

ОСОБЕННОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ФЕНЕТИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ТЛЕЙ И МЕТОДЫ ЕЕ ДИАГНОСТИКИ НА ПРИМЕРЕ ЧЕРЕМУХОВО-ЗЛАКОВОЙ ТЛИ *RHOPALOSIPHUM PADI* (L.) (НОМОРТЕРА: APHIDIDAE) (ЧАСТЬ 2)

Е.С. Гандрабур, А.Б. Верещагина

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Текст статьи представлен в 2-х частях. Во второй части работы на примере *Rh. padi* рассматриваются хронология численности и состава клонов, представленных поколениями, мигрирующими на вторичных хозяев, а также погодные условия, сопутствующие их формированию. Даны конкретные примеры реактивности морф (фенов), составляющих клоны на вторичных хозяевах, при благоприятном и неблагоприятном питании в течение нескольких генераций. Предлагаются методические приемы индикации изменчивости в популяциях тлей, включающие показатели скорости репродукции и расселения.

Ключевые слова: клоны, морфы, фенотипы, генерации, изменчивость, численность потомков, расселение.

Поступила в редакцию: 24.04.2018

Принята к печати: 20.11.2018

Одна из основных проблем современной защиты растений – предотвращение изменчивости в популяциях вредителей, образующих формы, резистентные к пестицидам, устойчивым сортам и другим факторам, ограничивающим их вредоносность. В первой части статьи был представлен краткий аналитический обзор литературы, посвященной становлению жизненных циклов, партеногенеза, внутрипопуляционной структуры и адаптивной изменчивости у тлей (Homoptera: Aphididae). Описаны механизмы, связанные с детерминацией крылового и репродуктивного

полиморфизма и полифенизма в онтогенезе этих насекомых. Приведены материалы о морфологических, поведенческих, репродуктивных и экологических различиях между внутрипопуляционными и внутриклональными онтогенетическими формами тлей, определяющими их высокую экологическую пластичность, быструю скорость нарастания численности и расселение. Изученные особенности развития клонов, морф и генераций тлей на примере *Rhopalosiphum padi* (L.) представлены ниже.

Результаты и обсуждение

Мониторинг клонального состава популяции *Rh. padi*, обитающей в районе Санкт-Петербурга и Ленинградской обл., позволил выявить, что за 17 лет наблюдений в 2000, 2004 и 2006 гг. на черемухе обыкновенной появлялись клоны с необычно высокой скоростью репродукции эмигрантов: более 2000 особей за 14 дней репродукции (рис. 1).

Количество таких клонов составляло 56.5%; 61.8% и 19.9% соответственно, при этом на черемухе наблюдалось массовое размножение вредителя. В эти годы возрастала возможность всплеск численности *Rh. padi* и на зерновых культурах. Однако лишь в 2004 г. условия обитания позволили этим клонам достичь массового размножения на зерновых культурах [Берим, 2014]. В Пушкинском рай-

оне Санкт-Петербурга в этот год мы впервые отметили массовое размножение тли на церападусе, который ранее она не заселяла. На этом растении собраны эмигранты, которые отличались повышенной (до 27–29 личинок за первые сутки) начальной скоростью репродукции [Верещагина, 2005].

Тли не являются исключением. На примере популяций других вредных организмов также было показано, что в фазах массового размножения и депрессии насекомые могут отличаться по ряду морфофизиологических показателей, в том числе интенсивности размножения, скорости развития, смертности [Поляков и др., 1995].

