

ЗАЩИТА РАСТЕНИЙ

УДК 595.7-153:632.752.2:633.11

DOI: 10.31367/2079-8725-2023-86-3-99-107

ДИАГНОСТИКА ВНУТРИПОПУЛЯЦИОННОГО АДАПТАЦИОГЕНЕЗА ЧЕРЕМУХОВО-ЗЛАКОВОЙ ТЛИ *RHOPALOSIPHUM PADI* (L.) В УСЛОВИЯХ ПИТАНИЯ НА ЯРОВОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЕ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ

А. Б. Верещагина, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории сельскохозяйственной энтомологии, aphidabver@gmail.com, ORCID ID: 0000-0003-1342-5350;
Е. С. Гандрабур, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории сельскохозяйственной энтомологии, helenagandrabor@gmail.com, ORCID ID: 0000-0001-9851-9799
 Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
 Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
 196608 г. Санкт-Петербург, г. Пушкин, ш. Подбельского, д. 3; e-mail: info@vizr.spb.ru

Широкое возделывание высокопродуктивных сортов сельскохозяйственных культур часто ведет к возникновению и распространению новых внутривидовых форм насекомых, способных к вспышкам массового размножения. Контроль этих процессов имеет природоохранное значение и возможен на основе мониторинга изменчивости фенооблика популяций вредителей. Проведена вегетационная и полевая оценка фенотипической изменчивости вредителя зерновых культур – черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) при питании на 15 сортах яровой мягкой пшеницы. Экологическое фенотипирование пластичности внутривидового состава тлей в вегетационных условиях проведено по показателям численности и способности к расселению у потомства летних морф (эмигрантов и бескрылых вивипар) в трех различных клонах. Выявлено дифференцированное взаимодействие клонов и морф тлей с сортами кормовых растений по обоим показателям. Показано, что темпы воспроизводства эмигрантов и бескрылых вивипар тли внутри клонов (14, S и 85) различались ($t_{14} = 3,9$, $p = 0,000$; $F_s = 8,8$, $p = 0,000$; $F_{85} = 7,9$, $p = 0,000$). Клон S был успешнее других по воспроизводству эмигрантов и бескрылых вивипар ($F_{14} = 17,8$, $p = 0,000$; $F_{85} = 3,4$, $p = 0,03$; $F'_{14} = 2,98$, $p = 0,05$; $F'_{85} = 5,3$, $p = 0,003$ соответственно). Благоприятность отдельных сортов для клонов не совпадала. При дестабилизации популяции тли компенсаторные механизмы будут включать несоответствие в реактивности отдельных морф на неблагоприятные условия. Показана корреляция ($r = 0,53$; $p = 0,04$) между степенью благоприятности сортов для питания тлей в вегетационных (антибиоз) и полевых условиях (антибиоз и антиксеноз), что подтверждает сходство генетической природы этих типов устойчивости.

Ключевые слова: сорта, тли, клоны, морфы, численность, расселение.

Для цитирования: Верещагина А. Б., Гандрабур Е. С. Диагностика внутривидового адаптациогенеза черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) в условиях питания на яровой мягкой пшенице различных сортов // Зерновое хозяйство России. 2023. Т. 15, № 3. С. 99–107. DOI: 10.31367/2079-8725-2023-86-3-99-107.



DIAGNOSIS OF INTRAPOPULATION ADAPTATION GENESIS OF BIRD CHERRY APHID *RHOPALOSIPHUM PADI* (L.) UNDER NUTRITION CONDITIONS ON VARIOUS SPRING COMMON WHEAT VARIETIES

A. B. Vereshchagina, Candidate of Biological Sciences, senior researcher the laboratory for agricultural entomology, aphidabver@gmail.com, ORCID ID: 0000-0003-1342-5350;
E. S. Gandrabur, Candidate of Biological Sciences, senior researcher the laboratory for agricultural entomology, helenagandrabor@gmail.com, ORCID ID: 0000-0001-9851-9799
 FSBSI All-Russian Research Institute of Plant Protection,
 196608, St. Petersburg, Pushkin, Podbelsky Av., 3; e-mail: info@vizr.spb.ru

The widespread cultivation of highly productive varieties of agricultural crops often leads to the emergence and spread of new intraspecific forms of insects capable of mass reproduction. The control of these processes is of environmental importance and is possible based on monitoring the variability of the phenol appearance of pest populations. There has been carried out a vegetative and field estimation of phenogenetic variability of such pest of grain crops as the bird cherry-grass aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) under nutrition on 15 spring common wheat varieties. There has been conducted an ecological phenotyping of the adaptability of the intrapopulation composition of aphids under vegetative conditions according to abundance and dispersal ability in the offspring of summer morphs (emigrants and wingless viviparas) in three different clones. There has been identified a differentiated interaction of clones and morphs of aphids with varieties of fodder plants for both indicators. There has been shown that the reproduction rates of emigrants and wingless viviparous aphids within clones (14, S and 85) differed ($t_{14} = 3.9$, $p = 0.000$; $F_s = 8.8$, $p = 0.000$; $F_{85} = 7.9$, $p = 0.000$). Clone S was more successful than others in reproducing emigrants and wingless vivipares ($F_{14} = 17.8$, $p = 0.000$; $F_{85} = 3.4$, $p = 0.03$; $F'_{14} = 2.98$, $p = 0.05$; $F'_{85} = 5.3$, $p = 0.003$, respectively). Favorability of individual varieties for clones did not match. When the aphid population was destabilized, compensatory mecha-

nisms included a discrepancy in the reactivity of individual morphs to unfavorable conditions. There has been shown a correlation ($r = 0.53$; $p = 0.04$) between the degree of favorableness of varieties for feeding aphids in vegetation (antibiosis) and field conditions (antibiosis and antixenosis), which has confirmed the similarity of the genetic nature of these types of resistance.

