

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ
«РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ –
МСХА имени К.А. ТИМИРЯЗЕВА»
(ФГБОУ ВО РГАУ - МСХА имени К.А. Тимирязева)

УДК 632.7/632.75

На правах рукописи

ГОЛИВАНОВ ЯРОСЛАВ ЮРЬЕВИЧ

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ЗЛАКОВЫХ ТЛЕЙ И
УСТОЙЧИВОСТЬ К НИМ ЯРОВОЙ ТРИТИКАЛЕ

Специальность: 4.1.3. Агрохимия, агропочвоведение, защита и карантин
растений

Диссертация на соискание учёной степени

кандидата биологических наук

Научный руководитель:

доктор биологических наук, доцент

Гриценко Вячеслав Владимирович

Москва, 2023

ВВЕДЕНИЕ.....	4
ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ	8
1.1 Характеристика яровой тритикале (<i>Triticosecale</i>).....	8
1.2 Вредители зерновых колосовых культур в условиях Центрального региона России	11
1.3 Злаковые тли: биоэкология и вредоносность.....	15
1.4 Устойчивость зерновых культур к злаковым тлям.....	24
1.5 Регуляторы роста растений. Использование на злаковых культурах.....	32
ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	40
2.1 Материалы исследований.....	40
2.2 Методы исследования.....	45
2.2.5 Статистическая обработка.....	57
ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ.....	58
3.1 Оценка параметров отдельных этапов онтогенеза и репродуктивной способности обыкновенной злаковой тли на разных сортообразцах яровой тритикале.....	58
3.2 Оценка параметров отдельных этапов онтогенеза и репродуктивной способности черемухово-злаковой тли на разных сортообразцах яровой тритикале	70
3.3 Оценки численности тлей на сортовой коллекции яровой тритикале в полевых условиях	80
3.4 Оценка полиморфизма популяции тлей на территории полевой опытной станции имени П.И. Лисицына, РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева.....	89
3.5 Оценка физиологических показателей поврежденных тлей растений каталазная активность.....	97
3.6 Оценка сортообразцов яровой тритикале по количеству белка.....	103
3.7 Измерение толщины клеточной стенки без обработки и с обработкой кремниевым удобрением «Силиплант»	105
3.8 Поражаемость обыкновенной злаковой тлей сортообразцов яровой тритикале с обработкой препаратом «Силиплант»	112

3.9 Оценка репродуктивной способности тлей на различных сортообразцах при использовании регуляторов роста Вэрва и Экопин.....	120
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	126
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ.....	128

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы

Среди вредителей зерновых культур злаковые тли (сем. Aphididae) – одни из наиболее распространенных и массовых, особенно в северной части зоны возделывания зерновых (Артохин, 2013; Vickerman, Wratten, 1979; Гандрабур, 2019). В 2020 г. в Российской Федерации химические обработки против них были проведены на общей площади посевов озимых зерновых 1310 тыс. га, на яровых зерновых – на 1285 тыс. га (Россельхозцентр, 2021). Актуальная проблема применения химических пестицидов – гибель полезной энтомофауны и формирование резистентности ко многим пестицидам в популяциях фитофагов (Gerber et al., 2011; Есипенко, 2013; Ковалев и др., 2013; Сухорученко, 2020).

Одним из приоритетных направлений в защите зерновых культур от вредителей, в том числе от злаковых тлей, является разработка и использование устойчивых сортов, что позволяет рационально сокращать объемы применения инсектицидов и способствует сохранению полезной энтомофауны. Хотя сортовая устойчивость некоторых зерновых колосовых культур к злаковым тлям достаточно хорошо изучена (Белошапкин, 1987; Радченко, 1990, 2000, 2019), устойчивость тритикале к тлям остается практически неизвестной. Разнообразие видового состава, сложность и динамичность жизненных циклов, скорость развития и размножения, способность к быстрому наращиванию численности делает злаковых тлей актуальным объектом научных исследований на данной культуре, как и необходимость поисков доноров сортовой устойчивости к ним.

Степень разработанности темы.

Пищевые связи и вредоносность злаковых тлей изучали и отечественные, и зарубежные исследователи (Байдык, 1982; Бадулин, 1998; Гандрабур, 2015, 2016, 2019; Верещагина, 2016; Wood, 1961; Wratten, 1979; Malinga, 2007; Jimoh, 2012). Сортовая устойчивость пшеницы и ряда других зерновых культур к злаковым тлям также успешно изучалась многими авторами, и имеет практическое применение (Чесноков, 1956; Шапиро, 1985; Белошапкин, 1987; Радченко, 1990, 2000, 2019, Lowe, 1982, Westhuizen, 1998, Lu, 2010, Wang, 2015). Однако на

культуре тритикале исследований по устойчивости её к тлям практически не проводили.

Цель исследования: оценить биологические особенности обыкновенной злаковой (*Schizaphis graminum* R.) и черемухово-злаковой (*Rhopalosiphum padi* L.) тли, ассоциированные с устойчивостью к ним сортов образцов тритикале в лабораторных и полевых условиях Московского региона.

Для достижения поставленной цели решались следующие **задачи:**

1. Провести оценку сроков жизни, репродуктивного периода, количества потомства двух видов злаковых тлей и влияние некоторых применяемых на зерновых культурах агрохимикатов (Экопин, Вэрва, Силиплант) на численность тлей в лабораторных условиях.
2. Оценить в полевых и лабораторных условиях устойчивость к тлям (по интенсивности заселения растений) сортов образцов яровой тритикале из коллекции РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, с учётом влияние повреждений тлями на некоторые физиологические параметры растений.
3. Выявить генетический полиморфизм популяций тлей в полевых условиях.

Научная новизна. Приоритетно разработана методика содержания трёх видов злаковых тлей в лабораторных условиях, на которую было получено свидетельство ноу-хау (свидетельство №2022019 РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева). Установлено воздействие агрохимикатов Экопин, Вэрва и Силиплант на численность тлей при культивировании их на сортах образцов тритикале. По результатам проведенного экспресс-анализа из 66 сортов образцов яровой тритикале выделены 27 перспективных по устойчивости образцов, наименее заселяемые злаковыми тлями. Получены новые знания о генетическом полиморфизме по некоторым локусам микросателитной ДНК в популяции большой злаковой тли.

Теоретическая и практическая значимость работы. Выделенные в лабораторных и полевых условиях сорта образцы яровой тритикале, наименее благоприятные для массового размножения злаковых тлей, перспективны для дальнейшей селекционной работы по получению устойчивых форм, а

сортообразцы, оптимальные для вредителей, могут служить эталоном чувствительности в экспериментах. Установлены физиологические изменения поврежденных злаковыми тлями растений тритикале. Выявленные особенности действия препаратов Экопин, Вэрва и Силиплант на численность тлей можно использовать для усовершенствования методики лабораторного культивирования для изучения злаковых тлей, средств защиты от них, оценки устойчивости растений, а также для массового разведения тлей в программах культивирования энтомофагов в защищенном грунте.

Основные положения, выносимые на защиту.

1.Сортовые особенности яровой тритикале являются одним из факторов дифференциации тлей по биотическому потенциалу размножения; репродуктивная способность тлей меняется в зависимости от заселенного сортообразца.

2.Различия по локусам микросателлитной ДНК обуславливают полиморфизм в популяции большой злаковой тли и отсутствие такового у черемухово-злаковой тли.

3.Применение препаратов Экопин, Вэрва и Силиплант влияет на рост численности обыкновенной злаковой тли и черемухово-злаковой тли, неодинаково на разных сортообразцах тритикале.

