

Г. А. Посылаева

## ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ И СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИИ ЛЮЦЕРНОВОЙ РАСЫ ГОРОХОВОЙ ТЛИ

Гороховая тля (*Acyrtosiphon pisum* Harris) — чрезвычайно сложный в биологическом и систематическом отношении вид. Он характеризуется многочисленными формами, появляющимися в строгой последовательности в течение вегетационного сезона (самки-основательницы, бескрылые и крылатые партеногенетические самки, бескрылые или крылатые самцы и самки, полоноски, амфигонные самки), большим числом генераций (до 22), частой сменой кормовых растений, склонностью к массовым размножениям, довольно разнообразными адаптивными возможностями.

Кроме того, вид распадается на ряд специализированных рас, четко приуроченных к определенным растениям или условиям жизни (Мордвилко, 1914; Lambers, 1947; Müller, 1962, 1971, 1973; Sutherland, 1969; Таланов, 1970; Markula, Roukka, 1970; Fraser, 1972; Auclair, Srivastava, 1978). Большинство исследователей изучали расы гороховой тли при искусственном гидротермическом и световом режимах с принудительным содержанием тлей на испытываемых кормовых культурах (Auclair, 1964; Таланов, 1970; Fraser, 1972). В естественных условиях наиболее полно расовый состав гороховой тли изучен в ГДР (Müller, 1962, 1971, 1973), где в окрестностях города Ростока установлено существование 9 рас гороховой тли, каждая из которых состоит из присущего ей набора цветковых форм. Эти расы различаются между собой по биологическим и морфологическим признакам, окраске особей, а также внутриклональной изменчивостью.

В отечественной литературе сообщений об аналогичных исследованиях мы не находили, в связи с чем нами была поставлена задача: подробно изучить биологические особенности и структуру популяции гороховой тли с люцерны, ее кормовые связи и значение в естественных условиях. Исследования проводили в северо-восточной Лесостепи Украины (Харьковская обл.) в 1978—1980 гг.

В опытах участвовали 5 самок зеленой и 5 розовой формы гороховой тли, взятых с посевов люцерны. Тлей воспитывали весь вегетационный сезон изолированно, по одной на каждом растении люцерны, гороха, бобов, развивающихся в вегетационных сосудах под изоляторами. Контролем служили особи каждого испытываемого клона, размножающиеся под изоляторами на тех же кормовых растениях в колониях. Повторность опыта 5-кратная, частота учетов с апреля по ноябрь — через день.

Многолетние эксперименты убедительно свидетельствуют о четком разделении популяции гороховой тли с люцерны на зеленую и розовую формы по биологическим и экологическим признакам.

В каждой испытываемой форме наблюдаются общие явления: гибель одновозрастных личинок или превращение их в бескрылых или крылатых самок под действием температуры, влажности и качества корма.

В течение вегетационного периода развития люцерны существенно отличаются тли зеленой (68,3%) и розовой форм (77,2%) по степени выживания. Наиболее резко эти различия проявляются в июле — августе, в период неблагоприятных условий для питания тлей. Смертность личинок зеленой формы в этот период колеблется по годам от 60 до 74%. Степень выживания личинок розовой формы в течение всего их жизненного цикла на люцерне высокая. Минимальная смертность одновозрастных личинок наблюдается у обеих форм в октябре, в период образования амфигонного поколения (рисунок).

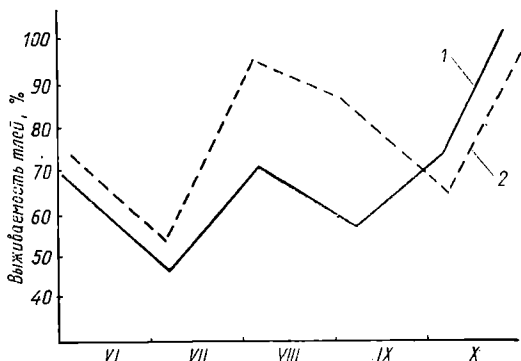
Высокий процент выживания личинок розовой формы на люцерне, особенно в фазу сезонной депрессии популяции гороховой тли, характеризует ее как более адаптированную и жизнеспособную форму.

Продолжительность развития личинок изменяется как у цветковых форм и генераций, так и в разные годы. Развитие личинок зеленой формы на люцерне проходит в среднем на 2,6—8 дней дольше, чем особей розовой формы (табл. 1).

Тли зеленой формы с люцерны менее приспособлены к переживанию высоких температур и низкой относительной влажности воздуха летом. Различия в продолжительности развития личинок зеленой и розовой

формы на люцерне достоверны. Наблюдения показывают также внутриклональную изменчивость особей по данному признаку, характерную в равной степени для обеих форм.