Keywords: varieties, aphids, clones, morphs, abundance, distribution.

Введение. В качестве опасных вредителей зерновых культур тли известны уже около 100 лет. Тли повреждают растения, поглощая большие количества ассимилятов из флоэмы и вызывая различные виды патологий в результате внекишечного пищеварения, а также вследствие переноса вирусной и микоплазменной инфекций, развития грибных заболеваний на пади и снижения фотосинтеза (Loxdale et al., 2020). Потери урожая, вызванные тлями, на зерновых культурах высоки и могут достигать 40–60% (Чекмарева и др., 2019; Crespo-Herrera et al., 2014), что приводит к необходимости использования мер защиты растений. В основе любых технологий защиты растений предполагается использование устойчивых сортов, иммуногенетические свойства которых часто приводят к внутривидовой изменчивости, формообразовательным процессам и вспышкам массового размножения фитофагов (Верещагина и Верещагин, 2013).

Феногенетическую пластичность тлей можно рассматривать в качестве одного из ключевых моментов в становлении их взаимоотношений с растениями-хозяевами как в процессе эволюции, так и в современных экологических условиях (Simon and Pécoud, 2018). Формирование устойчивости к инсектицидам и трофических «рас», ведущих к повышению вредоносности тлей и возрастанию затрат на защиту посевов, широко известно и касается как сортов, так и видов растений (Радченко, 2011; Радченко, 2019; Simon and Pécoud, 2018; Loxdale et al., 2020). В настоящее время не менее чем у 17 видов тлей известно более 100 «биотипов», проявляющих резистентность к генам устойчивости растений. К ним относятся практически все вредящие виды злаковых тлей (Радченко, 2011; Верещагина и Верещагин, 2013). Все более актуальным становится контроль и управление не только динамикой численности насекомых, но и их адаптиогенезом. Необходимость контроля внутрипопуляционной изменчивости, ведущей к изменениям в эпигенезе, диверсификации и появлению резистентных форм у тлей, требует определения эпигенетических «норм», поддерживающих стабильность клонального разнообразия в популяциях. В последние десятилетия в изучении механизмов устойчивости растений к тлям широко используется молекулярно-генетическая и биохимическая информация (Конярев, 2017; Радченко, 2017). Развитие и внедрение этих достижений в практику пока остается дорогим и чрезвычайно сложным для селекционеров.

Экологическое изучение феногенетической пластичности является первым шагом в поиске маркеров этих процессов и основой для проведения дальнейших молекулярно-генетических исследований.

Среди вредящих видов тлей черемухово-злаковая *Rhopalosiphum padi* (L.) обладает наиболее широким пищевым спектром: развивается на культурных и дикорастущих злаках, на всех органах и на протяжении всего онтогенеза растений. Такие особенности питания и обитания затрудняют прогнозирование развития этого вредителя и вызывают необходимость более полного изучения его жизненного цикла.

Полный жизненный цикл *R. padi* включает 8 онтогенетических морф (Верещагина и Гандрабур, 2016). Морфы – элементы сезонной структуры в клонах популяций тлей. Являясь одним и тем же генотипом, они различаются фенотипически и выполняют различные функции в жизненном цикле. Клоны тлей зимуют в фазе яйца на первичном хозяине (черемухе обыкновенной *Padus avium* Mill.). Весной из яиц выходят основательницы, каждая из которых становится родоначальницей клона. В мае в колониях тлей появляются эмигранты, перелетающие на злаки. Партеногенетические потомки эмигрантов – летние бескрылые и крылатые вивипары (расселительницы) – в массе размножаются, расселяются и повреждают травянистые растения, как правило, семейства Мятликовых (Poaceae). Каждый ежегодно образующийся клон в течение онтогенеза сталкивается с множеством проблем, ограничивающих его развитие. В частности, с внутриклональной и межклональной конкуренцией, протекающей на базе кормовых растений различной пищевой пригодности (Loxdale et al., 2020). Изучение взаимодействия групп клонов тлей и составляющих их морф с генотипами кормовых растений создает базу для контроля и управления внутривидовой изменчивостью вредителей, последствия которой до сих пор часто непредсказуемы.

Цель исследований – выявить особенности адаптивной изменчивости клонов и морф (эмигрантов и бескрылых летних вивипар) *Rhopalosiphum padi* (L.) при питании на яровой мягкой пшенице различных сортов.

Материалы и методы исследований. В качестве кормовых растений *R. padi* исследовали 15 современных сортов яровой мягкой пшеницы *Triticum aestivum* L., внесенных в Госреестр селекционных достижений России (табл. 1).