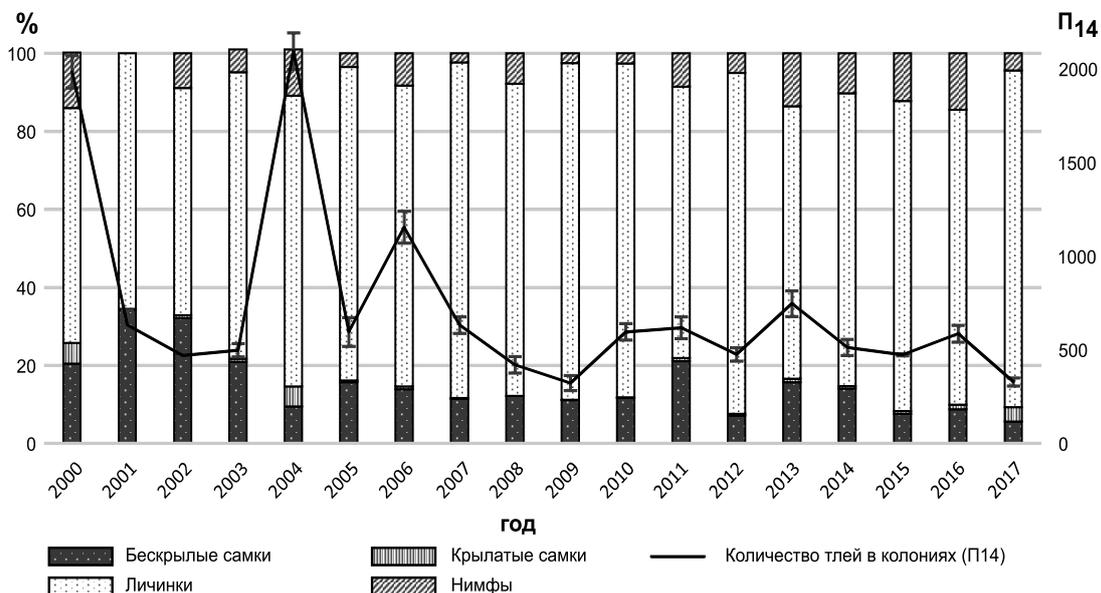


Рисунок 1. Хронология численности и состава колоний эмигрантов *Rhopalosiphum padi* (L.) при питании на яровой мягкой пшенице с. Ленинградка/Ленинградская 6

Учитывая особенности эмбриогенеза тлей, показатели численности и состава потомства эмигрантов помимо генотипических характеристик клонов отражали вклад материнского поколения, питавшегося до созревания на первичном хозяине, а также – реактивность их потомков на условия развития на вторичном. Развитие материнского поколения эмигрантов на черемухе проходило в течение апреля-мая. Для выживаемости и успешности развития тлей в этот период важное значение имеет гидротермический режим, который в значительной степени определяет, как состояние самих насекомых, так и их кормового растения. В указанные годы погода стояла сухая, количество осадков не превышало 60.4% от средних многолетних значений. Наибольшее значение для выживаемости личинок, вышедших из яиц, оказывают заморозки в начале апреля [Верещагина, Гандрабур, 2016, б]. Апрель 2000 г. был самым теплым за последние годы. В 2004 г. заморозки до -7.5°C наблюдались 2 апреля, однако ровная и теплая погода в дальнейшем позволила выжить клонам, которые вышли из яиц позже или пережили эти заморозки. Июнь 2004 г. отличался прохладной погодой (средняя температура составила $+14.81^{\circ}\text{C}$, на 1° ниже средней многолетней) и большим количеством осадков: 135.9% от средних многолетних показателей. Возможно, это повлияло на дальнейшее массовое развитие тлей на яровой пшенице. Поздние заморозки до -3.1°C были 18 мая в 2006 г. В это время произошло редкое явление массовой миграции ведущих оседлый образ жизни самок-основательниц к верхней части побегов, где они укрывались среди листьев. В результате гибели, численность тлей на черемухе снизилась.

В другие годы средний показатель численности потомства эмигрантов составлял от 328.4 ± 21.7 в 2017 г. до 746.1 ± 68.4 личинок в 2013 г. У большинства клонов в 2009; 2010; 2012; 2014–2017 гг. численность потомства не превышала 500–600 особей. На снижение численности клонов тлей весной влияют также условия их развития в предшествующий период. Длительная сухая и жаркая погода летом (2000–2002 гг.; 2005 г.; 2006 г. и 2010–2013 гг.) с температурой, превышающей порог развития тли (более $+30^{\circ}\text{C}$), короткая и холодная с большим количеством осадков осень 2001 г., 2004 г., 2012 г., 2015 г. и зима с суровыми морозами ниже -30°C (2003 г.; 2006 г.; 2007 г.) могли вызвать избирательное снижение численности тлей у различных клонов в течение лета, при откладке зимующих яиц и их выживаемости в течение зимы.

Многими авторами отмечается значительная роль биоценотического пресса энтомофагов в регулировании численности злаковых тлей [Бокина, 2009]. Однако взаимодействия этих и других факторов в стабилизации природных и антропогенных систем до конца еще не изучены [Фролов, 2017].

