б. Глущенко. – СПб: Ленинград. ст. защиты растений, 2005. – 87 с.

Прогноз и архив погоды. – URL: <http://weatherarchive.ru> (дата обращения: 30.08.2019)

Промышленный портал Оренбургской области. Листья пшеницы. – URL: <http://agro-portal.su/pshenica/2048-listya-pshenicy.html> (дата обращения: 30.08.2019)

Пшеницы мира. – 2-е изд., перераб. и доп. / В.Ф. Дорофеев [и др.]; гл. ред. В.Ф. Дорофеев. – Л.: Агропромиздат, Ленинград. отд-ние, 1987. – 560 с.

Радченко, Е.Е. Генетика устойчивости зерновых культур к тлям и проблемы селекции / Е.Е. Радченко // Генетика. – 1994. – Т. 30, N 10. – С. 1374-1380.

Радченко, Е.Е. Генетические основы селекции культивируемых злаков на устойчивость к тлям / Е.Е. Радченко: автореф. дис. докт. биол. наук. – СПб, 1997. – 47 с.

Радченко, Е.Е. Наследственное разнообразие пшеницы по устойчивости к злаковым тлям / Е.Е. Радченко // Вестник защиты растений. – 2000. – N 1. – С. 36-42.

Радченко, Е.Е. Устойчивость пшеницы к злаковым тлям / Е.Е. Радченко // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. СПб: ВНИИР. – 2011. – Т. 168. – 173 С.

Радченко, Е.Е. Устойчивость ячменя и овса к злаковым тлям / Е.Е. Радченко // С.-х. биол. – 2012. – N 3. – С. 19-31.

Радченко, Е.Е. Генофонд и селекция зерновых культур на устойчивость к тлям / Е.Е. Радченко // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. СПб: Всерос. ин-т растениеводства. – 2013. – Т. 174. – С. 11-22.

Росгидромет. Северо-Западное УГМС. ФГБУ «Северо-Западное управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды». – URL: <http://www.meteo.nw.ru> (дата обращения: 30.08.2019)

Рубин, Б.А. Биохимия и физиология иммунитета растений / Б.А. Рубин, Е.В. Арциховская, В.А. Аксенова. – М.: Высш. шк., 1975. – 320 с.

Руководство по апробации сельскохозяйственных культур. – М.: Колос, 1966. – 456 с.

Румянцев, С.Н. Конституциональный иммунитет и его молекулярно-экологические основы / С.Н. Румянцев. – Л.: Наука, 1983. – 212 с.

Рупайс, А.А. Атлас дендрофильных тлей Прибалтики (тли лиственных деревьев и кустарников) / А.А. Рупайс. – Рига: Зинатне, 1969. – 364 с.

Санин, С.С. Фитосанитарный мониторинг особо опасных фитопатогенных биообъектов – важная общегосударственная задача / С.С. Санин // Агро XXI. – 1997. – N 5. – С. 3-5.

Сбор, хранение и пересылка насекомых и фитопатогенов: методическое пособие / ред. М.А. Булыгинская. – СПб: Всерос. НИИ защиты растений; Инновац. центр защиты растений, 2001. – 23 с.

Северцов, А.С. Внутривидовое разнообразие как причина эволюционной стабильности / А.С. Северцов // Русский орнитол. журн. – 2014. – Т. 23, экспресс-выпуск 1072. – С. 3659-3673.

СельхозПортал. –URL: <https://сельхозпортал.рф> (дата обращения: 30.08.2019)

Симагин, В.С. О разнообразии черемухи кистевой в Евразии / В.С. Симагин, Г.В. Еремин // Флора и растительность Алтая. – 1999. – N 4 (1). – С. 76-85.

Симагин, В.С. Основные декоративные качества черемух и их генетические источники / В.С. Симагин, А.В. Локтева // Вестник Алтайского гос. у-та. – 2012. – N 9. – С. 61-65.

- Симагин, В.С. Селекция черемухи как декоративной культуры для севера и востока России / В.С. Симагин, А.В. Локтева // Плодоводство и виноградарство Юга России. – 2015. – N 36 (06). – С. 1-14
- Слепченко, Л.Г. Вредители зерновых культур. Практическое пособие / Л.Г. Слепченко. – Гродно: Гродн. гос. аграрный ун-т, 2011. – 43 с.
- Справочно-информационный портал "Погода и климат". – URL: <http://www.pogodaiklimat.ru> (дата обращения: 30.08.2019)
- Справочник по ботанической микротехнике. Основы и методы / Р.П. Барыкина [и др.]. – М.: Моск. гос. ун-т, 2004. – 312 с.
- Стеколыщиков, А.В., Кузнецова В.Г. Семейство Aphididae (Homoptera, Aphidinea): эволюционные тенденции и система // XII съезд Русского энтомол. о-ва: тез. докл. (Санкт-Петербург, 19-24 авг. 2002 г.). – СПб: Русское энтомол. о-во, 2002. – С. 333.
- Тарчевский, И.А. Фотосинтез различных органов пшеницы и отток из них ассимилятов / И.А. Тарчевский // Всес. семинар «Физиолого-биохимические процессы, определяющие величину и качество урожая у пшениц и других колосовых злаков»: тез. докл. (Казань, ноябрь 1972 г.). – Казань: Казанский университет АН СССР, 1972. – С. 5-7.
- ФГБНУ «Центральная научная сельскохозяйственная библиотека». – URL: <http://www.cnsnb.ru> (дата обращения: 30.08.2019)
- Фитосанитарная дестабилизация агроэкосистем / В.А. Павлюшин [и др.] – СПб: НППЛ «Родные просторы», 2013. – 184 с.
- Фоминых, Т.С. Мониторинг вирусных болезней картофеля в Псковской и Астраханской областях России / Т.С. Фоминых, Г.П. Иванова, К.Д. Медведева // Вестник защиты растений. – 2017. – N 4 (94). – С. 29-34.
- Хорин, А.Н. Изучение морфо-физиологических показателей у мягкой яровой пшеницы в условиях Каменной степи / А.Н. Хорин // Всерос. школа

молодых ученых и специалистов «Перспективные технологии для современного с.-х. пр-ва»: сб. докл. (3-4 июля 2013 г., Суздаль). – г. Суздаль, п. Новый: ГНУ Владимирский НИИСХ РАСХН. – С. 112-117.

Цвелёв, Н.Н. Злаки СССР / Н.Н. Цвелёв. – Л.: Наука, 1976. – 788 с.

Шапиро, И.Д. Иммуниет полевых культур к насекомым и клещам / И.Д. Шапиро. – Л.: Зоол. ин-т, 1985. – 321 с.

Шапошников, Г.Х. Подотряд Aphidinae – тли / Г.Х. Шапошников // Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. Т. 1: Низшие, древнекрылые, с неполным превращением; ред. Г.Я. Бей-Биенко. – М.-Л.: Наука, 1964. – С. 489-616.

Шура-Бура, Г.Б. Об устойчивости пшеницы к большой злаковой тле и мучнистой росе / Г.Б. Шура-Бура // Совещ. ученых закавказских республик «Устойчивость с.-х. культур к вредителям и болезням»: тез. докл. (июль 1974 г., Баку) – Баку, Закавказское отделение ВАСХНИЛ, Азерб. НИИ земледелия, 1974. – С. 112-115.

Шпанев, А.М. Защита яровой пшеницы на Северо-Западе Нечерноземья / А.М. Шпанев [и др.] // Защита и карантин растений. – 2015. – N 6. – С. 14-17.

Эзау, К. Анатомия семенных растений. Т. 2 / К. Эзау. – М.: Мир, 1980. – 558 с.

Экономические пороги вредоносности вредителей, болезней и сорных растений в посевах сельскохозяйственных культур: справочник / В.Т. Алехин [и др.]. – М.: Росинформагротех. – 2016. – 76 с.

Экспертно-аналитический центр агробизнеса. – URL: <http://ab-centre.ru> (дата обращения: 30.08.2019)

Alyokhin, A. Differential effects of weather and natural enemies on coexisting aphid populations / A. Alyokhin, F.A. Drummond, G. Sewell, R.H. Storch // Environ. Entomol. – 2011. – V. 40, iss. 3. – P. 570-580

- Anstead, J.A. Evidence for multiple origins of identical insecticide resistance mutations in the aphid *Myzus persicae* / J.A. Anstead, M.S. Williamson, I. Denholm // Insect biochem. Mol. Biol. – 2005. V. 3. – P. 249-256.
- Aphids on the world's plants. An online identification and information guide. – URL: <http://www.aphidsonworldsplants.info> (дата обращения: 30.08.2019)
- Austin, A.B.M. Adaptive significance of changes in morph production during the transition from parthenogenetic to sexual reproduction in the aphid *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) / A.B.M. Austin, G.M. Tatchell, R. Harrington, J.S. Bale // Bull. Entomol. Res. – 1996. – V. 86. –P. 93-99.
- Bahlmann, L. Leaf epicuticular wax ultrastructure and trichome presence on Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) resistant and susceptible leaves / L. Bahlmann, P. Govender, A.-M. Botha // African. Entomol. – 2003. – V. 11, N 1. – P. 59-64.
- Bel van, A.J.E. Functional Evaluation of Proteins in Watery and Gel Saliva of Aphids / A.J.E. Bel van, T. Will // Front. Plant Sci. – 2016. – 7. – 1840.
- Blackman, R.L. Taxonomic issues. Ch. 1 / R.L. Blackman, V.F. Eastop // Aphids as crop pests; eds. H.F. van Emden, R. Harrington. – London: CABI, 2007. – P. 1-30.
- Brisson, J.A. Aphid wing dimorphisms: linking environmental and genetic control of trait variation / J.A. Brisson // Philosophical Transactions of the Royal Society. B Biol. Sci., 2010. B 365. – P. 605-616.
- Carreck, N.L. Growing barley for malting – a review / N.L. Carreck, D.G. Christian // BGCA Project Report. September. – 1989. – N 20. – 15 p.
- Ciss, M. Response of insect relative growth rate to temperature and host plant phenology: estimation and validation from field data / M. Ciss [et al.] // PLOS ONE. – 2014. – V. 9, iss. 1. – P. 1-9.

- Cocu, N. Geographical location, climate and land use influences on the phenology and numbers of the aphid, *Myzus persicae*, in Europe / N. Cocu [et al.] // J. Biogeogr. – 2005. – V. 32. – P. 615-632.
- Crespo-Herrera, L.A. Resistance to aphids in wheat: from a plant breeding perspective. Introductory paper at the Faculty of Landscape Planning, Horticulture and Agricultural Science / L.A. Crespo-Herrera. – Alnarp: Swedish University of Agricultural Science, 2012. – 36 p.
- Czerniewicz, P. Effects of host plant phenolics on spring migration of bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi* L.) / P. Czerniewicz [et al.] // Allelopathy Journal. – 2011. – V. 27, N 2. – P. 309-316
- Dedriver, C.A. The conflicting relationships between aphids and men: A review of aphid damage and control strategies / C.A. Dedriver, A. Le Ralec, F. Fabre // C.R. Biologies. – 2010. – N 333. – P. 539-553.
- Delmotte, F. Multiple routes to asexuality in an aphid / F. Delmotte, N. Leterme, J. Bonhomme, C. Rispe, J.C. Simon // Proc. Royal Soc. London. – 2001. – B 268. – P. 2291-2299.
- Despres, L. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals / L. Despres, J.P. David, C. Gallet // Trends in ecology and evolution. – 2007. – N 22(6). – P. 298-307.
- Dixon, A.F.G. Cereal aphids as an applied problem / A.F.G. Dixon // Agr. Zool. Rev. – 1987. – V. 5. – P. 1-57.
- Dixon, A.F.G. Insect herbivore-host dynamics. Tree-dwelling aphids / A.F.G. Dixon. – New York: Cambridge University Press, 2005. – 208 p.
- Dixon, A.F.G. Ecology of host alternation / A.F.G. Dixon, R. Kundu // Eur. J. Entomol. – 1994. – V. 91. – P. 63-70.

- Dixon, A.F.G. Seasonality and reproduction in aphids / A.F.G. Dixon, P.W. Wellings
// International Journal of Invertebrate Reproduction. 5: 2. 83-89. Published
online: 10 Sep 2012.
- Döring, T.F. How aphids find their host plants, and how they don't / T.F. Döring //
Annals of Applied Biology. – 2014. – V. 165. – P. 3-26.
- Douglas, A.E. Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions / A.E. Douglas
// J. Exp. Bot. – 2006. – V. 57, N 4. – P. 747-754.
- Ehrhardt, P. Einfluß von Ernährungsfaktoren auf die Entwicklung von Säfte saugenden
Insekten unter besonderer Berücksichtigung von Symbionten / P. Ehrhardt //
Zeitschrift für Parasitenkunde. –1968. – Bd. 31, N 1. – S. 38-66.
- Emden van., H.F. Host-plant resistance. Ch. 17 / van H.F. Emden // Aphids as crop
pests; eds. van H.F. Emden, R. Harrington. – Wallingford: CABI, 2007. – P.
447-468.
- Emden van, H.F. (Ed.) (2007) Aphids as crop pests / van H.F Emden, R. Harrington //
Wallingford: CABI Publishing series. – 717 p.
- Elek, H. The potential of hydroxamic acids in tetraploid and hexaploid wheat varieties
as resistance factors against the bird-cherry oat aphid, *Rhopalosiphum padi* / H.
Elek, L. Smart, J. Martin, S. Ahmad, R. Gordon-Weeks, S. Welham, M. Nadasy,
J.A. Pickett, C.P. Werner // Ann. Appl. Biol. – 2013. – V. 162. – N 1. – P. 100-
109.
- Favret, C. Aphid Species File. Version 5.0/5.0. – URL: <http://Aphid.SpeciesFile.org>
(дата обращения: 30.08.2019)
- Finlay, K.J. Response of the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) to climate
change in relation to its pest status, vectoring potential and function in crop-
vector-virus pathosystem / K.J. Finlay, J.E. Luck // Agric. Ecosys. & Env. –
2011. – V. 144. – P. 405-421.

- Fox, A. New aphid vectors and efficiency of transmission of Potato virus A and strains of Potato virus Y in the UK / A. Fox, L.E. Collins, R. Macarthur, L.F. Blackburn, P. Northing // Plant Pathology. – 2017. – V. 66. – N 2. – P. 325-335.
- Furch, A.C. Aphid salivary proteases are capable of degrading sieve-tube proteins / A.C. Furch, A.J. van Bel, T. Will // J. Exp. Bot. – 2015. – V. 66 (2). – P. 533-9.
- Gandrabur, E.S. Formation of the number of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphidoidea) when feeding on two genotypes of its primary host under the influence of different climate conditions in a north-West Russia / E.S. Gandrabur // Abstracts. XVIII Intern. Plant Prot. Cong. Germany. Berlin. 24-28 Aug. 2015. – Berlin, 2015. – P. 710-711.
- Gandrabur, E.S. Resistance of Host Plants to *Rhopalosiphum padi* (L.) (Aphididae) / E.S. Gandrabur, A.B. Vereschagina // 10th Int. Symp. on Aphids, Sept. 4-8, 2017. Nevşehir, Cappadocia, Turkey. – P. 32-33.
- Gebbing, T. C-13 labelling kinetics of sucrose in glumes indicates significant refixation of respiratory CO₂ in the wheat ear / T. Gebbing, H. Schnyder // Australian J. Plant Physiol. – 2001. – 28. – P. 1047-1053.
- Gismeteo. – URL: <https://www.gismeteo.ru> (дата обращения: 30.08.2019)
- Glinwood, R.T. Host choice and host leaving in *Rhopalosiphum padi* (Hemiptera: Aphididae) emigrants and repellency of aphid colonies on the winter host / R.T. Glinwood, J. Petterson // Bull. Entomol. Res. – 2000. – V. 90. – P. 57-61.
- Glauert, A.M. Fixation, dehydration and Embedding of Biological Specimens / A.M. Glauert // North-Holland: Amsterdam. New York. Oxford. – 1980. – 207 pp.
- Greenslade, A.F.C. Triticum monococcum lines with distinct metabolic phenotypes and phloem-based partial resistance to the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* / A.F.C. Greenslade, J.L. Ward, J.L. Martin, D.I. Corol, S.J. Clark, L.E. Smart, G.I. Aradottur // Ann. Appl. Biol. – 2016. – V. 168. – P. 435-449.

