

УДК 595.762.2

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПАРТЕНОГЕНЕТИЧЕСКИХ МОРФ ЧЕРЁМУХОВО-ЗЛАКОВОЙ ТЛИ *RHOPALOSIPHUM PADI* (L.) НА РАЗЛИЧНЫХ ОБРАЗЦАХ ПШЕНИЦЫ**Е.С. Гандрабур***Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург*

Цель работы – выявление связи формирования численности популяции черёмухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) с особенностями размножения, морфотипическим и онтогенетическим составом потомства у трёх основных партеногенетических морф этого вида, обитающих на вторичных хозяевах (различные генотипы яровой пшеницы). Работа проводилась в вегетационных и полевых условиях. Показано, что начальная скорость репродукции существенно выше у крылатых, чем у бескрылой морфы, что положительно коррелирует с дальнейшей численностью потомства у этих морф и влияет на его состав. Тем не менее, при равной численности особей состав потомства крылатых морф, как правило, более однороден, чем у бескрылых вивипар. Для стандартизации оценки воздействия кормового растения на развитие тлей в вегетационных условиях по их численности рекомендуется проводить заселение растений одновозрастными особями крылатых партеногенетических морф. Одним из показателей уровня численности тлей может быть количество крылатых имаго в потомстве при высокой численности или нимф (крылообразных личинок), когда крылатых имаго ещё нет, при более низкой численности *Rh. padi*. Дана градация продолжительности периода до начала размножения у бескрылых вивипар *Rh. padi* при питании на различных генотипах яровой пшеницы как показателя успешности развития тлей. Усреднённые показатели численности колоний трёх морф *Rh. padi* на различных генотипах пшеницы в вегетационных условиях положительно коррелировали с полученными в поле ($r = 0.7 \pm 0.1$).

Ключевые слова: «эффект скупенности», численность, скрининг, состав потомства.

На основе многолетнего изучения механизмов и маркеров иммуногенетической системы растений, проведенного в лаборатории энтомологии и иммунитета растений ВИЗР, обоснована методология выявления устойчивых форм растений по их качественным и количественным параметрам фенотипических свойств и признаков [Вилкова и др., 2003]. При этом большое значение имеет анализ морфофизиологических и этологических особенностей членистоногих. Оценка устойчивости растений к тлям имеет свою специфику, связанную со способом их питания флоэмным соком, когда на развитие насекомых после выбора хозяина в меньшей степени влияет структурированность пищи, как это характерно для насекомых с другими типами питания. Оценка устойчивости растений к тлям, как правило, проводится по разработанной шкале численности особей или колоний, ранжированных по баллам [Вилкова и др., 2003]. Колонии тлей в различные

периоды вегетации кормовых растений имеют различный морфотипический состав, что в определенной мере влияет на формирование их численности. Изменения, происходящие в составе морф в онтогенезе популяций тлей, отражают их исторически сложившиеся взаимоотношения с кормовыми растениями, сформировавшие жизненные циклы. Жизненный цикл тлей включает несколько морф. Каждая из морф отличается не только морфологическими, но и поведенческими, демографическими и другими показателями развития и в связи с этим обладает особенностями во взаимоотношениях с растением-хозяином и нанесении вреда. [Shaposhnikov, 1986; Powel, Hardie, 2001; Верещагина, 2008; Webster, 2012]. Взаимосвязи формирования численности и состава потомства в эпигенезе различных морф тлей изучены еще недостаточно. Такие исследования необходимы для стандартизации методов отбора устойчивых к ним сортов и сортоизучения.

Цель работы – определение количественной зависимости между численностью особей в колониях, основанных эмигрантами, бескрылыми или крылатыми вивипарами и

онтогенетическим и морфотипическим составом потомства у этих трёх морф черёмухово-злаковой тли на фоне различной обеспеченности пищей.

