

УДК 595.762.2

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ТЛЕЙ И МЕТОДЫ ЕЕ ДИАГНОСТИКИ НА ПРИМЕРЕ ЧЕРЕМУХОВО-ЗЛАКОВОЙ ТЛИ *RHOPALOSIPHUM PADI* (L.) (HEMIPTERA: APHIDIDAE) (ЧАСТЬ 1)

Е.С. Гандрабур, А.Б. Верещагина

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Текст статьи представлен в 2-х частях. В первой части приводится краткий обзор материалов, связанных с клональным разнообразием, репродуктивным и крыловым полиморфизмом и полифенизмом, механизмами детерминации морф, специфики их развития и роли в успешности размножения клонов тлей. Указываются цель работы, характеристика основного объекта – черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) и методика исследований.

Ключевые слова: жизненные циклы, клоны, полиморфизм, полифенизм, партеногенез, поведение, полёт.

Всероссийский НИИ защиты растений проводит многолетние исследования, направленные на построение защитных мероприятий на основе биоценотического подхода, позволяющего разработать приемы управления не только динамикой численности вредящих и полезных видов, но и их ответными реакциями на экзогенные воздействия [Павлюшин и др., 2013]. Ведущее значение при этом имеют трофические взаимоотношения в системе “растение – фитофаг”. В условиях усиливающегося антропогенного воздействия реакции фитофагов, возникающие при обитании в агроэкосистемах, выражаются в усилении адаптаций в виде модификационной и генотипической изменчивости в первую очередь у экологически пластичных видов вредных организмов [Павлюшин и др., 2013], к которым относятся и представители сем. Aphididae.

Решение проблемы защиты сельскохозяйственных культур от тлей сталкивается с рядом трудностей, связанных с особенностями жизненных циклов и эпигенеза этих насекомых, сформированных в процессе длительных адаптаций к питанию транспортными формами ассимилятов в местах их наиболее высокого содержания в растениях. В настоящее время описано около 5000 видов тлей, для которых характерен, как партеногенез, так и эволюционно первый обоеполый тип репродукции [Davis, 2012]. Возникновение партеногенеза сопровождалось появлением чередования половых и партеногенетических живородящих поколений, полиморфизмом и телескопическим наложением генераций. Партеногенетические особи, имеющие высокую скорость развития, формировали колонии с высокой численностью потомков, что привело к клональной структуре популяций с всплывающей динамикой численности. Возникла гетереция, связанная с сопряженностью развития тлей с определенными этапами органогенеза растений и сменой зимних (древесных) хозяев на летние (травянистые), что привело к полифагии [Dixon, 1998]. Гетереция и полиморфизм позволяют тлям за один вегетационный период проходить один или даже два полных цикла динамики численности популяций (фазы депрессии, расселения, массового размножения, пика численности и ее спада) [Поляков и др., 1995]. Исследование вопросов реактивности насекомых в популяциях вредящих видов имеет особо важное значение для решения проблем защиты растений, в частности, для разработки методов отбора и селекции устойчивых генотипов растений, не вызывающих формообразовательных процессов у насекомых или использования химических препаратов [Павлюшин и др., 2005].

Решение этих задач для тлей осложняется из-за сложности их развития и трудностей морфогенетической диагностики у внутривидовых форм, не выраженной у многих видов данных вредителей. В большинстве случаев изменения в состоянии популяции тлей оценивают по их численности, которая формируется в соответствии со сложной структурой их популяций. Ее анализ представляется недостаточным без понимания механизмов формирования клонального состава, появления и соотношения морф и смены генераций, объединенных в жизненном цикле этих насекомых.

Жизненные циклы тлей могут быть гетероцидными, моноцидными или неполными [Dixon, 1998]. Гетероцидность у тлей определяется генетической программой смены зимних и летних хозяев [Glinwood, Petterson, 2000]. Первичные связи тлей с древесными растениями, реже с многолетними травами, вторичны – с травами [Shaposhnikov, 1987]. В отличие от других, морф только основательницы никогда не выживают на вторичных хозяевах [Dixon, 1998]. Моноцидные виды откладывают зимующие яйца на тех же хозяевах, на которых питаются все партеногенетические поколения [Williams, Dixon, 2007]. У неполноциклических (анолоциклических) популяций зимуют партеногенетические особи, а весенняя миграция определяется экзогенными факторами, в основном качеством растения-хозяина и плотностью особей в колониях [Dixon, 1998].