Степень достоверности и апробация результатов

Достоверность результатов основана на соблюдении общих методических принципов планирования опытов в полевых и лабораторных условиях и применении стандартных статистических методов обработки данных с использованием дисперсионного и корреляционного анализа с помощью программы MS Excel. Результаты исследований были доложены на следующих научных конференциях: Международная научно-практическая конференция, посвященная 129-й годовщине со дня рождения академика Н.И. Вавилова, г. Москва, г. Саратов, 2016 г.; XII неделя науки молодёжи северо-восточного административного округа города Москвы, посвященная 160-летию К.Э. Циолковского, г. Москва, 2017г.; Международная научная конференция молодых

учёных и специалистов, г. Москва, 2018 г.; Международная научная конференция, посвященная 125-летию со дня рождения В.С. Немчинова, г. Москва, 2020 г.

Личный вклад автора

Работа представляет собой оригинальное исследование, на 90% выполненное лично автором, включая постановку цели и задач исследований, библиографический анализ, планирование и реализацию лабораторных и полевых опытов, статистическую обработку данных, обобщение и анализ результатов, подготовку и публикация статей. Разработка плана работы и подбор методов исследования, обсуждение результатов работы выполнены при участии научного руководителя.

Публикации результатов исследований. По материалам диссертации опубликовано 8 научных статей и 1 учебно-методическое пособие, в том числе 2 - в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа содержит введение, главы, заключение, включающее выводы и практические рекомендации, библиографический список из 154 наименований, в том числе – 118 иностранных авторов. Работа изложена на 144 страницах, содержит 66 рисунков, 14 таблиц, 1 приложение

ГЛАВА 1. ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ

1.1 Характеристика яровой тритикале (*Triticosecale*)

Тритикале – культура относительно молодая, несмотря на то, что первые упоминания данной культуры датируются 1875 годом. С 19-го века ученые селекционеры пытались получить гибрид пшеницы и ржи, сочетающий преимущества обеих этих культур – пищевую ценность пшеницы и устойчивость, и неприхотливость ржи. В 1875 году Вильсоном был получен первый пшенично-ржаной гибрид, культура оказалась практически бесплодной. Вывести плодовой гибрид ржи и пшеницы удалось только путем удвоения хромосом в первом поколении, что произошло спонтанно в 1888 году у немецкого ученого В. Римпау (Римпау, 1888, Мейстер, 1930). Их исследования продолжили другие селекционеры в Германии. Опыты оказались удачными, и новая культура распространилась по всем континентам — в 1975 году было проведено общемировое испытание сортов тритикале в 75 государствах Северной и Латинской Америки, Европы, Юго-Восточной и Центральной Азии, Африки и Океании.

Название произошло от первой части латинского наименования пшеницы (*Triti*) и второй части - ржи (*cale*). Селекция же тритикале начала давать первые плоды только в середине 70-х годов 20 века. И на сегодняшний день ученые во многих странах мира ежегодно выводят многочисленные коммерческие сорта тритикале, применяемые в животноводстве и пищевой промышленности. Культура тритикале имеет как яровую, так и озимую формы.

Биологическая характеристика культуры тритикале

Тритикале отличается мощно развитой мочковатой корневой системой, корни распределены главным образом в верхнем слое почвы, но иногда могут проникать на глубину до 100-150 см, а при благоприятных условиях и ниже. Позже из подземных стеблевых узлов возникают и быстро развиваются узловые, или придаточные, или вторичные корни, которые составляют основную массу корневой системы зерновых хлебов (Овеснов, 1999).

Тритикале обладает высокой кустистостью. Растения образуют стебли высотой 145 - 180 см у кормовых сортов, а у зерновых 110 - 120 см. Стебель полый, с 5 - 6 междоузлиями, покрыт восковым налетом, во время созревания светло-желтый, иногда окрашен антоцианом, устойчив к полеганию. Длина первого надземного междоузлия в нормальных условиях обычно невелика – 3 - 5 см. Длина второго в 1,5 - 2 раза больше первого и достигает 6 - 12 см. Последнее междоузлие вытягивается в длину на 40 – 60 см и более (Овеснов, 1999).

Листья ланцетные, нежные, облиственность 45—50%. Между влагалищем и листовой пластинкой находятся перепончатый язычок и ушки. Лист состоит из листовой пластинки и листового влагалища, которое охватывает междоузлие и придает ему большую прочность, защищает растущие части растения от внешних механических повреждений. На месте перехода листового влагалища в листовую пластинку, с внутренней стороны, располагается язычок – тонкая бесцветная пленка, плотно прижимающаяся к стеблю. Она препятствует затеканию воды между стеблем и влагалищем. Тут же по краям листового влагалища располагаются два полулунных рожка, или ушка (Овеснов, 1999).

Соцветие – сложный колос, который состоит из членистого стержня, являющегося продолжением стебля, и колосков. Членики стержня бывают прямыми или изогнутыми, голыми или опушенными. Они имеют две широкие стороны и два ребра. На каждом членике стержня имеется вверху небольшое утолщение – выступ, на котором размещаются колоски. 1 колосок на уступе стержня колоса, колосовые чешуи в форме узкой лодочки с килем и зубцом, цветков в колоске – 3 - 5, зерен в колоске 2 - 3, наружная цветковая пленка – кожистая гладкая со слабо выраженным килем и остью, ости крепятся к наружной цветковой пленке (Овеснов, 1999).

Тритикале имеет высокую озерненность колоса за счет чего и большую продуктивность относительно других культур. Зерно тритикале имеет высокий уровень лизина – 3,8%. Злак имеет озимые и яровые формы, обладает меньшей по сравнению с пшеницей требовательностью к условиям произрастания, так же эта

культура обладает повышенной морозостойкостью и устойчивостью к болезням различной этиологии.

Урожайность зерна тритикале может быть до 110-120 ц/га. (Рубец, 2016).

Тритикале, так как это искусственно полученная культура, не имеет центра происхождения (Рубец, 2016).

Возделывание тритикале

Успешно возделывать эту культуру можно в районах, где выращивают озимую пшеницу и рожь. Основные посевные площади в России под тритикале сосредоточены на Северном Кавказе, в Центрально-Черноземной и Нечерноземной зонах.

Так, по данным FAO (<http://faostat.fao.org>) посевные площади тритикале достигают 5 млн. га. Лидерами по возделыванию данной культуры являются Польша, Германия, Франция и Беларусь. В Польше площади посева достигают 1,3-1,5 млн. га, в Беларуси – более 0,5 млн. га. В России на 2019 год площадь посевов была 147,7 тыс. га. Наивысшая урожайность отмечена в Бельгии (62 ц/га), Швейцарии (58 ц/га), среди основных производителей Германия (57), Франция (47), Польша (33), Беларусь (30). В России наивысшая урожайность в Белгородской области – 50,2 ц/га. (<http://faostat.fao.org>).

В России тритикале используют в производстве комбикормов (для свиней, бройлеров и др.) и спирта (его выход из зерна тритикале на 3 - 5% больше, чем из пшеницы и других зерновых). Большие перспективы в применении муки из тритикале в качестве основного компонента сырья в кондитерском производстве (печенье, бисквиты, рулеты, кексы, крекеры и др.), при приготовлении «быстрых завтраков». Особое место тритикале занимает при изготовлении диетического хлеба для лиц, страдающих нарушением обмена веществ. Широкое распространение постепенно получают хлебобулочные изделия, выпекаемые из муки нескольких злаков (с участием тритикале). Большинство выведенных сортов и гибридов тритикале обладают высокой и устойчивой урожайностью, хорошей зимостойкостью (близкой к озимой ржи). Масса 1000 зерен тритикале составляет 31 - 42 г, натура - 600 - 790 г. Тритикале отличается высоким потенциалом

урожайности, повышенным содержанием белка и незаменимых аминокислот что определяет ее биологическую и пищевую ценность, а также кормовые достоинства.

Содержание белка в тритикале на 1,0 - 1,5% выше, чем у пшеницы, и на 3 - 4%, чем у ржи. По фракционному составу белки тритикале занимают промежуточное положение между белками пшеницы и ржи. Образуют клейковину в количественном отношении, близкую к пшеничной, но по качеству хуже. Перевариваемость белков пшеницы и тритикале практически одинаковая - 89,3 и 90,3% соответственно. Зерно тритикале не уступает зерну пшеницы по содержанию макро- и микроэлементов (<http://faostat.fao.org>).

