

УДК 595.7-153.11

**ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ОСЕННИХ ПОКОЛЕНИЙ  
И ОТКЛАДКИ ЯИЦ У *METOPOLOPHIUM DIRRHODUM* WALK.  
(HEMIPTERA, STERNORRHYNCHA: APHIDIDAE)**

© 2021 г. А. Б. Верещагина,\* Е. С. Гандрабур\*\*

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений  
Шоссе Подбельского, 3, С.-Петербург, Пушкин, 196608 Россия

\*e-mail: aphidabver@gmail.com, \*\*e-mail: helenagandrabur@gmail.com

Поступила в редакцию 19.07.2021 г.

После доработки 4.08.2021 г.

Принята к публикации 4.08.2021 г.

В течение трех лет изучалось развитие осенних поколений популяции тли *Metopolophium dirhodum* Walk. в окрестностях С.-Петербурга. Отмечена способность этого вида развиваться на *Rosa rugosa* Thunb., *R. canina* L. и *R. glauca* Roug. Впервые установлено, что наряду с ремиграцией *M. dirhodum* на шиповники развитие и репродукция овипар могут происходить одновременно и на вторичном хозяине (пшенице). Место откладки яиц тлями на шиповниках различается в зависимости от видовых особенностей растений: на *R. rugosa* и *R. canina* яйца откладываются преимущественно около шипов или на шипах (96.3 % и не менее 70.5 % соответственно). На бесшипном *R. glauca* – только на листьях. Опушенные и железистые листья *R. rugosa* имаго овипар не заселяли. При ремиграции с пшеницы овипары предпочитали заселять и откладывать яйца на *R. glauca*, а не на *R. rugosa* ( $F = 12.9$ ,  $p = 0.002$  и  $F = 12.3$ ,  $p = 0.003$  соответственно), однако весной из яиц на листьях *R. glauca* основательницы не появились, а на шипах *R. canina* выжило около 80 % яиц. Отмечена способность тлей питаться на опавших листьях и молодых стеблях шиповника до наступления устойчивых заморозков (-5...-9 °С). Погодные изменения осенью, в том числе понижение среднесуточной температуры на 5.1°, вызвали увеличение продолжительности преимагинального развития самцов ( $F = 20.9$ ,  $p = 0.00002$ ) и растянутость их лёта. Определены некоторые параметры развития гинопар. Выявленные особенности осенних поколений *M. dirhodum* могут быть использованы при планировании мер контроля численности данного вредителя и в селекции шиповника.

*Ключевые слова:* тли, ремигранты, овипары, яйца, шиповник, шипы, листья, распределение, вторичный хозяин, питание.

**DOI:** 10.31857/S036714452104002X

Тли – широко известные вредители зерновых культур. Всего среди них отмечено 10 вредящих злакам видов (Бокина, 2009), из которых черемухово-злаковая тля [*Rhopalosiphum padi* (L.)], большая злаковая тля (*Sitobion avenae* F.) и розанно-злаковая тля (*Metopolophium dirhodum* Walk.) имеют наибольшее экономическое значение для многих стран и территорий, в том числе и для Северо-Запада России. *Metopolophium dirhodum* реже доминирует на злаковых посевах, чем *Rh. padi* или *S. avenae* (Берим,

2008), и поэтому меньше привлекает внимание специалистов, из-за чего многие детали развития этого вида остаются неясными. Однако в Центральной Европе, Северной и Южной Америке *M. dirhodum* относится к массовым вредителям (Honěk et al., 2018). Крупные вспышки численности этого вида в Англии (1979 г.) и Шотландии (1982 г.) выявили большой потенциал его вредоносности на зерновых культурах (Howard, Dixon, 1992). Питание *M. dirhodum* на флаговом и предфлаговом листьях, где формируются ассимиляты, питающие колос, развитие вторичной инфекции на ее экскрементах и перенос вирусов вызывают существенное снижение продуктивности растений (van Emden, Harrington, 2007). Если на юге ареала *M. dirhodum* живет анологически (без обоеполого размножения) только на вторичных хозяевах – представителях порядка Poales, то в более северной части – голоциклически (с обоеполым размножением) и сезонной сменой первичных (зимних, древесных) и вторичных (летних, травянистых) хозяев, т. е. двудомно. В качестве первичных хозяев указываются различные виды рода *Rosa* L. (Alford, 2012) и наиболее часто упоминаются *R. rugosa* и *R. canina* (Lubiarz, Cichocka, 2014). На шиповнике тли зимуют в фазе яйца. Весной из яиц выходят основательницы, способные питаться только на первичном хозяине (Мамонтова, 1973; Williams, Dixon, 2007). Потомки основательниц в мае – начале июня мигрируют на сельскохозяйственные и дикорастущие злаки, а осенью ремигранты (гинопары и самцы) возвращаются на шиповник. Гинопары партеногенетически воспроизводят овипар, которые после спаривания откладывают яйца (Honěk, Martinkova, 2004; Krzyżanowski, 2017). В Польше отмечено анологическое развитие тли в теплицах только на розах (Кміеć, 2006). Значимость повреждения шиповников определяется их широким использованием в озеленении, как лекарственных и пищевых растений. В России широко ведется селекция садового шиповника, в том числе с повышенной устойчивостью к болезням и вредителям (Ильин, 2017). Наиболее значимыми для культивирования и селекции считаются *R. rugosa*, *R. canina* и *R. glauca*, особенно бесшипная форма (Евтухова, 2016). Особенности развития осенних поколений и вредоносность тлей на шиповниках изучены еще недостаточно.