Основной составной единицей в популяциях тлей с тем или иным жизненным циклом служат клоны, которые могут быть с полным циклом развития – голоциклическими, неполным – анологическими, продуцирующими только бескрылых и крылатых виргинопар, андрогическими, продуцирующими виргинопар и самцов, и гиноциклическими, продуцирующими виргинопар, среди которых осенью появляются гинопары – ремигранты, отрождающие половых самок (овипар), или у некоторых видов – ремигранты (сексупары), отрождающие овипар и самцов. Бывают “промежуточные” клоны, продуцирующие виргинопар, самцов и крылатых самок, имеющих в потомстве, как овипар, так и виргинопар, продолжающих партеногенетическое развитие клона [Шапошников, 1974; Williams, Dixon, 2007]. В голоциклических популяциях генотипический (клональный) состав ежегодно обновляется в результате полового скрещивания, что существенно снижает способность тлей к микроэволюционным процессам. Этологические механизмы, обеспечивающие спаривание тлей, – одновременность появления особей того или иного пола, как внутри клонов, так и между ними, направлены на увеличение генотипического разнообразия в популяциях

путем предупреждения встреч полов из одного и того же клона. При сезонной смене стадий необходимость перелетов и поиска первичного хозяина еще больше снижает вероятность таких встреч. Однако выявлено, что в результате весенних и осенних миграций значительная часть генофонда теряется, т.к. лишь 0.2–1.0% мигрантов успешно достигают хозяина [Ward et al., 1998].

Анелоциклия возникла вторично в результате утраты полового размножения и имеет огромное значение для сельского хозяйства, поскольку тесно связана с формообразовательными процессами у тлей. Некоторые виды и клоны не способны к продуцированию половых морф и размножаются исключительно партеногенетически. В случае анелоциклии клонов в ареалах с “мягкой” зимой, где отсутствует первичный хозяин, селективное действие на них среды сохраняется в результате репродуктивной изоляции, поэтому клональный состав анелоциклических популяций более однородный и лучше адаптированный к выживанию в более узком диапазоне климатических и трофических условий [Dixon, 1985; Loxdale, Lushai, 2007]. В некоторых случаях состав популяции тлей включает комплекс клонов с различной стратегией размножения [Шапошников, 1974; Верещагина, Гандрабур, 2016 (а, б)]. Андроциклические и гиоциклические клоны могут быть, как генетически изолированными, так и скрещиваться с голоциклическими или между собой, особенно при совместном обитании [Шапошников, 1987]. Гибридное происхождение клонов еще более усложняется в связи с перемещениями тлей на большие расстояния в виде аэропланктона и ассимиляции генофонда иммигрантов.

Генетические механизмы высокой клональной изменчивости у тлей еще недостаточно изучены. Представляется, что характерные для них аберрантные формы мейоза (андрогенез, гиогенез, партеногенез), возникновение генных и хромосомных мутаций и рекомбинаций более вероятны вследствие голоцентричности их хромосом, не имеющих локализованной центральной активности, вследствие чего их центрометрическая активность диффузно распространена по длине хромосомы [Blackman, 1987; https://allbest.ru/otherreferats/biology/00355847_4.html]. Открытие у тлей эндомейоза предполагает возможность рекомбинации генов при партеногенезе, но большинством исследователей это не подтверждается [Dixon, 1998]. Существует вероятность, что в основе быстрой клональной изменчивости у тлей лежат эпигенетические механизмы, связанные с экспрессией генов без нарушения нуклеотидной последовательности в ДНК (транспозицией мобильных генетических элементов, эффекты метилирования ДНК) [Васильев, 2009].

Морфотипический состав наиболее полно выражен у гетероциклических голоциклических клонов и включает, как правило, 8 морф (фенов) [Верещагина, Гандрабур, 2016 (а); Dixon, 1985; 1998]. Из них 6 партеногенетических: бескрылые основательницы и их потомки – бескрылые самки фундатригенных поколений, крылатые эмигранты, бескрылые и крылатые (расселительницы) летние вивипары, крылатые гиоипары (осенние ремигранты) и 2 половые – бескрылые овипары (половые самки – потомки гиоипар) и крылатые самцы. При этом у тлей различают полиморфизм, не сопровождающийся полифенизмом (основательницы, овипары, самцы) и сопровождающийся полифенизмом (бескрылые и крылатые живородящие виргинопары).

Полифенизм представляет собой такой пример фенотипической изменчивости, при котором чередование фенотипов происходит у одного и того же генотипа в ответ на воздействие внешних факторов [Заславский, Кац, 1986; Nijhout, 2003; Brisson, 2010]. У тлей различают репродуктивный и крыловой полиморфизм и полифенизм [Dixon, 1998; Brisson, 2010; Ogawa, Miura, 2014]. Репродуктивный полиморфизм заключается в том, что обоеполое и партеногенетическое размножение осуществляют различные морфы. При крыловом полиморфизме некоторые морфы детерминированы только как бескрылые (основательницы и овипары) или крылатые (самцы). У некоторых видов самцы бескрылые. При репродуктивном полифенизме половые особи у тлей появляются осенью партеногенетически при коротком дне в потомстве виргинопар. При крыловом полифенизме в потомстве партеногенетических морф образуются крылатые и бескрылые особи в зависимости от влияния окружающей среды (плотности поселения, фотопериода, температуры, наличия энтомофагов и т.д.) и питания [Ogawa, Miura, 2014; Vereschagina, Gandrabur, 2014]. Однако даже при оптимальных внешних условиях, питания и отсутствии скученности в потомстве, как крылатых, так и бескрылых летних виргинопар, имеются обе морфы [Vereschagina, Shaposhnikov, 1998], что свидетельствует о наличии у них эндогенных ритмов появления этих фенов (полиморфизм). Для тлей характерен также цветовой и кастовый полиморфизм [Stern, Foster, 1996], который большинством авторов признается как полифенизм.