- Halbert, S.E. Evidence for the North American origin *Rhopalosiphum* and Barley Yellow Dwarf Virus / S.E. Halbert, D.J. Voegtlin / Nafria J.M.N., Dixon A.F.G. (eds.) Aphids in Natural and Managed Ecosystems: Proc. V Internatn. Symp. Aphids, Leon, 15-19 Sept., 1997. – Leon: Universidad de Leon, 1998. – P. 351-356
- Hand, S.C., Wratten S.D. Production of sexual morphs by monoecious cereal aphid *Sitobion avenae* / S.C. Hand, S.D. Wratten // Entomol. Exp. Appl. – 1985. – V.38. – P. 239-247.
- Harrington, R. Environmental change and the phenology of European aphids / R. Harrington, S.J. Clark, S.J. Welham, P.J. Verrier, C.H. Denholm, M. Hull et al. // Global Change Biol. – 2007. – N 13. – P. 1550-1564.
- Hoffmann, A.A. A high incidence of parthenogenesis in agricultural pests / A.A. Hoffmann, K.T. Reynolds, M.A. Nash, A.R. Weeks // Proc. Biol. Sci. – 2008. – Nov. 7. – 275 (1650). – P. 2473-2481.
- Holman, J. Host plant catalog of Aphids. Palearctic Region / J. Holman // Springer Sci.; + Business Media B.V., Germany. – 2009. – 1216 pp.
- Honek, A. Comparing growth patterns among field populations of cereal aphids reveals factors limiting their maximum abundance / A. Honek, V. Jarosik, A.F. Dixon // Bull. Entomol. Res. – 2006. – 96 (3). – P. 269-77.
- Honek, A. Aphids (Homoptera: Aphididae) on Winter Wheat: Predicting Maximum Abundance of *Metopolophium dirhodum* / A. Honek, Z. Martinkova, P. Saska, A.F.G. Dixon // J. Econ. Entomol. – 2018. – 111 (4) – P. 1751-1759.
- Jahn, B. Einfluss der Getreideläus (*Macrosiphum avenae* [Fabr.]) auf die Ertragsbildung von Winterweizen / B. Jahn, W. Mehrbach // Tagungsberichte der Akademie der Landwirtschaftswissenschaften der DDR. – 1984. – Bd. 224. – S. 437-441.

- Jaouannet, M. Plant immunity in plant-aphid interactions / M. Jaouannet, P.A. Rodriguez, P. Thorpe, C.J.G. Lenoir, R. MacLeod, C. Escudero-Martinez, J.I.B. Bos // *Frontiers in Plant Sci.* – 2014. – V. 5 (article 663). – P. 1-10.
- Jeffs, Ch.T. Effects of extreme, fluctuating temperature events on life history traits of the grain aphid, *Sitobion avenae* / Ch.T. Jeffs, S.R. Leather // *Entomol. Exp. et Appl.* – 2013. – 150 (3) – P. 240-249.
- Irwin, M.E. Aphid Movement: Process and Consequences in Aphids as Crop Pests / Irwin, M.E., Kampmeier G.E., Weisser W.W. / H.F. van Emden, R. Harrington eds. // CABI. Wallingford. United Kingdom. – 2007. – Chapter 7. – P. 153-186.
- Kelm, M. Factors determining the number of aphids (Hemiptera, Aphidoidea) in conventional and organic potato crops / M. Kelm, I. Fostiak, W. Kadlubiec // *Aphids and other Hemipterous insects.* – 2009. – V.15. – P. 85-105.
- Kirchner, S.M. Seasonal phenology and species composition of the aphid fauna in a northern crop production area / S.M. Kirchner, L. Hiltunen, T.F. Döring, E. Virtanen, J.P. Palohuhta, et al. // *PLoS ONE.* – 2013. 8(8). – P. e71030.
- Kmieć, K. Dynamics of number of *Metopolophium dirhodum* (Walk.) (Hemiptera, Aphididae) occurring on shrubs of roses in Lublin / K. Kmieć // *Acta Sci. Pol. Hortorum Cultus.* – 2006. – V. 6. – N 2. – P. 11-21
- Koch, K.G. Plant tolerance: a unique approach to control Hemipteran pests / K.G. Koch, K. Chapman, J. Louis, T. Heng-Moss, G. Sarath // *Frontiers in Plant Sci.* – 2016. – V.7. – Article 1363.
- Kröber, T. Cereal aphids their natural enemies in Europe – a literature review / T. Kröber, K. Carl // *Bioc. News and Inform.* – 1991. – 12. – P. 357-371.
- Krzyżanowski, R. Dynamics of serious pest of *Metopolophium dirhodum* (Walk.) (Hemiptera: Aphididae) on shrubs of *Rosa rugosa* Thunb / R. Krzyżanowski // *Herba Polonica.* – 2017. – V. 63. – N 2. – P. 27-33.

- Lage, J. Resistance categories of synthetic hexaploid wheat resistant to the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) / J. Lage, B. Skovmand, S.B. Andersen // Euphytica. – 2004. – V. 136. – N 3. – P. 291-296.
- Leather, S.R. Growth, survival and reproduction of the bird-cherry aphid, *Rhopalosiphum padi*, on its primary host / S.R. Leather, A.F.G. Dixon // An. Appl. Biol. – 1981. – 99. – P. 115–118.
- Lopes-da-Silva, M. Analysis of the genetic diversity in *Metopolophium dirhodum* (Walker) (Hemiptera, Aphididae) by RAPD markers / M. Lopes-da-Silva, L.G.E. Vieira // Revista Brasileira. Entomol. – 2007. – V.51. – N 1. – P.54-57.
- Lubiarz, M. The process of aphid egg-laying and the little known role of the Coccinellidae in aphid egg destruction in Poland – preliminary results / M. Lubiarz, E. Cichocka // J. Plant Prot. Res. – 2014. – V. 54. – N 3. – P. 242-249.
- Ma, G. Climate warming may increase aphid' dropping probabilities in response to high temperatures / G. Ma, C.S. Ma // J. Insect Physiol. – 2012. – 58. – P. 1456-1462.
- Markkula, M. Resistance to the aphids *Rhopalosiphum padi* (L.) and *Macrosiphum avenae* (F.) and fecundity of these aphids on Graminae, Cyperaceae and Juncaceae / M. Markkula, K. Roukka // Ann. Agr. Fenn. Ser. – 1972. – Animalia II – N 64. – P.417-423
- Marshall, T. Further observations on the wheat insect, in a letter to the Rev. Samuel Goodenough. LLD. FRS. TrLS. / T. Marshall // Trans. Linnean Soc. London. – 1798. – 4. – P. 224-229.
- Miles, P.W. Aphid saliva / P.W. Miles // Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society. – 1999. – 74. Iss. 1. – P.41-85.
- Niculaes, C. Plant protection by benzoxazinoids – recent insights into biosynthesis and function / C. Niculaes, A. Abramov, L. Hannemann, M. Frey // Agronomy. – 2018. – V.8. – N 143. – P. 1-24.

- Niraz, S. Biochemical aspects of winter wheat resistance to aphids / S. Niraz, B. Leszczynski, A. Ciepiela, A. Urbanka, J. Warchol // *Insect Sci. Appl.* – 1985. – V. 6. – N 6. – P. 253-257.
- Nomura, T. Three genomes differentially contribute to the biosynthesis of benzoxaziones in hexaploid wheat / T. Nomura, A. Ishihara, R.C. Yanagita, T.R. Endo, H. Iwamura // *Proc. Nat. Acad. Sci.* – 2005. – 102 (45). – P. 16490-16495.
- Ogawa, K. Aphid polyphenisms: trans-generational developmental regulation through viviparity / K. Ogawa, T. Miura // *Front. Physiol.* – 2014. – V.5. – N 1. – Published online 2014 Jan 24. Prepublished online 2013 Dec 10.
- Östman, Ö. Yield increase attributable to aphid predation by ground-living polyphagous natural enemies in spring barley in Sweden / Ö. Östman, B. Ekbom, J. Bengtsson // *Ecol. Econ.* – 2003. – V. 45. – P. 149-158.
- Parry, H.R. Cereal aphid movement: general principles and simulation modelling / H.R. Parry // *Movement Ecol.* – 2013. – V. 14. – N 1. – P. 3-15.
- Papp, M. Resistance to bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) in the winter wheat varieties / M. Papp, A. Mesterhazy // *Euphytica*. – 1993. – V.67. I– ss. 1-2. – P. 49-57.
- Peng, X. Responses of holocyclic and anholocyclic *Rhopalosiphum padi* populations to low-temperature and short-photoperiod induction / X. Peng, X. Qiao, M. Chen // *Ecol. Evol.* – 2017. – 7, N 4. – P. 1030-1042.
- Poehling, H.-M. IPM Case studies: Grain. / H.-M. Poehling, B. Freier, A.M. Klüken / in: H. van Emden, R. Harrington (Eds.) // *Aphids as Crop Pests*. CABI. U.K. – 2007. – Chapter 25. – P. 597-611.
- Rautapää, J. Preference of cereal aphids for various cereal varieties and species of Gramineae, Juncaceae, and Cyperaceae / J. Rautapää // *Ann. Agr. Fenn.* – 1970. – N 9. – P.267-277

- Riedell, W.E. Feeding damage effects of three aphid species on wheat root growth / W.E. Riedell, R.W. Kieckhefer // J. Plant Nutrition. – 1995. – V.18. – N 9. – P. 1881-1891. – Published online: 21 Nov 2008.
- Robert, Y. Aphids and their environment. Dispersion and migration. / Y. Robert / A.K. Minks, P. Harrewijn (Eds.) – Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control. Amsterdam: Elsevier. – 1987. – V. A. – P. 299-313.
- Quereshi, J.A. Interactions among three species of cereal aphids simultaneously infesting wheat / J.A. Quereshi, J.P. Michaud // J. Insect Sci. – 2005. – 5.13. PMC1307574
- Quisenberry, S.S. Feeding injury / S.S. Quisenberry, X. Ni / in: H. van Emden, R. Harrington (Eds.) // Aphids as Crop Pests. – CABI. U.K. – 2007. – Chapter 13. – pp. 331–352.
- Sandström, J. Nutritional quality of phloem sap in relation to aphid host plant use / J. Sandström / In: Aphids in Natural and Managed Ecosystems. eds. J.M. Nieto Nafria and A.F.G. Dixon – Universidad de Leon, Spain. – 1998. – P. 265-269.
- Sempruch, C. Comparison of *Sitobion avenae* (Fabricius, 1775) and *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus, 1758) (Hemiptera, Aphidoidea) / C. Sempruch, B. Leszczynski, A. Wójcicka, D. Mincewicz, W. Szlendeck // Aphids and other Hemipterous insects. – 2009. – V. 15. – P. 107-120.
- Schoonhoven, L.M. Insect-plant biology. – 2nd ed. / L.M. Schoonhoven, J.J.A. van Loon, M. Dicke – Oxford: Oxford University Press, 2005. – 421 p.
- Schütze, W. Evaluation of plant genetic resources of wheat for hydroxylamine acid content as marker for aphid resistance / W. Schütze, E. Schliephake, E. Radchenko // II Вавиловская междунар. конф. (26-30 нояб. 2007 г.) "Генетические ресурсы культурных растений в XXI веке (состояние, проблемы, перспективы)": докл. – СПб: ВИР, 2009. – С.109-118.

- Shaposhnikov, G. Ch. Populations and species in aphids and the need for a universal species concept / G. Ch. Shaposhnikov // Agriculture. Canada. Res. Branch. – 1981. – 62 p.
- Shaposhnikov, G.Ch. Evolution of aphids in relation to evolution of plants / G.Ch. Shaposhnikov // Aphids, their biol. natur. enemies and contr. – 1987. V.A. – P. 409-414.
- Shaposhnikov, G. Evolutionary tendencies and system of Aphididae / G. Shaposhnikov, V. Kuznetsova, A. Stekolshchikov // Aphids in natural and managed ecosytems (Nieto Nafria, Dixon A.F.G. eds.) – 1998. – Universidad de Leon (Secretariado de Publicaciones). Leon (Spain). I.S.B.N. 84-7719-628-1.
- Simon, J.-Ch. Evolutionary and functional insights, into reproductive strategies of aphids / J.-Ch. Simon, S. Stoeckel, D. Tagu // C.R. Biologies. – 2010. – (333). – P. 488-496.
- Simon, A.L. Unravelling mycorrhiza-induced wheat susceptibility to the English grain aphid *Sitobion avenae* / A.L. Simon, P.A.D. Wellham, G.I. Aradottir, A.C. Gange // Sci. Rep. – 2017. – 7: 46497.
- Smith, C.M. The molecular bases of plant resistance and defense responses to aphid feeding current status / C.M. Smith, E.V. Boyko // Ent. exp. et Appl. – 2007. – V. 122 (1). – P. 1-16.
- Stoger, E. Expression of the insecticidal lectin from snowdrop (*Galanthus nivalis* agglutinin; GNA) in transgenic wheat plants: effects on predation by the grain aphid *Sitobion avenae* / E. Stoger, S. Williams, P. Christou, R.E. Down, J.A. Gatehouse // Mol. Breed. –1999. –V. 5. – P. 65-73
- Sytykiewicz, H. Chlorophyll content of aphid-infested seedling leaves of fifteen maize genotypes / H. Sytykiewicz, P. Czerniewicz, I. Sprawka, R. Krzyzanowski // Acta Biol. Cracoviensia. Ser. Botanica. – 2013. – V. 55. – N 2. – P. 51-60.
- Biobest Group NV. Sustainable crop management. – URL: <https://www.biobestgroup.com> (дата обращения: 30.08.2019)

- Thorne, G.N. Varietal differences in photosynthesis of ears and leaves of barley / G.N. Thorne, // Ann. Bot. – 1963. – 27. – P. 155-174.
- Tjallingii, W.F. Salivary secretions by aphids interacting with proteins of phloem wound responses / Tjallingii W.F. // J. Exp. Bot. – 2006. – V. 57. – P. 739-745.
- Urbanska, A. Hydrolysis of plant glycosides by cereal aphids / A. Urbanska, B. Leszczynski, H. Matok, A.F.G. Dixon // Aphids in a new millennium (Simon J. Ch. et al. ed.). – Paris. – 2004. – P. 183-188.
- Vereschagina, A. Polymorphism and Damage of Aphids / A. Vereschagina, E. Gandrabur // Intern. J Biol. – 2014. – V. 6. – N 4. – P. 124-138.
- Vereschagina, A.B. Development of the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus) (Homoptera: Aphididae) feeding on unfamiliar host plants of the families Cyperaceae and Juncaceae / A.B. Vereschagina, E.S. Gandrabur, P.G. Ephimov // Asian J. Microbiol., Biotechnol. Environ. Sci. – 2017. – V. 19. – Issue 4. – P.1094-1103.
- Vereschagina, A.B. Various species of Cyperaceae and Juncaceae as host plants for *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus) (Hemiptera: Aphididae) / A.B. Vereschagina, E.S. Gandrabur // The 8th European Hemiptera Congress (EHC 8), Katowice, Poland, 24-29 June 2018. – P. 72
- Vereschagina, A.B. Influences of crowding and host-plant on development of winged and apterous aphids / A.B. Vereschagina, G.Ch. Shaposhnikov // Aphids in natural and managed ecosystems: Proc V Int. Symp. on Aphids (Nafria J.M.N., Dixon A.F.G. ed.) Sept. 15-19. 1997. – Leon: Universidad de Leon, 1998. – P. 642-645.
- Vickerman, G.P. The biology and pest status of cereal aphids (Hemiptera: Aphididae) in Europe: a review / G.P. Vickerman, S.D. Wratten // Bull. Ent. Res. – 1979. – V. 69. – P. 1-32.