В отличие от других зерновых культур тритикале более стрессовынослива, как в отношении погодных факторов, так и почв (Лукин и др., 2017).

1.2 Вредители зерновых колосовых культур в условиях Центрального региона России

Зерновые колосовые культуры – древнейшие культурные растения, возделываемые человеком уже, по меньшей мере, с 7-6 тысячелетия до н.э. Центр происхождения колосовых культур, в том числе пшеницы, и ячменя, обсуждается, но более признана гипотеза о вероятном происхождении культурных пшениц с территории Передней Азии и Закавказья, а ячменей из Средиземноморья, Передней, Средней и Восточной Азии (Вавилов, 1926; Жуковский, 1971). Как и большинство других культур, зерновые злаки являются пищей для широкого круга фитофагов. Следует отметить, что центры происхождения пшеницы и ячменя, обычно являются частью ареала специализированных фитофагов этих культур. Предполагаемый процесс длительной адаптации насекомых к виду растения, возделываемому в культуре, в разных группах фитофагов проявился в неодинаковой степени, поэтому вредные объекты, повреждающие культурные растения, достаточно трудно группировать в хозяйственном плане. С другой стороны, роль каждого вида может изменяться как в результате действия природных факторов, так и от проявления антропогенных воздействий, например,

при изменении приоритетов в земледелии и растениеводстве, и, что менее предсказуемо, от направления использования растениеводческой продукции. В целом колосовые одни из самых пластичных культур для условий хозяйств разного экономического уровня – их можно возделывать как при интенсивном, так и при экстенсивном ведении производства, в биологическом земледелии. Эти культуры позволяют постоянно получать продукцию с высокой товарной ценностью при воздействии большого числа неблагоприятных факторов, многие из которых являются критическими в товарном производстве ряда других культурных растений (Орлов, 2006).

Основные виды вредителей злаковых культур относятся к 5 отрядам: прямокрылые, жесткокрылые, чешуекрылые, двукрылые и полужесткокрылые.

Прямокрылые (Orthoptera) как опасные вредители проявляют себя в степной части РФ, численность вредных саранчовых постоянно отслеживается службой защиты растений. В годы с высокой численностью насекомых наиболее опасными для зерновых могут быть (при перелёте на поля, из стадных видов) перелётная саранча и итальянский прус, а из нестадных видов экономическое значение могут иметь сибирская, тёмнокрылая, крестовая, пёстрая, чёрнополосая кобылки, атбасарка и некоторые другие виды (Наумович и др., 2000, Долженко, 2003).

Среди представителей жесткокрылых (Coleoptera) вред колосовым культурам наносят пьявицы, хлебные жуки, хлебная жужулица, хлебные блошки.

Пьявицы распространены во всех регионах РФ. Вред наносят как имаго так и личинки. Взрослые особи выедают сквозные отверстия вдоль дуговидных жилок листьев у злаков. Личинки скелетируют листья овса, ячменя и пшеницы. Растения с сильными повреждениями от пьявиц желтеют и засыхают. Среди хлебных жуков наиболее распространенным является хлебный жук-кузька. Опасны как жуки, так и личинки. В отдельные годы может наносить серьезный ущерб урожаям пшеницы, ячменя и ржи. Личинки жука-кузьки повреждают корневую систему растений, а взрослые жуки выедают зерна в колосе. Одним из опасных вредителей можно отметить хлебных жужелиц. Личинки жужелиц объедают листья озимых культур, после чего растения часто гибнут. Взрослые

особивыедают зерна в колосьях, обгрызают чешуйки и ости. Из почти повсеместно распространенных вредителей можно выделить хлебных блошек, которые наносят ущерб озимым и яровым зерновым. Вредят растениям и имаго и личинки. Взрослые особи обгрызают листья, а личинки повреждают стебли. После воздействия хлебными блошками растения останавливаются в росте (Россельхозцентр, 2020).

Среди чешуекрылых (Lepidoptera) сильно выделяется надсемейство совкообразных (Noctuoidea), которое включает большое число видов вредящих, как и культурным, так и диким растениям. Гусеницы многих видов являются вредителями сельского и лесного хозяйства, а часть из них рассматриваются в разных странах как серьезные вредители, даже являющиеся объектами международного карантина (например, виды рода *Spodoptera*). Личинки совкообразных чешуекрылых питаются представителями всех классов наземных растений (Артохин и др., 2017).

Среди двукрылых (Diptera) основных вредителей для Нечерноземной зоны выделяются несколько видов злаковых мух – шведская муха, меромиза и зеленоглазка. Шведские мухи развиваются в 2-5 поколениях. Особую опасность представляет первое поколение насекомого. Самки откладывают яйца на всходы: листья, стебли и за колеоптиле всходов злаков. Личинка проникает в зону конуса нарастания, лизирует меристемные ткани, что приводит к гибели главного стебля или побегов следующих порядков. Такое повреждение шведской мухой может обусловить потери урожая колосовых злаков до 6 - 10% (Беляев и др., 1981).

Из представителей полужесткокрылых (Hemiptera) на зерновых колосовых культурах наиболее распространены клоп вредная черепашка, клопы-слепняки, остроголовые клопы, цикадки и злаковые тли.

Вредная черепашка, маврский и австрийский клопы схожи своим жизненным циклом. Преимущественно встречаются в степных районах РФ. Поврежденность зерна там может достигать 30 %. Зимуют клопы на стадии имаго. Основные места зимовок – дубовые или смешанные лиственные леса с разреженной травянистой растительностью. Клопы-слепняки (Miridae).

Распространены повсеместно. Наносят вред различным культурам, в том числе пшенице, ржи и ячменю. Повреждают все надземные органы. Оставляют уколы на зерне в виде мелких желтоватых пятен. Ощутимых потерь урожая слепняки обычно не наносят. Остроголовые клопы (Pentatomidae). Наиболее распространенными считаются элия остроголовая (*Aelia acuminata* L.), сибирская (*Aelia sibirica* Reut.) и носатая. сибирская и носатая (*Aelia rostrata* Boh.). Клопы имеют сероватожелтое овальное с заостренной головой тело. Виды хорошо различаются даже по внешним признакам. Взрослые клопы наносят уколы в верхнее междоузлие стебля, что приводит к отмиранию тканей, белоколосости и щуплости зерна (Алехин, 2004).

Цикадки и свинушки (*Macrostelus laevis* Rib., *Psammotettix striatus* L., *Laodelphax striatellus* Fall. и др.) имеют большое значение, в основном как переносчики вирусной инфекции. Современный состав комплексов, а так же биологические особенности основных видов в отдельных регионах практически не изучены (Орлов, 2006).

Тлей разделяют на две биологические группы - мигрирующие и немигрирующие. Из немигрирующих наиболее часто встречаются на колосовых культурах обыкновенная злаковая, большая злаковая и ячменная тли. Среди мигрирующих широко распространена черемуховозлаковая тля (Алехин, 2004)..

На численности тлей сильно влияют погодные условия: при сухой погоде заметно снижается выживаемость личинок, а при влажной — тли подвергаются риску более сильного заражения грибными заболеваниями (Орлов, 2006).

Потери урожая зерновых культур в зависимости от степени заселения растений злаковыми тлями составляют 18,9–72,2%. Одновременно отмечено ухудшение качества зерна в результате увеличения процента щуплых семян (Байдык, 1982).

Роль вредителей в последнее десятилетие неуклонно возрастает. Это связано, как и с глобальными абиотическими (изменение климата), так и биотическими факторами (сукцессии). В частности, большое влияние оказывает антропогенный фактор – увеличение площадей посевов культурных растений и

т.д. В целом это предопределяет возрастание роли тех вредных организмов, которые ранее контролировались в основном природно-климатическими факторами, агротехническими и организационно-хозяйственными мероприятиями (Орлов, 2014).