В виду того, что в течение вегетационного периода наиболее важными для выживания клона и популяции в целом оказывались те или иные функции, между морфами возникло “разделение труда”, и они стали различаться не только морфологически (наличию крыльев и крыловых мышц, склеротизации груди и головы, длине трубочек и хвостика) и по типу размножения, но и по ряду эволюционных и физиологических характеристик [Ogawa, Miura, 2014]. Крылатые особи преимущественно обеспечивают расселение, выбор хозяина (эмигранты, расселительницы, гиоипары) и спаривание (самцы), бескрылые – увеличение численности (виргинопары) и откладку зимующих яиц (овипары).

Для выполнения своих функций крылатые особи имеют более развитые органы чувств, чем бескрылые самки. Они более устойчивы к голоданию за счет утилизации мелких недоразвитых эмбрионов [Ward, Dixon, 1982]. Самцы отличаются от других крылатых морф более мелкими размерами, стройным телом и высокой подвижностью. Гиоипары морфологически слабо отличаются от крылатых партеногенетических морф у Aphididae, в основном ограниченным количеством ринарий на антеннах [Dixon, 1998]. Известно, что крылатые фенотипы отличаются от бескрылых также по демографическим показателям [Ogawa et al., 2012]. Например, низкая плодовитость осенних ремигрантов связана с краткостью возможности питания их потомков на первичном хозяине, теряющем листья [Dixon, 1985].

По поведению бескрылые морфы в основном оседлые, хотя их перемещения по растениям имеют важное значение при выборе оптимального места питания и переносе вирусной инфекции. Поведение крылатых тлей при полете сложное и определяется биологическими мотивациями, как и у других фитофагов [Вилкова, 1979]. Крылатые морфы тлей отличаются по облигатности и дальности полета. Весенние эмигранты и осенние ремигранты – это облигатные

мигранты, имеющие “программу” дальнего, в основном пассивного, полета. Крылатые расселительницы летних поколений – это факультативные мигранты, для которых характерен ближний (тривиальный) полет [Robert, 1987]. Поведение мигрантов на дальние расстояния при поиске хозяина включает 4 этапа: взлет, “парящий” полет, “атакующий” полет, поиск места питания на растении [Düring, 2014]. Тривиальный полет чаще происходит в безветренную погоду поблизости от кормовых растений и состоит из тех же этапов, исключая “парящий” полет. Потомство эмигрантов, как правило, не может выжить на материнском растении, поэтому им необходимо переселиться в новую трофическую зону обитания. После длительного полета эмигранты часто попадают на растения без выбора. Готовый к отрождению запас эмбрионов позволяет им оставлять партии личинок для освоения хозяев различной пищевой пригодности, увеличивая вероятность выживания.

Расселительницы, наоборот, мигрируют с кормового растения, где их потомство способно выжить, поэтому они улетают после репродукции на материнском растении [Kidd, Cleaver, 1984]. При полете тли используют ольфакторную и зрительную ориентацию. При контакте с растением – тактильную, в том числе вибрацию тканей и вкусовую. При этом реактивность летящих тлей на растение может не соответствовать ответам тех же тлей при контакте с растением [Webster, 2012]. Самцы и гинопары отличаются по предпочтению кормовых растений от эмигрантов и расселительниц и ориентированы в отличие от них на поиск первичного растения-хозяина [Dixon, 1998]. Особенности летного поведения морф имеют важное значение для их использования в тестах на избирательность хозяев.

Бескрылые и крылатые морфы тлей имеют различия не только в морфологии, поведении, репродуктивных тактиках, но также в составе пади, митохондриальных симбионтах, активности пищеварительных ферментов [Верещагина, 2002; Hertel, Kunkel, 1977; Douglas, Dixon, 1987].

Регуляция формирования крылового аппарата у морф различается [Ogawa, Miura, 2014] и зависит от наличия примордиев крыльев и крыловых мышц при эмбриональном развитии. У основательниц и овипар их нет, поэтому эти морфы всегда бескрылы, несмотря на весенние и осенние изменения температуры и фотопериода. У крылатых самцов и расселительниц, а также бескрылых летних виргинопар, которые произошли вторично от крылатых генотипов, они есть и могут развиваться или нет в ответ на условия окружающей среды.