Одновозрастные самки зеленой и розовой формы различаются по плодовитости. Показателем временных неблагоприятных условий питания тлей зеленой формы на люцерне служит низкая плодовитость партеногенетических самок в середине лета (5—6 особей), в то время как у розовых самок 16—18 личинок. Плодовитость самок по годам существенно меняется (табл. 2). Различия в плодовитости самок достоверны. Максимальная плодовитость самок зеленой формы от-



Сравнительная выживаемость личинок гороховой тли люцерновой расы:

1 — зеленая форма; 2 — розовая форма.

мечается в 3 и 11-й генерациях в период отрастания люцерны весной и осенью; у розовых тлей — в 7-й, в начале созревания растений люцерны.

Каждая основательница испытываемых клонов обеих форм дает потомство неравноценной репродуктивной способности. За сезон тли как зеленой, так и розовой формы развиваются на люцерне в 9—13 генерациях, но 50% самок — лишь в 7, что свидетельствует о неравномерности онтогенеза особей.

Таблица 1. Сравнительная продолжительность развития личинок гороховой тли на люцерне

Генерация	Зеленая форма, дни				Розовая форма, дни			
	1978	1979	1980	Среднее	1978	1979	1980	Среднее
1	21,0	26,0	24,0	23,6±1,68	18,0	25,0	24,0	22,3±2,46
2	15,8	13,3	13,3	14,1±1,01	16,0	9,3	10,0	11,8±1,30
3	18,0	15,0	11,0	14,6±1,04	26,0	18,3	14,1	19,5±2,15
4	32,0	10,0	12,0	18,0±1,28	11,5	12,0	12,6	12,0±1,32
5	12,5	13,6	14,0	13,4±0,96	7,0	6,3	16,0	9,8±1,08
6	13,0	10,3	14,3	12,5±0,89	10,5	10,3	19,0	13,3±1,47
7	8,0	11,0	19,0	12,7±0,91	7,0	7,3	10,0	8,1±0,89
8	17,5	10,3	13,5	13,8±0,99	15,7	6,0	13,0	11,6±1,28
9	16,7	10,6	22,0	16,4±1,17	14,0	11,3	18,0	14,4±1,59
Среднее	17,1	13,3	15,9	15,4±1,10	13,9	11,8	15,2	13,6±1,50

Таблица 2. Однодневная плодовитость самок люцерновой расы на люцерне (среднее из 10 особей)

Месяц	Зеленая форма, экз.			Розовая форма, экз.		
	1978	1979	Среднее	1978	1979	Среднее
Партеногенетические самки						
Июнь	10,4	11,0	10,7±2,11	9,6	11,0	10,3±1,72
Июль	6,8	5,0	5,4±1,06	7,4	24,0	11,2±2,87
Август	3,5	10,0	6,7±1,32	7,2	16,0	11,1±2,86
Амфигонные самки						
Октябрь	18,0	28,0	23,0±5,0	22,0	27,0	24,5±2,5

Амфигонные самки розовой формы более продуктивны (24,5 яиц) по сравнению с самками зеленой формы (23,0). Среди самок проявляется внутриклональная изменчивость. Одни особи более плодовиты (до 50 яиц), другие бесплодны, некоторые дают только два яйца, а отдельные не приступают к откладке яиц, хотя последние просматриваются в теле матери. В 1978—1979 гг. 60% самок способны были к откладке яиц, в 1980 г. — 75%. Тли розовой формы отличаются повышенной плодовитостью как партеногенетических, так и амфигонных самок при питании растениями люцерны.

Опыты по разведению тлей зеленой формы на горохе (май — июль) показывают, что для люцерновой расы горох не является благоприятным кормом. Только 8% особей выжили и могли размножиться на нем. У личинок с люцерны после непродолжительного питания горохом образуются зачатки крыльев, далее они превращаются в крылатых самок, развитие которых на данном корме длится не более 1—2 генераций. Затем, вновь появляются личинки с зачатками крыльев, что свидетельствует о непригодности кормового растения. Единичные личинки розовой формы в течение 5 дней могут питаться горохом в начале его созревания.

В период цветения растений гороха, наиболее оптимальной фазы для питания гороховой тли, смертность личинок розовой формы достигает 100%, у зеленой тли с люцерны — 92%. Максимальная гибель личинок обеих форм люцерновой расы на горохе наблюдается в начале пересадки их с люцерны на горох. На растениях гороха плодовитость самок зеленой формы составляет 4—9 личинок. Как исключение, единичные самки розовой формы питаются горохом и дают бесплодное потомство (не более 5 личинок).