Целью работы было выявление особенностей развития, ремиграции и откладки яиц у *M. dirhodum* на первичных хозяевах в условиях северо-запада европейской части России.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основной объект исследования – тля *M. dirhodum* с гетероцидным голоциклическим циклом развития, обитающая в окр. С.-Петербурга. Модельные опыты выполняли в течение 3 лет в проветриваемых вегетационных помещениях без отопления. В качестве растений-хозяев использовали изолированные побеги или трехлетние саженцы *R. rugosa*, *R. canina* и *R. glauca*.

*Rosa rugosa* (роза морщинистая) – один из самых распространенных видов шиповников в городах и пригородах. Ветви растений опушены и густо покрыты разнотипными шипами; листья крупные, темно-зеленые, морщинистые, с короткостебельчатыми желёзками и густым (особенно по жилкам) опушением с адаксиальной стороны. Вегетация начинается в первой декаде апреля. Характеризуется продолжительным цветением, зимостойкостью и засухоустойчивостью. Листопад заканчивается во второй половине октября – ноябре (Евтухова, 2016; Плантариум..., 2007–2021).

*Rosa glauca* (= *R. rubrifolia* Vill., роза сизая, краснолистная) также широко используется в озеленении. Характеризуется красновато-коричневыми, практически бесшипными ветвями; листья красновато-зеленые, снизу по главной жилке шиповатые, сложные – состоят из 5–7 листочков. Относится к видам с ранним началом вегетации. Цветение в июне, обычно продолжается две недели. Листопад заканчивается немного раньше, чем у *R. rugosa*. *Rosa glauca* зимостоек, не дает корневых отпрысков (Евтухова, 2016; Gardenia.RU, 2004–2021).

*Rosa canina* (роза собачья) – кустарник с обильными шипами на многочисленных корневых отпрысках и более редкими – на главных побегах. Листья гладкие или иногда на адаксиальной стороне по жилкам с редкими железками. Начало вегетации приходится на первые числа апреля. Цветет в мае–июне. Листопад заканчивается в начале ноября или раньше, как у *R. rugosa* (Евтухова, 2016; Плантариум..., 2007–2021).

Саженцы шиповников были приобретены в ООО «Павловский питомник» и содержались в пластиковых сосудах диаметром 34 см. Вторичным хозяином служила яровая мягкая пшеница *Triticum aestivum* L. сорт Ленинградская 6. Пшеницу высевали в сосуды диаметром 14 см по 10 семян и в фазе кушения заселяли тлями. Тлей воспитывали под изоляторами из прозрачной ткани в течение всего сезона.

В первый год исследований (2018) была поставлена задача изучения миграции и откладки яиц осенними поколениями тлей на изолированные побеги *R. rugosa* и *R. glauca*.

В опыте использовали 9 клонов *M. dirhodum*, собранных на посевах пшеницы в Пушкинском р-не С.-Петербурга и Гатчинском р-не Ленинградской обл. в первой декаде июля. Каждый клон содержали в отдельном сосуде под изолятором.

Через каждые 2–3 недели в отдельных помещениях насекомых пересаживали на свежие растения пшеницы и вновь закрывали изоляторами. Перед началом осенней миграции в конце сентября в каждом сосуде обитало около 200 тлей. Второго октября в сосуды с пшеницей ставили по одному однолетнему побегу *R. rugosa* и *R. glauca* длиной 20–21 см на расстоянии 12 см от центра сосуда. Учеты количества крылатых ремигрантов, имаго овипар и яиц на шиповнике проводили 5, 10 и 17 октября. Во второй учет были поставлены свежие побеги, а тли с неопавших листьев были пересажены на свежие. Как черенки *R. rugosa*, так и опавшие листья *R. glauca* с яйцами были оставлены в сосудах. В последнем учете подсчитаны также крылатые тли, имаго овипар и яйца на пшенице и тли в верхней части садков. Бескрылых партеногенетических самок и личинок не учитывали. После учетов листья *R. glauca* с яйцами тлей были вынесены на улицу и помещены у основания кустов шиповника. Весной 2019 г. проверено наличие личинок основательниц.

Во второй год исследований (2019) в отличие от предыдущего года было изучено поведение осенних поколений и откладка яиц *M. dirhodum* на трехлетних саженцах ( $n = 3$ ) *R. canina*. Для этого в период массовой откладки яиц (15 октября) к каждому из саженцев в пластиковых сосудах диаметром 34 см помещали по 2 сосуда (диаметр 9 см) с пшеницей, в массе заселенной тлями, и накрывали общим садком. Растения шиповника имели шипы лишь в нижней части стеблей. Основной учет отложенных яиц был проведен 22 ноября, далее наблюдения проводились до полной гибели насекомых 16 января. Регистрировали локализацию и численность яиц. Яйца были оставлены на зимовку, а весной подсчитано количество появившихся личинок основательниц. 30 личинок были пересажены на всходы пшеницы, и было подсчитано количество погибших особей.

Были установлены также некоторые параметры развития ремигрантов, определяющие численность зимующих яиц. Для этого 18 сентября в пяти изолированных сосудах с пшеницей были оставлены только личинки тлей. Через сутки в верхнюю часть садков мигрировали особи, перелинявшие на имаго. Садки с крылатыми тлями были надеты на сосуды с тремя побегами шиповника *R. glauca* в каждом. Через 6 дней был проведен учет количества гинопар и родившихся овипар, самцы были удалены, а гинопары (103 особи) пересажены на свежие побеги шиповника.