В результате многолетних исследований нами было выявлено, что большинство клонов, представленных эмигрантами *Rh. padi*, питавшихся на всходах яровой мягкой пшеницы сс. Ленинградка/Ленинградская 6, либо не имеет, либо имеет в своем составе менее 10% крылатых особей за редкими исключениями в 2000 г. и 2004 г. в потомстве клонов с высокой скоростью репродукции. Кроме этого следует отметить периодическое появление клонов с “нестандартным” количеством крылатых особей в потомстве эмигрантов. Например, в 2000 г., даже при высокой

плотности колоний отмечено 10% клонов, у которых в потомстве не было крылатых самок, в то же время в 2011 г. при низкой численности колоний лишь 15.1% клонов не имело в своем потомстве крылатых виргинопар, тогда как в другие годы с низкой численностью потомства у эмигрантов они составляли до 93%.

Формирование численности популяции тлей на посевах с.-х. культур происходит сначала при заселении растений и размножении эмигрантов, развивавшихся на первичном хозяине, где был заложен их эмбриональный запас, затем – их бескрылых и крылатых потомков. Численность и миграции расселительниц будут увеличиваться по мере роста плотности колоний тлей. Каждая из онтогенетических морф, обитающих на вторичном хозяине, имеет свои особенности эпигенеза и реактивности на воздействие внешних факторов. Биологические особенности морф имеют прямое отношение к степени наносимого ими вреда в связи со скоростью воспроизводства и расселения.

По показателю P_{14} (рис. 2, 3, 4), выявлена положительная средняя и сильная корреляция между всеми морфами: эмигрантами и бескрылыми виргинопарами ($r=0.84$; $t=4.4 > t_{0.01}$); бескрылыми и крылатыми виргинопарами ($r=0.61$; $t=2.23 = t_{0.05}$); эмигрантами и крылатыми виргинопарами ($r=0.76$; $t=3.4 > t_{0.01}$). Однако, в среднем численность потомков у эмигрантов значительно выше, чем у бескрылых ($t=2.46 > t_{0.05}$) и у крылатых виргинопар ($t=2.7 > t_{0.05}$).

Потомство морф различно по своему составу. Обычно в первом потомстве эмигрантов, как уже указывалось, крылатых самок нет, хотя бывают исключения (рис. 1, 2). В данном опыте был обнаружен один клон (№3), в котором количество крылатых особей в первом потомстве составило 5.7% и количество нимф превысило их содержание у других клонов (рис. 2–4), при этом в потомстве бескрылых и крылатых виргинопар этого клона крылатых особей не было, а количество нимф оказалось низким, что нетипично для тлей. У других клонов в первом потомстве крылатых виргинопар крылатых самок не было, либо их количество составляло менее 2%, а в потомстве бескрылых виргинопар у всех клонов (кроме №3) присутствовали крылатые. Следует отметить, что их количество определялось не только плотностью колоний, но и специфичностью развития клона. В целом, потомство крылатых морф по составу более однородное.

Нами показано, что эмигранты из последней (четвертой) генерации тлей на черемухе, развивавшиеся в условиях высокой плотности колоний, имели менее многочисленное потомство (199.6 ± 11.6), чем эмигранты из второй генерации, развивавшиеся в рыхлых колониях (371.8 ± 136 ; $t=2.57 > t_{0.05}$). Однако, все клоны поздней генерации имели среди потомков крылатых самок и большее количество нимф, чем клоны ранней генерации (10.3% и 6.6% соответственно). Такой состав потомства обеспечивает им быстрое расселение для оптимизации условий обитания и восстановления репродуктивного потенциала. Данный опыт может быть примером трансгенеративного влияния материнского поколения из плотных колоний на индуцирование крылатости у потомков, питавшихся в условиях низкой плотности.

Таким образом, различные морфы в эпигенезе клона, несмотря на общность генотипа, будут по-разному реагировать на условия обитания, а значит подвергаться различ-

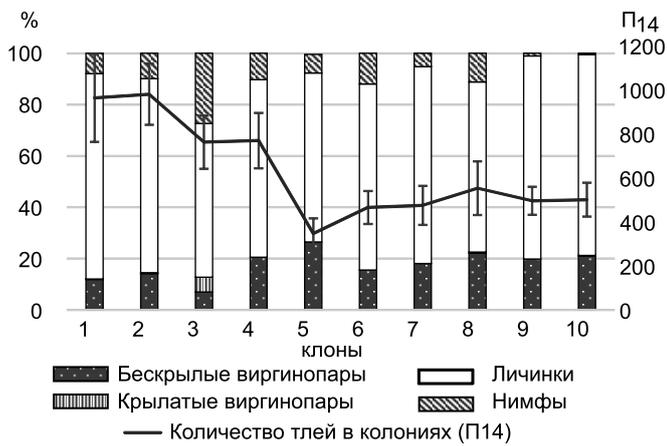


Рисунок 2. Численность и состав потомков эмигрантов различных клонов *Rhopalosiphum padi* (L.)