- Webster, J.A. Leaf pubescence effects in wheat on yellow sugarcane aphids and greenbugs (Homoptera, Aphididae) / J.A. Webster, C. Inayatullah, M. Hamissou, and K.A. Mirkes // J. Econ. Entomol. – 1994. – V. 87. – P. 231-240.
- Wikteliuss, S. Diurnal flight periodicities and temperature thresholds for flight for different migrant forms of *Rhopalosiphum padi* L. (Hom., Aphididae) / S. Wikteliuss // J. Appl. Ent. – 2009. – V. 92 (1-5). – P. 449-457.
- Wikteliuss, S. Studies on population development on the primary host and spring migration of *Rhopalosiphum padi* (L.) (Hom., Aphididae) / S. Wikteliuss // Z. ang. Ent. – 1984. – V. 97. – Iss. 1-5. – P. 217-222.
- Wikteliuss, S. Distribution of *Rhopalosiphum padi* (Homoptera: Aphididae) on spring barley plants / S. Wikteliuss // Ann. Appl. Biol. – 1987. – V. 110. – Iss. 1. – P. 1-7.
- Will, T. How phloem-feeding insects face the challenge of phloem-located defenses / T. Will, A.C.U. Furch, M. Zimmermann // Front. Plant. Sci. – 2013. – V. 4. – P. 336.
- Williams, I.S. Life cycles and polymorphism /in Aphids as crop pests / I.S. Williams, A.F.G. Dixon / H.F. van Emden, R. Harrington Eds. – CABI, Wallingford, United Kingdom. – 2007. – Chapter 3. – P. 69-85.
- Wratten, S.D. The nature of the effects of the aphids *Sitobion avenae* and *Metopolophium dirhodum* on the growth of wheat / S.D. Wratten // Ann. Appl. Biol. – 1975. – V. 79. – P. 27-34.
- Yu, X D. RNAi-mediated plant protection against aphids / X.D. Yu, Z.C. Liu, Huang S.L., Chen Z. Q., Sun Y. W., Duan P. F., Ma Y. Z., Xia L. Q // Pest Manag Sci. – 2016. – Jun; 72 – (6):1090-8. – doi: 10.1002/ps.4258. Epub 2016 Mar 21.
- Züst, T. Mechanisms and evolution of plant resistance to aphids / T. Züst, A.A. Agrawal // Nature Plants. – 2016. – V. 2. – P. 1-9.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Таблица 1. Система иммуногенетических барьеров семенных растений
(Павлюшин и др., 2013)

КОНСТИТУЦИОНАЛЬНЫЕ БАРЬЕРЫ вегетативных и репродуктивных органов	1	ИНДУЦИРОВАННЫЕ БАРЬЕРЫ вегетативных и репродуктивных органов	1
Атрептический (различия в молекулярной структуре основных биополимеров пищи)	2	Некротический (отмирание клеточных комплексов тканей и органов)	1
Морфологический (различия в структуре тканей и органов)	1	Галлогенетический (формирование галлов)	1
Ростовой (отличия процессов роста)	1	Тератогенетический (формирование терат)	1
Органогенетический (различия в процессах дифференциации)	1	Репарационный (процессы заместительного возобновления органов)	1
Физиологический (различия физиологических процессов и обмена веществ)	2	Оксидативный (процессы окисления продуктов обмена веществ)	2
Ингибиторный (наличие конституциональных белков-ингибиторов)	1	Ингибиторный (проявление ингибирующего эффекта у конституциональных соединений)	1
Типы: реакции отклика фитофагов на воздействие механизмов барьеров: 1 - преобладание модификационной адаптивности и стабилизирующей формы отбора (процессы микроэволюции замедленны); 2 - преобладание формообразовательной адаптивности и движущей формы отбора (индукция, ускорение, изменение направленности процессов микроэволюции);			

Таблица 2а. Выборочные метеорологические данные, характеризующие годы исследований в период смены комовых растений (эмиграция) весна-лето

Год	Месяц	Температура воздуха, °С						Осадки, мм				
		Декады			Макс. (дата)	Мин. (дата)	Средняя за месяц	Декады			Макс. (дата)	Сумма за месяц
		I	II	III				I	II	III		
2008	Апрель	7.7	4.2	9.2	22.0 (21)	0.0 (20; 21; 23)	7.0	12.1	31.2	0.0	16.9 (11)	43.3
	Май	12.0	9.0	12.1	23.2 (1)	0.1 (6; 15)	11.0	0.8	16.5	1.4	10.5 (18)	18.7
	Июнь	13.6	15.4	14.7	24.6 (20)	5.3 (10)	14.6	21.8	22.8	25.3	10.7 (11)	69.9
2014	Апрель	1.6	7.8	10.0	22.0 (21)	-3.3 (2)	6.5	3.9	4.8	1.0	3.0 (6; 14)	9.7
	Май	6.9	14.9	16.8	33.0 (19;20)	0.1 (2; 7)	12.9	14.0	13.7	64.7	32.0 (28)	92.4
	Июнь	18.7	13.5	11.8	30.0 (4;5)	5.7 (18)	14.7	21.4	25.6	24.1	20.0 (30)	71.1
2016	Апрель	5.2	6.2	7.6	18.8 (28)	-0.9 (4)	6.3	8.0	26.3	34.6	12.0 (29)	68.9
	Май	13.9	13.7	15.1	25.4 (30)	5.0 (1)	14.2	0.0	2.3	28.0	15.0 (27)	30.3
	Июнь	14.1	16.2	19.0	27.5 (30)	6.9 (10)	16.4	11.8	57.4	21.9	28.0 (16)	91.1
2017	Апрель	0.3	0.3	3.9	16.2 (10)	-6.0 (16)	1.5	12.8	18.1	55.2	15.0 (23)	86.1
	Май	5.7	9.8	12.4	22.0 (19)	-1.0 (11)	9.3	1.0	1.1	11.3	7.0 (31)	13.4
	Июнь	11.4	15.2	14.1	24.4 (17)	3.4 (2;3)	13.6	17.6	26.3	24.6	13.0 (21)	68.5
2018	Апрель	4.4	7.2	6.5	19.4 (15)	-6.1 (1)	6.0	15.8	23.0	20.3	16.0 (18)	59.1
	Май	10.6	17.5	17.1	29.4 (14)	3.2 (6)	15.1	10.8	2.9	0.0	9.0 (1)	13.7
	Июнь	13.6	18.3	16.8	27.3 (18)	6.7 (6)	16.2	6.3	7.9	8.9	7.0 (24)	23.1

Таблица 2б. Выборочные метеорологические данные, характеризующие годы исследований в период смены комовых растений (ремиграция) осень

Год	Месяц	Температура воздуха, °C						Осадки, мм				
		Декады			Макс. (дата)	Мин. (дата)	Средняя за месяц	Декады			Макс. (дата)	Сумма за месяц
		I	II	III				I	II	III		
2011	Сентябрь	14.6	13.1	11.7	21.2 (6)	6.2 (26)	13.1	28.4	45.0	43	26.2 (20)	116.4
	Октябрь	10.0	6.1	6.8	15.2 (1;7)	-0.8 (15)	7.6	17.4	26.6	1.0	14.1 (12)	15.0
	Ноябрь	5.8						0.9			0.9 (7)	
2013	Сентябрь	14.7	13.8	7.8	22.1 (1)	2.0 (30)	12.1	8.0	0.0	47.2	20.0 (23)	55.2
	Октябрь	9.0	5.7	7.1	13.9 (5;9;10)	-1.5 (22)	7.3	7.6	8.0	53.4	9.0 (27)	69.0
	Ноябрь	6.7						40.1			16.6 (4)	
2017	Сентябрь	13.1	13.1	11.2	22.3 (12)	6.2 (28)	12.5	12.1	54.1	0.6	21.0 (13)	66.8
	Октябрь	8.6	7.2	1.4	11.7 (10;16;17)	-2.0 (23)	5.7	44.5	35.8	12.4	20.0 (9)	92.7
	Ноябрь	2.8						3.0			2.0 (7)	
2018	Сентябрь	18.0	14.9	10.6	27.0 (7)	1.1 (29)	14.5	10.6	38.6	19.8	14.0 (26)	69.0
	Октябрь	8.0	10.9	3.4	19.1 (15)	-3.0 (30)	7.4	16.1	0.2	10.5	5.0 (5)	26.8
	Ноябрь	6.0						0.4				

Таблица 3. Характеристики изученных видов растений сем. Сурепасеae и сем. Juncaceae

№	Вид растения	Распространение	Места произрастания	Период цветения
1	2	3	4	5
сем. Сурепасеae				
1	Осока двурядная <i>Carex disticha</i> Hudson.	Европа, Кавказ, Малая и Ср. Азия, Сибирь	Влажные луга, болота, берега водоемов, кислые и нейтральные почвы. Образует длинные и толстые ползучие корневища.	Май
2	Осока трясунковидная <i>Carex brizoides</i> L.	Европа	Тенистые сосновые, лиственные и смешанные леса. Может произрастать на песчаных почвах. Образует длинные и тонкие ползучие корневища.	Май-июнь
3	Осока повислая <i>Carex flacca</i> Schreb.	Европа, Зап. Азия, Сев. Америка, Новая Зеландия.	Торфянистые и песчаные почвы, богатые кальцием, луга. Не требовательна к влаге. Образует густые дерновины.	Май-июль
4	Осока войлочная (шерстистая) <i>Carex tomentosa</i> L.	Европа, Кавказ, Сибирь, Казахстан, Монголия.	Луговые и степные склоны, разреженные леса, лесной пояс гор, равнины. Образует ползучее дернистое корневище, дающее длинные и тонкие побеги.	Май
5	Осока дернистая <i>Carex cespitosa</i> L.	Европа, Средняя, Западная и Восточная Азия.	Болота, болотистые луга, редколесье, заболоченные лиственные леса, черноольховые топи. Образует плотные дерновины или кочки.	Начало мая
6	Осока корневищная <i>Carex rhizina</i> Blytt ex Lindbl.	Европа, Кавказ, Зап. Сибирь	Сухие лиственные и смешанные леса, по склонам, на карбонатной почве. Рыхлодерновинная.	Май-июнь
7	Осока пальчатая <i>Carex digitate</i> L.	Зап. и Центр. Европа, Кавказ, Зап. Сибирь, Афганистан, Туркмения, Иран	Леса. Различные по механическому составу и богатству почвы. Рыхлодерновинная.	Апрель-июнь

1	2	3	4	5
8	Осока Гартмана <i>Carex hartmanii</i> Cajander	Ценр. и Сев. Европа, Зап. Сибирь, Сев. Казахстан	Пойменные леса, лесные опушки, болотистые, закустаренные луга, нейтральные и умеренно кислые почвы. Плотные дерновины.	Июнь-июль
10	Осока лесная <i>Carex sylvatica</i> Hudson.	Сев. Европа кроме Финляндии, Центр. и Юж. Европа, Алтай, Зап. Азия, Сев. Америка, Сев.-Зап. Африка.	Тенистые широколиственные и смешанные, буковые и пихтовые леса, на опушках, старые парки, лесные и субальпийские луга. Образует рыхлые дерновины.	Май
11	Осока удлиненная <i>Carex elongata</i> L.	Европа, Алтай, Сибирь.	Заболоченные леса, ольшаники, травяно- осоковые, реже моховые болота, болотистые берега водоемов, в воде, в оврагах. Образует дернины.	Май-июнь
12	Осока носиковая <i>Carex rostrata</i> Stokes.	Евразия, Арктика, Сев. Америка.	Берега рек и озер, прибрежные мелководья, старицы, каналы, осоковые болота в воде, окраины сфагновых болот, редколесья. Образует заросли. Рыхлые куртины.	Май-июнь
13	Осока островидная <i>Carex acutiformis</i> Ehrh.	Европа, Сибирь, Кавказ, Сев. Африка, Зап. и Центр. Азия, Сев. Америка.	Берега водоемов, травяно-осоковые болота, болотистые луга, от равнин до нижнего пояса гор. Образует дерновины.	Июнь-август
14	Осока острая <i>Carex acuta</i> L.	Европа, Арктическая часть России, Сибирь, Казахстан, Дальний Восток, Зап. и Центр. Азия, Сев. Африка.	Берега водоемов, в воде, болотистые луга, низинные осоково-травяные болота, равнины, верхний пояс гор. Образует рыхлые или плотные дерновины, заросли.	Май-июль
16	Камыш лесной <i>Scirpus sylvaticus</i> L.	Европа, Кавказ, Сибирь, Казахстан.	Болота, топкие берега водоемов, заболоченные леса, влажные луга, каналы. Образует ползучие корневища.	Июнь-июль

1	2	3	4	5
сем. Juncaceae				
	Ожика волосистая <i>Luzula pilosa</i> (L.) Willd.	Европа, иногда Кавказ, юг Сибири, восток Сев. Америки. Избегает Средиземноморье.	Влажные, но хорошо дренированные почвы, иногда кислые. Тенистые леса. Зимует зеленой.	Апрель-май.
	Ситник сплюснутый <i>Juncus compressus</i> Jacq.	Европа, Малая, Средняя и Центр. Азия, Монголия, Китай, Япония.	Места средней и повышенной влажности на слабокислых или нейтральных почвах. Растет вместе с мятликом однолетним. Зимуют молодые побеги.	Цветение растянутое: июнь-август
9	Ожика многоцветковая <i>Luzula multiflora</i> Ehrhart	Евразия, Юж. и Сев. Америка, Австралия, Новая Зеландия.	Луга, вырубки, светлые леса, осушенные болота, обочины. Образует дерновины, но не образует столоны. Средняя увлажненность, кислые и слабокислые почвы. Произрастает в травостое со злаковыми.	Май-июнь
15	Ситник развесистый <i>Juncus effusus</i> L.	Космополит.	Сырые луга, болота, берега водоемов.	Июнь-август
12 ₁	Ситник нитевидный <i>Juncus filiformis</i> L.	Бореальные регионы Евразии и Сев. Америки	Обочины дорог, берега водоемов, болота, заболоченные леса или луга. Образует рыхлые дерновины.	Июнь-август

Таблица 4. Характеристика модельных образцов черемухи

	<i>P. avium</i>	<i>P. avium</i> × <i>P. virginiana</i>
Сроки вегетации	Ранне-среднеспелая	На 4-14 дней позже
Размеры листовой пластинки, см²	114.9±5.5	155.7±7.3
Расположение почек	Отстающие от побега	Прилегающие к побегу
Количество генеративных почек, %	43.9	12.5
Расположение генеративных почек	По всей кроне	В основном вверху кроны
Длина листовой почки, мм	9.2±0.1	10.1±0.04
Объем листовой почки, мм³	17.6±0.95	9.57±0.33

Рис. 1 Почка *P. avium*×*P. virginiana* после осадков

Таблица 5. Сопряженность развития *Rhopalosiphum padi* с первичными хозяевами (2011-2018 гг.)

<i>Rh. padi</i>		<i>p. Padus</i>		
Показатель	Дата	Показатель	Дата	
			<i>P. avium</i>	<i>P. avium</i> × <i>P. virginiana</i>
Выход основательниц из яиц	(30.03-15.04) – (14.04-21.04)	Начало раздвигания почечных чешуй – появление зеленых конусов – распускание почек	28.03-18.04	4.04-25.04
Начало репродукции основательниц	18.04-18.05	Белые бутоны – начало цветения	5.05-10.05	9.05-15.05
Сроки эмиграции	(15.05-10.06) – (6.06-28.06)	Цветение	10.05-1.06	17.05-10.06
Начало ремиграции	21.08-8.09	Сроки листопада	(9.09-24.09) – (10.10-25.10)	(14.09-12.10) – (16.10-6.11)
Начало откладки яиц	15.09-25.10			