Дальнейшие учеты и пересадки гинопар производили по мере увядания побегов шиповника. Отмечали продолжительность жизни имаго и реализованную плодовитость гинопар.

Для определения срока преимагинального развития самцов 17 сентября и 25 октября от тридцати бескрылых самок с вторичного хозяина изолировали однодневное потомство в пяти сосудах с пшеницей. Сразу после линьки потомства на имаго 107 особей было вскрыто. На основании наличия эмбрионов были подсчитаны гинопары и самцы. Потенциальная плодовитость гинопар определена путем учета эмбрионов с пигментированными глазами.

В третий год исследований (2020) отмечена локализация яиц *M. dirhodum* при заселении саженцев *R. canina* только ремигрантами. Для этого в период массового лёта гинопар (18 сентября) на саженцы шиповника ( $n = 6$ ) были надеты садки с большим количеством ремигрантов, скопившихся в результате миграции с пшеницы. Учет отложенных яиц проведен 28 октября в период окончания листопада. Наблюдения за жизнеспособностью овипар, продолжавших жить на коре побегов и опавших листьях, проводили до 1 декабря.

В последние два года исследований регистрировали сроки появления гинопар, самцов и яиц, а также сроки листопада *R. canina*. Данные по температуре воздуха (World-Weather.ru, 2021), использованные при последующем анализе результатов исследований, приведены в табл. 1.

Экспериментальные результаты были обработаны с помощью дисперсионного анализа ANOVA в программе Statistica. Для статистической обработки данных был использован однофакторный дисперсионный анализ с применением теста Фишера. Значимость различий между средними значениями определяли с помощью критерия Стьюдента (t-тест).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

На северо-западе европейской части России на посевах зерновых культур *M. dirhodum* встречается ежегодно, однако в течение 5 лет в окр. С.-Петербурга обнаружить этот вид на шиповнике нам не удалось.

В 2018 г. были начаты исследования пригодности видов шиповника для развития тлей. Для этого в течение лета поддерживали развитие 9 клонов *M. dirhodum* на пшенице сорта Ленинградская 6. К середине сентября среди потомков каждого из клонов

**Таблица 1.** Температура воздуха (°C) на территории С.-Петербурга (г. Пушкин) в период проведения исследований осенних поколений *Metopolophium dirhodum* Walk. (World-Weather.ru, 2021)

Год	Месяц	Среднесуточная (декада)			Максимальная (дни)	Минимальная (дни)	Средняя за месяц
		1-я	2-я	3-я			
2019	сентябрь	16.6	11.0	7.0	25 (2, 10)	0 (26)	11.5
	октябрь	4.7	7.6	5.7	13 (25)	-3; -4 (6, 30, 31)	6.0
	ноябрь	0.5	5.7	-1.3	10 (14)	-5; -9 (23, 24)	1.5
	декабрь	1.6	0.9	1.6	6 (6, 7)	-6 (29)	1.5
2020	январь	1.7	3.1	-0.1	8 (16)	-4 (27, 28)	1.5
	сентябрь	15.0	12.1	14.7	23 (3, 24)	7 (18, 20)	14.0
	октябрь	13.1	7.8	7.4	18 (2, 3, 5)	0 (21)	9.4
	ноябрь	5.9	2.9	1.8	11 (7)	-3 (11)	3.5

на пшенице неожиданно были обнаружены не только гинопары и самцы, но и большое количество овипар и яиц, которые были отложены на листья. Когда в сосуды с пшеницей поместили побеги шиповников *R. rugosa* и *R. glauca*, ремигранты и овипары начали переходить на них со злака. Изменения их численности при перемещениях отмечали в течение 12 дней до окончания откладки яиц (табл. 2, 3).

В процессе опыта ремигранты совершали полеты различной длительности, частично погибали; их количество на растениях не увеличивалось, но всегда было выше на *R. glauca*, чем на *R. rugosa* (табл. 2). В период первого учета эти различия оказались несущественными, поскольку в отличие от быстро расселившихся овипар многие ремигранты не завершили облигатного полета и не осели. Ко второму учету избирательность ремигрантов при выборе растения была доказана ( $F = 3.80$ ,  $p = 0.069$ ). В результате проведения двух первых учетов отмечено высоко достоверное влияние вида шиповника на число переходящих на него с пшеницы овипар. Второй и третий учеты показали также сильную зависимость числа отложенных овипарами яиц от вида шиповника (табл. 2). В обоих случаях – и для заселения, и при откладке яиц – тли предпочитали *R. glauca*. В конце опыта (17 октября) на пшенице оставалось 10 крылатых особей (4.9 %), 17 имаго овипар (6.5 %) и 42 яйца (7.8 %). В верхней части садков

**Таблица 2.** Влияние вида шиповника на количество ремигрантов, овипар и яиц *Metopolophium dirhodum* Walk. при миграции с пшеницы сорта Ленинградская 6