Последовательность появления и численность морф или их фенотипов у тлей происходит в зависимости от генерации. Поскольку судьба развития различных морф часто определяется пренатально, в особенности, что касается репродуктивного и крылового полифенизма, приобретение живорождения в родословных Aphididae, вероятно, представляет преадаптивную основу для его межгенерационной регуляции [Davis, 2012]. При партеногенезе потомство

нескольких поколений у вивипар всегда развивается внутри эмбрионов матери (псевдоплацентарное живорождение). Питание эмбрионов происходит через материнскую гемолимфу путем ее проникновения через оболочки клеток овариол. Считается, что эти связи определяют передачу информации об окружающих условиях от матери к потомкам до их рождения [Bermingham, Wilkinson, 2009; Ogawa, Miura, 2014]. В результате мониторинга окружающей среды материнского поколения в потомстве основательниц не бывает половых морф, первое потомство крылатых самок редко бывает крылатым, а потомство бескрылых живородящих виргинопар быстро реагирует на условия среды путем рождения крылатых особей [Dixon, 1998].

Молекулярные механизмы, лежащие в основе полифенизма у тлей еще недостаточно изучены, хотя его физиологической основой считаются эндокринные факторы, в частности изменения во времени или уровне секреции ювенильного гормона [Nijhout, 2003].

Смена генераций обеспечивает тлям более полное приспособление популяции в целом к сезонным изменениям условий среды, чем это возможно у видов с большей продолжительностью жизни. У некоторых видов тлей особи (морфы) в генерациях на первичных и вторичных хозяевах настолько сильно стали отличаться в результате филогенетических адаптаций, что их описывали как различные виды и даже относили к различным родам [Blackman, Eastop, 2007].

Первая генерация голоциклических видов представляет собой основательниц. Они более крупные и малоподвижные, отличаются большим количеством овариол в гонадах. Их уровень репродукции может быть в 20 раз выше, чем у других морф [Hille Ris Lambers, 1966], что существенно для выживания первых генераций популяции при усилении пресса энтомофагов. Во втором – третьем поколениях появляются эмигранты, которые перелетают на вторичные хозяева с уже готовыми к отрождению эмбрионами, программа постнатального развития которых была заложена на первичном хозяине [Bermingham, Wilkinson, 2009]. Летние генерации тлей имеют свою специфику морфотипического состава, включающего крылатых и бескрылых виргинопар. Осенние генерации голоциклических видов тлей детерминированы для обополого размножения [Dixon, 1998]. Таким образом, различные генерации тлей, как и входящие в их состав морфы, в течение сезона подвергаются воздействию различных экологических факторов и отличаются разнообразием своего отклика на это воздействие.

Цель работы – на основе обзора исследований других авторов и собственных материалов, полученных примере черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.), охарактеризовать особенности развития клонов, морф и генераций тлей как основы их экологической пластичности и индикации адаптивных процессов в популяциях.

Материалы и методы работы

Объектом исследований служила *Rh. padi* – гетероциклический вид. Ее первичные хозяева – черемуха обыкновенная *Padus avium* Mill. в Европе, черемуха виргинская *P. virginiana* L. и черемуха пенсильванская *P. pensylvanica* Loisel. в Северной Америке. В качестве вторичных хозяев указываются растения 110 видов из 7 семейств. В наибольшем количестве

представлены виды сем. Poaceae, в том числе основные злаковые культуры [Finlay, Luck, 2011].

В течение 2000-2017 гг. нами проводился мониторинг клонального состава *Rh. padi* в районе Санкт-Петербурга и Ленинградской обл. Для этого использовали эмигрантов различных клонов от 30 одиночных основательниц, изолированных на черемухе до начала репродукции. Сроки выхода личинок из яиц

могут быть растянуты до 2-х недель [Верещагина, Гандрабур, 2016 (6)], поэтому необходимо проверять отсутствие других основательниц в садке. В различные годы репродукция у основательниц начинается 18.04–6.05, редко позже. В опытах развитие тлей в вегетационных условиях происходило при температуре 20–26 °С и естественном фотопериоде.

Кормовые растения опытных тлей произрастали в удаленных друг от друга местах: на территории Павловска, Пушкина, Ботанического сада в Санкт-Петербурге, на территории Карельского перешейка, в Вырице, в Поселке (Гатчинский район). Самки-эмигранты *Rh. padi* обычно появляются в середине мая. К середине июня они, как правило, все мигрируют на вторичные хозяева [Верещагина, Гандрабур, 2016 (6)]. В связи с поздней и холодной весной их лёт может продолжаться до конца июня, как это наблюдалось в 2017 г.