Примечание: Линия на рис. 2–4 показывает различие в численности потомков у соответствующих морф.

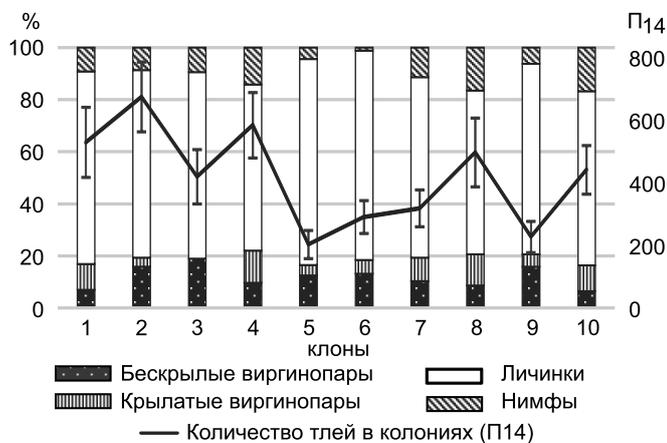


Рисунок 3. Численность и состав потомков бескрылых виргинопар различных клонов *Rhopalosiphum padi* (L.)

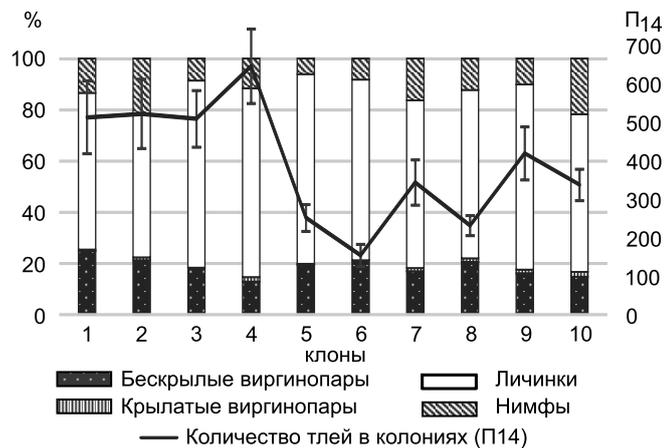


Рисунок 4. Численность и состав потомков крылатых виргинопар различных клонов *Rhopalosiphum padi* (L.)

ному действию селективного отбора и влиять на изменчивость каждого клона и их совокупности в популяции.

Специфика клонального развития тлей ведет к различиям в их способности к освоению растений-хозяев, отличных по степени пригодности для питания (рис. 5a-d).

Если численность потомков между эмигрантами клона 1 и клона 2 при пересадке с черемухи на благоприятный для развития тлей с. Ленинградская 6 различалась в 1.3 раза, то при пересадке тех же клонов на неблагоприятный с. Дельфи 400 – в 3 раза и была существенно ниже

при более высокой дисперсии (рис. 5a-d). Подобные различия сохранились и в последующих генерациях как для бескрылых, так и крылатых виргинопар. Эмигранты для опыта были взяты из поздних генераций тли на черемухе, когда показатели репродукции снижаются, поэтому численность их колоний не превышала численности потомства виргинопар во втором учете. Количество потомков зависит также от продолжительности периода от рождения до начала репродукции у потомков обеих морф. Нами показано, что при питании на с. Ленинградская 6 бескрылые виргинопары начинали репродукцию через 9.0 ± 0.1 , крылатые – через 11.3 ± 0.1 дней после рождения, а на с. Дельфи 400 – через 10.2 ± 0.2 и 12.6 ± 0.4 дней соответственно. Следует отметить, что в 7-ми вариантах из 10-ти в составе колоний тлей на Дельфи 400 количество крылатых самок и нимф было выше, несмотря на более низкую численность колоний.

Таким образом, при питании на неблагоприятном сорте пшеницы увеличивался период до начала репродукции у бескрылых и крылатых виргинопар, снижалась скорость репродукции всех морф, увеличивался размах ее варьирования между особями во всех вариантах опыта и наблюдалась тенденция к увеличению формирования мигрирующих особей.

