

УДК 632.752.2.07

СОВЕРШЕНСТВОВАНИЕ МЕТОДА ОЦЕНКИ УСТОЙЧИВОСТИ ЗЛАКОВ К ЗЛАКОВЫМ ТЛЯМ (ЛАБОРАТОРНЫЕ ОПЫТЫ С *RHOPALOSIPHUM PADI* L. НА ПШЕНИЦЕ)

С. П. БЕЛОШАПКИН

(Лаборатория защиты растений)

Поиск доноров генов устойчивости и селекция сельскохозяйственных культур на устойчивость к вредителям определяют необходимость разработки надежных методов оценки устойчивости сортов к фитофагам как в полевых, так и в лабораторных условиях. В настоящее время этот признак оценивается по степени пригодности растений для питания вредителей (устойчивость типа антибиоз). Антибиотическое действие растения на фитофага устанавливают по выживанию личинок и взрослых особей или по плодовитости вредителя. Оба эти параметра не всегда дают точную оценку устойчивости, так как первый справедлив в основном для значительно различающихся по устойчивости сортов, а второй изменяется в широких пределах и в большой степени зависит от факторов окружающей среды [17]. Многие исследователи при оценке устойчивости злаков к злаковым тлям культивируют их на восприимчивом сорте, затем пересаживают на испытываемый сорт имаго [12, 17] или личинок тлей [14, 16, 17, 20, 21] и по продолжительности личиночной стадии [19], выживаемости [21] и плодовитости за 3—10 дней [9, 12, 13, 15, 18, 19, 20] дают оценку степени устойчивости испытываемого сорта к злаковым тлям. При этом, как правило, не учитываются возможное влияние предшествующего кормового растения на изучаемые фенотипические признаки тлей и время, необходимое для адаптации к новому растению [4].

Массу и размеры тела тли редко рассматривают в качестве критерия антибиотического влияния растений на тлей, и хотя некоторые авторы [10, 11, 14] указывают на положительную связь между этими параметрами и плодовитостью имаго, они не придают им решающего значения при оценке устойчивости злаковых культур в лабораторных условиях.

В настоящей работе сделана попытка выявить из наиболее часто применяемых и доступных критериев критерий, наиболее полно отражающий степень антибиотического действия растений на биологические характеристики тлей, а также показать принципиальную возможность влияния предшествующего кормового растения на биологические параметры тлей.

Материалы и методы

Работу проводили в теплице при 16-часовом световом дне и переменной температуре. Летом последняя колебалась от 17 до 32°, зимой — от 9 до 25°. В опытах использовали клональную культуру тлей *Rhopalosiphum padi* L. (мигрирующий в природе вид), 6 поколений которой размножались на пшенице *Triticum spelta* L. Тли питались на растениях, находящихся в фазе 1—3-го листа. В фазе проростков растения высаживали в стеклянные пробирки длиной 18 и диаметром 2 см на торфо-песчаную смесь (1:1). Пробирки закрывали ватными пробками. Нимфы *R. padi* первого — второго возраста перемещали с

Tr. spelta L. (средневосприимчивый вид) на *Tr. polonicum* L., *Tr. dicoccum* Schübl. (восприимчивые), *Tr. timopheevi* Zhuk. (среднеустойчивый) и на *Tr. monococcum* L. (устойчивый). На *Tr. carthlicum* Nevski (восприимчивый вид) тлю пересадили после питания в течение четырех поколений на *Td. dicoccum*. На каждое растение помещали по 2—3 нимфы. После достижения нимфами репродуктивного состояния измеряли длину тела бескрылых самок (от основания усиков до основания хвостика) под бинокуляром с помощью окуляр-микрометра (увеличение 8×2). После этого на каждом растении оставляли по одной бескрылой самке. Пробирки просматривали через день. Отродившихся нимф удаляли из пробирок мягкой кисточкой. Для поддержания культуры тлей через 10—15 дней после начала репродукции от каждой самки брали нимф первого возраста и пересаживали на новое растение того же вида.