1.3 Злаковые тли: биоэкология и вредоносность

Тли составляют большую группу мелких сосущих насекомых длиной от 0.5 до 7.5 мм. Это одна из самых многочисленных групп отряда полужесткокрылых (Hemiptera). Тело тлей от бледно-зеленого и желтого до черного цвета, обычно овальной, яйцевидной или продолговатой формы, покровы мягкие, часто бескрылы. В большинстве случаев тли живут открыто, нередко образуют большие колонии. Замечательны тли своей необычной биологией. Жизненный цикл тлей характеризуется сезонным чередованием партеногенетического поколения с обоеполым, живорождения с яйцерождением и нередко сезонной сменой кормового растения. Тлей можно разделить на две группы - немигрирующие тли (однодомные) и мигрирующая (двудомные) (Третьяков, 2010).

В цикле развития немигрирующих тлей зимовка происходит обычно в фазе яйца на многолетних растениях или двулетниках. Весной отрождается бескрылая девственная самка-основательница, рождающая до 50-70 личинок, которые вскоре достигают взрослого состояния; они также бескрылы, также размножаются партеногенетически с живорождением. Среди летних поколений этих особей появляются крылатые расселительницы, переселяющиеся на другие растения, образуя на них путем живорождения новую колонию тлей. И только осенью из личинок возникает уже обоеполое поколение - самцы и яйцекладущие самки; самки откладывают яйца, которые и зимуют (Орлов, 2006).

Мигрирующие тли характеризуются сменой кормового растения. Например, свекловичная тля (*Aphis fabae*) сначала развивается на бересклете и калине, а летом на свекле, конских бобах и ряде других растений. Существуют и другие биологические циклы у тлей, например, у завезенной из Америки в Европу кровяной тли, где первичное кормовое растение выпадает (американский вяз,

отсутствующий в Европе), и развитие протекает только на вторичных растениях (яблоня и другие плодовые) - это так называемые неполноциклые (Орлов, 2006).

Тли причиняют исключительно большой вред сельскому и лесному хозяйству, ослабляя растения, задерживая их рост, вызывают искривление, сморщивание, скручивание поврежденных листьев и побегов. Листья покрываются сахаристыми выделениями тлей, на которых в дальнейшем нередко поселяется сажистый грибок, вызывая почернение листовой пластинки (Орлов, 2006).

Большинство злаковых тлей относятся к семейству настоящие тли – Aphididae. Наличие гетереций, высокий уровень полигонии и удивительная приспособляемость позволили злаковой тле распространиться на всю территорию палеарктической области, несмотря на ее агрессивные климатические условия. Таким образом, эта хозяйственно выделяемая группа видов стала серьезной угрозой для посевов (Берим, 2014).

Наиболее вредоносные для злаковых культур виды в России: в центральном регионе – большая злаковая (*Sitobion avenae*) и черемухово-злаковая (*Rhopalosiphum pad*) тли. Также имеют определенную степень вредоносности обыкновенная злаковая (*Schizaphis graminum*), ячменная тля (*Diuraphis noxia*) и розанно-злаковая тля (*Metopolophium dirhodum*) (Берим, 2014).

Обыкновенная злаковая тля (*Schizafis graminum* R.) (рисунок 1)



Рисунок 1. Обыкновенная злаковая тля (фото автора)

Жизненный цикл вида.

Бескрылая основательница выходит из яйца весной, дает несколько поколений партеногенетических крылатых и бескрылых самок. К осени появляются крылатые полоноски. Которые отраждают амфигонных бескрылых самок, откладывающих яйца и крылатых амфигонных самцов, оплодотворяющих амфигонных самок. Все партеногенетические генерации обыкновенной злаковой тли живородящие (Васильев, 1984).

Самка-основательница – зеленого цвета. Тело овально-вытянутое. Длина 2 мм. Соковые трубочки с темными концами. Усики длиннее половины тела (Верещагин, 2001).

Личинка в первых трех возрастах не имеет хвостика. Личинка крылатой девственницы характеризуется появлением во втором и третьем возрасте на груди зачатков крыльев. После четвертой линьки крылья появляются полностью (Верещагин, 2001).

Бескрылая девственница длиной 1,2–2 мм. Тело светло-зеленое с продольной зеленой полосой на спинной стороне. Опыления нет, в коротких редких игольчатых волосках в одном поперечном ряду на сегменте. Тергум без склеротизации. Маргинальные бугорки сосочковидные, небольшие, расположены на переднегруди, I и VII сегментах брюшка. Усики без вторичных ринарий, достигают длины до середины тела. Трубочки длинные, цилиндрические, светлые, не вздутые, перед крышечкой буроватые, в 1,7–2 раза длиннее пальцевидного хвостика (Васильев, 1984).

Крылатая девственница имеет вторичные ринарии на третьем членике усиков (Васильев, 1984). Длина – 1,6 мм, брюшко зеленое, голова и усики бурые. Усики длиннее, чем у бескрылой девственницы (Верещагин, 2001).

Яйцо зимует на листьях всходов озимых злаковых культур, дикорастущих злаков и на падалице (Васильев, 1987).

Весной с наступлением среднесуточной температуры $+8^{\circ}\text{C}$ – $+10^{\circ}\text{C}$ из яиц выходят личинки, которые через 10–15 дней вырастают в партеногенетических

самок-основательниц. Развиваясь в 5–7 поколениях, каждая самка производит на свет по 20–30 личинок (Верещагин, 2001).

Крылатые девственницы появляются на кормовых растениях со второго поколения. Вредители перелетают на незаселенные растения, где питаются и размножаются путем живорождения. К началу восковой спелости зерна культурные растения становятся непригодными для питания. В это время вредитель переселяется на дикие злаки, посеvy сорго, молодые растения пожнивных посевов. Немного позднее крылатые девственницы обыкновенной злаковой тли предпочитают заселять всходы озимых (Верещагин, 2001).

Черемухово-злаковая тля (*Rhopalosiphium padi* L.) (рисунок 2)



Рисунок 2. Черемухово-злаковая тля (фото автора)

Жизненный цикл вида

Вид двудомный, зимующий на черемухе на стадии яйца. Весной отрождаются личинки, которые позже превращаются в бескрылых самок-основательниц. Во время цветения черёмухи появляются крылатые самки-основательницы, которые перелетают на злаковые культуры. Образуют колонии, как ячменная тля, но вред менее выражен. Осенью появляются крылатые

полоноски, они мигрируют на черемуху. Особи полового поколения откладывают зимующие яйца на черемухе (Орлов, 2006). На юге может жить неполноцикло.

Наибольший вред наносит ранним посевам озимых колосовых культур. Кроме колосовых, сильный вред причиняет кукурузе. Переносит вирусные заболевания в т. ч. жёлтая карликовость ячменя (Fingu-Mabola, 2020)

Бескрылая живородящая самка длиной 1,2–2,4 мм; тело яйцевидно-овальное, наиболее широкое в задней четверти; от оливково-зелёной до тёмно-зелёной окраски с восковым налётом; соковые трубочки длинные, посередине слегка утолщены; усики достигают половины длины тела (рис.2). Крылатая самка расселительница длиной до 3 мм, по окраске напоминает бескрылую форму (Орлов, 2006).

Распространение. СНГ: вся европейская часть, на север до Хибин, Кавказ, Казахстан, Сибирь, Дальний Восток. Европа, Азия, Япония, Африка, Северная Америка, Австралия (Берим, 2005).