Принудительная пересадка тлей зеленой и розовой формы на бобы в фазу их цветения показала несущественные различия по степени выживания личинок у сравниваемых форм, составлявшей в среднем 65%. Питание растениями бобов приводит к увеличению продолжительности развития личинок зеленой и розовой формы в 1,5 раза.

Партеногенетические самки зеленой формы рожают до 8 личинок каждая, розовой — не более 13. Развитие тлей на бобах длится 3 генерации. В природных условиях данного региона питание гороховой тли на бобах не отмечалось, что характеризует бобы, как неподходящее кормовое растение.

Трехлетние опыты по пересадке тлей с люцерны на горох в период их естественного расселения в агробиоценозах показывают, что растения гороха являются неблагоприятным кормом для тлей розовой формы и кратковременным источником питания для особей зеленой формы люцерновой расы. Бобы могут быть непродолжительным удовлетворительным кормом.

Выявлены цветовые различия между формами тли с люцерны. Цвет тела тлей зеленой формы из поколения в поколение остается светло-зеленым. Лишь в период голодания, созревания растений и после пересадки на другие виды корма насекомые приобретают желто-зеленую, иногда белую окраску тела. В редких случаях самки зеленой формы рожают одновременно личинок зеленого и розового цвета.

У тлей розовой формы доминирует розовый цвет. Но основательницы всегда светло-зеленого цвета. Со 2-й по 7-ю генерации личинки и самки розовые. В июле, при температуре воздуха выше 30°С и длительном солнцестоянии, цвет личинок изменяется от ярко-красного до желтоватого. В это время единичные самки розовой формы рожают зеленых и розовых личинок одновременно, иногда розовых и шоколадно-стальных. У амфигонных самок данной формы тело зеленое, кончик хвостика и голы розоватые. Наблюдениями установлено постепенное изменение окраски тела тлей от розоватого до светло-зеленого начиная от конца брюшка к голове. Это явление обычно охватывает всех амфигонных са-

мок в колониях розовой формы тли в октябре, при понижении температуры воздуха до  $+10^{\circ}\text{C}$ .

Содержание личинок зеленой и розовой форм на постоянно молодых растениях люцерны в лабораторных условиях приводит к воспроизвод-

Т а б л и ц а 3. Морфометрические признаки бескрылых самок люцерновой расы гороховой тли (среднее из 25 самок)

Признак	Измерения, мм		Наименьшая существующая разность
	Зеленая форма	Розовая форма	
Длина тела	6,47	6,28	Нет
Длина трубочек	1,48	1,72	Нет
Ширина трубочек	0,19	0,24	Нет
Ширина основания хвостика	0,35	0,40	Нет
Длина хвостика	$1,10 \pm 0,02$	$1,20 \pm 0,02$	Есть
Длина 3 членика усика	1,88	1,89	Нет
Длина/ширина трубочек	21,38	23,10	Нет
Длина/ширина хвостика	9,75	9,19	Нет

ству только себе подобных по окраске личинок весь вегетационный период. Таким образом, изменчивость в окраске тела тлей в течение жизненного цикла — результат действия внешних факторов среды.

Одной из интересных особенностей развития люцерновой расы гороховой тли в природе является одновременное отрождение личинок зеленого и розового цвета крылатыми и бескрылыми партеногенетическими самками зеленой (86%) и розовой (23%) формы. Это явление наблюдается в отдельных повторностях клонов, начиная с 3-й генерации, чаще всего в фазу депрессии гороховой тли на люцерне (июль — август) и в исключительных случаях на горохе и бобах.

Рождение зеленых и розовых личинок одновременно может быть разовым, в дальнейшем происходит отрождение личинок цвета матери. Потомство у разноцветных личинок бывает неоднородным: розовые самки дают личинок розового цвета, но могут — зеленых и розовых вместе. Отмечается большая степень выживания у потомства, наследующего цвет тела матери в одинаковой степени как у личинок зеленой, так и розовой форм.

Эта биологическая особенность тлей свидетельствует о больших адаптивных возможностях люцерновой расы к переживанию воздействия временных отрицательных экологических условий. Появление зеленых и розовых личинок вместе от одной самки — сигнал к сезонному перестроению популяции в ответ на экстремальные условия среды.

К адаптивным возможностям тлей с люцерны относится и образование крылатых расселительниц по мере огрубения кормового растения. Даже при содержании одной тли на одном растении в 6—8 генерациях появляются крылатые особи зеленой и розовой форм.