Таблица 1. Образцы яровой пшеницы
Table 1. Spring wheat samples

№ п/п	Каталожный № ВИР	Название	Разновидность	Происхождение
1	65128	Алтайская 110	lutescens (Alef.) Mansf.	Россия, Алтайский край
2	65464	Алтайский простор	lutescens (Alef.) Mansf.	Россия, Алтайский край
3	64648	Лютесценс 101	lutescens (Alef.) Mansf.	Россия, Сибирь
4	63469	Тасос	lutescens (Alef.) Mansf.	Германия
5	65449	Мерцана	lutescens (Alef.) Mansf.	Тамбовская обл.
6	64998	Фаворит	lutescens (Alef.) Mansf.	Саратовская обл.
7	65453	Экада 113	albidum Al.	Россия, Самарская обл.
8	64984	Лавруша	lutescens (Alef.) Mansf.	Россия, Омская обл.
9	65000	Ольга	lutescens (Alef.) Mansf.	Россия, Новосибирская обл.
10	64432	Дарья	lutescens (Alef.) Mansf.	Беларусь
11	64981	Тризо (Triso)	lutescens (Alef.) Mansf.	Германия
12	65452	Тулайковская 108	lutescens (Alef.) Mansf.	Россия, Самарская обл.
13	64997	Воевода	lutescens (Alef.) Mansf.	Саратовская обл.
14	54046	Дельфи 400	delfii (Koern.) Mansf.	Казахстан
15	64900	Ленинградская 6	lutescens (Alef.) Mansf.	Россия, Ленинградская обл.

Семенной материал был предоставлен сотрудниками ФГБНУ ФИЦ ВИГРР им. Н.И. Вавилова. Оценку сортов по пригодности для развития тлей проводили в вегетационных и полевых условиях. В первом случае популяцию тлей представляли 3 клона и две морфы: эмигранты и летние бескрылые вивипары. Эмигрантов собирали в различных районах Ленинградской области в потомстве трех единичных основательниц. Клоны содержали в крытых помещениях при температурных условиях, близких к природным.

Сразу после сбора по 3 эмигранта каждого клона по одному помещали в сосуды с 10 растениями пшеницы того или иного сорта в фазе начала кущения и накрывали изоляторами. Все образцы растений заселяли тлями одновременно. Бескрылыми вивипарами растения заселяли аналогично трижды за сезон. Использовали имаго, питавшихся на одноименном сорте и не начавших репродукцию. Учеты численности потомства тлей проводили сразу после начала репродукции через 1 (P_1) и 14 (P_{14}) дней у эмигрантов и бескрылых вивипар и через 5 (P_5) дней – только у бескрылых. Учитывая, что период до начала репродукции у *R. padi* составляет 6–9 дней (Верещагина и Гандрабур, 2016), через 14 дней репродукцию начинает дочернее и внучатое потомство, что обеспечивает надежность оценки при небольшом количестве повторностей. Для характеристики способности тлей к расселению в колониях учитывали количество крылатых имаго и личинок с зачатками крыльев. Показатели использовали для ранжирования сортов по благоприятности для развития тлей по Индексу благоприятности (ИБ) (Верещагина и Гандрабур, 2016). Более благоприятными для размножения тлей считались сорта с более высокой численностью потомства и низким количеством расселяющихся особей. Образцы пшеницы ранжировали по порядку согласно этим параметрам, а по усредненному рангу определяли ИБ. Степень благоприятности образца оценивали на основании размаха варьирования

и среднего значения ИБ. При ИБ более $X + 2/3Sx$ сорт относили к благоприятному (Б), менее, чем $X - 2/3Sx$, – к менее благоприятному (МБ), при промежуточных значениях – к средне благоприятному (СБ). При этом $Sx = R \times K_{таб.}$, где R – размах варьирования ИБ, а $K_{таб.}$ – табличный коэффициент (0,288).

Полевые работы с злаковыми тлями проводили на опытном поле ФГБНУ ФИЦ ВИГРР им. Н.И. Вавилова (г. Пушкин). Обработку почвы и уход за посевом выполняли в соответствии с агротехническими правилами, принятыми для данной зоны. Работали на искусственном фоне заселения вредителем. С этой целью для всех сортов был сооружен единый садок из спанбонда высотой 130 см, на внутренние перекладины садка развешивали побеги чермухи с тлями. В качестве показателя благоприятности образца использовали количество тлей на учетный стебель. Для каждого сорта проведено не менее трех повторностей (повторность – делянка 1 м²). Других видов тлей и болезней на посевах не обнаружено.

Статистическую обработку экспериментальных результатов проводили с помощью регрессионного и однофакторного дисперсионного анализов (тест Фишера, критерий Стьюдента) в программе Statistica.

Результаты и их обсуждение. К основным типам экологической устойчивости растений относятся антибиоз (подавление развития при питании), антиксеноз (отвержение при выборе) и выносливость (Радченко, 2017). Селекция сортов с длительной устойчивостью – одна из основных проблем современности. Селекция к *R. padi* осложняется не только в связи с полифагией на вторичных хозяевах, но и трудностью диагностики устойчивости образцов из-за отсутствия видимых повреждений на растениях. В таком случае одним из важных показателей успешности развития тлей служит анализ их феногенетической пластичности.

В полевых условиях не удается провести экологические исследования специфики развития отдельных клонов у тлей. Такую работу

разцов пшеницы на развитие каждой из морф, а также трех клонов (по суммарным показателям морф) *R. padi* (табл. 2–4).