Математическая обработка полученных данных проводилась по *t* критерию Стьюдента [2]. Число повторностей в варианте варьировало от 6 до 60. В большинстве вариантов оно равнялось 15—20.

Результаты

В качестве критериев оценки устойчивости пшеницы к *R. padi* использовали продолжительность репродуктивного периода тли, суммарную плодовитость самок за репродуктивный период, плодовитость за первые 5 дней репродуктивного периода и длину тела бескрылых самок. Смертность нимф в опыте была низкой при питании на всех испытываемых видах пшеницы.

Отношение между суммарной плодовитостью бескрылых самок за первые 15 дней репродуктивного периода и числом дней репродуктивного периода описывается уравнением линейной регрессии $y_x = a + bx$. При питании на *Tr. polonicum* уравнение принимает вид $y_x = 2,62 + 4,66x$, на *Tr. carthlicum* $y_x = 3,27 + 4,34x$, на *Tr. spelta* $y_x = 1,87 + 3,04x$, на *Tr. monococcum* $y_x = 2,5 + 2,15x$, где x — число дней ($0 < x \leq 15$), y — суммарная плодовитость самки за x дней. При попарном сравнении коэффициентов линейной регрессии b [2] существенные на 0,1 % уровне значимости различия наблюдались между *Tr. monococcum* и *Tr. polonicum* и между *Tr. monococcum* и *Tr. carthlicum*.

Т а б л и ц а 1

Средний репродуктивный период (сут) бескрылых самок *R. padi* L. на различных по устойчивости видах пшеницы

Поколение	<i>Tr. carthlicum</i>	<i>Tr. polonicum</i>	<i>Tr. dicoccum</i>	<i>Tr. spelta</i>	<i>Tr. timopheevi</i>	<i>Tr. monococcum</i>	Существенность различий
1		16a	24a	18a	21a	21a	
2		13a	22b	22b	19b	22b	×
3		21a	22a	25a	25a	26a	
4		17a		19a		17a	
5		15a		25b		20b	×
6	27a	26a		28a		28a	
7	23a	23a		29b		29b	×
8	29a	26a		30a		29a	
9	28a	28a		30a		26a	
10	26a	24a		28a		27a	
11	23ab	21a		27c		25bc	×

П р и м е ч а н и я. 1. Здесь и в последующих таблицах одинаковые буквы обозначают несущественность различий по *t* критерию Стьюдента (по горизонтали). 2. × — различия существенны на 5 %, ×× — на 1 %, ××× — на 0,1 % уровнях значимости.

Средняя плодовитость бескрылых самок *R. padi* L. за репродуктивный период на различных по устойчивости видах пшеницы

Поколение	<i>Tr. carthlicum</i>	<i>Tr. polonicum</i>	<i>Tr. dicocum</i>	<i>Tr. spelta</i>	<i>Tr. timopheevi</i>	<i>Tr. monosocum</i>	Существенность различий
1		65a	62a	50a	52a	49a	
2		70a	67ab	60b	51c	47c	×
3		69a	65ab	58b	48c	45c	×
4		62a		59a		34b	×
5		74a		72a		48b	×
6	71a	72ab		69ab		62b	×
7	66b	75a		72ab		54c	×
8	77a	75a		65b		61b	×
9	75a	73a		65b		44c	×
10	70a	71a		60b		46c	×
11	76a	75a		66b		46c	×

Среди изучаемых признаков больше всего варьировала продолжительность репродуктивного периода. Средний коэффициент вариации этого признака V_{cp} равнялся 25,1 % при $x_{min}=10$ %, $x_{max}=45,6$ %; V_{cp} суммарной плодовитости 21 % при $x_{min}=5,7$ %, $x_{max}=47,7$ %; суммарной плодовитости за 5 дней репродуктивного периода 21,9 % при $x_{min}=11,9$ %, $x_{max}=34,3$ %. Самый низкий V_{cp} был у средней длины тела самок — 9,03 % при $x_{min}=5$ %, $x_{max}=16,9$ %.