Большая злаковая тля (*Sitobion avenae* L.) (рисунок 3)



Рисунок 3. Большая злаковая тля (фото автора, 2016)

Жизненный цикл вида

Основательница появляется из яйца, бескрылая, размножается партеногенезом, с живорождением. Она дает несколько весенне-летних поколений крылатых самок и бескрылых. Так продолжается до конца сезона. К осени появляются крылатые полonoски. От них появляются амфигонные самки, откладывающие яйца, являются бескрылыми, и амфигонные самцы, которые, будучи крылатыми, оплодотворяют амфигонных самок.

Все партеногенетические генерации большой злаковой тли, как и у всех представителей надсемейства настоящих тлей – живородящие. (Васильев, 1987).

Яйцо овальное, свежееотложенное зеленоватого цвета. Через несколько дней становится черным и блестящим (Верещагин, 2001).

У основательницы тело веретенoвидное. Трубочки в 1,12–1,43 раза длиннее хвостика. Ячеистый участок занимает 0,2–0,3 длины трубочки. Покровы желтовато – зеленые или грязновато – красные, до черных, нередко блестящие (Бей-Биенко, 1972).

Крылатая девственница отличается красновато-бурой грудью и зеленым или красноватым брюшком. Длина 3–4 мм. Яйцо зимует на культурных и диких злаках или озимых хлебах. Развитие яиц начинается в апреле – мае. (Орлов, 2006).

При повышении температур до $+8^{\circ}\text{C}$ – $+10^{\circ}\text{C}$ появляются личинки. Через 10–15 дней они превращаются в основательниц, которые, в свою очередь, производят до 20–30 личинок. Особи крылатых девственниц мигрируют на незаселенные растения тех же видов, где продолжают развиваться и размножаться партеногенетически, путем живорождения. Нормальные самки (амфигонные), нормальные самцы (амфигонные). Появление данной генерации вредителя наблюдается в осенний период с понижением температуры (Верещагин, 2001).

К октябрю – ноябрю амфигонные особи спариваются и откладывают яйца. Плодовитость нормальных самок до 12 яиц. За вегетационный период развивается до 30 поколений (Верещагин, 2001).

Большая злаковая тля распространена по всей Европейской части России, на севере до Хибин. Ареал вредителя охватывает Закавказье, Среднюю Азию, Сибирь, Приморье (Бей-Биенко, 1964).

Биологическое разнообразие злаковых тлей

Популяции тлей высокополиморфны, в их жизненном цикле присутствуют как нормальные самцы и самки, так и партеногенетические самки. Эволюция тлей шла, предположительно, от крылатых половых особей к гетерогонии, параллельно с эволюцией растений. Этот прогрессивный жизненный цикл дал возможность тлям широко распространиться. Некоторые исследователи считают, что не только отдельные роды, виды, подвиды и биотипы проявляют разную хозяйскую специфичность, но это свойственно также и отдельным особям популяций, что и дает невероятную приспособляемость тлей к новому корму (Шапошников и др., 2011).

Также известны различия в длительности стадий развития каждой жизненной формы. Так, например у черемухово-злаковой тли (*Rhopalosiphium padi* L.) у бескрылых форм довольно коротким является период до начала репродукции, тогда как период, когда особь способна давать потомство является довольно длительным. У данного вида также отмечается различие в специализации самки-основательницы от остальных жизненных форм. Такие самки могут питаться только на первичном растении-хозяине (Верещагина и др., 2016).

В центре и на юго-западе Китая в 2011 году было классифицировано 5 различных биотипов большой злаковой тли – *EGA I*, *EGA II*, *EGA III*, *EGA IV* и *EGA V* на основе ответов устойчивости/толерантности семи генотипов пшеницы: Amigo, Fengchan № 3, Zhong 4 wumang, JP1, L1, 885479-2 и Xiaobaidongmai. Несмотря на то, что большая злаковая тля является одним из самых экономически важных вредителей зерновых культур, исследований по идентификации биотипов недостаточно (Xu, 2011).

Также известно, что бывают различия в численности разных генераций. У черемухово-злаковой тли (*Rhopalosiphium padi* L.), у крылатых особей численность меньше, чем у бескрылых. Одной из причин данного явления может быть, что крылатые особи производят более многочисленное потомство, соответственно материнских особей нужно меньше (Гандрабур, 2015)

Литературных данных по полиморфизму популяций обыкновенной злаковой тли довольно много. Первые данные о способности обыкновенной злаковой тли питаться на разных сортах пшеницы и ячменя были получены в 1947 году в США, однако целенаправленные исследования начали проводиться только с 60-х годов 20 века (Dahms, 1948). За 20 лет было описано 10 биотипов тли, отличающихся по взаимодействию тли и растения-хозяина *A–C*, *E–K* (Haley, 2004). В 2010 году было обнаружено еще 13 новых биотипов (Weng, 2010). Биотип *B* был идентифицирован по преодолению устойчивости образцов пшеницы CI 9058 и Dickinson selection 28A (Wood, 1961). Биотип *C* отличается от предыдущего способностью поражать ранее устойчивые образцы сорго. Биотипы *F* и *A* сходны по способности повреждать ряд генотипов зерновых культур, однако различаются по вирулентности к сорту Amigo и по морфологическим признакам (Kindler, 1986).

Идентификация биотипов ячменной тли началась в 1989 году. В Колорадо обнаружили вирулентный биотип, который может нанести существенный ущерб пшенице с любым геном устойчивости к ячменной тле, кроме *Dn7*. Следующие три биотипа были так же обнаружены по взаимодействию тли и растения-хозяина, все эти биотипы характерны для США (Burd, 2006), (Puterka, 2007), еще два биотипа были описаны в Южной Африке. Биотипы ячменной тли обычно показывают фенотипические различия по воспроизводству, различной вирулентности к разным резистентным генотипам растения-хозяина (Puterka, 1992), (Malinga, 2007), (Jimoh, 2012). Первые два биотипа ячменной тли, *RWA 1* и *RWA 2*, были классифицированы по влиянию температуры на особей. Биотип *RWA 2* хорошо приспособлен к повышенной температуре воздуха и характеризуется повышенной степенью вирулентности. В 2003 году выявлено еще три биотипа – *RWA 3 – 5* ячменной тли, по предпочтению растения-хозяина. Биотип *RWA 5* сильнее, чем остальные, поражает образцы носители генов *Dn1 – Dn9*. В настоящее время описаны еще три биотипа – *RWA 6 – 8* (Elliott, 1975), (Bouhssini, 2011).

Эволюционные особенности

Жизненный цикл тлей относят к числу самых интересных из всех групп животных. Он включает партеногенетические и половые поколения, сложные полифенизмы, а также обязывает тлей перемещаться в течение годового цикла на разные растения (Eisenbach, 1980). Тли, как отдельная систематическая группа, появилась около 200 миллионов лет назад, однако неизвестно, были ли эти предки партеногенетическими. Некоторые виды мелового периода показывают укорочение яйцевода, например, у *Aniferella bostoni* эти изменения, возможно, ведут к становлению партеногенеза (Heie, 1987).

Полифенизм, или появление множественных фенотипов или морф у генетически идентичных индивидов, характерен для тлей и занимает центральное место в эволюции этой группы животных. В рамках партеногенетической линии самки могут проявлять до восьми дискретных фенотипов, которые могут отличаться по различным признакам, включая морфологию (Lambers, 1966), физиологию (Elliott, 1975), сроки размножения и численность потомства (Dixon, 1971, 1972, 1980, Leather, 1981), продолжительность жизни (Leather, 1981, Wratten, 1977), способность использовать альтернативные источники пищи (Dixon, 1971, Kennedy, 1954).

Для многих организмов характерен симбиоз с различными бактериями, которые могут оказывать существенное влияние на биологию и экологию хозяина. Такие бактерии свойственны и для тли, которые, предположительно обеспечивают устойчивость к биотическим и абиотическим факторам среды. Так, например, *Hamiltonella defensa* защищает тлю от нападения наездников, однако один тип бактерий редко встречается в популяциях. Было показано, что комплекс факультативных эндосимбионтов без *H. defensa*, не только не дает преимуществ, но и замедляет обмен веществ тли (Doremus, 2017), (Rothacher, 2016).