Table 2. Vegetation estimation of the favorableness of spring common wheat for nutrition of morph S of clone *Rhopalosiphum padi* (L.)

Примечание. P_1 – количество потомков за первый день репродукции; P_5 – количество потомков за первые 5 дней репродукции; P_{14} – количество потомков за первые 14 дней репродукции; ЛЗК – личинки с зачатками крыльев; ИБ – индекс благоприятности; R – размах варьирования ИБ; Б – благоприятный; СБ – среднеблагоприятный; МБ – малоблагоприятный для развития тлей; СтБ – степень благоприятности сорта.

Table 3. Vegetation estimation of the favorableness of spring common wheat for nutrition of morph 14 clone *Rhopalosiphum padi* (L.)

[illegible]

Продолжение табл. 3

Сорт пшеницы	Эмигранты			Бескрылые летние вивипары				ИБ	СтБ
	П ₁	П ₁₄ , сумма особей		П ₁	П ₅	П ₁₄ , сумма особей			
		все	крылатые + ЛЗК, %			все	крылатые + ЛЗК, %		
2/3 Sx	—	—	—	—	—	—	—	1,56	—
$\bar{X}$ – 2/3 Sx	—	—	—	—	—	—	—	6,56	—
$\bar{X}$ + –2/3 Sx	—	—	—	—	—	—	—	9,68	—

Примечание. Π_1 – количество потомков за первый день репродукции; Π_5 – количество потомков за первые 5 дней репродукции; Π_{14} – количество потомков за первые 14 дней репродукции; ЛЗК – личинки с зачатками крыльев; ИБ – индекс благоприятности; R – размах варьирования ИБ; Б – благоприятный; СБ – среднеблагоприятный; МБ – малоблагоприятный для развития тлей; СтБ – степень благоприятности сорта.

Таблица 4. Вегетационная оценка благоприятности образцов яровой мягкой пшеницы для питания морф 85 клон *Rhopalosiphum padi* (L.)

Table 4. Vegetation estimation of the favorableness of spring common wheat for nutrition of morph 85 clone *Rhopalosiphum padi* (L.)

Сорт пшеницы	Эмигранты			Бескрылые летние вивипары				ИБ	СтБ
	П ₁	П ₁₄ , сумма особей		П ₁	П ₅	П ₁₄ , сумма особей			
		все	крылатые + ЛЗК, %			все	крылатые+ЛЗК, %		
Алтайская 110	15	51	19,6	5	8	139	4,7	6,25	МБ
Алтайский простор	13	510	5,5	3	9	185	0,3	11,63	Б
Лютесценс 101	12	218	28,0	2	10	189	2,4	8,75	СБ
Тасос	15	183	46,4	3	23	238	5,3	5,75	МБ
Мерцана	13	203	5,4	2	12	269	4,3	10,5	Б
Фаворит	16	186	19,8	6	16	251	0,4	10,0	Б
Экада 113	13	130	30,0	3	7	185	0,3	8,0	СБ
Лавруша	16	152	22,4	2	12	152	1,0	7,25	СБ
Ольга	11	99	28,3	4	5	159	11,0	4,88	МБ
Дарья	16	291	27,1	4	11	222	2,4	8,5	СБ
Тризо	13	107	18,7	4	10	174	11,2	5,75	МБ
Тулайковская 108	11	216	34,3	6	6	144	5,2	5,25	МБ
Воевода	16	478	4,6	4	20	298	2,2	12,0	Б
Дельфи 400	14	462	12,6	5	13	258	9,7	8,0	СБ
Ленинградская 6	14	152	12,5	4	7	152	4,3	7,5	СБ
$\bar{X}$	13,9	229,2	17,6	3,8	10,6	201,0	4,2	8,0	–
R	–	–	–	–	–	–	–	7,12	–
Sx = R x Ктаб.	–	–	–	–	–	–	–	2,05	–
2/3 Sx	–	–	–	–	–	–	–	1,37	–
$\bar{X}$ – 2/3 Sx	–	–	–	–	–	–	–	6,63	–
$\bar{X}$ + –2/3 Sx	–	–	–	–	–	–	–	9,37	–

Примечание. Π_1 – количество потомков за первый день репродукции; Π_5 – количество потомков за первые 5 дней репродукции; Π_{14} – количество потомков за первые 14 дней репродукции; ЛЗК – личинки с зачатками крыльев; ИБ – индекс благоприятности; R – размах варьирования ИБ; Б – благоприятный; СБ – среднеблагоприятный; МБ – малоблагоприятный для развития тлей; СтБ – степень благоприятности сорта.

Усредненные по всем сортам темпы воспроизводства (Π_{14}) были значительно выше у эмигрантов клон 14 ($t_{14} = 3,9$, $p = 0,000$) и клонов S ($F_s = 8,8$, $p = 0,000$) и 85 ($F_{85} = 7,9$, $p = 0,000$), чем у бескрылых вивипар (табл. 2–4). В целом по воспроизводству эмигрантов (Π_{14}) клон S проявил преимущество по сравнению с эмигрантами клонов 14 ($F_{14} = 17,8$, $p = 0,000$) и 85 ($F_{85} = 3,4$, $p = 0,03$), а клон 14 – по сравнению с клоном 85 ($F = 5,3$, $p = 0,003$). По воспроизводству бескрылых вивипар (Π_{14}) клон S также проявил преимущество перед клоном 14 ($F'_{14} = 2,98$, $p = 0,05$) и клоном 85 ($F'_{85} = 3,03$, $p = 0,05$), а клоны 14 и 85 существенно не различались. На некоторых образцах бескрылые вивипары клон 85 развивались более успешно,

чем эмигранты, возможно, вследствие адаптации к сортам.