Существенные различия между средними значениями репродуктивного периода *R. padi* при питании на различных по устойчивости видах пшеницы наблюдались во 2, 5, 7 и 11-м поколениях после пересадки с *Tr. spelta* (табл. 1). В этих поколениях репродуктивный период самок при питании на *Tr. polonicum* был значительно меньше, чем при питании на других видах пшеницы. В остальных поколениях существенных различий не наблюдалось, хотя и прослеживалась некоторая тенденция к уменьшению его на *Tr. polonicum* и к увеличению на *Tr. spelta*.

Суммарная плодовитость самок *R. padi* за репродуктивный период в 1-м поколении после пересадки с *Tr. spelta* существенно не изменялась (табл. 2). При сравнении суммарной плодовитости во 2-м поколении видны статистически значимые различия, которые сохраняются и в 3-м поколении. Но если во 2-м и 3-м поколениях между суммарной плодовитостью тлей за репродуктивный период на *Tr. polonicum* и *Tr. spelta* наблюдались значимые различия, то в 4—7-м поколениях их не было. В 8—11-м поколениях они появляются вновь. При питании на *Tr. monosocum* суммарная плодовитость практически всегда была существенно ниже плодовитости на *Tr. polonicum*, за исключением 1-го и 6-го поколений, и ниже плодовитости на *Tr. spelta*, за исключением 1, 6 и 8-го поколений, в которых значимых различий не наблюдалось. При питании на восприимчивых видах *Tr. polonicum* (6-е поколение после пересадки с *Tr. spelta*) и *Tr. carthlicum* (2-е поколение после пересадки с *Tr. dicocum*) отмечались статистически достоверные различия. В последующих поколениях их не было.

Средняя плодовитость тлей за 5 первых дней репродуктивного периода при питании на различных по устойчивости видах пшеницы была неодинаковой. Уже в 1-м поколении наблюдались существенные различия по этому показателю (табл. 3). Но если в 1-м и 2-м поколениях в варианте с *Tr. polonicum* плодовитость отличалась от таковой на *Tr. dicocum*, то в 3-м поколении различия были несущественными. В 1-м поколении после пересадки на *Tr. spelta* данный показатель оказался существенно выше, чем после пересадки на *Tr. timopheevi*, и практически не отличался от варианта с *Tr. dicocum*. Но во 2-м и

Таблица 3

Средняя плодовитость бескрылых самок *R. padi* L. за первые 5 дней репродуктивного периода на различных по устойчивости видах пшеницы

Поколение	<i>Tr. carthli- cum</i>	<i>Tr. poloni- cum</i>	<i>Tr. dicocsum</i>	<i>Tr. spelta</i>	<i>Tr. timophe- evi</i>	<i>Tr. monocos- cum</i>	Сущест- вен- ность разли- чий
1		26a	19b	18b	14c	17bc	××
2		39a	28b	25c	24c	20d	×
3		23a	21a	19b	16b	14c	×
4		28a		24a		16b	××
5		32a		34ab		21b	×
6	27a	30a		27a		22b	××
7	25a	24a		21a		18b	×
8	24a	25a		21b		16c	×
9	25a	24a		18b		13c	××
10	25a	25a		17b		14c	××
11	32a	35a		27b		17c	××

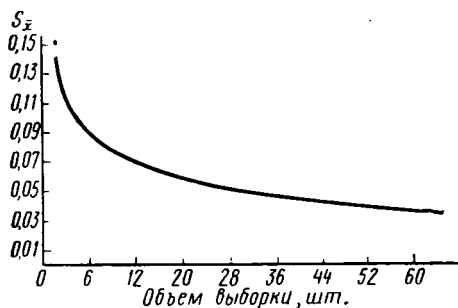
Таблица 4

Средняя длина тела бескрылых самок *R. padi* L. (мм) при питании на различных по устойчивости видах пшеницы