Дата	Вид шиповника	Число особей разных форм на побег		
		Ремигранты	Овипары	Яйца
		$\bar{X} \pm SE$	$\bar{X} \pm SE$	$\bar{X} \pm SE$
5.X.2018	<i>Rosa rugosa</i> Thunb.	6.7 ± 1.26	4.0 ± 1.12	0.33 ± 0.23
	<i>R. glauca</i> Pourr.	9.0 ± 2.54	14.4 ± 2.69	1.44 ± 0.78
10.X.2018	<i>R. rugosa</i>	3.22 ± 1.10	7.44 ± 1.86	2.78 ± 1.54
	<i>R. glauca</i>	7.44 ± 1.86	21.0 ± 4.98	14.55 ± 2.98
17.X.2018	<i>R. rugosa</i>	6.0 ± 1.87	9.99 ± 2.39	20.89 ± 3.69
	<i>R. glauca</i>	8.11 ± 2.74	17.22 ± 2.80	34.22 ± 4.58

**Таблица 3.** Результаты однофакторного дисперсионного анализа влияния вида шиповника на количество ремигрантов, овипар и яиц *Metopolophium dirhodum* Walk. при миграции с пшеницы сорта Ленинградская 6 (на основании данных табл. 2)

Дата	n	Ремигранты		Овипары		Яйца	
		F	p	F	p	F	p
5.X.2018	9	0.68	0.423	12.871	0.002	1.843	0.193
10.X.2018	9	3.80	0.069	7.41	0.015	12.303	0.0029
17.X.2018	9	0.404	0.534	3.965	0.064	5.1396	0.0376

Примечание. n – число сосудов с пшеницей и побегами шиповника (см. раздел «Материал и методика»), F – критерий Фишера, p – уровень значимости F.

скопилось 65 крылатых особей (32.1 %), которые не заселили ни одно из растений. Распределение тлей и яиц на видах шиповника оказалось также различным (табл. 4).

Если на бесшипных побегах *R. glauca* все особи и яйца были найдены только на листьях и в период листопада опадали вместе с ними, то на побегах *R. rugosa* на листьях яиц не было, а овипары откладывали яйца преимущественно на шипы или рядом с ними.

В 2018 г. на пшеницу, находящуюся в сосудах рядом с шиповником, тлями было отложено 42 яйца, в 2019 г. – 80 яиц, а в 2020 г. 76 яиц было обнаружено на всходах злака *Poa* sp., случайно занесенного в сосуды с саженцами шиповника, где не было пшеницы.

Весной 2019 г. на дикорастущей *R. glauca* яйца *M. dirhodum* зимовали в опад под кустами, но вышедших из яиц основательниц не обнаружено.

В 2019 г. был проведен модельный опыт (15 октября – 16 января), в ходе которого исследовали поведение тлей в период миграции с пшеницы на молодые растения *R. canina*, имевшие шипы лишь в нижней части стебля. К началу опыта уже наблюдались массовый лёт гинопар и самцов, а также откладка яиц на пшенице (табл. 5).

В первые сутки переместившиеся с пшеницы на саженцы шиповника гинопары (более 200), многие самцы и овипары различного возраста (более 300) скопились на листьях, но уже на следующий день имаго овипар начали в массе перемещаться

**Таблица 4.** Число и доля (%) яиц *Metopolophium dirhodum* Walk., отложенных на разные участки трехлетних саженцев и изолированных побегов разных видов шиповника

Год	Вид шиповника	n	Число яиц	Доля яиц на разных участках		
				поросль саженцев или побеги (на нижней части у шипов)	саженцы или верхние части побегов (почки, ответвления, стебель)	листья
2018	<i>Rosa rugosa</i> Thunb.	9*	188	96.3	3.7	0
	<i>R. glauca</i> Pourr.	9*	308	0	0	100.0
2019	<i>R. canina</i> L.	3	845	96.4	3.6	0
2020	То же	6	4693	70.5	2.4	27.1

Примечание. n – число саженцев или изолированных побегов (помечено звездочкой) шиповника.

**Таблица 5.** Фенология развития *Metopolophium dirhodum* Walk. в окрестностях С.-Петербурга

Год	Лёт гинопар			Лёт самцов		Откладка яиц			Листопад <i>Rosa canina</i>	
	начало	пик	окончание	начало	пик	начало	пик	окончание	начало	окончание
2019	11.IX	20.X	25.X	30.IX	14.X	11.X	23.X	13–30.XI (16.I)*	14.X	11.XI
2020	30.VIII	15.IX	7.X	7.IX	29.X	25.IX	15.X	26.XI (1.XII)	8.X	30.X

Примечание. \*В скобках указаны даты гибели последних овипар.

кшипам в нижней части стеблей, где откладывали яйца и оставались до конца жизни. Некоторые самцы следовали за овипарами. В период листопада (14 октября – 11 ноября; см. табл. 4) овипары продолжали питаться на опавших листьях до начала третьей декады ноября. К этому времени (23–24 ноября) начались заморозки до  $-5...-9^{\circ}\text{C}$  (см. табл. 1) и листья полностью утратили пищевую ценность для тлей. К 24 ноября у шипов саженцев размещались 52 овипары и 25 ремигрантов, 40 овипар оставались на разных частях стебля, постепенно перемещаясь по нему вниз. В начале декабря ремигрантов уже не было. Последние живые овипары (5 особей) были обнаружены 16 января (спустя 53 дня после заморозков 24 ноября). Можно предполагать, что в конце вегетации тли питались на коре молодых побегов шиповника. Ко времени последнего учета на шипах и рядом с ними в нижней части стебля тлями было отложено 814 яиц, на стеблях, где не было шипов – 28, у почек – 3. На пшенице оставалось 80 яиц, часть из которых была отложена до начала опыта (см. табл. 4). На опавших листьях *R. canina* яйца не были обнаружены. За период наблюдений температура не опускалась ниже  $-9^{\circ}\text{C}$  (см. табл. 1). Весной следующего, 2020 г. жизнеспособными оказались 80 % яиц. Личинки отродились с 29 марта по 10 апреля и выживали исключительно на первичном хозяине, как это свойственно гетероцидным видам тлей (Мамонтова, 1973; Williams, Dixon, 2007).