Методика исследований

Объектом исследований служила черёмухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* (L.) – гетероцидный голоциклический вид, жизненный цикл которой включает, как правило, 8 морф. К партеногенетическим морфам относятся основательницы, бескрылые и крылатые (эмигранты) самки фундатригенных поколений, бескрылые и крылатые вивипары, гинопары. К половым морфам относятся овипары и самцы [Dixon, 1985]. Изучали численность и состав потомства трех партеногенетических морф, заселяющих и развивающихся на зерновых культурах: эмигрантов, бескрылых и крылатых вивипар. Как в вегетационных опытах, так и в полевых условиях, тля развивалась на 26 образцах яровой пшеницы 6 разновидностей из различных эколого-географических групп, имеющих морфофизиологические отличия. В природных условиях первоначальные колонии тлей образуют только эмигранты, а в дальнейшем комплекс морф. Для оценки особенностей развития тли в полевых условиях образцы были высажены на 1-метровых делянках по 100 растений. Оценку устойчивости образцов к черёмухово-злаковой тле проводили

на основе учетов общего количества тли на делянках дважды: в период начала заселения растений эмигрантами и через неделю.

Эмигранты были собраны на черёмухе обыкновенной *Padus avium* Mill. в период массового лёта. Крылатые и бескрылые вивипары для заселения опытных растений размножались на яровой пшенице с. Ленинградская 6. Каждый опытный образец пшеницы высевали в керамический сосуд по 10 семян и накрывали садком из мельничного газа. Опыт проводили в трёх повторностях для каждой морфы. Все растения заселяли одновременно. С этой целью в фазу кушения пшеницы в каждый сосуд подсаживали по 3 эмигранта, либо по 3 крылатых или 3 бескрылых молодых вивипары. Сосуды сразу накрывали изоляторами. Регистрировали дату и количество личинок, отрожденных в первый день. Через 14 дней после начала репродукции проводили учет общего количества потомства, а также его состав: количество бескрылых и крылатых вивипар, личинок, отдельно нимф и мигрантов. В период проведения опытов регистрировали температуру воздуха.

Данные статистически обработаны по программе Statistica.

Результаты

Первыми на зерновых культурах появляются эмигранты, перелетающие с черёмухи. Их потомство – бескрылые и крылатые вивипары, быстро достигают высокой численности на посевах зерновых культур, что требует мониторинга и контроля.

Средняя численность потомства в колониях эмигрантов, бескрылых и крылатых вивипар при питании на яровой пшенице в фазу кушения представлена в таблице 1.

Таблица 1. Начальная скорость размножения (1-е сутки) различных партеногенетических морф черёмухово-злаковой тли, общая средняя численность и состав потомков ($\bar{x} \pm S\bar{x}$) в их колониях при питании на яровой пшенице в фазу кушения

Морфа тли	Начальная скорость размножения (1-е сутки)	Общая численность колоний	Состав колоний, % от общей численности				
			Бескрылые вивипары	Крылатые вивипары	Личинки	Нимфы	Мигранты
Эмигранты	10.5±1.3 а*	1053±78.3 а	7.4±0.8 а	1.1±0.3 а	65.7±2.6 а	24.9±2.6 а	0 – 5.3
Бескрылые вивипары	5.1±0.4 ab	517.2±52.1 ab	11.8±0.8 ab	0.7±0.03 ab	79.1±1.7 ab	8.1±1.7 ab	0 – 5.3
Крылатые вивипары	8.4±0.8 а	1594±133.1 а	6.0±0.5 а	0.4±0.05 abc	70.6±1.8 а	22.8±1.8 а	0 – 1.4

*Примечание: различные буквы у параметров в пределах одного показателя в столбцах таблицы показывают наличие существенных различий (P=0,99) между параметрами

Известно, что объем реализованной плодовитости у бескрылых морф различных видов тлей выше, чем у крылатых [Dixon, 1985; Matthew, Gregg, 2004; Верещагина, 2007]. Более низкая численность особей в колониях у бескрылых вивипар (табл. 1) объяснима существенно более высокой начальной скоростью репродукции у эмигрантов

и крылатых вивипар по сравнению с бескрылыми вивипарами ($t=4.6$ и $t=3.9$ соответственно) в сочетании с высокой степенью корреляции численности потомков в колониях и начальной скоростью репродукции у эмигрантов и крылатых вивипар (табл. 2).