Не обнаружено достоверных корреляций по показателям численности между эмигрантами и между бескрылыми вивипарами различных клонов. Слабая и мало достоверная связь найдена лишь между клонами S и 14 по показателю Π_{14} у бескрылых вивипар (табл. 5).

В результате анализа динамики репродукции морф не обнаружено корреляции между усредненными показателями Π_1 у эмигрантов и Π_1 у бескрылых вивипар в каждом клоне (табл. 2–4). В этом случае можно предположить различное влияние сорта на воспроизводство созревших на черемухе эмбрионов эмигрантов при смене хозяина и эмбрионов бес-

крылых самок, питавшихся только на сортах пшеницы. Параметры показателя P_{14} у эмигрантов и бескрылых летних вивипар в каждом клоне положительно коррелировали (табл. 5), то есть морфы клона однонаправленно, хотя и дифференцированно, реагировали на комплекс изучавшихся сортов. У обеих морф наиболее низкая численность (P_{14}) колоний выявлена только у клона 85 на сорте Алтайская 110 (табл. 4). Существует вероятность, что клон может быть элиминирован из популяции тлей при питании на этом сорте (табл. 4). Параметры

за 5 и 14 дней репродукции у бескрылых летних вивипар также положительно коррелировали у каждого из клонов (табл. 5). Выявленные корреляции можно объяснить относительным однообразием в комплексе изучавшихся сортов и более или менее сходным темпом репродукции тлей в ряде поколений. В случае воспитания клонов *R. padi* на различных видах семейства Осоковых (Cyperaceae) и семейства Ситниковых (Juncaceae) такой корреляции не отмечалось (Vereschagina et al., 2017).

Таблица 5. Результаты корреляционного анализа численности и состава потомства эмигрантов и бескрылых вивипар при различной длительности репродукции в клонах *Rhopalosiphum padi* (L.) по итоговой оценке на всех сортах
Table 5. Results of the correlation analysis of the abundance and composition of the offspring of emigrants and wingless vivipares at different durations of reproduction in clones of *Rhopalosiphum padi* (L.) according to the final estimation of all varieties

Факторы		Уравнение регрессии	n	r	r ²	p
Клон S						
эмигранты, P_{14}	бескрылые вивипары, P_{14}	$300,3047+2,035*x$	15	0,6848	0,4689	0,0049
бескрылые вивипары, P_5	бескрылые вивипары, P_{14}	$-29,3211+16,2148*x$	15	0,7926	0,6282	0,0004
Клон 14						
эмигранты, P_{14}	бескрылые вивипары, P_{14}	$40,1457+0,5131*x$	15	0,6230	0,3882	0,0131
бескрылые вивипары, P_5	бескрылые вивипары, P_{14}	$64,9597+6,9182*x$	15	0,6387	0,4080	0,0104
бескрылые вивипары, P_{14}	бескрылые вивипары (крылатые+личинки с зачатками крыльев)	$-10,2625+0,1383*x$	15	0,5560	0,3091	0,0314
Клон 85						
эмигранты, P_{14}	бескрылые вивипары, P_{14}	$154,6983+0,202*x$	15	0,5675	0,3221	0,0273
бескрылые вивипары, P_5	бескрылые вивипары, P_{14}	$115,5066+7,5882*x$	15	0,7553	0,5704	0,0011
Бескрылые вивипары, P_{14}						
клон S	клон 14	$119,2595+0,2696*x$	15	0,4605	0,2121	0,0841
Индекс благоприятности сортов пшеницы (ИБ)						
вегетационные условия	полевые условия	$-2,3129+1,2889*x$	15	0,5308	0,2817	0,0418

Как правило, тли начинают быстрее расселяться на менее благоприятных сортах, так как они провоцируют крылообразование в потомстве. На неустойчивых сортах активизация расселения начинается позже, когда повышается плотность колоний тлей. На примере всех клонов выявлены различия в скорости расселения морф в зависимости от сорта пшеницы (табл. 2–4). В потомстве бескрылых вивипар не оказалось расселяющихся особей у клона 14 на сорте Алтайский простор и у клона S на сорте Воевода. Несмотря на значимость влияния «эффекта группы» на повышение количества крылатых особей в колониях (Hu et al., 2019), достоверная положительная корреляция между численностью потомства и количеством расселяющихся особей была выявлена лишь у бескрылых вивипар клона 14 ($r = 0,556$; $r^2 = 0,309$; $p = 0,0314$). Полученные результаты позволяют предполагать, что на формирование крылатого потомства в большей степени влияли особенности сортов, не связанные с нарастанием численности тлей. Таким образом, при существенном изменении условий питания первой происходит дестабилизация в фенотипической

изменчивости морф при сохранении генетического разнообразия клонов.