Поколение	<i>Tr. carthli- cum</i>	<i>Tr. poloni- cum</i>	<i>Tr. dicocsum</i>	<i>Tr. spelta</i>	<i>Tr. timophe- evi</i>	<i>Tr. monocos- cum</i>	Сущест- вен- ность разли- чий
1		3,6a	3,2b	3,2b	2,8c	2,8c	×
2		4,0a	3,4b	3,4bc	3,3bc	3,2c	×
3		3,8a	3,6b	3,4c	3,3c	3,0d	×
4		3,8a		3,5b		3,0c	×
5		3,8a		3,3b		2,8c	×
6	3,4b	3,7a		3,5b		3,0c	×
7	3,6b	3,8a		3,4b		3,2c	××
8	3,4a	3,2ab		3,1b		2,9c	×××
9	3,5a	3,4a		3,2b		3,0c	×××
10	3,6a	3,5a		3,2b		2,7c	×××
11	3,8a	3,8a		3,3b		2,9c	×××
12	3,6a	3,7a		3,3b		2,8c	×××

3-м поколениях плодовитость на *Tr. spelta* была существенно ниже, чем на *Tr. dicocsum*, и существенно не отличалась от плодовитости на *Tr. timopheevi*. При питании на *Tr. monocossum* она оказалась значительно ниже, чем при питании на *Tr. polonicum*, *Tr. carthlicum*, *Tr. dicocsum* и *Tr. spelta*, за исключением 1-го и 5-го поколений, в которых плодовитость за 5 дней на *Tr. monocossum* существенно не отличалась от плодовитости на *Tr. spelta*. При питании на *Tr. spelta* этот показатель был достоверно ниже, чем на *Tr. polonicum*, в 1—3-м и в 9—11-м поколениях. В 4—8-м поколениях существенных различий при питании на *Tr. polonicum* и *Tr. spelta* не наблюдалось.

Различия между вариантами по средней длине тела самок так же, как по суммарной плодовитости за 5 дней репродуктивного периода, проявлялись уже в 1-м поколении (табл. 4). Средняя длина тела самок, питавшихся на *Tr. polonicum*, на протяжении всего опыта была существенно больше, чем у самок, питавшихся на *Tr. spelta* и *Tr. monocossum*. В 8-м поколении на *Tr. polonicum* она почти не отличалась от варианта с *Tr. spelta*. При питании на *Tr. spelta* во всех поколениях, за исключением 2-го, длина тела самок была существенно больше, чем у самок, питавшихся на *Tr. monocossum*. В 1-м и 2-м поколениях после пересадки достоверные различия по этому показателю меж-



Зависимость ошибки средней длины тела бескрылых самок от объема выборки.

тании на *Tg. timorheevi* длина тела бескрылых самок *R. padi* L. была такой же, как на *Tg. spelta*, и существенно больше длины тела самок при питании на *Tg. топососсум*. Существенные различия между вариантами *Tg. polonicum* и *Tg. carthlicum*, наблюдавшиеся во 2-м и 3-м поколениях после пересадки тлей с *Tg. dicossium* на *Tg. carthlicum* (для *Tg. polonicum* — соответственно 6-е и 7-е поколения после пересадки с *Tg. spelta*), в последующих поколениях исчезали.

Корреляционный анализ показал сильную положительную связь между средней длиной тела бескрылых самок *R. padi* и их суммарной плодovitостью за первые 5 дней репродуктивного периода ($r_{xy} = 0,934$ при $s_r = \pm 0,071$) и между длиной тела и суммарной плодovitостью ($r_{xy} = 0,883$ при $s_r = \pm 0,095$). Между длиной тела и репродуктивным периодом наблюдалась слабая отрицательная корреляция ($r_{xy} = -0,567$ при $s_r = \pm 0,164$).

Установлена зависимость ошибки средней длины тела самок от объема выборки. Связь между переменными описывается уравнением $y = ax^b$. На основе эмпирических данных выведено уравнение $y = 0,1876 \cdot x^{-0,369}$, где y — ошибка, x — объем выборки ($6 \leq x \leq 68$). Теоретически рассчитанные ошибки средней длины тела s_x хорошо согласуются с эмпирическими. Сравнение теоретических и эмпирических значений по критерию χ^2 не дало существенных различий.