Таблица 2. Коэффициент корреляции (r) между общей численностью потомков в колониях различных партеногенетических морф черёмухово-злаковой тли, начальной скоростью размножения этих морф и составом потомков

Коррелирующие показатели	Общая численность потомков в колониях эмигрантов	Общая численность потомков в колониях бескрылых вивипар	Общая численность потомков в колониях крылатых вивипар
Начальная скорость размножения морфы (1-е сутки)	0.91 ± 0.1	0.60 ± 0.2	0.71 ± 0.2
Количество нимф в колониях морфы	0.90 ± 0.1	0.62 ± 0.2	0.82 ± 0.1
Количество бескрылых вивипар в колониях морфы	0.65 ± 0.2	0.97 ± 0.1	0.75 ± 0.1
Количество личинок в колониях морфы	0.42 ± 0.2	0.70 ± 0.1	0.72 ± 0.1

Сходные результаты получены Н. Matthew, N. Gregg [2004] при выявлении динамики репродукции тли *Sipha flava* (Forbes), питавшейся на сорго. Высокая начальная скорость репродукции у расселяющихся морф тли оправ-

дана необходимостью быстрого освоения вновь заселяемых растений.

Общая численность потомков в колониях эмигрантов и крылатых вивипар, в отличие от бескрылых вивипар,

в большей степени коррелировала с количеством нимф в этих колониях, чем с количеством бескрылых вивипар или личинок, исключая нимф (табл. 2). На количество крылатых особей в потомстве тлей влияет много факторов, связанных с эпигенезом особей, различными биотическими, абиотическими и антропогенными воздействиями [Vereschagina, Gandrabur, 2014]. Однако, в условиях изоляции доминирующим оказывается «фактор скучивания», чем и объясняется такой показатель корреляции для колоний с более высокой численностью и плотностью потомков. Количество крылатых имаго в потомстве всех морф оказалось невысоким в условиях нашего опыта (табл. 1). Полученные показатели отражают особенности репродуктивных стратегий морф, адаптированных преимущественно к размножению или расселению. Известно, что первые потомки крылатых морф всегда бескрылые и общее число крылатых дочерей у них также всегда меньше, чем у бескрылых морф при сходной численности колоний [Vereschagina, Shaposhnikov, 1997; Верещагина, 2008]. Осваивая другие кормовые растения, крылатые морфы образуют оседлые колонии. Когда эти колонии достигают пороговой численности, в потомстве, как правило, уже бескрылых самок появляются крылатые расселительницы. Вот почему при высокой численности особей в колониях крылатых морф оказалось много нимф, но мало крылатых имаго. Общая численность особей в колониях бескрылых вивипар была достаточно низка (табл.1), и «фактор скученности» не действовал. Количество крылатых имаго и количество нимф в их колониях остались низкими. Однако, в случае высокой численности в колониях бескрылых вивипар состав и численность потомства будут более вариabельны, чем у крылатых морф. Взаимодействия морф в колониях бескрылых вивипар будут более сложными, поскольку крылатые особи в их потомстве будут появляться в ответ на скучивание в непредсказуемых пропорциях, а их период до репродукции на 2–3 суток продолжительнее, чем у бескрылых вивипар, и сроки начала размножения особей в колониях будут очень варьирующими [(Dixon, 1985; Верещагина, 2007)].