Помимо факультативных симбионтов для тли известны облигатные – *Buchnera aphidicola*, которые являются основными эндосимбионтами тлей, они производят незаменимые аминокислоты, не синтезируемые хозяином. *B.aphidicola* локализуется в специализированных клетках - бактериоцитах, они

находятся рядом с кишкой хозяина. Бактерии обеспечиваются питательными веществами и заменимыми аминокислотами от тли, такая сильная зависимость бактерий привела к значительному уменьшению их генома по сравнению с другими родственными организмами. Анализ 16s рРНК показал, что *B.aphidicola* относятся к гамма-3 подгруппе Протеобактерий и родственны с семейством Энтеробактерий.

Прогрессивный жизненный цикл тли дал возможность распространиться повсеместно, в том числе и за счет отмеченной выше способности проявлять разную хозяйскую специфичность. Согласно постулату, Х. Флора «ген-на-ген» 1971 года, описанному на исследованиях иммунитета льна к ржавчине, каждому гену устойчивости соответствует ген вирулентности патогена или вредителя, гены устойчивости растений обычно доминантны, так как эволюционно они старше, а гены вирулентности – рецессивны. Мутации в генах вирулентности приводят к потере эффективности гена устойчивости растения. Эта гипотеза была проверена и на взаимодействии обыкновенной злаковой тли с пшеницей и сорго (Белошапкин, 1987, Flor, 1956, 1971).

Для цитогенетики и геномики тли также представляют большой интерес, так как они имеют голоцентрические хромосомы. Организмы с таким типом хромосом, встречаются как среди животных, так и среди растений. Несмотря на их радикальные отличия от классического типа хромосом (моноцентрические), они не были достаточно изучены (не считая нематод). Количество хромосом ($2n$) у представителей одного и того же рода (*Amphorophora*) может варьировать от 4 до 72, но при этом в другом роде (*Dysaphis*) количество хромосом удивительно стабильно, $2n=12$. Это вызывает вопросы в фундаментальных аспектах эволюции этого таксона и об организации его генома (Manicardi, 2015).

1.4 Устойчивость зерновых культур к злаковым тлям

Устойчивость растений – одна из основных причин, лимитирующих вредоносность тлей. По общепринятой классификации Р.Пайнтера (Пайнтер, 1953) выделяют 4 типа устойчивости: непригодность, или антиксеноз –

когда отвергает растение при возможности выбора. Антибиоз – когда имеется негативное воздействие на жизнеспособность фитофага при питании и толерантность. 4-й тип – «уход от вредителя», фенологическая устойчивость. Все типы устойчивости могут проявляться одновременно у одного растения-хозяина и обуславливаться одним и тем же фактором (Радченко, 1991).

Устойчивость у данных растений складывается из огромного количества факторов. Как, например слабое заселение колосьев однозернянки *Triticum monosocum* большой злаковой тлей можно связать с черепицеобразным расположением колосков. Так же линии пшеницы, лишённые воскового налета более устойчивы к большой злаковой тле, по сравнению с линиями, обладающими им (Дворянкина и др., 1988).

Генетическое разнообразие зерновых культур по устойчивости к тлям

Генетическая однородность возделываемых сортов приводит к сохранению адаптивной коэволюции вредителей. Использование инсектицидов приводит к сдвигу биологического гомеостаза. Наблюдается гибель не только насекомых, приносящих ущерб сельскому хозяйству, но и энтомофагов, кроме того отмечена приспособляемость тли к инсектицидам, а гибель хищников приводит к резкой вспышке численности тли. Поэтому селекция на иммунитет – это один из самых действенных и при этом экологических способов борьбы с тлями.

По Н.И. Вавилову сортовой иммунитет делится на активный (индуцированный) и пассивный (конститутивный). Активный иммунитет проявляется в химических, физиологических реакциях клеток на раздражитель или появление новообразований. Пассивный иммунитет – морфологический, учитываются анатомические особенности клетки (Радченко, 2012).

Уровень вредоносности зависит от численности вредителя, стадии вегетации зараженного растения, а также длительности питания вредителя. Питание злаковых тлей может существенно снизить урожайность зерновых культур, влияет на всхожесть формирующихся на растениях семян. Большая злаковая тля, питаясь на листьях, перераспределяет питательные вещества, транспортирующиеся в колосья. Листья пшеницы, на которых происходит

питание, имеют большее количество азота по сравнению с неповрежденными, в зерне также уменьшается количество белка и крахмала. Были проведены эксперименты по совместному культивированию тли с грибными патогенами и отмечено, что питание тлей на растениях может положительно сказываться на развитии септориоза (Asalf et al., 2021). В эксперименте с ржавчинными грибами было показано, что питание тлей оказывает благоприятное воздействие на развитие ржавчины (Stephanie et al., 2001). В то же время грибы могут ингибировать рост численности тлей. Некоторые виды тлей выделяют сладкую жидкость – падь, которая служит питательной средой для условно патогенных видов грибов, родов *Fumago*, *Dematium*, *Alternaria*, *Trichosporium*, *Capnodium*. Развитие грибных структур на поверхности листа ведет к уменьшению фотосинтетической активности растений (Yang et al., 2021).

Злаковые тли, питаясь флоэмным соком, ослабляют иммунную систему растений с помощью секретов слюны. Слюна содержит свободные аминокислоты, пектиназы, глюкозидазы, целлюлазы, полифенолоксидазы, липазы, пероксидазы, которые, предположительно, поддерживают условия для лучшего выхода сока из клеток и производят детоксикацию фенольных соединений и предотвращение накопления каллозы. Тли также вызывают некрозы на листьях растений, увеличивают окисление липидов, изменяют активность окислительно-восстановительных ферментов, активируют гены PR – белков, отвечающих за ответ на заражение патогеном (Румянцев и др., 2015).

В опытах по влиянию толщины воскового налета на репродуктивные особенности тлей было показано, что растения пшеницы, ячменя и сорго, лишенные воскового налета, были более устойчивы к большой и розанно-злаковой злаковой тле, чем покрытые им (Радченко, 2012).

Результаты исследований по влиянию опушения растения на устойчивость к злаковым тлям несколько противоречивы. Starks K.J. с соавторами показали, что густоту и длину трихом нельзя назвать признаками, маркирующими устойчивость пшеницы к злаковым тлям (Starks, 1983). В исследованиях Е.Е. Радченко длина трихом также не влияла на успешность питания тлей на пшенице, чего нельзя

сказать про густоту опушения. Были выявлены наиболее устойчивые образцы – Дельфи 400 и Карагандинская 2, которые характеризуются плотным опушением (Радченко, 1991).

Сведения об активном иммунитете чрезвычайно обширны. Показано влияние вторичных метаболитов – терпенов, терпеноидов, фенолов, флавоноидов, алкалоидов на продолжительность жизни и репродуктивные показатели тли. Основную активную защиту выполняют ингибиторы гидролаз фитофагов и лектины. Эти вещества накапливаются в основном в запасующих тканях, а начало питания насекомых активирует их синтез (Rose, 1981).

Растения пшеницы с меньшей концентрацией нитратов в растительном соке на ранних стадиях повреждаются тлями сильнее (Henderson, 1978). Неустойчивые генотипы пшеницы характеризуются также повышенным содержанием свободных и связанных аминокислот в листьях (Ciepiela, 1989, Niraz, 1985), (Niraz, 1991). Устойчивость озимой пшеницы к тлям коррелирует с высокими значениями «индекса токсичности» – отношением содержания свободных фенолов (показатель устойчивости растений к тлям) к содержанию свободных аминокислот. При высоком содержании фенолов в тканях растений возможна токсикация тлей (Niraz, 1985, Peng, 1991).