В своих экспериментах до 2012 г. в качестве кормового растения мы использовали яровую мягкую пшеницу [*Triticum aestivum* L. var. *lutescens* (Alef.) Mansf.] с. Ленинградка, далее – с. Ленинградская 6. Клоны размножали в сосудах с 10-ю растениями в каждом. Сосуды накрывали садками из мельничного газа сразу после посева растений. На всходы растения (2 листа) в каждый из 3-х сосудов подсаживали по 1 эмигранту из клона. Сосуды вновь плотно закрывали изоляторами. Заселяли по 30 сосудов (10 клонов) ежедневно с интервалом в 1 день. В течение последующих за заселением 5 дней отмечали расположение тлей в садке и время начала репродукции тлей. Через 14 суток после начала репродукции подсчитывали численность тлей (П₁₄), количество бескрылых и крылатых виргинопар, бескрылых личинок и нимф (личинок будущих крылатых особей). Эти же характеристики использовали во всех опытах. Данные показатели позволяют оценить этологический (число оседлых и мигрантов), онтогенетический (количество личинок и имаго) и морфотипический (количество бескрылых и крылатых) состав потомства.

Период до начала репродукции у летних бескрылых виргинопар по нашим наблюдениям составляет, как правило, не менее 6 дней при температуре 20–25 °С [Верещагина, Гандрабур, 2016 (6)]. Таким образом, через 14 суток начинают репродукцию самки 2-го поколения, достигшие половозрелости в потомстве клона при питании на вторичном хозяине. После окончания этого срока численность колоний может взрывоподобно увеличиться в связи с появлением третьего после исходного поколения тли, и проводить учеты будет сложно. В более ранние сроки первые самки в потомстве эмигрантов еще не успевают в достаточной степени проявить свои способности к репродукции, в том числе и крылатых потомков.

Результаты и обсуждение

В природных условиях или при проведении опытов в помещениях эмигранты *Rh. padi*, не начинают питаться без дальнего (мигрирующего) полета, что затрудняет их использование в опытах по выбору хозяина. В условиях ограниченного пространства садка и при отборе эмигрантов, питающихся на первичном хозяине (до начала полета) нами было выявлено 4 типа поведения эмигрантов, пересаженных на вторичного хозяина. Первый тип: самки в течение суток начинают питаться и не мигрируют (вероятно, мотивация миграции еще не сформировалась). Если мотивация миграции уже возникла, то самки показывают 3 типа поведения: 2) быстро начинают питаться, отрождают 1–8 личинок, мигрируют в верхнюю часть садка и погибают; 3) летят вверх и сидят на садке и погибают; 4) летят вверх, но через некоторое время, не более 4-х суток, совершая повторные полеты, приземляются на всходы, питаются и отрождают личинок. Таким образом, в «нестандартных» условиях эмигранты проявили типы поведения, свойствен-

ные и другим морфам: оседлость, необходимость длительных или кратких миграций. Изучение численности и состава колоний 3-х морф из 10 клонов *Rh. padi* было приурочено к срокам их доминирования на посевах яровых зерновых культур. Для эмигрантов это третья декада мая – начало июня (1–2 генерации на злаках), для бескрылых виргинопар – июнь (3–4 генерации на злаках), для крылатых виргинопар (5–6 генерации на злаках) – конец июня – июль. Всходы пшеницы с. Ленинградская 6 ежедневно заселяли тлями из 3–4 опытных клонов (n=10) аналогично для всех морф. Отбор эмигрантов с черемухи и характеристику их потомства проводили, как указывалось выше. Для дальнейших опытов были созданы резервные сосуды с клонами. В начале июня из них отбирали по 4 бескрылых самки тли каждого клона и пересаживали их в отдельные изолированные сосуды. Через сутки самок удаляли. Спустя 5 дней, в другие сосуды с растениями пересаживали по 1 особи (n=10) из потомства самок в каждом клоне. Определение численности и состава потомства крылатых виргинопар проводили, как указывалось выше. В последнем варианте заселение растений производили нимфами одного возраста. 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. Эмигрантов (5 клонов) для опыта отбирали из изолированных колоний в начальный и конечный периоды появления этой морфы: из 2-й и 4-й генераций тлей на черемухе.

При изучении развития 3-х морф (эмигрантов, бескрылых и крылатых виргинопар) из 2-х клонов *Rh. padi* при питании на всходах яровой мягкой пшеницы с. Ленинградская 6 (благоприятный для развития тли хозяин) и с. Дельфи 400 [var. *delfi* (Koern.) Mansf.] (неблагоприятный хозяин) из различных генераций в течение вегетационного периода пшеницы использовали вышеизложенные приемы. В опытах оценивали продолжительность периода от рождения до начала репродукции у крылатых и бескрылых виргинопар (n=20). Варианты опытов при воспитании обоих клонов на обоих образцах пшеницы проводили синхронно при сходных условиях выращивания.

На протяжении всех опытов необходимо следить, чтобы листья растений не касались садка, так как представители сем. *Sirphidae* и сем. *Cecidomyiidae* и др., привлеченные падью тлей на садке, могут отложить яйца, проникая яйцекладом, через ячейки ткани садка. Другую опасность представляют роющие осы, которые проникают в сосуд с растениями через отверстия в дне, откладывают яйца в землю, молодые имаго попадают в садок и поедают тлей. Результаты опытов были обработаны по программе Statistica. Метеорологические данные предоставлены АГМО ВИР.