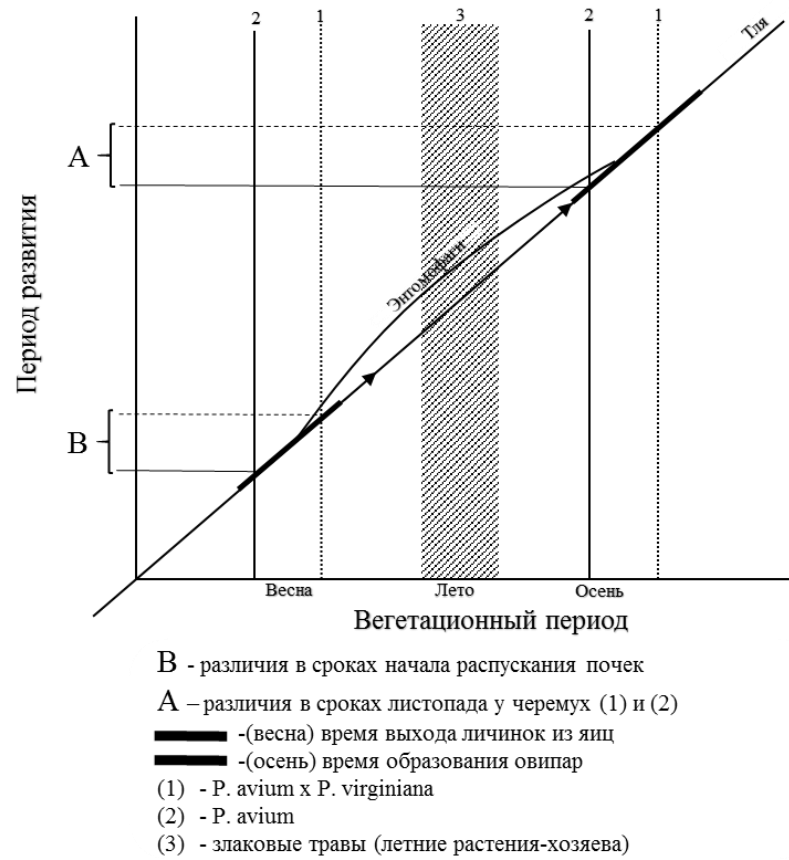


Рис. 2 Схема сопряженности развития *Rh. padi* и первичного хозяина

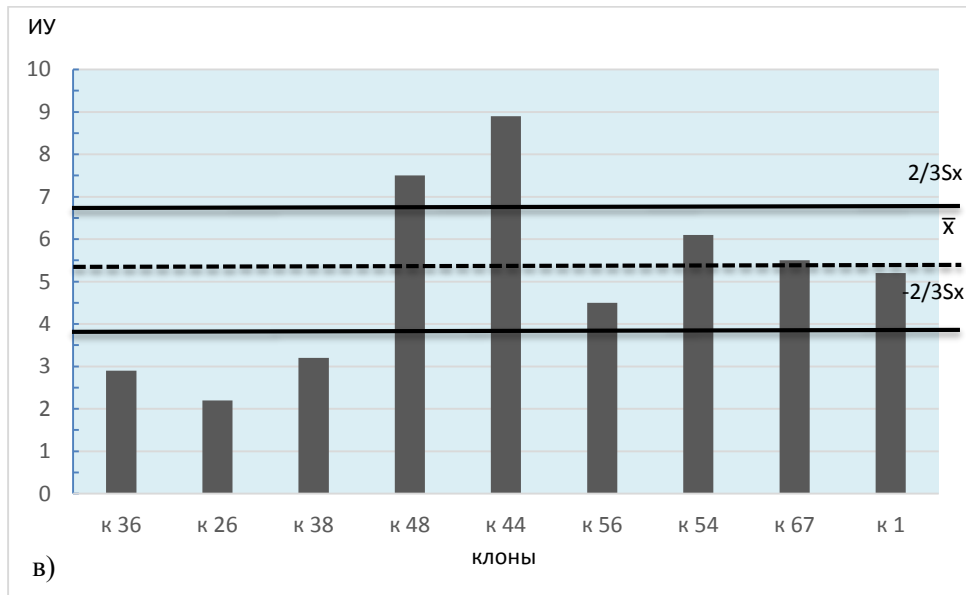
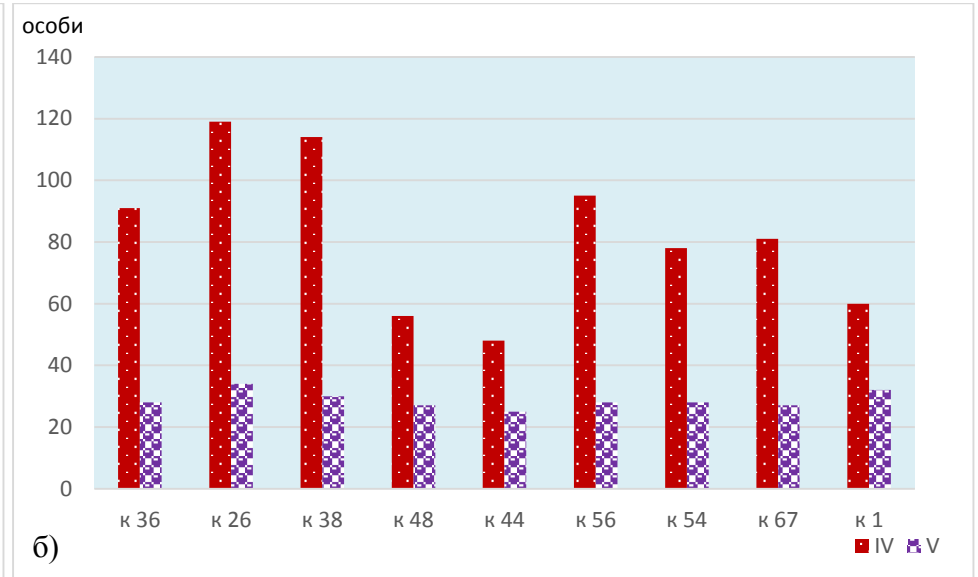
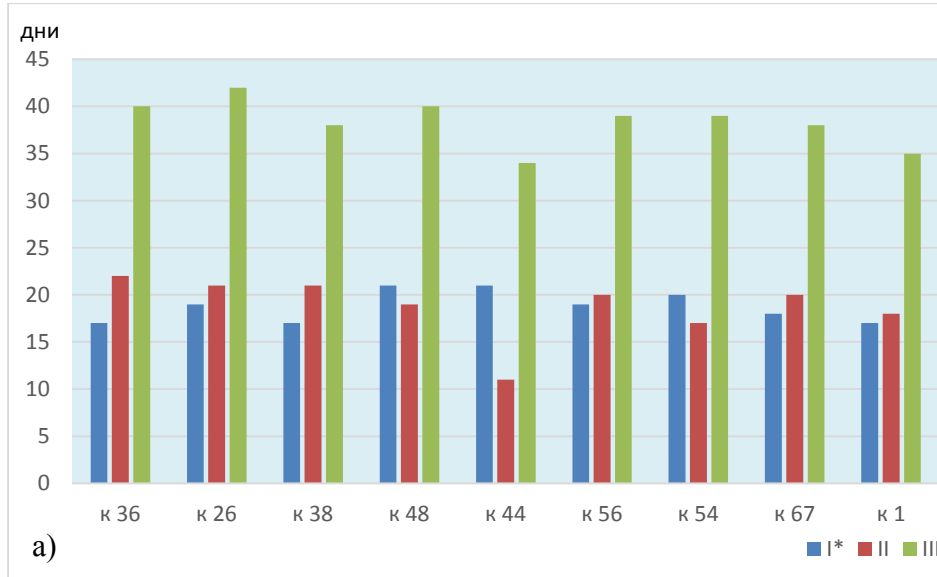


Рис. 3. Параметры развития основательниц различных клонов *Rhopalosiphum padi* при питании на *Padus avium*

Примечание: * I – продолжительность периода до начала репродукции (дни); II – продолжительность периода репродукции (дни); III – продолжительность жизни (дни); IV – объем реализованной плодовитости (особи); V – начальная скорость репродукции за 5 дней (особи);
Здесь и далее: ** ИУ – индекс успешности клона; У – успешные клоны; СУ – среднеуспешные клоны; НУ – неуспешные клоны; средневзвешенный индекс успешности по группе клонов $ИУ \pm 2/3Sx = 5.0 \pm 1.5$
а – I-III; б – IV-V; в – ИУ

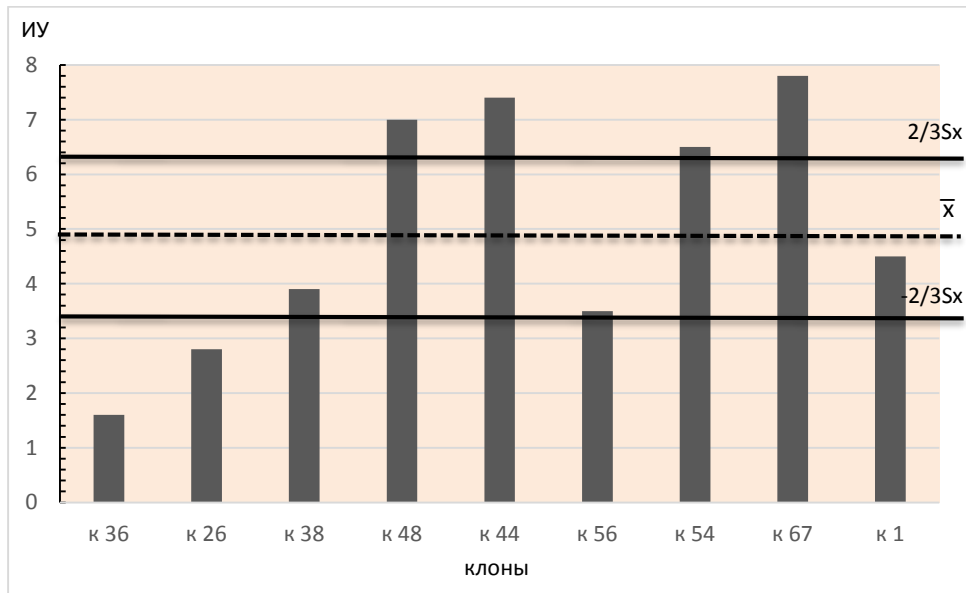
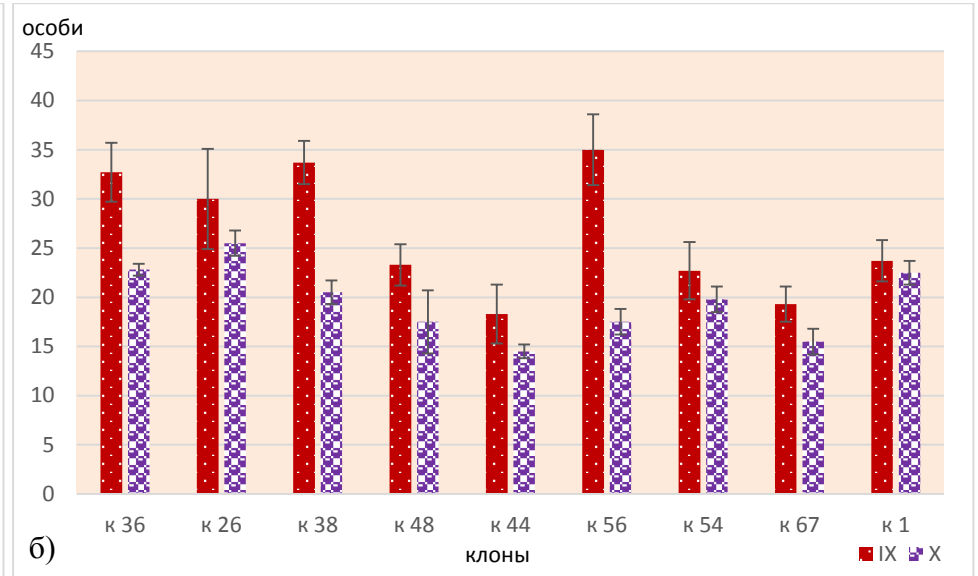
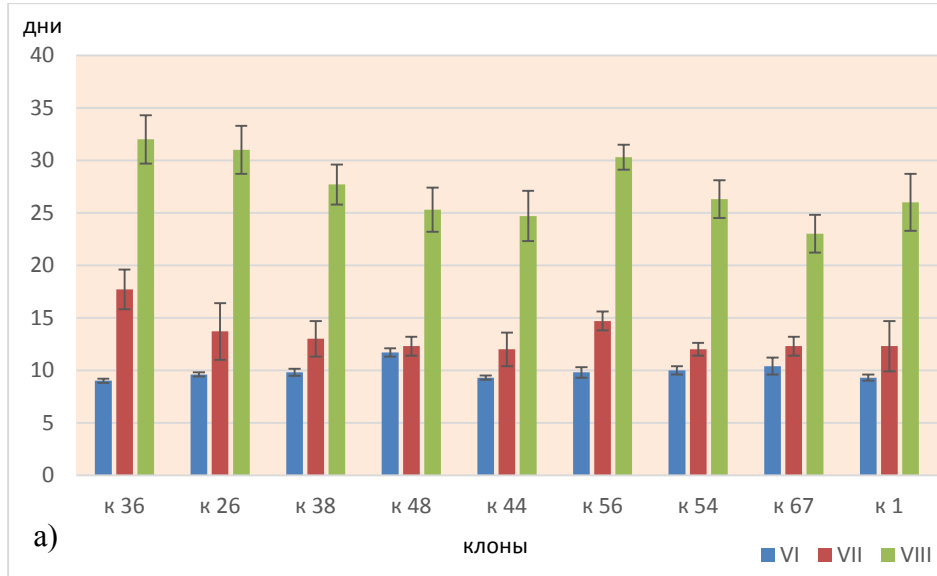


Рис. 4. Параметры развития эмигрантов различных клонов *Rhopalosiphum padi* при питании на оптимальных хозяевах

Примечание: порядковые номера показателей развития эмигрантов (VI–X) приводятся в той же последовательности наименований, что и на рис. 7; средневзвешенный индекс успешности по группе клонов $ИУ \pm 2/3Sx = 5.0 \pm 1.4$

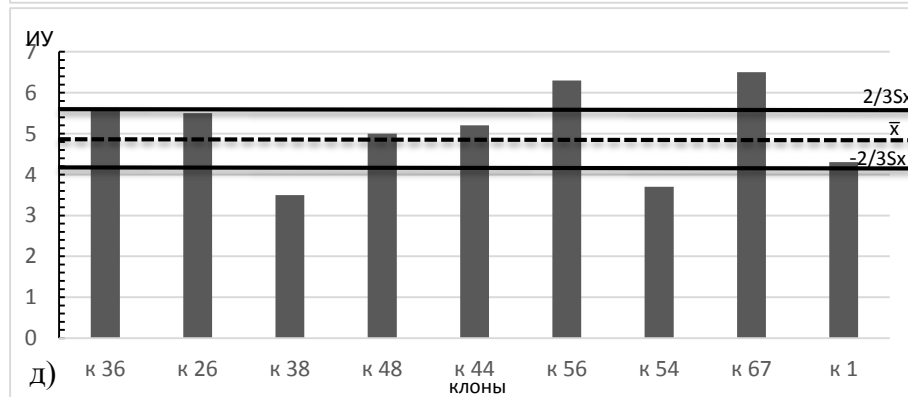
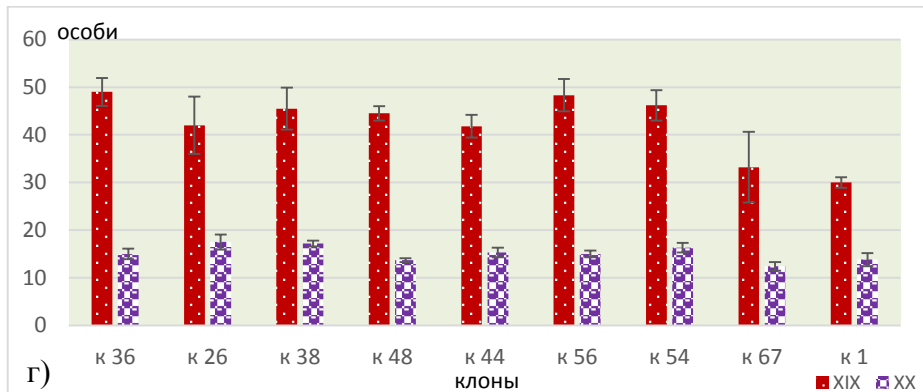
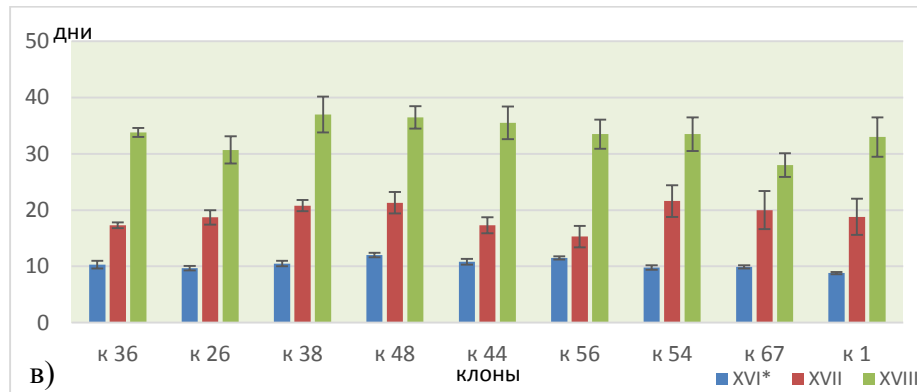
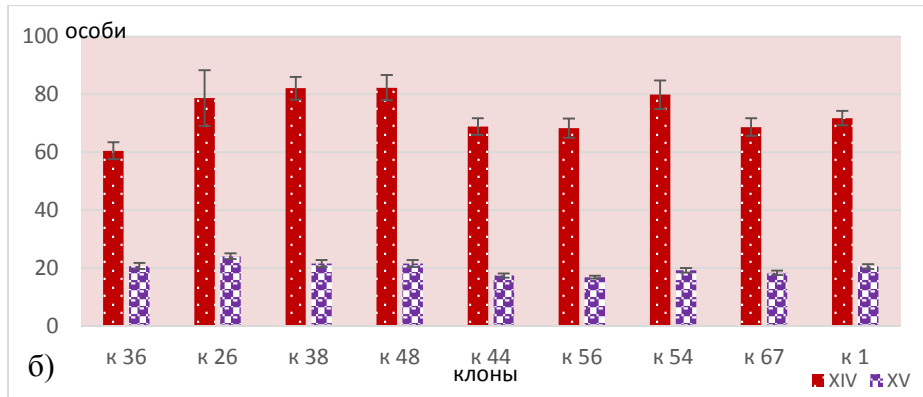
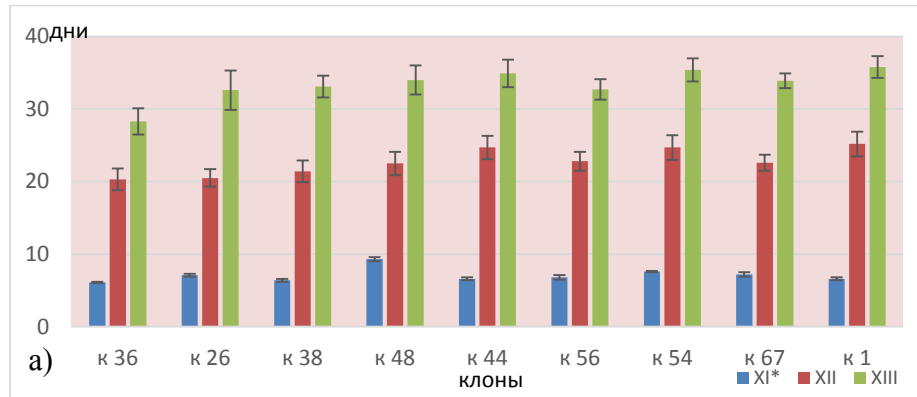