Злаковые культуры с относительно высоким содержанием гидроксамовых кислот – 2,4-дигидрокси-7-метокси-(2H)-1,4-бензоксазин-3(4H)-она (ДИМБОА) и 2,4-дигидрокси-(2H)-1,4-бензоксазин-3(4H)-она (ДИБОА) и родственных им соединений – бензоксазолинонов (МБОА, ВОА) обладают некоторой устойчивостью к злаковым тлям. Негативное действие на тлей выше от ДИМБОА, чем от МБОА. Молодые растения более насыщены гидроксамовыми кислотами, чем взрослые (Argandona, 1983). Интересно, что образование ДИМБОА ингибирует выработку индольного алкалоида грамина. Эти вещества находятся в запасующих частях растения, и при нарушении клеточной стенки тлей, накапливаются в них.

Несмотря на большое количество метаболитов, оказывающих токсичное влияние на тлей, они концентрируются в основном в запасующих тканях. Стилет

тлей проникает во флоэму по межклеточным пространствам, поэтому насекомое может избегать негативного действия веществ. Важную роль в устойчивости растений, возможно, играет пектин, который выполняет структурную цементирующую функцию межклеточного пространства.

Устойчивость растений к тлям может изменяться в зависимости от возраста, например, большая злаковая тля в фазу всходов наносит больший вред ячменю, чем пшеницы, но взрослые растения пшеницы больше подвержены негативным воздействиям, наносимым тлями, чем ячмень (Araplaza, 1967).

По сравнению с жевательными травоядными животными, кормление тлей обычно наносит относительно небольшой вред растению. Кроме того, тля производит, и вводит специфические соединения (эффекторы), предназначенные для модуляции и подавления фитогормональной и защитной реакции восприимчивых растений. У устойчивых растений соединения слюны тлей (элиситоры) могут распознаваться растениями и активировать целенаправленную защиту, включая индукцию специализированных метаболитов растений (СМР) и других механизмов резистентности. Негативные последствия длительного кормления тлей часто возникают из-за быстрого клонального размножения тлей и последующего истощения ресурсов растения (Zuest et al., 2016)

Устойчивость зерновых к злаковым тлям

Изучение вопросов оценки вредоносности и поиск альтернативных химическому мер борьбы с тлей ведется на протяжении многих лет. Так, например, в 80-е годы XX века в Московской ордена Ленина и ордена Трудового Красного Знамени сельскохозяйственной академии имени К.А. Тимирязева Белошапкиным С.П. было проведено исследование по изучению различных показателей злаковых тлей для использования их в качестве маркеров антибиоза к различным видам и сортам пшеницы (Белошапкин, 1987). В данной работе было установлено, что между видами злаковых тлей и клонами из различных географических зон различий по пищевой специализации выявлено не было, однако черемухово-злаковая тля, которая была выращена в лабораторных условиях, отличалась по этому показателю от природных форм. Также стало

известным, что два вида тлей (черемухово-злаковая *Rhopalosiphum padi* и большая злаковая *Sitobion avenae*) не различают родственные генотипы, в отличие от неродственных. Растения родственных форм *T. timopheevii* и *T. boeoticum* оказались менее благоприятными для тлей, то есть проявили устойчивость к ней.

Гены устойчивости к злаковым тлям

Реализующийся генотип растения зависит от биотипов тли, питающихся на нем, то есть у одного и того же вида или даже сорта могут с разной интенсивностью экспрессироваться гены устойчивости. Для каждого вида тли определены свои гены устойчивости. Обычно гены устойчивости обозначаются первыми буквами родового и видового названия тли, цифра после – номер локуса в порядке его идентификации.

У пшеницы были идентифицированы ортологи генов *Vx1-Vx5* кукурузы – *TaVx1-TaVx5*, отвечающие за выработку ДИМБОА и ДИБОА, гидроксамовых кислот, которые локализованы в геномах А, В, D. В соответствии с законом гомологических рядов наследственной изменчивости Н.И. Вавилова (Вавилов, 1935) гены, ортологи, отвечающие за контроль синтеза ДИБОА, также были найдены у ячменя *HlVx1-HlVx5*. Наиболее устойчивые к ячменной тле формы происходят из Центральной Азии и прибрежных районов Каспийского моря, ячменная тля в этих районах является эндемичным видом (Souza, 1991). У линий мягкой пшеницы PI 137739 (Иран) и PI 262660 (Россия) обнаружены доминантные аллельные гены устойчивости к ячменной тле, *Dn1* и *Dn2* соответственно, локализованы в хромосоме 7D (Du Toit, 1989), (Ma, 1998). На экспрессию этих генов может оказывать влияние генетическая среда (Van der Westhuizen, 1998). Разработаны RAPD- и SCAR-маркеры, тесно сцепленные с геном *Dn2* (Myburg, 1998). Существует предположение, что хромосома 7В несет комплементарный ген устойчивости к тле (Schroeder-Teeter, 1994).

У *Aegilops tauschii* был обнаружен рецессивный ген устойчивости к ячменной тле *Dn3* (Nkongolo, 1991). Доминантный ген устойчивости *Dn4* выявлен у выносливого сорта Турцикум 57, локализован в коротком плече 1D хромосомы (Liu, 2001), (Ma, 1998). Были подобраны два микросателлитных маркера, тесно

сцепленных с *Dn4* и *Rg2*, который отвечает за красную окраску колосковых чешуй. Использование этих двух маркеров значительно ускоряет процесс селекции на устойчивость к ячменной тле (Arzani,2004).

Универсальный микросателлитный маркер *Xgwm111* локализован в хромосоме 7DS и тесно сцеплен с *Dn1*, *Dn2*, *Dn5* и *Dnx* (Liu,2002). Ген *Dnx* идентифицирован у образца пшеницы из Афганистана PI 220127, может быть аллелен гену *Dn6*. Последующие исследования показали, что ген *Dn5* находится все же не в коротком, а длинном плече хромосомы 7D. У линии PI 294994 в коротком плече хромосомы 7D локализован ген устойчивости *Dn8* и ген *Dn9* в длинном плече хромосомы 1D (Heyns, 2006).

Доминантный ген устойчивости *Dn7* перенесен в пшеницу от ржи сорта Turkey 77 и локализован в транслокации 1 BL.1RS, сцеплен с геном устойчивости к бурой ржавчине пшеницы *Lr26* (Marais,1998). Были подобраны шесть RFLP-маркеров, сцепленных с *Dn7* (Anderson, 2003).

Устойчивость твердой пшеницы 1881 из Ирана к ячменной тле обусловлена доминантным геном, временно обозначенным *Dn1881*, локализованным в коротком плече хромосомы 7B (Navabi, 2004) и, соответственно, неаллелен ранее идентифицированным генам устойчивости (Assad, 2002).

Гены устойчивости к ячменной тле у пшеницы *Dn1* – *Dn9*, *Dnx*, *Dny*, *Dn2414* и *Dn626580* локализованы в двух хромосомах 1D и 7D. В США примерно 25% высеваемых сортов пшеницы содержат доминантный ген устойчивости *Dn4*. Как уже упоминалось, некоторые биотипы тли характеризуются повышенной вирулентностью к устойчивым сортам пшеницы, на некоторое время эта проблема была решена с помощью гена устойчивости *Dn7*, найденного у ржи. После скрининга сортов пшеницы на устойчивость к тле, было показано, что лишь один генотип был устойчив к биотипу RWA 2. У этого генотипа на хромосоме 1D локализован ген *Dn4* и в 2015 году группой американских ученых совместно с китайскими коллегами был идентифицирован ген, временно названный *Dn2401*. Он находится в прицентромерной области 7D хромосомы,

также были подобраны SSR-маркеры, сцепленные с этим геном (Van der Westhuizen, 1998).