Изучение спектра репродуктивных тактик в популяции *Rh. padi*, обитающей на Северо-Западе, позволило обнаружить не только голоциклические, но и “смешанные” клоны, способные к длительной аноклики. Этот факт имеет важное значение для определения степени изменчивости и формирования вредоносности вида, особенно в условиях глобального потепления, когда становится возможной перезимовка таких клонов в партеногенетической фазе [Верещагина, Гандрабур, 2016 (a); Ming-Chih Chiu et al., 2012].

Анализ собственного опыта работы с тлями, а также данных других авторов позволяет нам сделать ряд методических рекомендаций для исследования клональных адаптаций в популяциях тлей в течение летнего периода. Они включают изучение клонального состава, характеристики морф и генераций тлей и могут быть использованы для выявления дестабилизации развития популяции в измененных условиях обитания и питания.

1. Клональный состав популяций тлей ежегодно изменяется, поэтому необходим его регулярный мониторинг для контроля стабильности популяции и выбора опытных клонов при необходимости дальнейших исследований. Для этой цели у голоциклических видов удобно использовать эмигрантов на вторичные хозяева, собранных из удаленных друг от друга мест обитания.

2. Следует обращать особое внимание на клоны, развитие которых отклоняется от основной схемы фенотипического пути и может обнаруживать скрытый адаптивный потенциал.

3. Поскольку эпигенез каждой из морф тлей специфичен, для полноты представлений о реактивности клона на летнего хозяина рекомендуется использовать все обитающие на нем морфы.

4. Различия в показателях развития у бескрылых и крылатых морф (фенов) и их соотношения в колониях влияет на численность и состав их потомков и имеет значение при анализе изменений в размножении тлей.