Рис. 5. Параметры развития бескрылых (а-б) и крылатых (в-г) летних виргинопар различных клонов *Rhopalosiphum padi* при питании на яровой пшенице с. Ленинградская 6. Порядковый номер показателей развития: а-б – (XI–XV); в-г – (XVI–XX) приводятся в той же последовательности наименований, что и на рис. 7; средневзвешенный индекс успешности по группе клонов $ИУ \pm 2/3Sx = 5.0 \pm 0.67$
д – ИУ для бескрылых и крылатых виргинопар

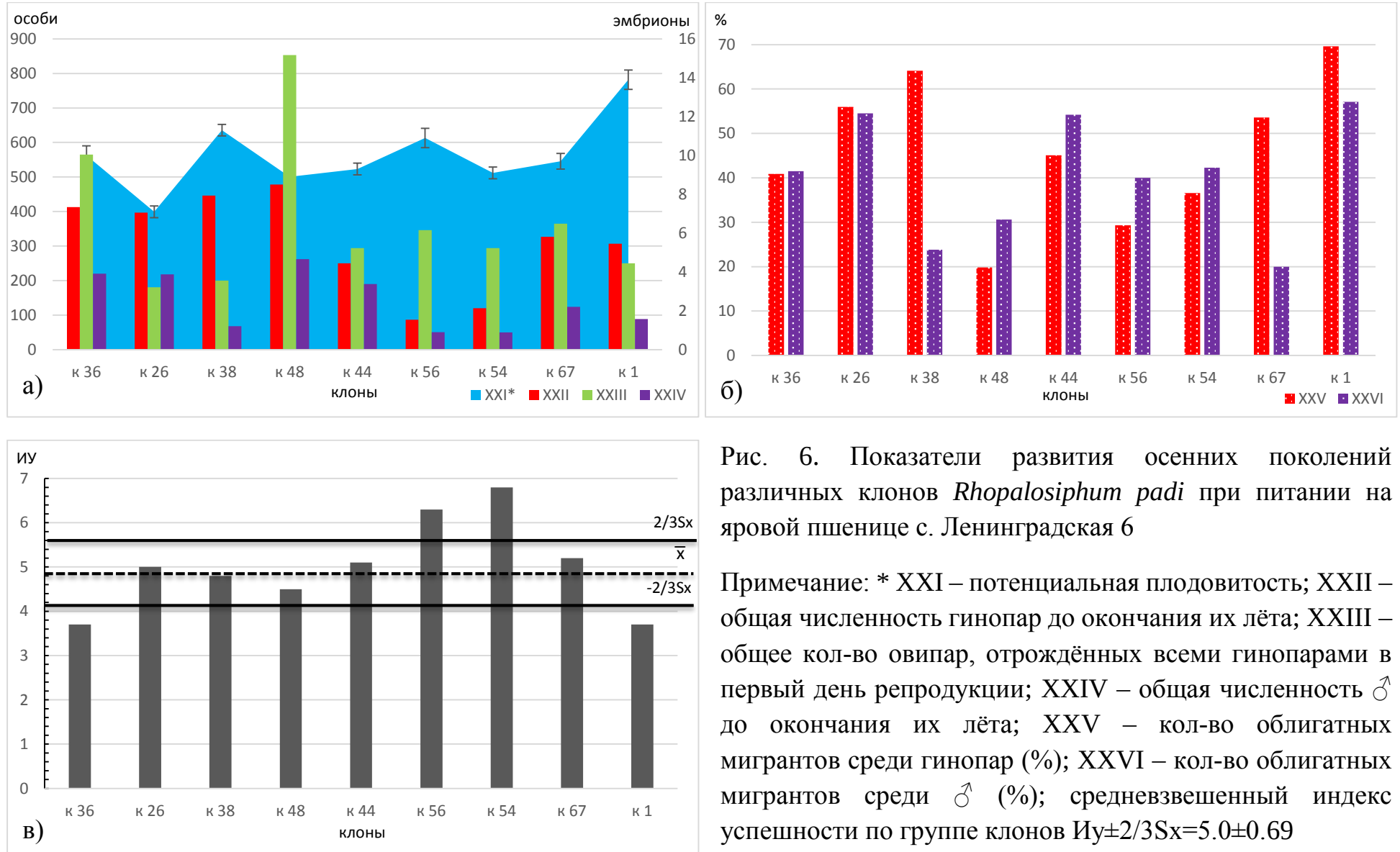


Рис. 6. Показатели развития осенних поколений различных клонов *Rhopalosiphum padi* при питании на яровой пшенице с. Ленинградская 6

Примечание: * XXI – потенциальная плодовитость; XXII – общая численность гинопар до окончания их лёта; XXIII – общее кол-во овипар, отрождённых всеми гинопарами в первый день репродукции; XXIV – общая численность ♂ до окончания их лёта; XXV – кол-во облигатных мигрантов среди гинопар (%); XXVI – кол-во облигатных мигрантов среди ♂ (%); средневзвешенный индекс успешности по группе клонов $Iy \pm 2/3Sx = 5.0 \pm 0.69$

а – XXI-XXIV; б – XXV-XXVI; в – ИУ

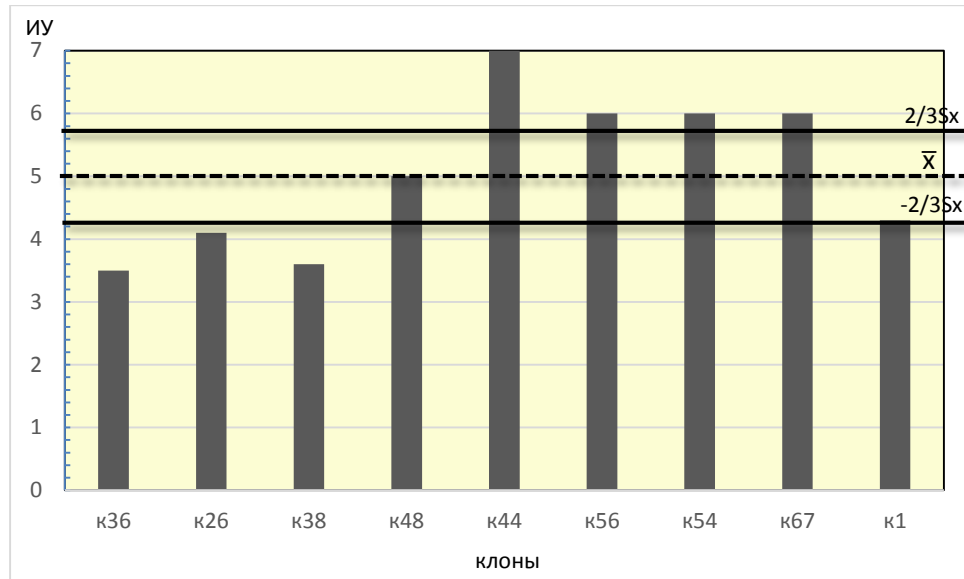


Рис. 7. Индекс успешности развития клонов *Rhopalosiphum padi* на основе комплексной оценки по усредненным одноименным показателям (см. рис.5-7) развития весенних и летних морф, а также осенних поколений

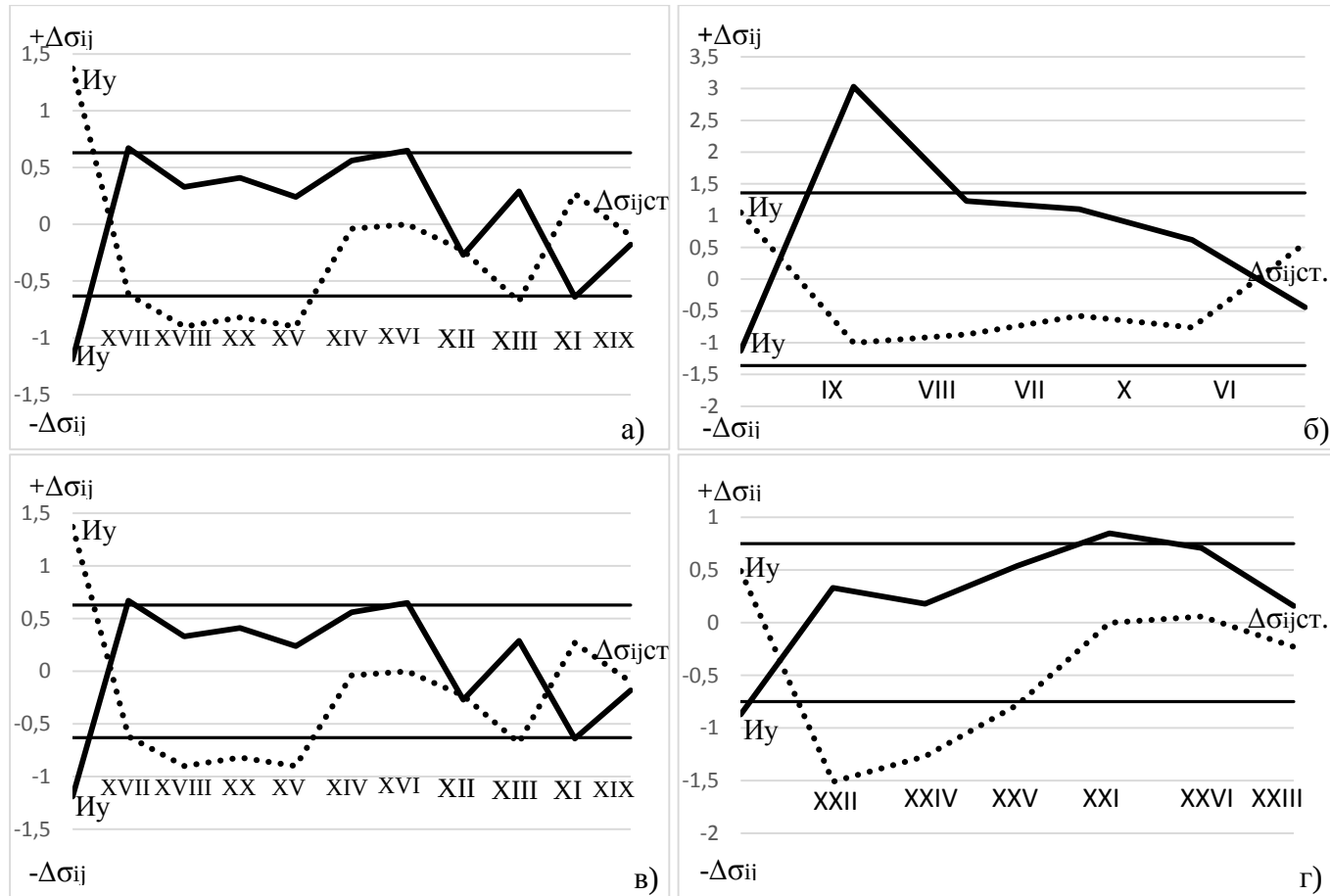


Рис. 8. Профиль отклонений индексов успешности (ИУ) и средних значений показателей развития основательниц (а), эмигрантов (б), бескрылых и крылатых вивипар (в) и осенних поколений (г) от стандарта в клонах *Rhopalosiphum padi* с различной успешностью развития.

Примечание: $\Delta\sigma_{ij}$ стандарт (равна 0); ось ординат: $\pm\Delta\sigma_{ij}$ - отклонение среднего значения i -го показателя в j -той группе клонов от стандартного значения (Метод. рекомендации, 1980; Верещагина, Гандрабур, 2016 а)

— доверительное отклонение $\pm 2/3\Delta\sigma_{ij}$ (от среднего значения разницы показателей в группах клонов с различной успешностью развития); — успешные клоны; неуспешные клоны; I–XXVI номера признаков

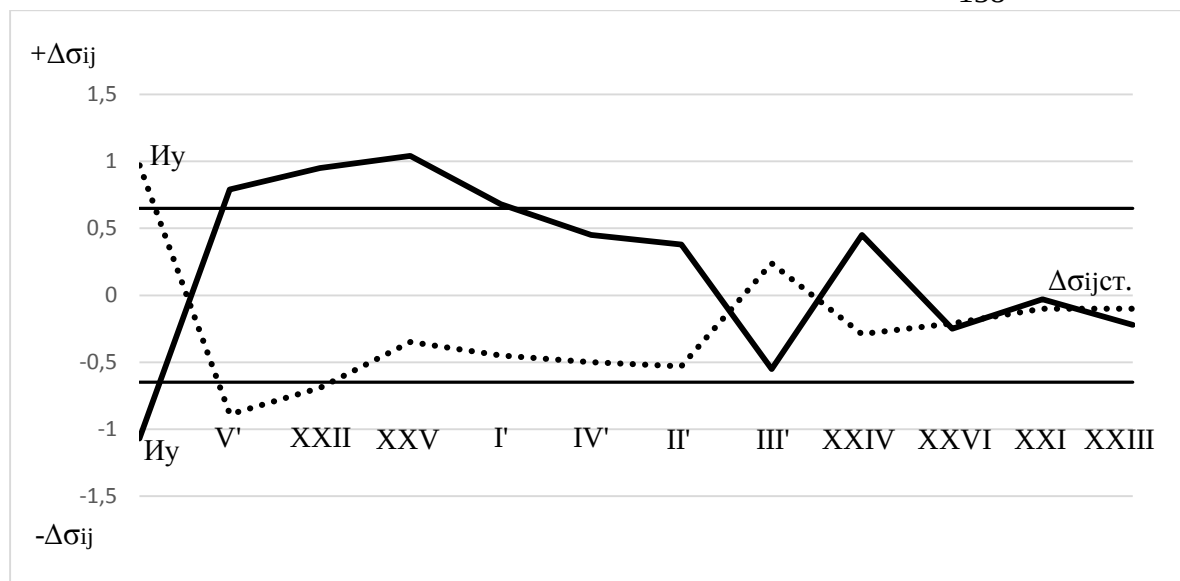


Рис. 9. Профиль отклонений индексов успешности, пяти показателей развития, усреднённых по весенним и летним морфам, а также 6-ти показателей развития осенних поколений от стандарта в клонах *Rhopalosiphum padi* с различной успешностью развития. Обозначения те же, что и на рис. 9

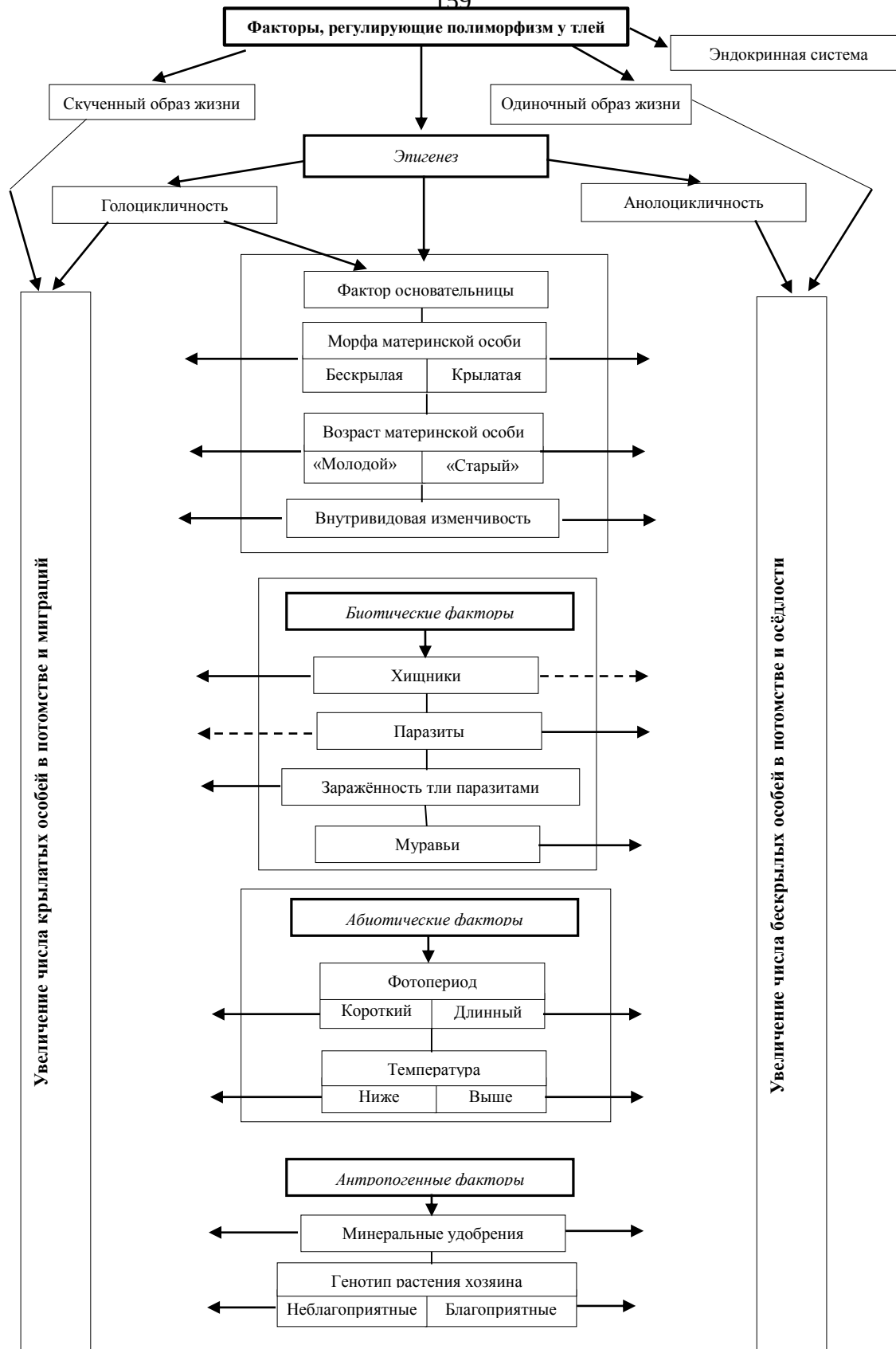


Рис. 10. Факторы, регулирующие полиморфизм у тлей
Примечание: - - → – менее вероятное действие фактора