При среднесуточной температуре воздуха менее  $10^{\circ}\text{C}$  (см. табл. 1) имагинальный период гинопар, родившихся от бескрылых партеногенетических самок 17 сентября (см. «Материал и методика»), в среднем продолжался более месяца ( $32.2 \pm 1.56$  дня) – до третьей декады ноября, когда среднесуточные температуры стали уже отрицательными (см. табл. 1). При этом реализованная плодовитость одной гинопары в среднем составляла  $11.96 \pm 1.31$  овипары и оказалась несколько выше, чем потенциальная ( $10.61 \pm 0.58$  эмбриона), но существенных различий между реализованной и потенциальной плодовитостями не выявлено согласно критерию Стьюдента ( $t = 1.03 < t_{0.05} = 1.98$ ). Среди 36 особей, родившихся 25 октября, не было обнаружено гинопар.

С приближением зимы погодные изменения, в том числе понижение среднесуточной температуры в период между опытами 17 сентября – 15 октября ( $t = 6.8^{\circ}\text{C}$ ) и 25 октября – 06 декабря ( $t = 1.7^{\circ}\text{C}$ ) на  $5.1^{\circ}\text{C}$ , вызвали задержку преимагинального развития самцов *M. dirhodum* в среднем на 4.4 дня ( $F = 20.949, p = 0.00002$ ) (табл. 6).

В 2020 г. очень большое количество ремигрантов было помещено в сосуды с саженцами *R. canina* до начала листопада и откладки яиц (см. табл. 4). Уже через сутки на

**Таблица 6.** Влияние среднесуточной температуры воздуха на продолжительность преимагинального развития самцов *Metopolophium dirhodum* Walk. различных дат отрождения (однофакторный дисперсионный анализ)

Дата отрождения	n	Среднесуточная температура в период развития самцов	Продолжительность развития, дни	F	p
			$\bar{X} \pm \text{SE}$		
17.IX.2019	70	$6.8^{\circ}\text{C}$	$36.96 \pm 0.405$	20.949	0.00002
25.X.2019	14	$1.7^{\circ}\text{C}$	$41.36 \pm 0.700$		

Примечание. Обозначения как в табл. 3.

листьях шиповника появилось множество личинок овипар, которые питались на листьях и по мере созревания мигрировали к шипам для откладки яиц. Осень в 2020 г. была более теплой и благоприятной для развития овипар и откладки яиц, чем в 2019 г. (см. табл. 1). Первые яйца у почек и в местах ответвлений боковых побегов обнаружены 15 октября, когда около шипов было уже множество яиц. К концу листопада (28 октября) (см. табл. 4) около шипов наблюдалось гораздо больше яиц, чем в предыдущие годы. В отличие от 2019 г., около четверти яиц было отложено на листьях саженцев *R. canina* и опало вместе с ними, 113 яиц было отложено на стебле и у почек, 76 яиц оказалось в одном из сосудов на сорном злаке *Poa* sp., который было решено не удалять (см. табл. 3). В 2020 г., хотя осень в целом была более теплой, полный листопад закончился раньше (30 октября) (см. табл. 1), чем в 2019 г., возможно, из-за более холодной второй декады ноября. К 10 ноября на опавших листьях тлей уже не было, овипары частично мигрировали на молодые стебли; 26 ноября на шиповнике находились 10 живых овипар, которые погибли 1 декабря. Таким образом, как и в предыдущем году, овипары обнаружили способность более 20 дней оставаться живыми, когда питание могло происходить только на коре молодых побегов шиповника.

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Запас зимующих яиц гетероцидных видов тлей, в том числе *M. dirhodum*, их локализация, количество и выживаемость во многом определяют развитие популяций вредителей не только на первичных, но и на вторичных хозяевах. Не случайно прогнозы численности вредящих видов тлей делают на основании учетов количества зимующих яиц (Берим, 2014; Ежегодный справочник агронома, 2018). Считается, что *M. dirhodum*, как и многие другие виды тлей, откладывает яйца преимущественно рядом с почками, иногда между шипами, на шипах или коре побегов (Lubiarz, Cichocka, 2014), однако чаще указываются лишь места питания основательниц (верхушки побегов шиповника, обратная сторона листьев) (Кміе́, 2006; Сауткин, Буга, 2007; Krzyżanowski, 2017), а процесс откладки яиц не рассматривается (Сауткин, Буга, 2011).