Теоретическая кривая зависимости ошибки средней s_x от объема выборки представлена на рисунке. Увеличение объема выборки начиная с 20—25 особей слабо влияет на ошибку средней длины тела самок.

Обсуждение

Питание насекомых в течение длительного времени на устойчивом виде или сорте растения приводит к уменьшению размеров тела, массы и некоторых других параметров. Это обусловлено пищевой адаптацией к стойкому нарушению обменных процессов, причиной которого является присутствие в растении физиологически активных веществ [1]. Иная картина наблюдается в случае питания на восприимчивом сорте (виде). В данном случае происходит адаптация к благоприятным условиям питания и соответственная «оптимизация фенотипа» [7]. Смена насекомым кормового растения вызывает изменение фенотипических признаков, присущих насекомому на исходном растении, позволяющее адаптироваться к новому кормовому растению. Но фенотипические признаки, присущие насекомому на исходном кормовом растении, исчезают не сразу, а в течение нескольких поколений [3—5].

Влияние предшествующего кормового растения на оценку устойчивости сельскохозяйственных культур к фитофагам практически не учитывается [8], что приводит к неправильной оценке степени антибиотического влияния растения на фитофага. Как видно из представленного выше материала, на смену кормового растения наиболее существенно из рассматриваемых биологических характеристик реагирует

ду вариантами с *Tg. spelta* и *Tg. dicossium* не обнаружены, но в 3-м поколении самки, питавшиеся на *Tg. dicossium*, значительно превосходили самок, питавшихся на *Tg. spelta*. Средняя длина тела самок тли при питании на *Tg. timorheevi* в 1-м поколении была существенно меньше, чем у самок на *Tg. spelta*, и не отличалась от средней длины тела самок на *Tg. топососсум*, а во 2-м поколении указанные варианты достоверно не различались по этому показателю. В 3-м поколении при пи-

средняя длина тела бескрылых самок *R. padi*. Стабилизация этого признака даже в случае питания на слабо различающихся по степени антибиотического влияния видов пшеницы происходит в 3-м поколении после пересадки. В отличие от суммарной плодовитости за первые 5 дней репродуктивного периода признак длины тела самок варьировал слабо. Вместе с тем он тесно коррелировал с суммарной плодовитостью и плодовитостью за первые 5 дней репродуктивного периода. Таким образом, при использовании в качестве критерия степени антибиотического влияния растения средней длины тела бескрылых самок точность оценки повышается.

Как видно из табл. 2—4, значения признаков, в частности, средней длины тела самок, меняются от поколения к поколению внутри варианта, но тем не менее при стандартных условиях проведения оценки на устойчивость и согласованности во времени соотношение учитываемого признака между вариантами остается неизменным. Следовательно, возможно и необходимо введение стандартных по степени устойчивости сортов (видов) пшеницы в опытах по оценке устойчивости пшениц к злаковым тлям. В качестве стандарта устойчивого вида можно использовать *Tg. topocossium*, в качестве восприимчивого — *Tg. polonicum*.

Предлагаемый лабораторный метод оценки устойчивости пшеницы, основанный на измерении длины тела бескрылых самок *R. padi* после их питания на испытываемом сорте (виде) на протяжении трех поколений, по нашим предварительным данным, можно применять и для оценки на устойчивость пшеницы к большой злаковой тле *Sitobion avenae* F. и розанно-злаковой тле *Metopolophium dirhodum* Walk. в лабораторных условиях.

Выводы

1. При изучении степени антибиотического влияния растений на тлей в лабораторных условиях следует учитывать влияние предшествующего кормового растения на тлю и время, необходимое для адаптации их к новому кормовому растению.

2. Для точной оценки степени устойчивости пшеницы к *R. padi* и устранения влияния предшествующего кормового растения необходимо культивировать тлей на испытываемом растении не менее трех поколений.

3. Оценка степени устойчивости пшеницы к *R. padi* в лабораторных условиях можно проводить на основании измерения длины тела бескрылых самок, так как между плодовитостью и средней длиной их тела существует высокая положительная корреляция.

4. Количество повторностей в подобных опытах должно быть не менее 20—25.