ные и другим морфам: оседлость, необходимость длительных или кратких миграций.

Нами было отмечено 54.0–74.5% эмигрантов первого типа, 3.0–4.6% – второго типа, 5.0–8.2% третьего типа и 12.0–35.0% четвертого типа [Верещагина, Верещагин, 2013]. На протяжении всех лет исследований мы наблюдали такие типы поведения эмигрантов. В связи с этим для получения сравнимых данных по численности потомства эмигрантов необходим контроль начала питания и репродукции самок.

Во второй части работы будут представлены некоторые методические подходы и дальнейшие результаты исследований, полученные авторами при работе с тлями в модельных опытах в вегетационных условиях, где можно ограничить или контролировать воздействие экзогенных факторов и детализировать реакции отклика различных клонов, морф и генераций.

Библиографический список (References)

- Афонин А.А. Основы цитологии. Учебное пособие. [Электронный ресурс] URL: https://allbest.ru/otherreferats/biology/00355847_4.html (дата обращения 7.04.18)
- Васильев А.Г. Быстрые эпигенетические перестройки популяций как один из вероятных механизмов глобального биоэкологического кризиса / А.Г. Васильев // Биосфера, 2009. Т. 1. N 2. С. 166–177.
- Верещагина А.Б. Эколого-физиологические особенности цикловых форм северной популяции черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) / А.Б. Верещагина // XII Съезд РЭО.- Санкт-Петербург, 19–24 августа 2002 г. Тезисы докладов, Санкт-Петербург: РЭО, ЗИН, 2002. С. 59.
- 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 // Энтомологическое обозрение, 2016 а. XCV(4). С. 729–747.
- 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 Международной конф., посвященной 70-летию Центрального сибирского ботанического сада (Новосибирск, 1–8 августа 2016). Новосибирск: ЦСБС СО РАН, 2016 (6). 354 с. С. 50–53.
- Вилкова Н.А. Иммунитет растений к вредителям и его связь с пищевой специализацией насекомых-фитофагов / Н.А. Вилкова // Чтения памяти Н.А. Холодковского, 11 апреля 1978 г. Ленинград: Наука, 1979. Т. 31. С. 68–103.
- Заславский В.А. Кинетика фотопериодических реакций, контролирующей пол и морфу самки у тли *Megoura viciae* Buckt. (Homoptera, Aphididae) / В.А. Заславский, Т.С. Кац // Доклады АН СССР, 1986. Т. 291, N 3. С. 751–753.
- Павлюшин В.А. Методические рекомендации по индикации и мониторингу процессов адаптации колорадского жука к генетически модифицированным сортам картофеля / В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко, С.Р. Фасулати, В.Д. Надыкта, В.Я. Исмаилов, И.Н. Яковлева // Санкт-Петербург: ВИЗР, ВНИИБЗР, ВНИИФ, 2005. 48 с.
- Павлюшин В.А., Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Нефедова Л.И., Фасулати С.Р. // Фитосанитарная дестабилизация агроэкосистем. СПб: НППЛ «Родные просторы», 2013. 184 с.
- Поляков И.Я. Фитосанитарная диагностика в интегрированной защите растений / И.Я. Поляков, М.М. Левитин, В.И. Танский // Москва: Колос, 1995. 208 с.
- Шапошников Г.Х. Популяция, вид, род, как живые системы и их структура у тлей / Г.Х. Шапошников // В кн.: Теоретические вопросы систематики и филогении у животных. Л.: Наука, 1974. С. 106–173.
- Шапошников Г.Х. Образование комплексов близких форм и их изучение у тлей (Homoptera: Aphididae) / Г.Х. Шапошников // Зоол. Журн., 1987. Т. 66. Вып. 8. С. 1196–1208.
- Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц // М.: Наука, 1980. 279 с.
- Bermingham J. Embryo nutrition in parthenogenetic viviparous aphids / J. Bermingham, T.L. Wilkinson // Physiological Entomology, 2009. V. 34. P. 103–109.
- Blackman R.L. Reproduction, Cytogenetics and Development / R.L. Blackman, A.K. Minks, P. Harrewijn (Eds.) // Aphids: Their Biology, Natural Enemies and Control. Amsterdam: Elsevier, 1987. Vol. A. P. 163–195.
- Blackman R.L. Taxonomic Issues. In: «Aphids as Crop Pests» / R.L. Blackman, V.F. Estop; Ed. H.F. van Emden and R. Harrington // CABI, 2007. 717 p. 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.