Массовое развитие овипар и откладку яиц на вторичном хозяине у *M. dirhodum* мы наблюдали впервые, хотя и у других видов злаковых тлей, в частности у *Rhopalosiphum padi*, отдельные овипары иногда могут достичь репродуктивного возраста и даже отложить единичные яйца на пшенице (Верещагина, Гандрабур, 2016; Peng et al., 2017). Такие различия между видами можно рассматривать в зависимости от мотивированности ремигрантов на смену хозяина и полет. В случае отсутствия побегов первичного хозяина ремигранты *Rh. padi*, за редким исключением, скапливались на садке, покидая пшеницу без воспроизводства (мотивация на смену хозяина и полет); ремигранты *M. dirhodum*, наоборот, часто оставались на пшенице и завершали жизненный цикл откладкой яиц. При наличии близко расположенных побегов первичного хозяина поведение ремигрантов обоих видов тлей оказалось сходным. Часть из них быстро перемещалась на побеги первичного хозяина, другая часть, мотивированная на миграцию на дальние расстояния (облигатные мигранты), скапливалась по мере окрыления особей в верхней части садка. Количество ремигрантов, мотивированных на дальний полет, у *Rh. padi* в среднем по 9 клонам составило 43.3 %, остальные сразу перелетали на побеги черемухи (Верещагина, Гандрабур, 2016). У *M. dirhodum* к концу опыта (2018 г.) 32.1 % от общего количества ремигрантов еще не заселили растения, возможно, поэтому различия в выборе *R. rugosa* или *R. glauca* в нашем опыте не сразу



были очевидными. Сокращение продолжительности лёта при ремиграции в случае близкого расположения первичного хозяина встречается и у других видов тлей, например, у *Phorodon humuli* (Schrank) (Hardie, Campbell, 1998). Оvipары *M. dirhodum* явно предпочитали листья *R. glauca*, где и откладывали яйца. На *R. rugosa* имаго овипар оказалось меньше, чем на *R. glauca*, и они располагались только на стебле, а на листьях присутствовало лишь небольшое количество овипар в личиночной стадии. Этим определялось и достоверно большее число яиц на *R. glauca*. Возможно, причины различий в степени заселения тлями были такие особенности листьев *R. rugosa*, как глубокая морщинистость, довольно густая опушенность и обилие железок на адаксиальной стороне (Плантариум..., 2007–2021), что затрудняет тлям питание на этих листьях. Независимо от того, были ли овипары отрождены гинопарами непосредственно на шиповнике или перешли на него с пшеницы, а также в какой форме (изолированные побеги или саженцы) этот шиповник был предложен им в садках, овипары для откладки яиц, как правило, мигрировали к шипам на *R. rugosa* и *R. canina* либо только на листья у бесшипного *R. glauca*. Такие различия в поведении овипар отмечены впервые. Лишь при массовом размножении тлей яйца были найдены на листьях или у почек *R. canina* и даже на злаке, ранее не заселенном летними морфами. Эти особенности овипар позволяют выявить и контролировать места резервации зимующего поколения *M. dirhodum* на шипах в нижней части молодых побегов шиповника.

Способность *M. dirhodum* откладывать яйца на листья шиповника, а также на вторичного хозяина снижает численность популяции тлей весной: на листьях *R. glauca* яйца, вероятно, не выжили, так как основательниц весной не было обнаружено, а на травах основательницы, даже если и появятся весной, погибнут из-за их узкой пищевой специализации на первичном хозяине. Таким образом, бесшипные формы шиповника могут быть перспективными для селекции устойчивых к тлям форм шиповника, так как отложенные на листья яйца в течение зимы погибают, как это произошло на *R. glauca*. Способность гетероцидных видов тлей завершать жизненный цикл на однолетних растениях служит примером трофической приемлемости для тлей очень отдаленно родственных зимних и летних хозяев, позволяющих осенним поколениям по крайней мере некоторых видов (*M. dirhodum*) успешно питаться на тех и других.

Опубликованы сведения о положительной корреляции длительности периода осеннего размножения *M. dirhodum* на озимой пшенице с численностью тли весной. Указывается, что пороговая температура для развития тлей определяется пороговой температурой для развития озимой пшеницы и составляет 0–5 °C (Brabec et al., 2014). Некоторые авторы отмечали продолжительность осенней ремиграции и репродукции овипар *M. dirhodum* после окончания листопада до наступления устойчивых заморозков (Сауткин, Буга, 2007, 2011; Lubiarz, Cichocka, 2014), однако пороговые температуры для данного вида тли и продолжительность ее жизни после листопада не указаны. В целом для шести видов тлей, питающихся на шиповнике в Польше, в качестве пороговой температуры для откладки яиц указывается -5 °C (Lubiarz, Cichocka, 2014). Нами было показано длительное выживание (более 20 дней) овипар на молодых побегах шиповника и на опавших листьях с последующей миграцией к шипам в нижней части стеблей, что значительно удлиняет период откладки яиц после листопада. Даже при отрицательных температурах воздуха -3...-9 °C в 2019 г. (22–27 ноября) некоторые овипары оставались живыми, если в последующие дни температура была положительной и не опускалась ниже -5 °C ночью (см. табл. 1), поэтому удаление опавших