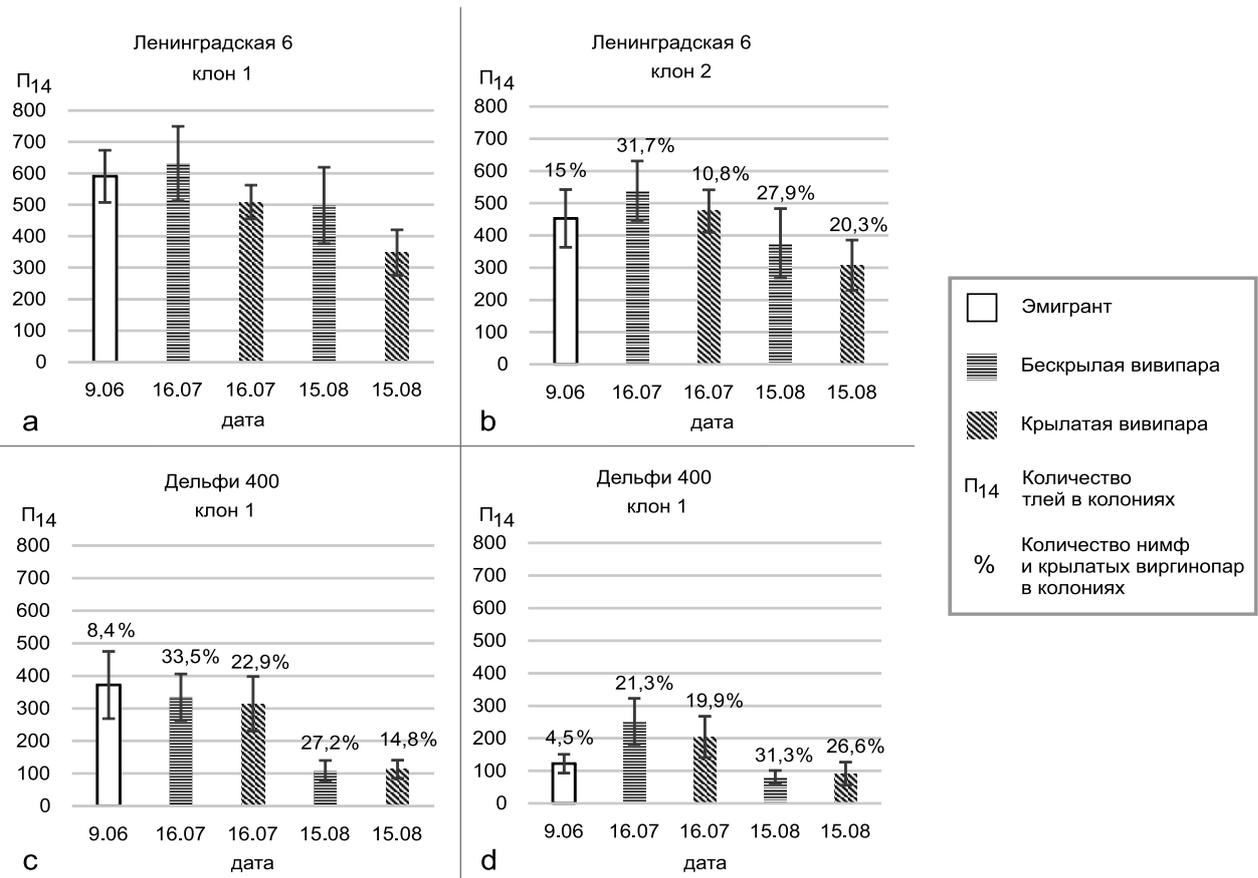


Рисунок 5 a-d. Численность и состав потомства у летних морф *Rhopalosiphum padi* (L.) при питании на яровой мягкой пшенице с. Ленинградская и с. Дельфи 400 в течение ряда генераций

5. В оценку успешности развития клонов, т.е. составляющих их морф (эмигрантов, бескрылых и крылатых виргинопар) необходимо включать показатели репродукции не только материнского, но и последующих поколений, а также способности клона к расселению (количество крылатых особей и нимф в потомстве). Такие характеристики можно получить на основании учетов численности и состава потомства у самок через 14 дней от начала репродукции.

6. Поскольку развитие потомков у тлей в значительной степени предопределено еще в период эмбриогенеза, развитие тестируемых особей, начиная с личинки 1 возраста, должно происходить в контролируемых условиях питания, плотности поселения, морфы родительского поколения. Неблагоприятное питание, скученность и бескрылость матерей часто вызывают повышение количества крылатых потомков.

7. При изучении выбора растений тлями лучше использовать летних крылатых расселительниц, исходя из их основной функции в жизненном цикле вида и миграциями только на ближние расстояния. При этом следует учитывать, что реактивность тлей, летающих на растение, может не соответствовать ответам тех же тлей при контакте с растением.

8. При изучении развития эмигрантов и крылатых виргинопар необходим контроль начала их репродукции в связи с различиями в миграционном поведении этих морф.

9. Следует учитывать, что особи различных генераций тлей в течение сезона меняют плодовитость и состав потомства, что повлияет на результаты учетов.

Таким образом, на примере *Rh. padi* представлены особенности проявления экологической пластичности тлей. Установлено, что она определяется, как высокой степенью генетической (эпигенетической) полиморфности совокупности клонов в популяции, так и широкими пределами адаптивных норм отдельных морф и фенотипов, составляющих генерации в жизненном цикле каждого из них. На основании анализа данных других авторов и собственных исследований показано, что механизмы, лежащие в основе формирования крылового и репродуктивного полиморфизма и полифенизма у тлей очень сложны и кроме видовой и клональной специфичности обусловлены сочетанием факторов, влияющих на потомство трансгенеративно, т.е. через отражение условий онтогенеза матери, и воздействующих на уже рожденное потомство. В результате взаимодействия этих механизмов и в зависимости от погодной обстановки в популяциях *Rh. padi* появляются клоны с необычными характеристиками – повышенной скоростью репродукции и быстрым увеличением численности колоний на первичном хозяине. В таких клонах обнаружены эмигранты, способные вызвать массовое размножение тлей на вторичных хозяевах. Отмечены клоны с нетипичным количеством расселительниц в первом потомстве крылатых морф и в колониях тлей с низкой численностью. Установлены различия в показателях развития и поведения у бескрылых и крылатых морф *Rh. padi* при воспитании на сортах яровой мягкой пшеницы, отличных по благоприятности для питания. Полученные результаты позволили предложить методические приемы для индикации реактивности тлей на внешние факторы.

Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда (проект № 16-16-04079).