Таблица 6. Морфологические особенности яровой пшеницы

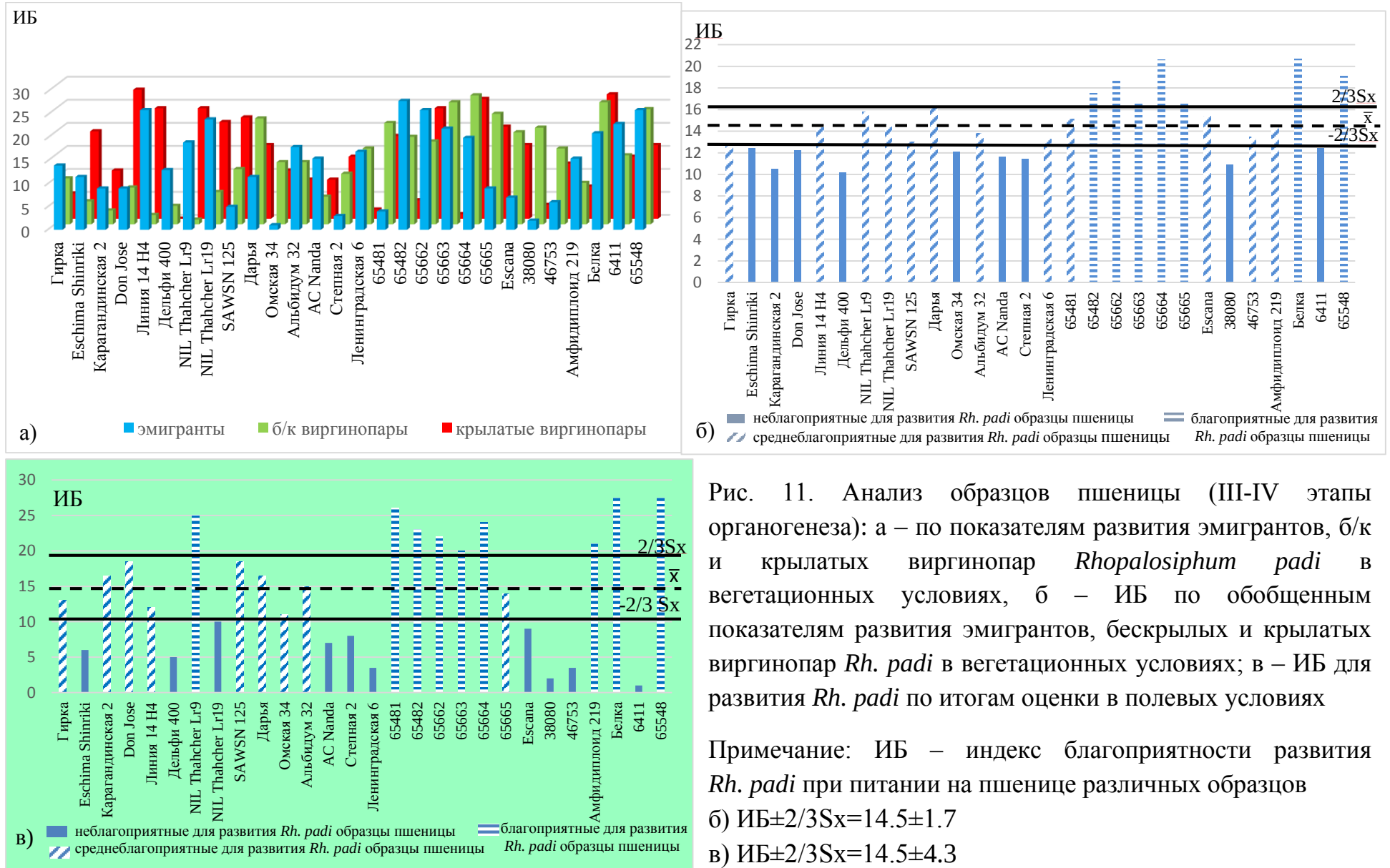
№	Сорт	Длина колоса, см	Плотность колоса	Площадь листа, см ²	Примечание
1	2	3	4	5	6
1	Гирка	7.2±0.3	17.4±0.3	12.3±0.8	Колос белый, веретеновидный, неопушённый, безостый, мелкий, ближе к среднему, средней плотности.
2	Eschima Shinriki	7.5±0.2	20.8±0.6	11.6±1.0	Колос красный, веретеновидный, неопушённый, остистый, длина остей – 5-7 см, мелкий, ближе к среднему, плотный, без воскового налёта.
3	Карагандинская 2	7.6±0.1	17.6±0.3	13.8±0.8	Колос красный, веретеновидный, опушённый, безостый, мелкий, ближе к среднему, средней плотности, восковой налёт есть. Опушение больше с внутренней стороны листа. Стебель опушён.
4	Don Jose	6.2±0.2	18.1±0.4	14.4±0.8	Колос красный, веретеновидный, неопушённый, остистый, длина остей 8-10 см, мелкий, средней плотности, восковой налёт есть. Листья гладкие. Позднеспелый.
5	Линия 15 Н 4	7.3±0.2	16.3±0.2	-	Колос белый, веретеновидный, неопушённый, безостый, с восковым налетом. Ости имеются лишь наверху колоса 0.5-1.5 см. Колос мелкий, ближе к среднему, рыхлый.
6	Дельфи 400	7.7±0.2	17.0±0.3	14.6±1.2	Колос красный, веретеновидный, опушённый, безостый, мелкий, ближе к среднему, средней плотности, восковой налёт есть. Опушение плотное, мягкое.

1	2	3	4	5	6
7	NIL Thatcher Lr9	5.6±0.2	18.0±0.4		Колос белый, веретеновидный, неопушённый, безостый. На верху колоса имеются небольшие ости 2-2.5 см. Колос мелкий, средней плотности.
8	NIL Thatcher Lr19	5.5±0.1	19.1±0.3		Колос белый, веретеновидный, неопушённый, безостый, вверху колоса остистость 1 см, мелкий, средней плотности, восковой налёт есть.
9	SAWSN 125	6.6±0.3	19.4±0.7	18.1±0.8	Колос белый, веретеновидный, неопушённый, остистый, ости 7-10 см, мелкий, средней плотности. Относительно широкий лист с восковым налётом.
10	Дарья	7.1±0.2	19.4±0.5	12.2±1.7	Колос белый, веретеновидный, неопушённый, безостый, мелкий, средней плотности, восковой налёт есть.
11	Омская 34	6.7±0.2	17.5±0.3		Колос белый, веретеновидный, неопушённый, безостый, мелкий, средней плотности, восковой налёт есть. Скороспелый.
12	Альбидум 32	8.7±0.2	14.9±0.2		Колос белый, веретеновидный, неопушённый, безостый, средний, рыхлый, слабый восковой налёт.
13	АС Nanda	7.2±0.3	22.3±0.8	19.0±1.2	Колос белый, веретеновидный, неопушённый, остистый, мелкий, ближе к среднему, плотный, восковой налёт есть. Листья широкие. Среднепоздний.
14	Степная 2	7.2±0.3	15.8±0.4		Колос белый, веретеновидный, безостый, неопушённый, мелкий, ближе к среднему, рыхлый, восковой налёт есть.
15	Ленинградская 6	6.8±0.5	18.3±0.5	12.0±0.8	Колос белый, веретеновидный, безостый, имеются ости на верхушечных колосках, неопушённый, мелкий, средней плотности, восковой налёт есть.

1	2	3	4	5	6
16	65481	6.4±0.2	15.4±0.3		Колос красный, призматический, остистый, ости длиной 7-12 см, неопушённый, сжатый, мелкий, рыхлый.
17	65482	6.1±0.2	16.4±0.4		Колос, белый, призматический, остистый, ости длиной 5-7 см, неопушённый, сжатый, мелкий, рыхлый. Листья узкие. Слабый восковой налёт.
18	65662	5.4±0.3	15.9±0.3		Колос белый, веретеновидный, остистый, ости длиной 10-15см, неопушённый, мелкий, рыхлый, восковой налёт слабый.
19	65663	5.2±0.4	15.8±0.6		Колос белый, тонкий, остистый, неопушённый, мелкий, рыхлый, восковой налёт есть.
20	65664	6.0±0.1	15.7±0.4		Колос красный, веретеновидный, остистый, длина 3-5 см, опушённый, мелкий, рыхлый, восковой налёт есть.
21	65665	6.6±0.2	16.7±0.3		Колос красный, веретеновидный, остистый, длина остей 7-12 см, неопушённый, мелкий, рыхлый, восковой налёт есть. Листья узкие.
22	Escana	4.2±0.1	36.5±0.7	3.5±0.7	Колос красный, веретеновидный, остистый, длина остей 5-8 см, неопушённый, сжатый, мелкий, очень плотный, без воскового налёта. Листья узкие, короткие. Опушённые междоузлия.
26	38080	3.7±0.1	48.6±0.9	4.5±0.4	Колос красный, цилиндрический, остистый, ости длиной 2-2.5 см, неопушённый, мелкий, очень плотный, плоский, воскового налёта нет.
29	Амфидиплоид 219	6.0±0.2	11.3±0.2		Колос белый, веретеновидный, остистый, ости длинные, сильно опушённый, мелкий, рыхлый. Колоски в колосе покрыты жесткой чешуёй.

1	2	3	4	5	6
30	Белка	5.1±0.1	27.2±0.5	6.7±0.4	Колос белый, призматический, остистый, длина остей 6-9 см, неопушённый, сжатый, мелкий, очень плотный, восковой налёт есть. Листья узкие и короткие.
31	6411	4.3±0.1	33.2±0.6	3.2±0.2	Колос белый, призматический, остистый, длина остей 3-8 см, неопушённый, плоский, мелкий, очень плотный. Листья узкие, мелкие, воскового налёта нет.
32	65548	5.1±0.1	20.9±0.5		Колос белый, призматический, остистый, ости длиной до 15 см, толстые, неопушённый, сжатый, короткий, плотный, колосковые чешуйки толстые. Восковой налёт есть.

Примечание: по длине колосья различаются: мелкие – до 8 см, средние – 8-10 см; крупные – более 10 см. По плотности (D-число колосков на 10 см стержня колоса) колосья различаются: при D менее 16 – рыхлые; 17-22 – средней плотности; 23-28 – плотные; более 28 – очень плотные. (Руководство... 1966).



Примечание:
Иб±2/3Sx=14.4±2.4

Таблица 7. Группы благоприятности образцов яровой пшеницы в фазе цветения для развития *Rhopalosiphum padi*, *Sitobion avenae* и *Metopolophium dirhodum*

Вид пшеницы	Геном	Разновидность	Оценено образцов	<i>Rhopalosiphum padi</i>			<i>Sitobion avenae</i>			<i>Metopolophium dirhodum</i>			К трем видам злаковых тлей		
				Б	СБ	НБ	Б	СБ	НБ	Б	СБ	НБ	Б	СБ	НБ
<i>Triticum aestivum</i>	A ^u BD	lutescens	8	0	2	6	6	2	0	5	0	3	4	2	2
	-//-	erythrospermum и erythrospermum, ferrugineum	4	3	1	0	0	2	2	1	2	1	1	2	1
	-//-	ferrugineum	4	3	0	1	0	4	0	1	1	2	0	4	0
	-//-	pyrothrix	1	0	0	1	0	1	0	0	0	1	0	0	1
	-//-	delfii	1	0	0	1	1	0	0	0	1	0	0	1	0
	-//-	albidum	1	0	1	0	1	0	0	0	1	0	1	0	0
	-//-	graecum	1	0	1	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0
	-//-	barbarossa	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0
ВСЕГО		8	21	7	5	9	9	9	3	8	6	7	7	10	4
<i>T. monococcum</i>	A ^b	flavescens	1	0	1	0	0	1	0	1	0	0	1	0	0
	-//-	vulgare	2	1	1	0	0	0	2	0	1	1	0	1	1
	-//-	macedonicum	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1	0	0	1
ВСЕГО		3	4	1	2	1	0	1	3	1	1	2	1	1	2
<i>T. dicoccum</i>	A ^b B	dicoccum	1	1	0	0	0	0	1	0	1	0	0	1	0
	-//-	haussknechtianum	1	1	0	0	0	0	1	1	0	0	1	0	0
ВСЕГО		2	2	2	0	0	0	0	2	1	1	0	1	1	0
<i>T. kihare</i>	A ^b GD	1	1	1	0	0	0	0	1	0	0	1	0	0	1
ИТОГО		14	28	11	7	10	9	10	9	10	8	10	9	12	7

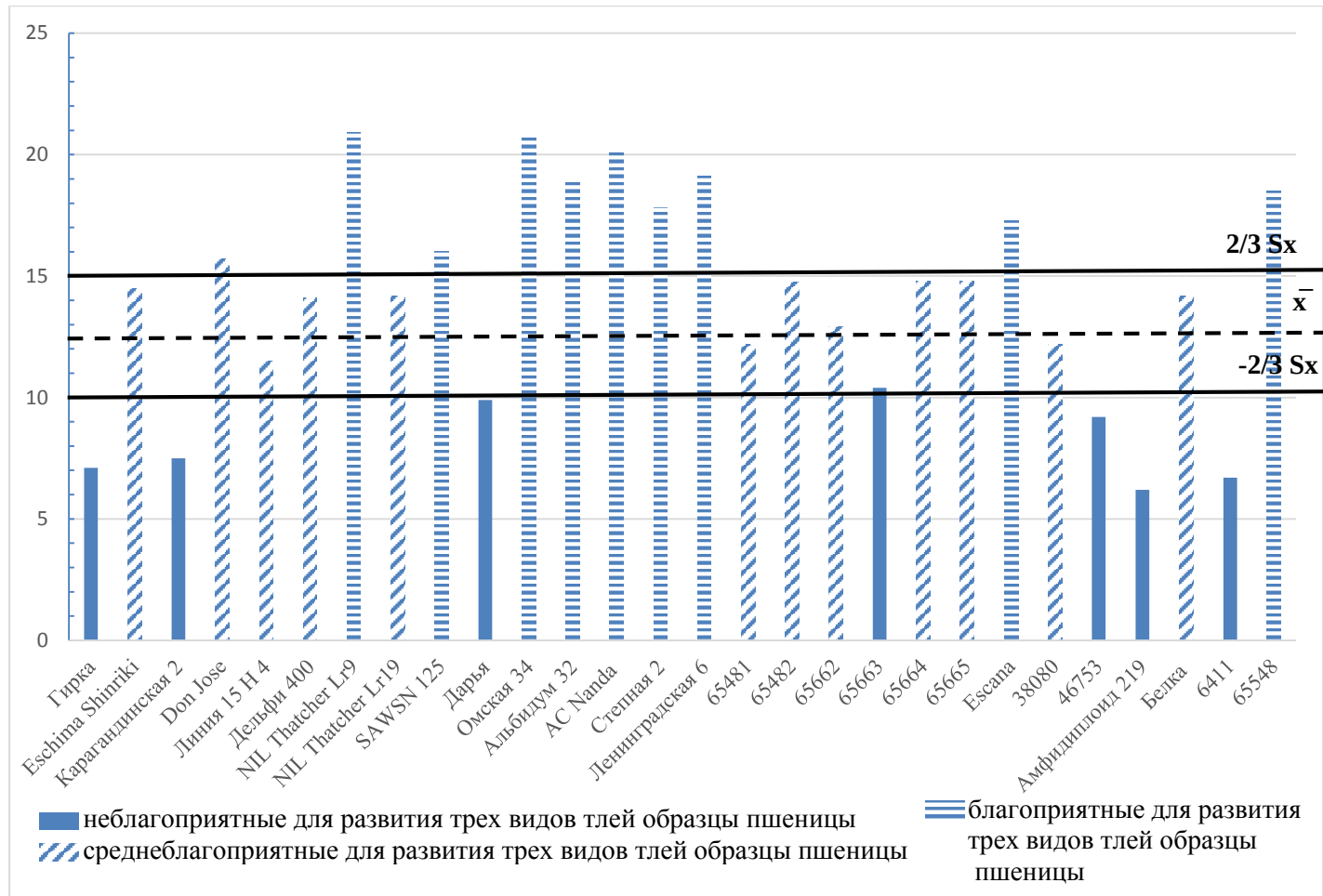


Рис. 13 Анализ образцов пшеницы по благоприятности развития в полевых условиях для трёх видов злаковых тлей (IX этап органогенеза)