листьев с овипарами будет способствовать снижению численности яиц на шиповнике. С уменьшением среднедекадных температур ниже +10 °С продолжительность имагинального периода гинопар составляла более месяца. Однако дополнительное созревание эмбрионов в этот период не было статистически доказано, поскольку существенные различия между потенциальной и реализованной плодовитостью гинопар не выявлены. Осеннее понижение температур сопровождалось значительным замедлением преимагинального развития самцов, и способность спариваться некоторые из них сохраняли до декабря, как было отмечено в 2019 г. Размножение тлей поздней осенью происходит практически при отсутствии энтомофагов и способствует повышению численности весенних поколений.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате исследований было установлено, что *M. dirhodum* в окрестностях С.-Петербурга может осенью успешно развиваться на *Rosa rugosa*, *R. canina* и *R. glauca*. Впервые была показана способность особей осенних поколений этого вида тлей в массе развиваться и откладывать яйца на вторичном хозяине (пшенице), что свидетельствует о широте пищевых адаптаций данного вида. Однако при близком размещении в садках первичного и вторичного хозяев ремигранты и овипары большей частью переселялись на первичного хозяина. Распределение тлей и яиц на растении зависело от морфологических характеристик вида шиповника – на *R. rugosa* и *R. canina* овипары преимущественно перемещались к шипам и там откладывали яйца (96.3 % и более 70.5 % соответственно). Впервые отмечено, что на бесшипной форме шиповника (*R. glauca*) овипары и яйца располагались исключительно на листьях и оставались в опад под растениями. На опушенных листьях *R. rugosa* яиц тлей не найдено. Установлено также, что овипары предпочитали заселять и откладывать яйца на *R. glauca*, а не на *R. rugosa* ( $F = 12.9$ ,  $p = 0.002$  и  $F = 12.3$ ,  $p = 0.003$  соответственно). На листьях *R. canina* яйца тлей появлялись лишь после массового скопления их на шипах. Культивирование бесшипных сортов шиповника, гибель яиц *M. dirhodum* на опавших листьях и травах снижают численность весенней популяции тлей.

Отмечены некоторые параметры развития осенних морф *M. dirhodum*. Продолжительность жизни имаго гинопар при среднедекадных температурах ниже +10 °С в среднем составляла  $32.2 \pm 1.56$  дня, при этом реализованная плодовитость существенно не превышала потенциальную. Понижение температуры воздуха поздней осенью существенно тормозило преимагинальное развитие самцов ( $F = 20.9$ ,  $p = 0.00002$ ), но жизнеспособность наряду с гинопарами они сохраняли даже после окончания листопада до 20 дней благодаря возможности питания на опавших листьях. Более того, выживание некоторых овипар до наступления устойчивых отрицательных температур (-5...-9 °С) предполагает их питание у шипов молодых побегов и после миграции с опавших листьев.

Выявленные новые особенности развития и откладки яиц *M. dirhodum* на первичном хозяине позволяют объяснить пути формирования численности этой тли на представителях рода *Rosa* и могут быть использованы для совершенствования контроля данного вредителя.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берим М. Н. *Metopolophium dirhodum* Walk. – Розанно-злаковая тля. В: Афонин А. Н.; Грин С. Л.; Дзюбенко Н. И.; Фролов А. Н. (ред.). Агроэкологический атлас России и сопредельных стран: экономически значимые растения, их вредители, болезни и сорные растения. [Интернет-версия 2.0]. 2008. [http://www.agroatlas.ru/ru/content/pests/Metopolophium\_dirhodum/index.html]. Дата обращения 25.12.2020
- Берим М. Н. 2014. Тли на зерновых культурах. Сельскохозяйственные вести **1**: 16–18.
- Бокна И. Г. 2009. Злаковые тли и их энтомофаги в лесостепи Западной Сибири. Новосибирск: Сибирский НИИ земледелия и химизации сельского хозяйства, 182 с.
- Верещагина А. Б., Гандрабур Е. С. 2016. Изменчивость параметров развития клонов черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) в течение жизненного цикла как генотипическая адаптация данного вида. Энтомологическое обозрение **95** (4): 729–747.
- Втухова М. В. 2016. Изучение эколого-биологической изменчивости представителей р. *Rosa* L. для селекции в условиях юго-запада ЦЧЗ. Автореферат диссертации на соискание ученой степени кандидата биологических наук. Рамонь: Белгородский государственный национальный исследовательский университет, 25 с.
- Ежегодный справочник агронома. 2018. СПб.: Россельхозцентр, филиал по Ленинградской области, 168 с.
- Ильин В. С. 2017. Шиповник, клюква и другие редкие культуры сада. Челябинск: Южно-Уральский НИИ садоводства и картофелеводства, 318 с.
- Мамонтова В. А. 1973. Подотряд тли – Aphididae. В кн.: В. П. Васильев (ред.). Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений. Т. 1. Киев: Урожай, с. 214–305.
- Плантариум: открытый онлайн атлас-определитель растений и лишайников России и сопредельных стран. 2007–2021. [URL: <https://www.plantarium.ru>] Дата обращения 25.12.2020
- Сауткин Ф. В., Буга С. В. 2007. Дендрофильные и дендрогербофильные тли – вредители цветочно-декоративных растений, интродуцированных в Беларусь. В кн.: Теоретические и прикладные аспекты интродукции растений как перспективного направления развития науки и народного хозяйства: Материалы международной научной конференции, посвященной 75-летию со дня образования Центрального ботанического сада НАН Беларуси. Т. 2. Минск: Эдит ВВ, с. 230–232.
- Сауткин Ф. В., Буга С. В. 2011. Особенности биологии и экологии розанно-злаковой тли (*Metopolophium dirhodum* (Walk.)) на розах (*Rosa* spp.) в условиях г. Минска. В кн.: Структура биологического разнообразия центрального региона Белорусской гряды (на примере модельных групп беспозвоночных и позвоночных животных). Минск: Белорусский государственный университет, с. 69–73. Депонирована в Белорусском институте системного анализа. 09.09.2011. №Д201140
- Alford D. V. 2012. Pests of Ornamental Trees, Shrubs and Flowers: A Colour Handbook, Second Edition. CRC Press, 480 p.
- Brabec M., Honěk A., Pekár S., Martinkova Z. 2014. Population dynamics of aphids on cereals: digging in the time-series data to reveal population regulation caused by temperature. PLoS ONE **9**: e106228. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0162139>
- Emden H. F. van, Harrington R. 2007. Aphids as Crop Pests. Wallingford, United Kingdom: CABI, 717 p. <http://dx.doi.org/10.1079/9780851998190.0000>
- Gardenia.RU «Цветоводство: удовольствие и польза». 2004–2021. [URL: <http://www.gardenia.ru/>] Дата обращения 25.12.2020
- Hardie J., Campbell C. A. M. 1998. The flight behaviour of spring and autumn forms of the damson-hop aphid, *Phorodon humuli*, in the laboratory. In: J. M. Nieto Nafria, A. F. G. Dixon (eds). Aphids in Natural and Managed Ecosystems. León, Spain: Universidad de León, p. 205–212.
- Honěk A., Martinkova Z. 2004. Host plant age and population development of a cereal aphid, *Metopolophium dirhodum* (Hemiptera: Aphididae). Bulletin of Entomological Research **94** (1): 19–26. doi: 10.1079/BER2003280
- Honěk A., Martinkova Z., Saska P., Dixon A. F. G. 2018. Aphids (Homoptera: Aphididae) on winter wheat: predicting maximum abundance of *Metopolophium dirhodum*. Journal of Economic Entomology **20** (10): 1–9. <https://doi.org/10.1093/jee/toy157>
- Howard M. T., Dixon A. F. G. 1992. The effect of plant phenology on the induction of alatae and the development of populations of *Metopolophium dirhodum* (Walker), the rose-grain aphid, on winter wheat. Annals of Applied Biology **120** (2): 203–213. doi: 10.1111/j.1744-7348.1992.tb03418.x
- Kmieć K. 2006. Dynamics of number of *Metopolophium dirhodum* (Walk.) (Hemiptera, Aphididae) occurring on shrubs of roses in Lublin. Acta Scientiarum Polonorum, Hortorum Cultus **5** (2): 11–21.
- Krzyżanowski R. 2017. Dynamics of serious pest of *Metopolophium dirhodum* (Walk.) (Hemiptera: Aphididae) on shrubs of *Rosa rugosa* Thunb. Herba Polonica **63** (2): 27–33. <http://dx.doi.org/10.1515/hepo-2017-0010>