- Davis G.K. Cyclical parthenogenesis and viviparity in aphids as evolutionary novelties / G. K. Davis // J. Exp. Zool. B Mol. Dev. Evol., 2012. N 318. P. 448–459.
- Dixon A.F.G. Structure of Aphid Populations / A.F.G. Dixon // Ann. Rev. Entomol., 1985. V. 30. P. 155–174.
- Dixon A.F.G. Aphid Ecology / A.F.G. Dixon // 2nd edn. Chapman and Hall, London, 1998. 300 p.
- Douglas A.E. The mycetocyte symbiosis in aphids: variation with age and morph in virginoparae of *Megoura viciae* and *Acyrtosiphon pisum* / A.E. Douglas, A.F.G. Dixon // J. Insect Physiol., 1987. V. 33. P. 109–113.
- Düring T.F. Now aphids find their host plants, and how they don't / T.F. Düring // Ann. Appl. Biol., 2014. N 165. P. 3–26.
- 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 // Agriculture, Ecosystems and Environment, 2011. V. 144. P. 405–421.
- 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 // Bulletin of Entomological Research, 2000. V. 90. P. 57–61.
- Hertel R. Einige Faktoren, welche die Honigtauzusammensetzung natürlich wie auch holidisch ernährter Aphidenlarven beeinflussen / R. Hertel, H. Kunkel // Apidologie, 1977. 8 (4). P. 427–436.
- Hille Ris Lambers D. Polymorphism in Aphididae / D. Hille Ris Lambers // Annual Review of Entomology, 1966. V. 11. P. 47–78.
- Ishikawa A. Morphological differences between wing morphs of two *Macrosiphini* aphid species, *Acyrtosiphon pisum* and *Megoura crassicauda* (Hemiptera, Aphididae) / Ishikawa A., Miura T. // Sociobiology, 2007. V. 50. P. 881–893.
- Kidd N.A.C. The relationship between pre-flight reproduction and migratory urge in alatae of *Aphis fabae* Scopoli (Hemiptera: Aphididae) / N.A.C. Kidd, A.M. Cleaver // Bull. Entomol. Res., 1984. Vol. 74. N 3. P. 517–527.
- Loxdale H.D. Population Genetic Issues: The Unfolding Story Using Molecular Markers / H.D. Loxdale, G. Lushai. In: «Aphids as Crop Pests». Ed. H.F. van Emden and R. Harrington // CABI, 2007. 717 p. P. 31–67.
- Nijhout H.F. Development and evolution of adaptive polyphenisms / H. F. Nijhout // Evol. Dev., 2003. N 5. P. 9–18.
- 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.
- Ogawa K. Male-specific flight apparatus development in *Acyrtosiphon pisum* (Aphididae, Hemiptera, Insecta): comparison with female wing polyphenism / K. Ogawa, A. Ishikawa, T. Kanbe, S. Akimoto, T. Miura // Zoomorphology, 2012. N 131. P. 197–207.
- Robert Y. Aphids and Their Environment. Dispersion and Migration / Y. Robert // Aphids Biol. Natur. Enemies and Contr. Amsterdam-Oxford-New York-Tokyo, 1987. Vol. A. P. 299–313.
- Shaposhnikov G.Ch. Evolution of Aphids in Relation to Evolution of Plants / G.Ch. Shaposhnikov // In book: Aphids, Their Biol. Natur. Enemies and Contr., 1987. V.A. P. 409–414.
- Smith C.M. Plant resistance to aphid feeding: behavioral, genetic and molecular cues regulate aphid host selection and feeding / C.M. Smith, Wen-Po. Chuang // Pest management science, 2014. V. 70. N 4. P. 528–540.
- Stern D.L. The evolution of soldiers in aphids / D.L. Stern, W.A. Foster // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc., 1996. V. 71. P. 27–79.
- Vereschagina Alla Polymorphism and Damage of Aphids / Alla Vereschagina, Elena Gandrabur // International journal of Biology, 2014. Vol. 6. N 4. P. 124–138.
- 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.
- Ward S.A. Selective resorption of Aphid embryos and habitat changes relative to life-span / S.A. Ward, A.F.G. Dixon // J. Anim. Ecol., 1982. Vol. 51. P. 859–864.
- Ward S.A. Mortality during dispersal and the costs of host-specificity in parasites: how many aphids find hosts? / S.A. Ward, S.R. Leather, J. Pickup and R. Harrington // Journal of Animal Ecology, 1998. V. 67P. 763–773.
- Webster B. The role of olfaction in aphid host location / B. Webster // Physiol. Ent., 2012. V. 37. P. 10–18.
- Williams J.S. Life Cycles and Polymorphism / J.S. Williams, A.F.G. Dixon // In: «Aphids as Crop Pests». Ed. H.F. van Emden and R. Harrington. CABI, 2007. 717 p. P. 69–85.