В вегетационных условиях были выявлены фенотипические различия в развитии клонов (по сумме морф) *R. padi* на различных сортах пшеницы. Например, выявлено, что для клона 14 оказались менее благоприятными 5, для клона S – 4, для клона 85 – 5 сортов (табл. 2–4). ИБ сортов между клонами достоверно не коррелировал, что свидетельствует о дифференцированном взаимодействии клонов с сортами. Практически у всех сортов оказались особенности, в различной степени подавляющие развитие тех или иных клонов и способных модифицировать состояние популяции (табл. 2–5). Лишь сорт Алтайский простор проявил себя благоприятным для развития всех клонов.

В период полевых работ благоприятность сортов растений оценивали на основании учетов численности потомства всех клонов в популяции (табл. 6).

Согласно окончательной оценке среди исследуемых сортов пшеницы выделены 6 менее благоприятных для развития тлей (табл. 6). Выделенные менее благоприятные сорта от-

личались различными сроками созревания и морфологическими характеристиками, а также по устойчивости к болезням (Лепехов и др.,

2019; Тырышкин и др., 2019). Можно предполагать, что дифференциация сортов связана с антибиозом.

Таблица 6. Вегетационная и полевая оценка благоприятности образцов яровой мягкой пшеницы для питания *Rhopalosiphum padi* (L.)
Table 6. Vegetation and field estimation of the favorableness of spring common wheat for nutrition of *Rhopalosiphum padi* (L.)

Сорт пшеницы	Вегетационные условия: средний ИБ для всех клонов		Полевые условия			Вегетационные + полевые условия	
	ИБ	СтБ	тлей/стебель	ИБ	СтБ	ИБ	СтБ
Алтайская 110	9,75	Б	12,2	9	СБ	9,38	СБ
Алтайский простор	11,09	Б	15,1	12	Б	11,55	Б
Лютесценс 101	11,17	Б	12,2	9	СБ	10,09	Б
Тасос	8,33	СБ	19,3	13	Б	10,67	Б
Мерцана	8,67	СБ	7,3	3,5	МБ	6,09	МБ
Фаворит	7,79	СБ	12,5	11	Б	9,40	СБ
Экада 113	5,42	МБ	6,1	2	МБ	3,71	МБ
Лавруша	7,58	СБ	11,4	7	СБ	7,29	СБ
Ольга	6,46	МБ	5,7	1	МБ	3,73	МБ
Дарья	7,04	СБ	7,3	3,5	МБ	5,27	МБ
Тризо	6,21	МБ	11,2	6	СБ	6,10	МБ
Тулайковская 108	6,17	МБ	12,2	9	СБ	7,59	СБ
Воевода	10,26	Б	22,3	14	Б	12,13	Б
Дельфи 400	6,75	МБ	8,6	5	МБ	5,88	МБ
Ленинградская 6	7,33	СБ	23,0	15	Б	11,17	Б
$\bar{X}$	8,0	–	12,4	8,0	–	8,0	–
R	5,75	–	–	14	–	8,32	–
$Sx = R \times K_{таб.}$	1,66	–	–	4,0	–	2,4	–
2/3 Sx	1,1	–	–	2,7	–	1,6	–
$\bar{X} - 2/3 Sx$	6,9	–	–	5,3	–	6,4	–
$\bar{X} + -2/3 Sx$	9,1	–	–	10,7	–	9,6	–

Примечание. P_1 – количество потомков за первый день репродукции; P_5 – количество потомков за первые 5 дней репродукции; P_{14} – количество потомков за первые 14 дней репродукции; ЛЗК – личинки с зачатками крыльев; ИБ – индекс благоприятности; R – размах варьирования ИБ; Б – благоприятный; СБ – среднеблагоприятный; МБ – малоблагоприятный для развития тлей; СтБ – степень благоприятности сорта.

Известно, что генофонд *T. aestivum* относительно беден устойчивыми к тлям формами (Радченко, 2019). Сведения об устойчивости яровой мягкой пшеницы к *R. padi* особенно малочисленны. Однако ранее показано, что сорт Дельфи 400 обладает высоким антибиозом и антиксенозом, которые контролируются двумя генами. Но некоторые клоны тлей из дагестанской и ленинградской популяций развивались на нем успешно (Радченко, 2011; Радченко, 2019). Сорт представляет интерес для селекционеров, так как рекомендуется в качестве источника хозяйственно ценных признаков для пшеницы в Алтайском крае (Лепехов и др., 2019). Полученные материалы предполагают возможность адаптации развития популяций тлей на данном сорте.

Анализ сортов, согласно ИБ по итоговым показателям для трех клонов в вегетационных (только антибиоз) и ИБ в полевых (антиксеноз и антибиоз) условиях, позволил выявить достоверную положительную корреляцию между двумя способами оценки (табл. 5). Такая корреляция свидетельствует о сходности генетической природы этих типов устойчивости, как это

ранее указывалось в других работах, и подтверждает надежность оценки благоприятности сортов только по антибиозу. Отмечается отличие генетической природы выносливости (Радченко и др., 2007). Более позднее использование молекулярных маркеров позволило установить, что гены, связанные с антибиозом и выносливостью пшеницы к *R. padi*, контролируются различными локусами количественных признаков (quantitative trait loci – QTL) и наследуются независимо (Crespo-Herrera et al., 2014).