- Lubiarz M., Cichocka E. 2014. The process of aphid egg-laying and the little known role of the Coccinellidae in aphid egg destruction in Poland – preliminary results. *Journal of Plant Protection Research* **54** (3): 242–249. <http://dx.doi.org/10.2478/jppr-2014-0037>
- Peng X., Qiao X., Chen M. 2017. Responses of holocyclic and anholocyclic *Rhopalosiphum padi* populations to low-temperature and short-photoperiod induction. *Ecology and Evolution* **7** (4): 1030–1042. <https://doi:10.1002/ece3.2720>
- Williams I. S., Dixon A. F. G. 2007. Chapter 3. Life cycles and polymorphism. In: H. F. van Emden, R. Harrington (eds). *Aphids as Crop Pests*. Wallingford, United Kingdom: CABI, p. 69–85. <http://dx.doi.org/10.1079/9780851998190.0000>
- World-Weather прогноз погоды. [Интернет-ресурс] 2021. [URL: <https://world-weather.ru/>]

CHARACTERISTICS OF THE DEVELOPMENT OF AUTUMN GENERATIONS  
AND OVIPOSITION IN *METOPOLOPHIUM DIRHODUM* WALK.  
(HEMIPTERA, STERNORRHYNCHA: APHIDIDAE)

A. B. Vereschagina, E. S. Gandrabur

*Key words*: aphids, remigrants, oviparae, eggs, dog-rose, spines, leaves, distribution, secondary host plant, feeding.

SUMMARY

Modelling experiments to investigate autumn generations of the *Metopolophium dirhodum* Walk. population in St. Petersburg vicinity have been carried out during three years. Successful completing development of the aphid on *Rosa rugosa* Thunb., *R. canina* L., and *R. glauca* Pourr. was observed. It was shown for the first time, that the oviparae can proceed the development and reproduction on the dog-roses and secondary host plants such as wheat. The location of the eggs on the dog-roses depends on the morphological features of the plant species: mainly close to the spines or on the latter on *R. rugosa* and *R. canina* (96.3% and not less than 70.5%, respectively), and only on the leaves of the spineless *R. glauca*. The adult oviparae did not colonize the pubescent leaves of *R. rugosa*. Oviparae remigrating from wheat preferred for oviposition *R. glauca* over *R. rugosa* ( $F = 12.9$ ,  $p = 0.002$  and  $F = 12.3$ ,  $p = 0.003$ , respectively), but the foundatrices did not hatch from the eggs laid on *R. glauca* leaves, whereas about 80% of the eggs on the spines of *R. canina* had overwintered. The ability of the aphids' feeding on the fallen leaves and on young stems of dog-roses until constant frosts (-5...-9 °C) beginning was found. A decrease in the average daily air temperature by 5.1° caused a slow-down of the preimaginal development of the males ( $F = 20.9$ ,  $p = 0.00002$ ) and the extension of their flight period. Some parameters of the gynoparae development have been established. The features of the autumn *M. dirhodum* generations may be useful for planning control of the pest population densities and in the dog-roses selection.