В результате оценки состава потомства различных морф черёмухово-злаковой тли при питании на различных генотипах яровой пшеницы был выделен сорт Don Jose [ferrugineum (Alef.) Mansf., Аргентина, аргентинская гибридная группа, кат. 51195]. В колониях всех морф тлей на этом сорте обнаружено менее всего нимф (0–15%), что отражает влияние кормового растения на крылообразование. В зависимости от генотипа пшеницы усредненная

численность колоний всех онтогенетических морф тли варьировала в широких пределах от 749.3±225.0 (Альбидум 32 кат. 64551) до 1710.3±512.0 (Н 798 кат. 55854) особей. По длительности периода до репродукции у бескрылых вивипар черёмухово-злаковой тли все экспериментальные образцы пшеницы были разделены на три группы. К первой группе отнесены 11 образцов, при питании на которых продолжительность периода до начала репродукции у морфы составляла 6.9–7.9 дней, ко второй – 12 образцов (8.0–8.9 дней), к третьей – 3 образца (9.0–9.5 дней). В целом, период до начала репродукции у бескрылых самок тли варьировал от 6.9±0.1 [сорт AC Nanda, разновидность graecum (Koern.) Mansf., Канада, канадская гибридная группа, кат. 64562] до 9.5±0.3 дней [сорт Полюшко, разновидность lutescens (Alef.) Mansf., Россия, Новосибирская обл., лесостепная восточно-сибирская группа, кат. 64856] (t=6.8). Существенно значимого влияния таких показателей, как наличие или отсутствие воскового налета на листьях, повышенного содержания белка в зерновке и скорости прохождения начальных этапов органогенеза образцов пшеницы на формирование численности тли в фазу кушения–выхода в трубку растений нами не обнаружено. Требуется продолжение исследований в этом направлении.

Средние показатели численности колоний всех морф *Rh. padi* при развитии на различных генотипах пшеницы в вегетационных условиях положительно коррелировали с полученными в поле ($r=0.7\pm 0.1$).

Таким образом, в полевых условиях начальное заселение растений весной гетероцидными голоциклическими популяциями тлей происходит только в результате расселения одной морфы – эмигрантов, а в дальнейшем комплексом морф. Показано, что формирование численности колоний тлей в значительной степени связано с характеристикой морфы дающей начало колонии, в частности с начальной скоростью размножения морфы. Для стандартизации скрининга устойчивости к тлям генотипов растений в вегетационных условиях рекомендуется проводить их заселение одновозрастными особями крылатых морф: эмигрантами или вивипарами, состав потомства которых при равной численности более однороден, чем у бескрылых морф. Одним из показателей численности тлей могут быть крылатые имаго при высокой численности или нимфы при более низкой численности. Другим показателем для развития тлей может быть продолжительность их периода до начала репродукции.

Благодарю доктора с-х наук, профессора Вилкову Н.А. за помощь при проведении и обсуждении работы.

Благодарю сотрудников ВНИИ ВИР и лично Зуева Е.В. – куратора коллекции яровой мягкой пшеницы, за предоставленные семена и консультации.

Plant Protection News, 2015, 3(85), p. 61 – 64

FEATURES OF PARTHENOGENETIC MORPH DEVELOPMENT IN *RHOPALOSIPHUM PADI* ON VARIOUS SAMPLES OF WHEAT

E.S. Gandrabur

All-Russian Institute of Plant Protection, St Petersburg, Russia

The development features of the bird-cherry oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) morphs on spring wheat genotypes is the main goal of this article. The work was conducted in the greenhouse and in the field. The abundance and composition of the offspring of three parthenogenetic morphs, i.e., obligate migrating spring morph-emigrants, summer alate and apterous viviparae, have been evaluated in the greenhouse. An average number of aphids in colonies had significant differences between colonies.

To standardize the plant influence on aphid development in vegetation conditions, settling individuals of alate parthenogenetic morphs of the same age is recommended. The indicators of the aphid abundance in colonies can be either alate viviparous at high aphid numbers in *Rh. padi* colonies, or alate nymphs at low aphid numbers in their colonies. The grading of pre-reproduction period length in wingless viviparous *Rh. padi* feeding on different spring wheat genotypes is presented as an indicator of the successful aphid development. The abundance of aphids colonies feeding on different spring wheat genotypes in the greenhouse positively correlated with that in the field ($r=0.7\pm 0.1$).