Выводы. Возделывание наиболее экологически безопасных сортов растений предусматривает длительную устойчивость к комплексу вредных организмов, в том числе и тлей. Успешность их селекции предполагает сочетание экологических и молекулярно-генетических методов. Мы продемонстрировали проявление фенотипической пластичности тлей на примере клонов и морф *R. padi* в условиях питания на различных сортах пшеницы. Показано дифференцированное взаимодействие клонов и морф тлей с сортами кормовых растений, которое выражалось в численности и способности насекомых к расселению.

Фенотипирование развития нескольких онтогенетических морф позволяет выявить первые признаки нарушений в диапазоне пластичности клонов тлей и может быть использовано при тестировании селекционных образцов и контроле благоприятности возделываемых сортов культур для развития этих вредителей.

Финансирование. Результаты получены в рамках выполнения государственно-

го задания Минобрнауки России, проект № 1021052806524-0-4.1.6 Фундаментальные проблемы эффективного управления динамикой численности опасных и особо опасных вредителей полевых культур в условиях выхода страны из экономического кризиса (FGEU-2022-0004).

Библиографические ссылки

1. Верещагина А. Б., Гандрабур Е. С. Изменчивость параметров развития клонов черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) в течение жизненного цикла как генотипическая адаптация данного вида // Энтомологическое обозрение. 2016. Т. 95, № 4. С. 729–747.
2. Верещагина А. Б., Верещагин Б. В. Классификация кормовых растений тлей (Homoptera, Aphididae) в связи с их выбором и освоением тлями в современных условиях трансформации биогеоценозов // Энтомологическое обозрение. 2013. Т. 92, № 2. С. 265–281.
3. Конарев, А. В. Молекулярные аспекты иммунитета растений и их коэволюции с насекомыми // Биосфера, 2017. № 9(1). С. 79–99. DOI: 10.24855/biosfera.v9i1.325.
4. Лепехов С. Б., Воротынцева М. В., Еreshchenko Д. В. Исходный материал для селекции яровой мягкой пшеницы в условиях Алтайского края // Вестник Алтайского государственного аграрного университета. 2019. № 7(177). С. 10–15.
5. Радченко Е. Е. Устойчивость пшеницы к злаковым тлям // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. СПб.: ВИР, 2011. Т. 168. С. 3–39.
6. Радченко Е. Е. Устойчивость картофеля к тлям // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2017. Т. 21, № 1. С. 74–82. DOI: 10.18699/VJ17.225.
7. Радченко Е. Е. Устойчивость культивируемых злаков к тлям // Аграрная наука. 2019. № 2. С. 135–138. DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-2-135-138.
8. Радченко Е. Е., Берим М. Н., Зубов А. А. Генетический контроль различных типов устойчивости зерновых культур к тлям (Homoptera, Aphididae) // Энтомологическое обозрение. 2007. Т. 86, № 2. С. 247–258.
9. Тырышкин Л. Г., Волкова Г. В., Коломиец Т. М., Брыкова А. Н., Зуев Е. В. Эффективная устойчивость к листовой ржавчине образцов яровой мягкой пшеницы поступлений из коллекции ВИР // Vavilovia. 2019. Т. 2, № 2. С. 35–43. DOI: 10.30901/2658-3860-2019-2-35-43.
10. Чекмарева Л. И., Денисов Е. П., Лихацкая С. Г., Лихацкий Д. М., Полетаев И. С., Лобачев Ю. В. Влияние энтомофагов на динамику численности и вредоносность злаковой тли при различной обработке почвы // Аграрный научный журнал. 2019. № 4. С. 48–53.
11. Crespo-Herrera L.A., Akhunov E., Garkava-Gustavsson L., Jordan K. W., Smith C. M., Singh R.P., Ahman I. Mapping resistance to the bird cherry-oat aphid and the greenbug in wheat using sequence-based genotyping // Theoretical Applied Genetics. 2014. Article number 127. P. 1963–1973. DOI: 10.1007/s00122-014-2352-5.
12. Loxdale H., Balog A., Biron D. Aphids in focus: unravelling their complex ecology and evolution using genetic and molecular approaches // Biological Journal of the Linnean Society, Linnean Society of London. 2020. № 129 (3). P. 507–531. DOI: 10.1093/biolinnean/blz194.
13. Hu L., Gui W., Chen B., Chen L. Transcriptome profiling of maternal stress-induced wing dimorphism in pea aphids. Ecological and Evolution. 2019. № 9(20). P. 11848–11862. DOI: 10.1002/ece3.5692.
14. Simon J.-Ch., Peccoud J. Rapid evolution of aphid pests in agricultural environments // Current Opinion in Insect Science. 2018. № 26. P. 17–24. DOI: 10.1016/j.cois.2017.12.009.
15. Vereshchagina A.B., Gandrabur E.S., Efimov P.G. Development of the Bird Cherry-Oat Aphid *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus) (Homoptera: Aphididae) Feeding on Unfamiliar Host Plants of the Families Cyperaceae and Juncaceae // Pest Management Science. 2017. № 19(4). P. 1094–1103.