Translation of Russian References

- Afonin A.A. Grounds of cytology. Handbook. [Elektronnyy resurs] URL: https://allbest.ru/otherreferats/biology/00355847_4.html (accessed 7.04.18)
- Pavlyushin V.A., Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Fasulati S.R., Nadykta V.D., Ismailov V.Ya., Yakovleva I.N. Methodical recommendations on the indication and monitoring of the adaptation processes of the Colorado

- potato beetle to genetically modified potato varieties. St. Petersburg: VIZR, VNIIBZR, VNIIF, 2005. 48 p. (In Russian).
- Pavlyushin V.A., Vilkova N.A., Sukhoruchenko G.I., Nefedova L.I., Fasulati S.R. Phytosanitary destabilization of agroecosystems. St. Peterburg: NPPL «Rodnyye prostory», 2013. 184 p. (In Russian).
- Polyakov I.Ya., Levitin M.M., Tanskiy V.I. Phytosanitary diagnostics in integrated plant protection. Moscow: Kolos, 1995. 208 p. (In Russian).
- Schwartz S.S. Ecological patterns of evolution. Moscow: Nauka, 1980. 279 p. (In Russian).
- Shaposhnikov G.Ch. Formation of complexes of similar forms and their study in aphids (Homoptera: Aphididae). Zoologicheskii zhurnal, 1987. V. 66. N 8. P. 1196–1208. (In Russian).
- Shaposhnikov G.Ch. Population, species, genus, as living systems and their structure in aphids. In: Teoreticheskiye voprosy sistematiki i filogenii u zhivotnykh. Leningrad: Nauka, 1974. P. 106–173. (In Russian).
- Vasiliev A.G. Rapid epigenetic rearrangements of populations as one of the likely mechanisms of the global biocenotic crisis. Biosfera, 2009. T.1. N 2. P. 166–177. (In Russian).
- Vereshchagina A.B. Ecological and physiological particulars of the life cycle morphs in north population of bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae). Mat. XII s'yezda REO. St. Petersburg. 19–24 avg. 2002. Tez. dokl. St. Petersburg, 2002. P. 59. (In Russian).
- Vereshchagina A.B., Gandrabur E. S. Variability clones development parameters of bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) during life cycle as genotypic adaptations of this species. Entomologicheskoe obozreniye, 2016 (a). V. 45. N 4. P. 729–747. (In Russian).
- Vereshchagina A.B., Gandrabur E.S. Development of the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) during feeding on the bird cherry with different periods of vegetation and morpho-physiological characteristics in the North-West of Russia. In: «Sokhraneniye raznoobraziya rastitel'nogo mira v botanicheskikh sadakh: traditsii, sovremennost', perspektivy». Mat. Mezhd. konf., posvyashchennoy 70-let. TSSBS SO RAN. Novosibirsk, 1–8 avg. 2016. Novosibirsk: TSSBS SO RAN, 2016 (b). P. 50–53. (In Russian).
- Vilkova N.A. Plant immunity to pests and its connection with the trophic specialization of phytophagous insects. Chteniya pamyati N.A. Kholodkovskogo 11 apr. 1978 g. Leningrad: Nauka, 1979. V. 31. P. 68–103. (In Russian).
- Zaslavsky V.A., Katz T.S. Kinetics of photoperiodic reactions controlling sex and morph of female in aphid *Megoura viciae* Buckt. (Homoptera, Aphididae). Dokl. AN SSSR, 1986. V. 291. N 3. P. 751–753. (In Russian).

Plant Protection News, 2018, 3(97), p. 18–23

FORMATION OF POPULATION STRUCTURE IN APHIDS AND METHODS OF ITS ESTIMATION USING THE EXAMPLE OF *RHOPALOSIPHUM PADI* (HEMIPTERA: APHIDIDAE) (PART 1)

E.S. Gandrabur, A.B. Vereshchagina

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

The text of the article is presented in 2 parts. In the first part the article provides a brief overview of clonal diversity, reproductive and wing polymorphisms and environmental polyphenisms, specificity of their development and role in reproduction success of aphid clones. The aim of the work, characteristics of the main object *Rhopalosiphum padi* (L.), or bird cherry-oat aphid and the research methodology are indicated.

Keywords: life cycle, clone, polymorphism, polyphenism, parthenogenesis, behavior, flight.

Сведения об авторах

Всероссийский НИИ защиты растений, шоссе Подбельского, 3, 196608 Санкт-Петербург, Пушкин, Российская Федерация
 *Гандрабур Елена Сергеевна. Аспирант, младший научный сотрудник,
 e-mail: helenagandrabur@gmail.com
 Верещagina Алла Борисовна. Старший научный сотрудник,
 кандидат биологических наук

Information about the authors

All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskogo Shosse, 3, 196608, St. Petersburg, Pushkin, Russian Federation
 *Gandrabur Elena Sergeevna. PhD student, Junior Researcher,
 e-mail: helenagandrabur@gmail.com
 Vereshchagina Alla Borisovna. Senior Researcher,
 PhD in Biology

* Ответственный за переписку

* Corresponding author