Keywords: aphid; abundance; wheat genotype; morph; composition.

Библиографический список (References)

- Верещагина А.Б. Адаптивная изменчивость тлей как основа для разработки критериев феногенетического мониторинга их популяций // Инф. Бюлл. ВПРС МОББ. СПб., 2007. Вып. 38. С. 56–60.
- Верещагина А.Б. Экологические механизмы фенотипической и генотипической изменчивости структуры популяции у тлей // Сб. статей 2 Всеросс. конф. «Совр. проблемы иммунитета раст. к вредн. организмам». СПб, 29 сент.–2 окт, 2008. С. 197–200.
- Вилкова Н.А., Асякин Б.П., Нefeldова Л.И. и др. Методы оценки сельскохозяйственных культур на групповую устойчивость к вредителям. РАСХН, ВНИИ защиты растений. Санкт-Петербург, 2003. 112 с.
- Dixon A.F.G. Structure of Aphid Populations // Ann. Rev. Entomol., 1985. Vol. 30. P. 155–174.
- Matthew H., Gregg N. Development, Longevity, and Fecundity of of *Siphia flava* (Homoptera: Aphididae) Feeding on *Sorghum bicolor* // Environ. Entomol. 2004. v. 33. n. 3. P. 546–553.
- Powel G., Hardie J. The chemical ecology of aphid host alternation: how do return migrants find the primary host plant? // Appl. Ent. and Zool., 2001, 36. P. 259–267.
- Shaposhnikov G.C. New species of the genus *Dysaphis* Börn. (Homoptera, Aphidinea) and peculiarities of the taxonomic work on aphids // Entomol. obozr. 1986, 36 (1). P. 535–550.
- Vereschagina A., Gandrabur E. Polymorphism and Damage of Aphids // Intern. J. of Biol., 2014. vol. 6. n. 4. P. 124–138.
- Vereschagina A. B., Shaposhnikov G. C. Influence of crowding and host-plant on development of winged and apterous aphids. J.M.N. Nafria, A.F.G. Dixon (Eds.). Aphids in Natural and Managed Ecosystems: Proceedings V International Symposium on Aphids 15–19 Sept., Leon, Leon: Universidad de Leon, 1997. P. 642–645.
- Webster B. The role of olfaction in aphid host location // Physiol. Entomol., 2012. 37. P. 10–18.

Translation of Russian References

- Vereshchagina A.B. Adaptive variability of aphids as basis for development of criteria for phenogenetic monitoring of their populations. Inf. Byull. VPRS MOBB. St. Petersburg, 2007. Вып. 38. С. 56–60. (In Russian).
- Vereshchagina A.B. Ecological mechanisms of phenotypic and genotypic variability of aphid population structure. Materials of 2 Vseross. konf. «Sovr. problemy immuniteta rast. k vredn. organizmam». St. Petersburg. 29 Sept.–2 Oct, 2008. P. 197–200. (In Russian).
- Vilkova N.A., Asyakin B.P., Nefeldova L.I. et al. Methods of crop assessment for group resistance to pests. RASKhN, VIZR. St. Petersburg, 2003. 112 p. (In Russian).

Сведения об авторе

Всероссийский НИИ защиты растений, шоссе Подбельского, 3, 196608 Санкт-Петербург – Пушкин, Российская Федерация
Гандрабур Елена Сергеевна. Ведущий агроном.
e-mail: helenagandrabur@gmail.com

Information about the author

All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskogo shosse, 3, 196608, St Petersburg – Pushkin, Russian Federation
Gandrabur Elena Sergeevna, Leading Agronomist,
e-mail: helenagandrabur@gmail.com