Примечание: Выявлены образцы, неблагоприятные для развития группы тлей 1) *Rh. padi* и *M. dirhodum* (Гирка, Дарья, Линия 15 Н4, Карагандинская 2); 2) *S. avenae* и *M. dirhodum* (кат. ВИР 46753, Амфидиплоид 219, кат. ВИР 65663 и кат. ВИР

Таблица 8. Группы благоприятности образцов яровой мягкой пшеницы на III-IV этапах органогенеза (фаза кушения) для развития *Rhopalosiphum padi*

Вид пшеницы	Геном	Разновидность	Оценено образцов	<i>Rh. padi</i>			ДИМБОА, ng/μl
				Б	СБ	НБ	
<i>Triticum aestivum</i>	A ^u BD	lutescens	8	0	1	7	10.8
	-//-	erythrospermum	4	3	1	0	9.8
	-//-	ferrugineum	4	1	3		24.5
	-//-	pyrothrix	1	0	0	1	
	-//-	delfii	1	0	0	1	23.7
	-//-	albidum	1	0	1	0	
	-//-	graecum	1	0	0	1	12.7
	-//-	barbarossa	1	1	0	0	30.0
ВСЕГО		8	21	5	6	10	
<i>T. monoccum</i>	A ^b	flavescens	1	0	1	0	1.4
	-//-	vulgare	2	0	2	0	55.7
	-//-	macedonicum	1	1	0	0	
ВСЕГО		3	4	1	3	0	
<i>T. dicoccum</i>	A ^b B	dicoccum	1	1	0	0	67.5
	-//-	hausknechtianum	1	1	0	0	
ВСЕГО		2	2	2	0	0	
<i>T. kihare</i>	A ^b GD	1	1	1	0	0	
ИТОГО		14	28	10	8	10	

Примечание:
данные по
содержанию
ДИМБОА даны
согласно W.
Schütze et al., 2009.

Таблица 9. Показатели развития *Rhopalosiphum padi* при питании на растениях сем. Сурепасеae и сем. Juncасеae и их ранжирование по степени благоприятности (СтБ) по совокупности показателей (ИБ)

Название растения	Кол-во выживших эм. через 9 дней после заселения растений (%)	Кол-во потомков через 9 дней после заселения растений эм.	Период от рождения до начала репродукции у б/к летних вивипар (дни)	Потенциальная плодовитость б/к летних вивипар	Кол-во потомков через месяц после заселения растений	ИБ	СтБ
<i>Carex disticha</i>	20 с	46 с	10.2±0.4 а	16.5±0.9 а	100-200	11.8	НБ
<i>Carex brizoides</i>	72 а	36 с	10.6±0.4 а	12.6±0.9 а	<100	12.8	НБ
<i>Carex flacca</i>	76 а	67 а	9.7±0.4 а	19.6±0.9 а	200-300	7.2	СБ
<i>Carex tomentosa</i>	80 b	72 а	10.8±0.3 b	15.2±0.8 а	100-200	9.4	СБ
<i>Carex cespitosa</i>	75 а	70 а	10.6±0.5 а	12.9±0.8 а	100-200	9.8	СБ
<i>Carex rhizina</i>	70 а	60 а	10.8±0.6 b	11.4±1.6 с	100-200	12	НБ
<i>Carex digitata</i>	48 с	50 а	11.2±0.3 b	10.3±0.8 с	<100	14.5	НБ
<i>Carex hartmanii</i>	90 b	74 а	9.8±0.4 а	14.0±0.9 а	<100	8.5	СБ
<i>Carex sylvatica</i>	90 b	153 d	7.7±0.2 с	23.7±1.1 b	600-800	2.5	Б
<i>Carex elongata</i>	40 с	18 с	9.1±0.2 а	21.2±0.8 b	<100	11.4	СБ
<i>Carex rostrata</i>	30 с	25 с	10.3±0.8 а	10.0±0.6 с	<100	14.7	НБ
<i>Carex acutiformis</i>	33.3 с	25 с	10.2±0.4 а	20.4±1.1 b	<100	12.6	НБ
<i>Carex acuta</i>	60 а	50 а	9.0±0.4 а	7.7±0.6 с	<100	12.3	НБ
<i>Scirpus sylvaticus</i>	50 а	98 b	12.3±0.7 b	9.2±0.6 с	<100	12.8	НБ
<i>Luzula multiflora</i>	82.5 b	88 b	8.4±0.1 с	20.8±0.8 b	>1000	3.9	Б
<i>Luzula pilosa</i>	100 b	83 b	10.7±0.6 а	25.8±1.2 b	>1000	2.4	Б
<i>Juncus effusus</i>	72 а	65 а	8.6±0.4 с	19.5±1.1 а	>1000	6.8	Б
<i>Juncus filiformis</i>	100 b	97 b	10.7±0.2 а	22.2±0.7 b	>1000	4.8	Б
<i>Juncus compressus</i>			8.6±0.3 с				

$\bar{X} \pm S_x$	66.04±5.55 (a)	65.39±7.45(a)	9.93±0.27 (a)	16.28±1.27 (a)			
HCP 0.5	17.61	23.63	0.84	4.01			
HCP 0.01	23.46	31.50	1.12	5.35			
<i>T. aestivum</i> с. Ленинградская 6	100		7.1±0.2	45.4±0.84	>2000		Б

Примечание: градации благоприятности видов растений для развития черемухово-злаковой тли сделаны по совокупности указанных показателей (ИБ). ИБ > 11.7 – НЕБЛАГОПРИЯТНЫЕ ВИДЫ. ИБ < 7.21 – БЛАГОПРИЯТНЫЕ ВИДЫ. 11.7 > ИБ > 7.21 – СРЕДНЕБЛАГОПРИЯТНЫЕ ВИДЫ. Различными буквами отмечены значения показателей, имеющие существенные различия при HCP 0.5. эм. – эмигранты, б/к – бескрылые, ИБ – индекс благоприятности

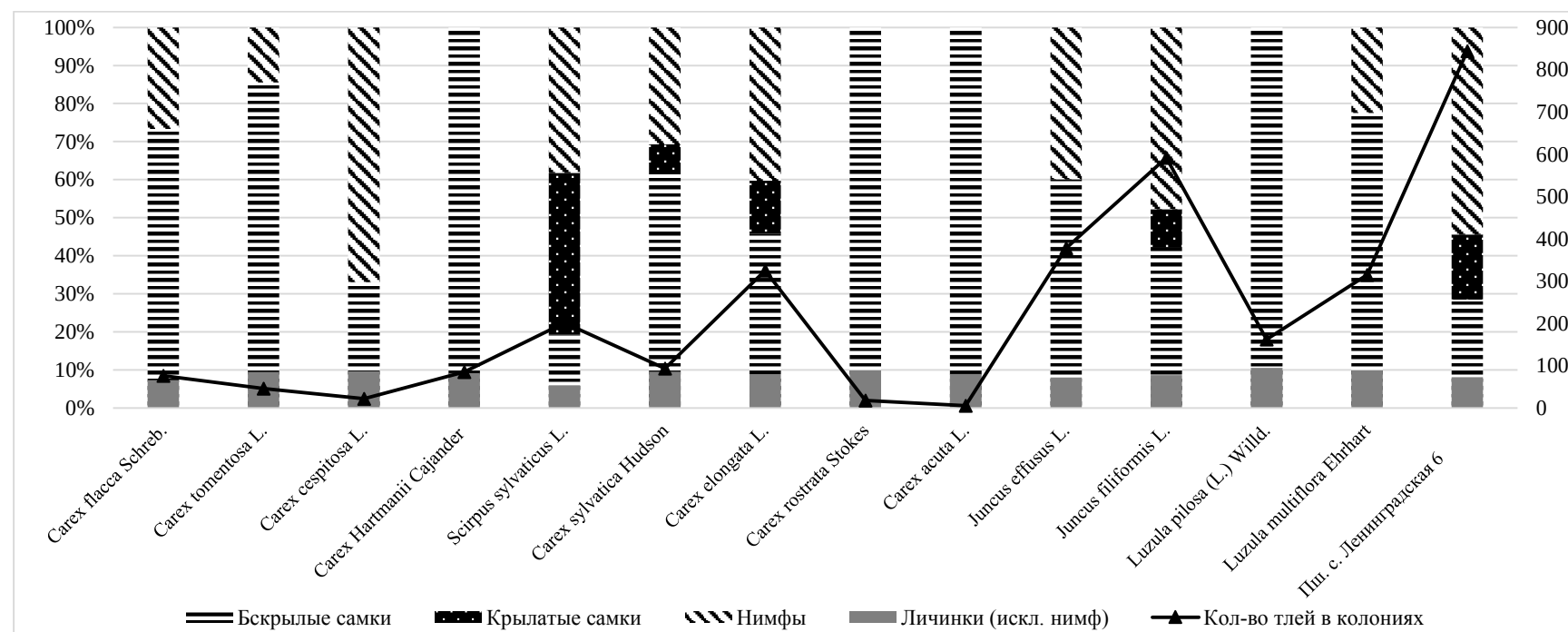


Рис. 14. Численность и состав потомков 3 бескрылых самок (3 поколение) *Rhopalosiphum padi* при питании в течение 14 дней на растениях сем. Juncaceae и Cyperaceae. Примечание: Пш. – яровая мягкая пшеница

Таблица 10. Органотропность (%*) трех видов злаковых телей при питании на яровой мягкой пшенице в фазе цветения (полевые условия).

Образец	<i>Rhopalosiphum padi</i>					<i>Metopolophium dirhodum</i>				<i>Sitobion avenae</i>	
	Колос	Стебель	Флаговый лист	Листья	Узел кущения	Колос	Стебель	Флаговый лист	Предфлаговый лист	Колос	Флаговый лист
Гирка	83.3	0	22.2	0	5.5	0	0	0	0	100	0
Eschima Shinriki	9.5	1.6	33.3	98.4	15.9	0	0	33.3	66.7	100	0
Карагандинская 2	40	0	20.0	32.0	12.0	0	0	0	100	100	12.5
Don Jose	40	0	4.0	60.0	0	0	0	100.0	0	100	7.1
Линия 15Н4	59.4	0	31.3	12.5	0	0	0	100.0	0	100	0
Дельфи 400	67.4	0	23.9	15.2	13.0	0	0	73.3	26.7	100	4.5
NIL Thatcher Lr9	82.9	0	31.7	2.4	0	40.0	0	60.0	0	100	3.4
NIL Thatcher Lr19	78.8	0	39.0	0	0	0	0	89.0	11.0	100	0
SAWSN 125	70	2.0	10.0	40.0	0	0	0	85.7	14.3	100	0
Дарья	78.3	0	13.0	13.0	0	0	0	100.0	0	100	0
Омская 34	50.8	4.6	18.4	53.8	15.4	5.1	0	71.8	23.1	100	0
Альбидум 32	30.9	0	11.8	64.7	10.3	5.7	0	77.1	22.9	100	0
АС Nanda	19.2	0	1.9	34.6	50.0	0	0	43.3	56.7	100	0
Степная 2	55.6	0	48.1	11.1	12.9	2.3	0	93.2	4.5	100	0
Ленинградская 6	94.6	0	10.8	2.7	0	0	0	91.7	12.5	100	0
65481	61.1	61.1	81.5	72.2	59.2	0	0	0	0	100	0
65482	100	22.9	64.3	22.9	22.9	0	0	100.0	0	100	0
65662	100	26.7	73.3	26.7	26.7	0	0	100.0	0	0	0
65663	92.3	19.2	69.2	46.2	19.2	0	0	0	0	0	0
65664	93.5	0	80.4	4.3	0	0	0	100.0	0	0	0
65665	85	0	35.0	40.0	0	0	0	80.0	30.0	100	0
Escana	32.7	9.4	72.9	83.3	3.1	0	5.0	63.6	59.1	100	0
38080	37.7	68.8	48.5	83.3	3.8	0	11.8	64.7	35.3	100	0
Амфидиплоид 219	100	5.4	33.2	45.6	0	0	0	0	0	0	0
Белка	11.8	34.6	7.1	99.2	0	0	0	61.1	38.9	100	0
6411	12.5	69.4	45.8	100.0	0	0	0	0	100.0	0	0
65548	38.1	10.5	84.8	100.0	0	0	0	68.2	31.8	100	0

Примечание: %* - органотропность (распределение особей по растениям) выражена в процентах от общего числа заселенных стеблей для каждого органа/части растения

Таблица 11. Распределение совместных колоний трех видов злаковых тлей на яровой пшенице в полевых условиях

№	Образец пшеницы	Колос			Листья исключая флаговый			Флаговый лист		
		колонии с группой видов тлей (%)	средний балл численности тлей		колонии с группой видов тлей (%)	средний балл численности тлей		колонии с группой видов тлей (%)	средний балл численности тлей	
			<i>Rh. padi</i>	<i>S. avenae</i>		<i>Rh. padi</i>	<i>M. dirhodum</i>		<i>Rh. padi</i>	<i>M. dirhodum</i>
1	Гирка	29.2	1.0	1.0	0	0	0	0	0	0
2	Eschima Shinriki	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3	Карагандинская 2	14.8	1.0	1.0	0	0	0	0	0	0
4	Don Jose	23.8	1.4	1.2	0	0	0	0	0	0
5	Линия 15Н4	15.7	1.4	1.5	0	0	0	0	0	0
6	Дельфи 400	12.7	1.6	1.6	0	0	0	1.8	2.0	2.0
7	NIL Thatcher Lr9	9.5	3.3	3.2	0	0	0	0	0	0
8	NIL Thatcher Lr19	7.7	1.0	1.0	0	0	0	5.8	1.7	1.3
9	SAWSN 125	8.6	1.4	1.4	0	0	0	1.7	1.0	1.0
10	Дарья	3.8	2.0	2.0	0	0	0	0	0	0
11	Омская 34	11.4	3.3	1.9	2.3	2.0	1.5	1.1	3.0	1.0
12	Альбидум 32	4.4	1.8	1.8	5.5	2.4	2.2	3.3	1.7	1.3
13	АС Nanda	4.2	1.3	1.3	4.2	1.0	2.7	0	0	0
14	Степная 2	2.1	1.0	1.5	0	0	0	14.9	1.8	2.0
15	Ленинградская 6	5.3	3.5	2.8	0	0	0	1.3	2.0	1.0
16	65481	1.6	1.0	1.0	0	0	0	0	0	0
17	65482	1.4	2.0	2.0	0	0	0	1.4	1.0	1.0
18	65662	0	0	0	0	0	0	6.7	2.0	1.0
19	65663	0	0	0	0	0	0	0	0	0
20	65664	0	0	0	0	0	0	19.6	1.8	1.1
21	65665	5.0	1.0	2.0	10.0	2.0	1.5	25.0	1.6	1.4
22	Escana	3.0	1.0	1.0	13.1	2.8	1.7	2.0	2.0	1.0
26	38080	0	0	0	3.8	2.0	1.2	0	0	0
29	Амфидиплоид 219	0	0	0	0	0	0	0	0	0
30	Белка	0	0	0	0	0	0	6.3	3.3	1.6
31	6411	0	0	0	0	0	0	0	0	0
32	65548	0	0	0	0	0	0	9.3	4.2	2.1

Таблица 12. Распределение *Rhopalosiphum padi* при выборе и питании на образцах яровой мягкой пшеницы в конце II – начале III этапов органогенеза (1 ВАРИАНТ опыта), в конце III -начале IV этапа органогенеза (2 ВАРИАНТ опыта) и на VI-VII этапах органогенеза (3 ВАРИАНТ опыта)