ЛИТЕРАТУРА

1. Вилкова Н. А. Некоторые патологофизиологические аспекты влияния устойчивых сортов на вредителей. — В кн.: VI Всесоюз. совещ. по иммунитету с.-х. раст. к вредителям и болезням. Тез. докл. ВСГИ. Одесса, 1975, с. 15—16. — 2. Глотов Н. В., Животовский Л. А., Хованов Н. В., Хромов-Борисов Н. Н. Биометрия. Л.: Изд-во ЛГУ, 1982. — 3. Самохвалова Г. В. Получение направленных наследственных изменений у тлей при перемене кормовых растений. — Зоолог. журн., 1954, т. 33, № 5, с. 1032—1040. — 4. Смирнов Е. С., Келейникова С. И. Изменения жизнеспособности и наследование приобретенных признаков у *Neomyzus circumflercus* Bucht. — Зоолог. журн., 1950, т. 29, вып. 1,

с. 52—68. — 5. Смирнов Е. С., Самохвалова Г. В. Изменение наследственности и жизнеспособности тлей при смене кормовых растений. — Агробиология, 1955, № 2, с. 61—77. — 6. Шапошников Г. Х. Специфичность и возникновение адаптаций к новым хозяевам у тлей (Homoptera, Aphidoidea) в процессе естественного отбора. — Энтомолог. обозрение, 1961, т. 40, № 4, с. 739—762. — 7. Шварц С. С. Принцип оптимального фенотипа. — Журн. общ. биол., 1968, т. 29, № 1, с. 12—24. — 8. Arablaza J. H., Robinson A. G. — Entomologia experimentalis et applicata, 1967, vol. 10, p. 358—362. — 9. Belvett V. B., Sun R. L., Robinson A. L. — Can. J. of Zoology, 1965, vol. 43, p. 619—622. — 10. Bro-

- del C. F., Schaefer L. A. — *J. of Economic Entomology*, 1980, vol. 73, N 5, p. 647—650. — 11. Dewar A. M. — *An. of Applied Biology*, 1977, vol. 87, N 2, p. 183—190. — 12. Hsu S. J., Robinson A. G. — *Can. J. of Plant Sci.*, 1962, vol. 42, N 2, p. 247—251. — 13. Galli A. J., Lara F. M., Barlosa J. C. — *Anais da Sociedade Entomologica do Brasil*, 1981, vol. 10, N 1, p. 61—71. — 14. Kay D. G., Wratten S. D., Stokes S. — *An. of Applied Biology*, 1981, vol. 99, N 1, p. 71—75. — 15. Lowe H. J. B. — *An. of Applied Biology*, 1980, vol. 95, p. 129—135. — 16. Lowe H. J. B. — *An. of Applied Biology*, 1981, vol. 99, p. 87—98. — 17. Markkula M., Roukka K. — *An. Agric. Fenniae*, 1970, vol. 9, N 4, p. 304—308. — 18. Markkula M., Roukka K. — *An. Agric. Fenniae*, 1972, vol. 11, N 4, p. 417—423. — 19. Sotherton N. W., Van Emden H. F. — *An. of Applied Biology*, 1982, vol. 101, p. 99—107. — 20. Starks K. J., Schuster N. J. — *Environmental Entomology*, 1976, vol. 5, N 4, p. 720—723. — 21. Teetes G. L., Schaefer C. A., Johnson J. W. — *J. of Economic Entomology*, 1974, vol. 67, N 3, p. 393—396.

Статья поступила 23 января 1984 г.

SUMMARY

Being based on comparing fertility, reproduction period and body length of bird-cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) apterous females feeding on wheat species different in resistance, the article suggests to evaluate the level of cereals' resistance to grain aphids under laboratory conditions considering *R. padi* females' average body length. Optimal number of repeatedness to evaluate resistance in 20—25 individuals. Evaluation of the level of antibiosis (resistance) is to be conducted after the aphids having fed on the plant tested not less than after three generations. Influence of the preceding host plant on estimation of cereal resistance grain aphids in found.