References

1. Vereshchagina A. B., Gandrabur E. S. Izmenchivost' parametrov razvitiya klonov cheremukhovo-zlakovoi tli *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) v techenie zhiznennogo tsikla kak genotipicheskaya adaptatsiya dannogo vida [Variability of developmental parameters of clones of the bird cherry aphid *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) during the life cycle as a genotypic adaptation of this species] // Entomologicheskoe obozrenie. 2016. T. 95, № 4. S. 729–747.
2. Vereshchagina A. B., Vereshchagin B. V. Klassifikatsiya kormovykh rastenii tlei (Homoptera, Aphididae) v svyazi s ikh vyborom i osvoeniem tlyami v sovremennykh usloviyakh transformatsii biogeotsenozov [Classification of feed plants for aphids (Homoptera, Aphididae) in connection with their selection and development by aphids under modern conditions of biogeocenoses' transformation] // Entomologicheskoe obozrenie. 2013. T. 92, № 2. S. 265–281.
3. Konarev, A. V. Molekulyarnye aspekty immuniteta rastenii i ikh koevolutsii s nasekomymi [Molecular aspects of plant immunity and their coevolution with insects] // Biosfera, 2017. № 9(1). S. 79–99. DOI: 10.24855/biosfera.v9i1.325.
4. Lepekhov S. B., Vorotyntseva M. V., Ereshchenko D. V. Iskhodnyi material dlya seleksii yarovoi myagkoi pshenitsy v usloviyakh Altaiskogo kraia [Initial material for spring common wheat breeding in the conditions of the Altay Territory] // Vestnik Altaiskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo universiteta, 2019. № 7(177). S. 10–15.

5. Radchenko E. E. Ustoichivost' pshenitsy k zlakovym tlyam [Wheat resistance to cereal aphids] // Trudy po prikladnoi botanike, genetike i selektsii. SPb.: VIR, 2011. T. 168. S. 3–39.
6. Radchenko E. E. Ustoichivost' kartofelya k tlyam [Potato resistance to aphids] // Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii. 2017. T. 21, № 1. S. 74–82. DOI: 10.18699/VJ17.225.
7. Radchenko E. E. Ustoichivost' kul'tiviruemykh zlakov k tlyam [Cultivated cereals' resistance to aphids] // Agrarnaya nauka. 2019. № 2. S. 135–138. DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-2-135-138.
8. Radchenko E. E., Berim M. N., Zubov A. A. Geneticheskii kontrol' razlichnykh tipov ustoichivosti zernovykh kul'tur k tlyam (Homoptera, Aphididae) [Genetic control of various types of resistance of grain crops to aphids (Homoptera, Aphididae)] // Entomologicheskoe obozrenie. 2007. T. 86, № 2. S. 247–258.
9. Tyryshkin L. G., Volkova G. V., Kolomiets T. M., Brykova A. N., Zuev E. V. Effektivnaya ustoichivost' k listovoi rzhavchine obraztsov yarovoi myagkoi pshenitsy noveishikh postuplenii iz kollektsii VIR [Effective resistance to leaf rust of spring common wheat samples of the latest species from the VIR collection] // Vavilovia. 2019. T. 2, № 2. S. 35–43. DOI: 10.30901/2658-3860-2019-2-35-43.
10. Chekmareva L. I., Denisov E. P., Likhatskaya S. G., Likhatskii D. M., Poletaev I. S., Lobachev Yu. V. Vliyaniye entomofagov na dinamiku chislennosti i vredonosnost' zlakovoi tli pri razlichnoi obrabotke pochvy [Influence of entomophages on the population dynamics and harmfulness of cereal aphids under different tillage] // Agrarnyi nauchnyi zhurnal. 2019. № 4. S. 48–53.
11. Crespo-Herrera L.A., Akhunov E., Garkava-Gustavsson L., Jordan K. W., Smith C. M., Singh R.P., Ahman I. Mapping resistance to the bird cherry-oat aphid and the greenbug in wheat using sequence-based genotyping // Theoretical Applied Genetics. 2014. Article number 127. P. 1963–1973. DOI: 10.1007/s00122-014-2352-5.
12. Loxdale H., Balog A., Biron D. Aphids in focus: unravelling their complex ecology and evolution using genetic and molecular approaches // Biological Journal of the Linnean Society, Linnean Society of London. 2020. № 129 (3). P. 507–531. DOI: 10.1093/biolinnean/blz194.
13. Hu L., Gui W., Chen B., Chen L. Transcriptome profiling of maternal stress-induced wing dimorphism in pea aphids. Ecological and Evolution. 2019. № 9(20). P. 11848–11862. DOI: 10.1002/ece3.5692.
14. Simon J.-Ch., Peccoud J. Rapid evolution of aphid pests in agricultural environments // Current Opinion in Insect Science. 2018. № 26. P. 17–24. DOI: 10.1016/j.cois.2017.12.009.
15. Vereschagina A.B., Gandrabur E.S., Efimov P.G. Development of the Bird Cherry-Oat Aphid *Rhopalosiphum padi* (Linnaeus) (Homoptera: Aphididae) Feeding on Unfamiliar Host Plants of the Families Cyperaceae and Juncaceae // Pest Management Science. 2017. № 19(4). P. 1094–1103.

Поступила: 09.03.23; доработана после рецензирования: 03.04.23; принята к публикации: 04.04.23.

Критерии авторства. Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторский вклад. Верещагина А. Б., Гандрабур Е. С. – концептуализация исследования, подготовка опыта, выполнение лабораторных опытов и сбор данных, анализ данных и их интерпретация, подготовка рукописи.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.