Образец пшеницы	Варианты	Кол-во эмигрантов, заселивших растения, (%)	Листовые пластинки, особи (%)					Влагалища листьев и стебель
			Всего особей	Центральная жилка		Жилки низких порядков		Всего особей (%)
				Эмигранты	Личинки	Эмигранты	Личинки	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Ленинградская 6	1	100	85.4	7.4	0.6	30.4	47.0	14.6
	2	70	55.2	1.2	0	29.0	25.0	44.8
	3		42.7					57.3
Омская 34	1	100	85.2	1.4	0.9	40.6	42.3	14.8
	2	83,3	72.2	0.9	0.2	37.9	33.2	27.8
	3		53.3					46.7
Гирка	1	100	85.8	6.2	0.6	37.6	41.4	14.2
	2	80	71.7	0	0	35.6	36.1	28.3
	3		65.6					34.4
кат. ВИР 65482	1	96,7	92.8	2.4	0.1	42.0	48.3	7.2
	2	73,3	65.1	0.5	0	36.3	28.3	34.9
	3		58.7					41.3
SAWSN 125	1	90	79.8	7.6	7.8	31.7	32.5	20.2
	2	76,7	81.9	1.8	0.3	41.8	38.0	18.1
	3		47.9					52.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9
кат. ВИР 65665	1	100	94.4	0.9	0	44.9	48.6	5.6
	2	80	72.5	0	0.3	37.9	34.3	27.5
	3		59.5					40.5
Don Jose	1	93,3	64.3	6.7	1.0	28.5	28.1	35.7
	2	83,3	63.6	1.9	0.4	34.3	27.0	36.4
	3		69.3					30.7
Карагандинская 2	1	76,7	87.5	3.5	0	32.6	51.4	12.5
	2	66,7	78.8	0	0.6	36.7	41.5	21.2
	3		68.9					31.1
Дельфи 400	1	86,7	93.7	0.58	0.02	45.3	47.8	6.3
	2	70	75.8	0	0	41.4	34.4	24.2
	3		69.6					30.4
АС Nanda	1	100	85.6	1.47	0.03	40.2	43.9	14.4
	2	76,7	74.0	0	0	40.8	33.2	26.0
	3		87.1					12.9
Escana	1	86,7	96.1	3.2	0.2	35.7	57.0	3.9
	2	70	61.6	0.2	0	36.0	25.4	38.4
	3		30.5					69.5
кат. ВИР 6411	1	73,3	80.3	0.9	0	39.1	40.3	19.7
	2	73,3	70.2	0	0	39.0	31.2	29.8
	3		30.5					69.5
кат. ВИР 46753	1	70	70.0	1.36	0.04	38.5	30.1	30.0
	2	40	54.2	0	0	35.6	18.6	45.8
	3							
65548	1	100	70.5	4.9	0.6	27.6	37.4	29.5
	2	100	62.7	0.5	0.1	30.8	31.3	37.3
	3		48.9					51.1
Амфидиплоид 219	1	93,3	92.8	1.96	0.04	40.8	50.0	7.2
	2	50	63.9	0	0	32.7	31.2	36.1
	3		66.7					33.3

Таблица 13. Распределение *Rhopalosiphum padi* при питании на образцах яровой мягкой пшеницы на 8-м этапе органогенеза (4 ВАРИАНТ опыта)

Образец пшеницы	Листовые пластинки. Всего особей (%)	Влагалища листьев и стебель, особи (%)		Колос, особи (%)			
		Всего особей	Подколосовое междоузлие	Всего особей	Стержень	Чешуи, колосоножки	Ости
Ленинградская 6	47.6	37.8	14.1	14.6	10.5	1.9	2.2
Омская 34	24.8	58.2	24.6	17.0	16.1	0.9	0
Гирка	66.3	17.8	14.8	15.9	8.7	5.4	1.8
кат. ВИР 65482	23.6	64.8	16.9	11.6	1.7	5.0	4.9
SAWSN 125	51.0	34.0	9.3	15.0	0.2	7.8	7.0
кат. ВИР 65665	44.8	36.0	20.6	19.2	14.7	0.2	4.3
Don Jose	51.3	40.3	7.7	8.4	4.1	0	4.3
Карагандинская 2	36.9	46.2	39.4	16.9	16.9	0	0
Дельфи 400	53.9	33.9	9.2	12.2	6.9	5.3	0
АС Nanda	63.4	17.5	12.6	19.4	4.7	3.2	11.5
Escana	11.5	79.7	24.6	8.8	0.5	3.0	5.3
кат. ВИР 6411	10.1	88.0	24.7	1.9	0	1.6	0.3
кат. ВИР 65548	44.6	38.2	15.0	17.2	0	4.6	12.6
Амфидиплоид 219	62.5	29.5	13.1	8.0	1.9	2.7	3.4

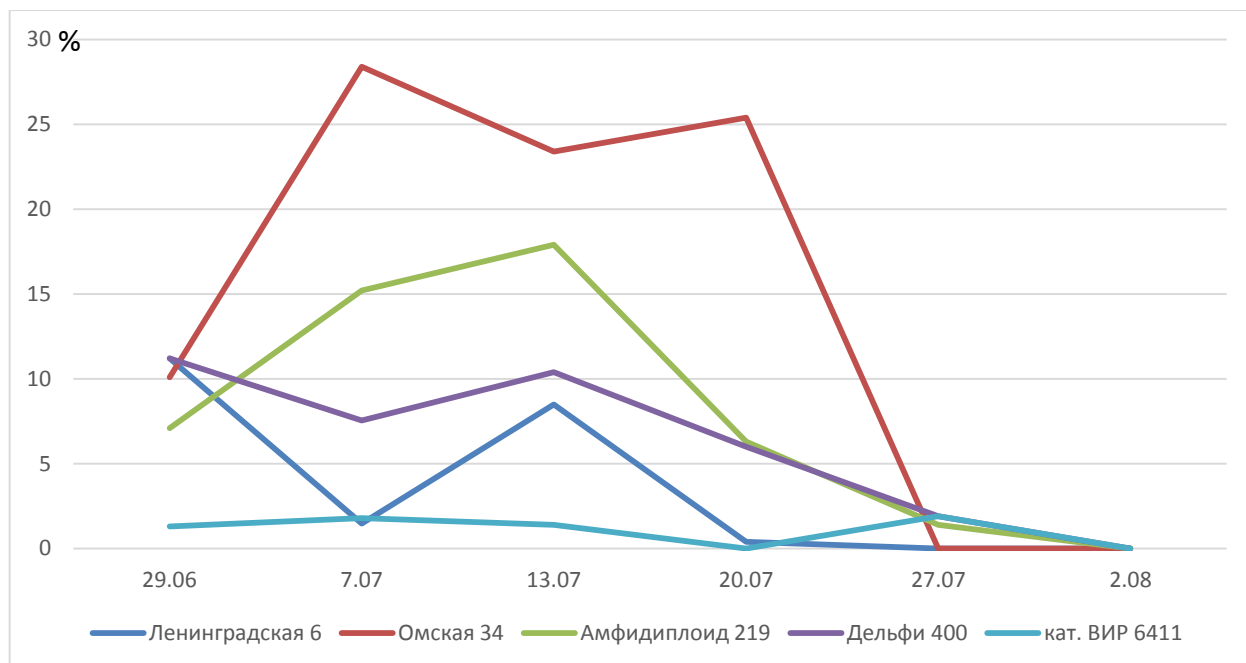


Рис. 15. Динамика заселения стеблей 5 образцов яровой мягкой пшеницы при питании *Rh. padi* в полевых условиях.

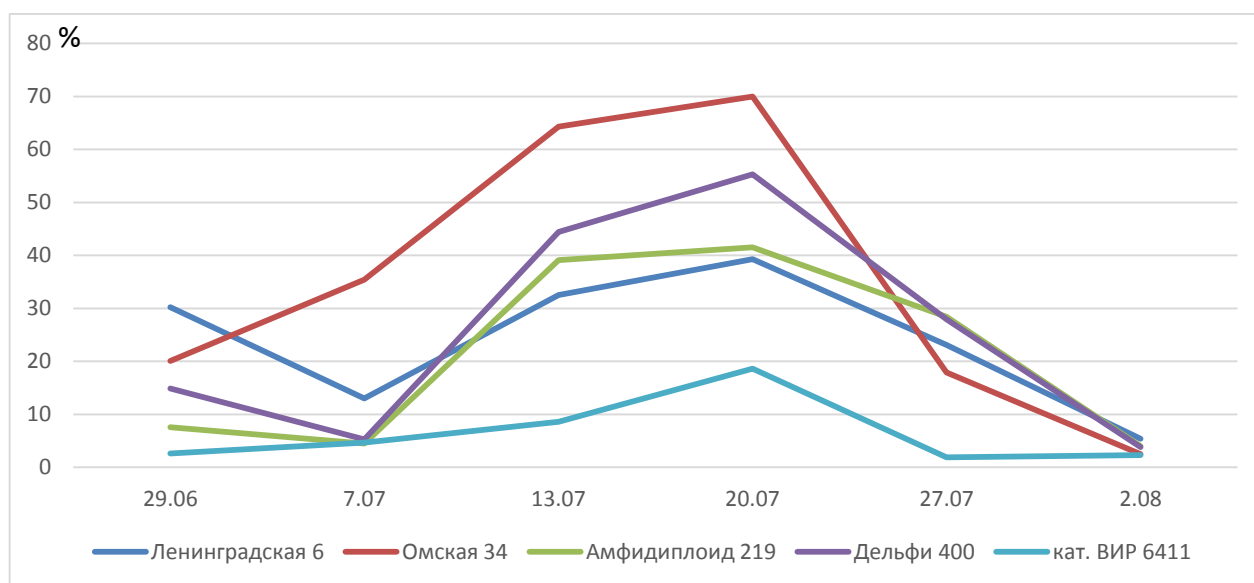


Рис. 16. Динамика заселения стеблей 5 образцов яровой мягкой пшеницы при питании *M. dirhodum* в полевых условиях.

Таблица 14. Угнетение развития яровой мягкой пшеницы при заселении различными видами злаковых тлей на начальных этапах органогенеза растений.

Сорт	Вариант опыта	через 9 дней после заселения			через 30 дней после заселения		
		Фаза	Высота стебля	Снижение к контролю, %	Фаза	Высота стебля	Снижение к контролю, %
1	2	3	4	5	6	7	8
Ленинградская 6	Контроль	кущение, 4 листа (III этап)	12.7±0.4	0.0	выход колоса (VIII этап)	56.9±1.4	0.0
	<i>Rh.padi</i>	выход 4 листа (начало III этапа)	10.2±0.5	19.7	флаговый лист (VII этап)	30.8±1.4	45.9
	<i>S. avenae</i>	кущение, 4 листа (III этап)	17.5±0.3	27.4% стимуляция	начало выхода колоса (VII-VIII этапы)	46.7±1.9	17.9
	<i>M. dirhodum</i>	кущение, 4 листа (III этап)	15.4±0.4	17.5% стимуляция	флаговый лист (VII этап)	34.5±2.0	39.4
Дельфи 400	Контроль	кущение, 4 листа (III этап)	13.1±0.4	0.0	флаговый лист (VII этап)	59.6±2.7	0.0
	<i>Rh.padi</i>	выход 4 листа (начало III этапа)	10.1±0.7	22.9	выход флагового листа (VI-VII этапы)	41.1±1.5	31.1
	<i>S. avenae</i>	кущение, 4 листа (III этап)	14.6±0.8	10.3% стимуляция	выход флагового листа (VI-VII этапы)	42.6±1.3	28.5
	<i>M. dirhodum</i>	кущение, 4 листа (III этап)	17.2±0.6	23.8% стимуляция	выход флагового листа (VI-VII этапы)	39.8±2.7	33.2
Амфидиплоид 219	Контроль	выход 4 листа (III этап)	8.5±0.7	0.0	выход флагового листа (VI-VII этапы)	62.4±1.9	0.0
	<i>Rh.padi</i>	начало кущения, 3 листа (II-III этапы)	7.0±0.4	17.6	стеблевание (VI этап)	40.7±1.2	34.8
	<i>S. avenae</i>	выход 4 листа (III этап)	8.8±0.4	не изменился	пропал	-	-
	<i>M. dirhodum</i>	выход 4 листа (III этап)	9.3±0.6	9.0% стимуляция	стеблевание (VI этап)	52.0±1.8	16.7

Продолжение табл. 14

1	2	3	4	5	6	7	8
АС Nanda	Контроль	кущение, 4 листа (III этап)	8.4±0.5	0.0	выход колоса (VIII этап)	37.1±1.6	0.0
	<i>S. avenae</i>	кущение, 4 листа (начало III этапа)	8.4±0.3	не изменился	флаговый лист (VII этап)	19.7±1.1	46.9
	<i>M. dirhodum</i>	кущение, 4 листа (III этап)	7.2±0.4	14.3	флаговый лист (VII этап)	22.1±2.5	40.4
кат. ВИР 6411	Контроль	кущение, 4 листа (III этап)	8.8±0.3	0.0	выход колоса (VIII этап)	39.5±0.4	0.0
	<i>S. avenae</i>	выход 4 листа (III этап)	8.4±0.4	4.5	флаговый лист (VII этап)	36.8±1.8	6.8
	<i>M. dirhodum</i>	выход 4 листа (начало III этапа)	7.4±0.4	15.9	погибли	-	-
Омская 34	Контроль	кущение, 4 листа (III этап)	10.9±0.6	0.0	выход колоса (VIII этап)	34.0±1.4	0.0
	<i>Rh.padi</i>	выход 4 листа (начало III этапа)	8.6±0.4	21.1	флаговый лист (VII этап)	17.3±1.3	49.1

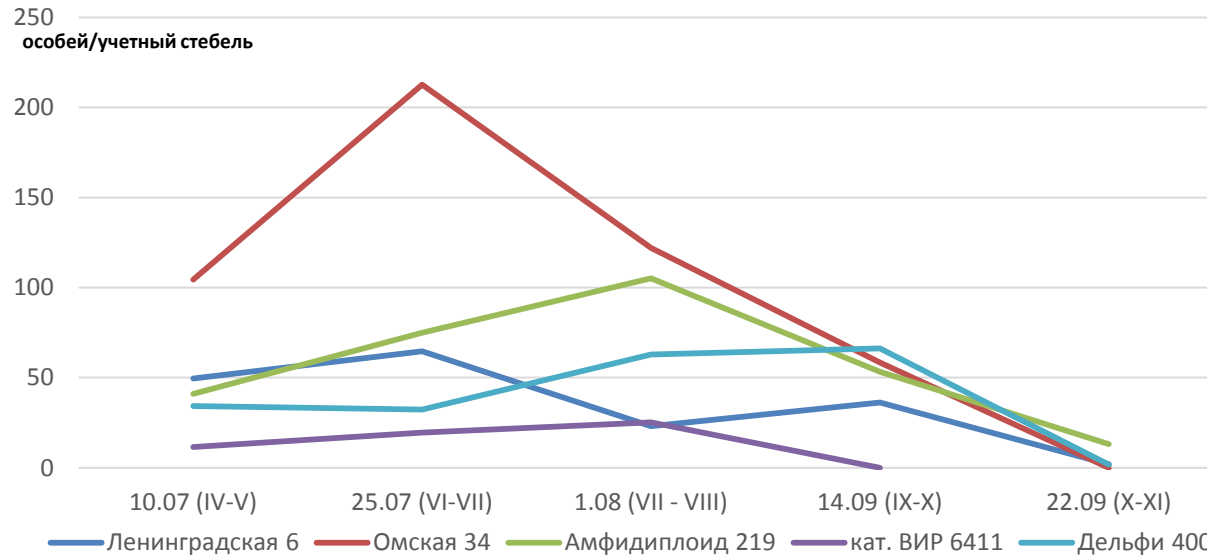


Рис. 17. Сезонные изменения плотности *Rhopalosiphum padi* при питании на 5 образцах яровой мягкой пшеницы в условиях моделирования ее массового размножения

Табл. 15. Устойчивость яровой мягкой пшеницы к полеганию, в том числе и при повреждении тлями

Образец	Плотность прилегания лигулы	К (коэффициент полегания)	Доля стебля, покрытая влагалищами листьев, %	Устойчивость к полеганию
АС Nanda	Очень плотно	206.7	68.2	Устойчив
Дельфи 400	Не плотно	320.7	56.0	Среднеустойчив
Ленинградская 6	Не плотно	314.2	50.6	Среднеустойчив
Омская 34	Плотно	290.5	51.3	Устойчив
Гирка	-	383.0	46.9	Среднеустойчив
Алтайский простор	-	301.0	52.4	Устойчив
Воевода	-	295.0	49.4	Устойчив
Лавруша	-	278.3	57.9	Устойчив
SAWSN 125	Очень плотно	257.8	56.7	Устойчив
Амфидиплоид 219	Не плотно	468.2	50.4	Неустойчив
кат. ВІР 65548	Не плотно	450.5	53.7	Неустойчив
кат. ВІР 6411	Не плотно	544.4	36.9	Неустойчив
Escana	Не плотно	456.5	37.5	Неустойчив