Итак, на растениях люцерны тли зеленой формы нормально развиваются весной и осенью; личинки розовой формы наиболее жизнеспособны летом. Пересадка личинок обеих форм со старых на молодые растения люцерны приводит к увеличению плодовитости партеногенетических самок. Испытуемые формы гороховой тли с люцерны достоверно отличны по морфологическим признакам, в частности по длине хвостика (табл. 3). Большая величина хвостика у тлей розовой формы, возможно, свидетельствует о вторичном ее происхождении от зеленой формы гороховой тли. Результаты наших исследований сходны по многим показателям с данными Ф. П. Мюллера. Идентичные характерные изменения в популяциях гороховой тли с люцерны в различных географических широтах (Росток и Харьков) указывают на установившуюся структуру популяции люцерновой расы гороховой тли.

## Выводы

1. Популяция люцерновой расы гороховой тли представлена двумя формами: зеленой и розовой, отличающихся морфологически, биологически и экологически.
2. Зеленая форма обеспечивает увеличение численности гороховой тли на люцерне весной и осенью; розовая, как более стойкая к экстремальным условиям, выполняет функции сохранения популяции на люцерне в период летней депрессии вида.
3. Внутриклональная изменчивость двух форм реализуется в равных условиях, начиная с третьей генерации. Потомство одновозрастных тлей различается по числу генераций, степени выживания, продолжительности развития личинок и плодовитости самок.
4. Адаптивной способностью партеногенетических самок обеих форм люцерновой расы является одновременное отрождение ими зеленых и розовых личинок.
5. Сезонная изменчивость окраски тела тлей — результат воздействия на популяцию люцерновой расы экологических факторов.
6. Зеленая и розовая формы люцерновой расы гороховой тли различаются по морфологическим показателям, длине хвостика.
7. Пищевая специализация люцерновой расы гороховой тли выражается в предпочтении тлями обеих форм растений люцерны; возможно питание 2—3 поколений зеленой и розовой формы на бобах и кратковременное использование гороха, как источника питания тлями зеленой формы и полное отвергание его особями розовой формы.
8. В связи с непригодностью гороха для размножения тлей люцерновой расы, данные учетов зимующего запаса яиц гороховой тли на люцерне не могут служить основой для прогнозирования численности фитофага на посевах гороха.

- Мордвилко А. К. Фауна России и сопредельных стран.— Спб., 1914, т. 1, вып. 1.— 236 с.
- Таланов В. П. Полиморфизм гороховой тли (*Acyrtosiphon pisum* Harris).— Вестн. зоологии, 1970, № 3, с. 79—82.
- Auclair J. L., Srivastava P. N. Distinction de biotypes dans des populations du puceron du pois, *Acyrtosiphon pisum* (Harris), de l'Amérique du Nord.— J. Can. Zool., 1977, N 6, p. 983—989.
- Auclair J. L., Srivastava P. N. Developpenent comparè de souches Europeennes verte et rose du puceron du pois, *Acyrtosiphon pisum* sur plantes-hotes et sur regime nutritif.— Entomol. exper., 1978, N 3, p. 252—258.
- Fraser B. D. Population dynamics and recognition of biotypes in the pea Aphid (Homoptera: Aphididae).— Can. Entomol., 1972, N 104, p. 1729—1733.
- Markkula M. K., Roukka. Resistance of plants to the pea aphid *Acyrtosiphon pisum* Harris (Homoptera, Aphididae).— Ann. Agric. Fenn., 1970, N 9, p. 127—132.
- Müller F. P. Byotipen und Unterarten der "Erbsenlaus" *Acyrtosiphon pisum*.— H. L. Pflanzenkränkh., 1962, N 69, S. 129—136.
- Müller F. P. Isolationsmechanismen zwischen sympatrischen bionomischen Rassen am Beispiel der Erbsenblattlaus *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera, Aphididae).— Dtsch. entomol. Z., 1971, N 98, p. 131—152.
- Müller F. P., Hubert-Dahl M. L. Wirtspflanzen und Überwinterung eines an Erbse belebendeb Byotypes von *Acyrtosiphon pisum* (Harris) (Homoptera, Aphididae).— Dtsch. entomol. Z., 1973, N 4, S. 321—328.
- Sutherland O. R. W. The role of crowding in the production of winged forms by two strains of the pea aphid *Acyrtosiphon pisum*.— J. Insect. Physiol., 1969, N 8, p. 1395—1410.
- Hille Ris Lambers D. Contribution to a monograph of the Aphididae of Europe.— Leyden: Temminckia, 1947, N 7, p. 179—328.