Библиографический список (References)

- Берим М.Н. Наиболее вредоносные виды тлей на Северо-Западе России / М.Н. Берим // *Защ. и кар. раст.*, 2014. N9. С. 26–28.
- Бокина И.Г. Злаковые тли и их энтомофаги в лесостепи Западной Сибири / И.Г. Бокина, Н.Г. Власенко (ред.) // *РАСХН Сибирский НИИ земледелия и химизации*. Новосибирск, 2009. 182 с.
- Верещагина А.Б. Индикация клонов черемухово-злаковой тли в связи с адаптацией к кормовым растениям / А.Б. Верещагина // *Фитосанитарное оздоровление экосистем: 2 Всерос. съезд по защ. раст.*, Санкт-Петербург, 5–10 дек. 2005. СПб: Всероссийский НИИ защиты растений РАСХН, 2005. Т.1, С. 410–411.
- Верещагина А.Б. Классификация кормовых растений тлей (Homoptera, Aphididae) в связи с их выбором и освоением тлями в современных условиях трансформации биогеноценозов / А.Б. Верещагина, Б.В. Верещагин // *Энтомологическое обозрение*, 2013. Т. XCII, N2. С. 265–281.
- 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 (б). 354 с. С.50–53.
- Поляков И.Я. Фитосанитарная диагностика в интегрированной защите растений / И.Я. Поляков, М.М. Левитин, В.И. Танский // *Москва: Колос*, 1995. 208 с.
- Фролов А.Н. Динамика численности и прогноз массовых размножений вредных насекомых: исторический экскурс и пути развития. Аналитический обзор / А.Н. Фролов // *Вестник защиты растений*, 2017. 4(94). С. 5–21.
- Ming-Chih Chiu The effect of experimental warming on a low-latitude aphid, *Myzus varians* / Chiu Ming-Chih Chen, Ying-Hsin, Kuo Mei-Hwa // *Entomologia Experimentalis et Applicata*, 2012. V. 142 (3). P. 216–222.

Translation of Russian References

- Berim M.N. The most harmful species of aphids in the Northwest Russia. Zashchita i karantin rasteniy. 2014. N 9. P. 26–28. (In Russian).
- Bokina I.G. Cereal aphids and their entomophages in the Western Siberia forest-steppe. RASHN. Sibirskiy NII zemledeliya i khimizatsii. Novosibirsk, 2009. 182 p. (In Russian).
- Frolov A.N. The dynamics of numbers and the forecast of mass breeding of harmful insects: a historical overview and perspectives. Analytical review. Vestnik zashchity rasteniy. 2017. N4. P. 5–21. (In Russian).
- Polyakov I.Ya., Levitin M.M., Tanskiy V.I. Phytosanitary diagnostics in integrated plant protection. Moscow. Kolos. 1995. 208 p. (In Russian).
- Vereschagina A.B. Gandrabur E. S. Variability of the bird cherry—oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) clones development parameters during the life cycle as genotypic adaptations of this species. Entomologicheskoye obozreniye. 2016 (a). V. 45. N 4. P. 729–747. (In Russian).
- Vereschagina A.B. Gandrabur E.S. Development of the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) during feeding on the

Plant Protection News, 2018, 4(98), p. 13–17

FORMATION OF POPULATION STRUCTURE IN APHIDS AND METHODS OF ITS ESTIMATION USING THE CASE-STUDY OF CHERRY-OAT APHID *RHOPALOSIPHUM PADI* (L.) (HOMOPTERA: APHIDIDAE) (PART 2)

E.S. Gandrabur, A.B. Vereschagina

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

The text of the article is presented in two parts. The number and composition in progeny of *Rhopalosiphum padi* (L.) clones, migrated on the secondary host plant, are investigated in the second part of the work. We also consider some weather conditions, related to the aphids development. We provide examples of the clone morphs (phenes) reactivity during feeding on the secondary hosts for several generations with favorable and unfavorable nutrition. The methods for the variability indication in aphid populations, including estimation of the reproduction and settling rates, are proposed.

Keywords: clones, morphs, phenotypes, generations, variability, progeny number, resettlement.

Received: 24.04.2018

Accepted: 20.11.2018

Сведения об авторах

Всероссийский НИИ защиты растений, шоссе Подбельского, 3, 196608 Санкт-Петербург, Пушкин, Российская Федерация
*Гандрабур Елена Сергеевна. Младший научный сотрудник, аспирант, e-mail: helenagandrabur@gmail.com
Верещагина 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. Junior researcher, PhD student, e-mail: helenagandrabur@gmail.com
Vereschagina Alla Borisovna. Senior Researcher, PhD in Biology

* Ответственный за переписку

* Corresponding author