Некоторые исследования показывают, что интрогрессия участков ржаного генома в пшеничный может увеличивать сопротивление к черемуховой тле, однако важно учитывать участок хромосомы, которая несет этот признак, например, участок 1R хромосомы в геноме пшеницы, показывает улучшение сопротивление проростков пшеницы в лабораторных условиях, снижались темпы роста и развитие тли.

К настоящему времени у пшеницы идентифицировано 14 генов устойчивости к обыкновенной злаковой тле. Постоянное изучение устойчивости начало проводится в США с конца 50-х годов. Первыми сортами пшеницы, у которых была обнаружена устойчивость, были Dickinson selection 28A и CI 9058, и она контролировалась рецессивным геном *gb* (позднее *Gb1*) (Curtis, 1960), который эффективен к биотипу *F* (Kindler, 1986). Затем был получен сорт пшеницы Amigo с доминантным геном устойчивости *Gb2*, локализованным в хромосоме 1A (транслокация 1AL.1RS) и тесно сцепленным с локусом *Sec-1* (Mater, 2004), перенесенным от октоплоидной тритикале Gaucho (Wood, 1974). В отличие от исходного аргентинского сорта ржи Insave F.A. сорта тритикале и пшеницы сильно повреждаются тлей биотипа *E*, из этого можно сделать вывод, что рожь несет не менее двух генов устойчивости к тле (Porter, 1982).

Доминантный ген устойчивости *Gb3* был обнаружен у сорта пшеницы Largo, полученного от скрещивания *Aegilops squarrosa* и пшеницы CI 268210, локализован в хромосоме 7D длинном плече (Weng, 2002). Ген *Gb3* эффективен к биотипам *C* и *E* (Puterka, 1988), (Puterka, 1988). С геном *Gb3* тесно сцеплен *Gb4*, который был обнаружен у линии пшеницы CI 17959, полученной с участием *Aegilops taushii* (Harvey, 1991).

Gb 5 – доминантный ген устойчивости, локализован в длинном плече 7A хромосомы, идентифицирован у линии CI 17882, перенесен в мягкую пшеницу от *Aegilops speltoides* (Tyler, 1987).

Устойчивость к биотипу *G*, который повреждает все известные доноры устойчивости пшеницы, выявлена у пшенично-ржаных гибридов – линии GRS 1201 – GRS 1205 (Porter, 1991). Ген устойчивости был назван *Gb6*, локализован в 1RS транслоцированной хромосомы 1AL.1RS и сцеплен с геном *Gb2* (Lu, 2010).

Анализ 30 молекулярных маркеров, подобранных к региону гена *Gb3*, показал, что гены *Gbx1*, *Gbz*, *Gba*, *Gbb*, *Gbc*, *Gbd* сцеплены или же аллельны *Gb3*, однако *Gbz* не аллелен *Gbd*, что указывает на то, что хотя бы один из двух генов не аллелен *Gb3*. Помимо этого, три линии с хромосомными транслокациями CI 17882, CI 17884, CI 17885 показывают устойчивость к обыкновенной злаковой тле биотипу *E*. Ржаные хромосомные транслокации 1AL.1RS и 1BL.1RS часто используются в селекции, так как несут большое количество генов устойчивости как к насекомым, так и к болезням.

Транслокация 1AL.1RS содержит гены устойчивости к обыкновенной злаковой тле *Gb2* и *Gb6*, ржавчине *Sr1R* и настоящей мучнистой росе *Pm17*, транслокация 1BL.1RS – к ячменной тле *Dn7*, и так же к ржавчине *Lr26*, *Sr31*, *Yr9* и мучнистой росе *Pm8*. У некоторых генотипов пшеницы 1RS-транслокация влияет на повышение засухоустойчивости и улучшение урожайности за счет увеличения корневой массы.

Сведений о генах устойчивости к большой злаковой тле чрезвычайно мало. В настоящее время идентифицировано только три гена устойчивости пшеницы. Гены *Dny* и *Pa* расположены на хромосоме 7DS (Fu, 2008), (Hu, 2004), а ген *Pa-1* на 6AL (Liu, 2002). Ведутся работы по поиску новых генов устойчивости и картированию их у пшеницы, а также подбору молекулярных маркеров для идентификации устойчивых генотипов (Wang, 2015).

1.5 Регуляторы роста растений. Использование на злаковых культурах

Регуляторы роста растений (далее по тексту PPP) - это органические соединения, отличные от питательных веществ, которые изменяют физиологические процессы растений. PPP, называемые биорегуляторами или биоингибиторами, действуют внутри растительных клеток, стимулируя или

ингибируя определенные ферменты или ферментные системы и помогая регулировать метаболизм растений. Они обычно активны в очень низких концентрациях в растениях (Rajala and Peltonen-Sainio, 2000).

Важность PPP была впервые признана в 30-х годах XX века. С тех пор были открыты природные и синтетические соединения, которые изменяют функцию, форму и размер культурных растений. Сегодня конкретные PPP используются для изменения скорости роста и структуры роста сельскохозяйственных культур на различных стадиях развития, от прорастания до сбора урожая и послеуборочной консервации (Morgan, 1979, Gianfagna, 1995). Некоторые из практик применений PPP включают: (1) предотвращение полегания в зерновых культурах, (2) предотвращение преждевременного опадения фруктов до уборки, (3) синхронизация зрелости для облегчения механического сбора урожая, (4) ускорение зрелости для сокращения времени оборота и (5) снижение требований к рабочей силе. Исследования, проведенные на основных зерновых культурах, таких как кукуруза, соя, пшеница и рис, выявили материалы и способы изменения индивидуальных агрономических характеристик, таких как полегание, высота растений, количество семян и зрелость. Тем не менее, эти изменения не всегда приводили к увеличению урожайности (Nickell, 1982).

Полевые культуры дают относительно низкую доходность по сравнению с садовыми культурами. Поэтому использование PPP на полевых культурах нераспространенное явление. Фактически, PPP представляют собой наименьшую долю рынка основных категорий химических веществ, применяемых для полевых культур. Например, в США PPP в основном используются для борьбы с вредителями табака, в качестве агентов для борьбы с полеганием хлопка и зерновых культур, в качестве вспомогательных средств для сбора урожая хлопка и в качестве «созревателей» сахарного тростника. Регуляторы роста растений включают большую группу эндогенных и экзогенных химических соединений, которые могут регулировать рост растений различными способами. PPP использовались и до сих пор, в основном, используются в современном управлении зерновыми культурами с высоким уровнем затрат для укорочения

стеблей и, таким образом, для повышения устойчивости к полеганию (Gianfagna, 1995; Rajala и Пелтонен-Сайнио, 2000). Полегание, которое происходит в период до антезиса или во время ранней зрелости зерна, может привести к значительным потерям урожая, например, из-за помех поглощению света пологом, наличия воды внутри растений, а также транспорта и транслокации питательных веществ и фотосинтеза. В засушливых условиях во влажных навесах, которые создают растения, могут расти сапробионты, и, вероятно, может произойти их массовое нарастание перед сбором урожая. Это особенно важно, когда одновременно происходит повышение температуры и влажности в период созревания зерна. Кроме того, это увеличивает время уборки и сушки зерна, что приводит к увеличению производственных затрат. Поэтому предотвращение, задержка или уменьшение полегания злаков способствуют повышению количества и качества зерна и помогают обеспечить благоприятный экономический результат (Rajala and Peltonen-Sainio, 2000).

Селекционеры успешно направили распределение биомассы зерновых культур от соломы к зерну, в результате чего появились сорта с более высоким индексом урожая и от высоких сортов к более коротким, более устойчивым к полеганию (Austin et al., 1989; Peltonen-Sainio, 1990; Evans, 1993). Эти современные низкорослые сорта, очевидно, требуют меньшей защиты от экзогенного полегания. Применение большого количества азотных удобрений увеличивает риск полегания, но их использование ограничено условиями национальной агроэкологической поддержки, особенно директивой ЕС по нитратам. Следовательно, актуальность PPP в текущем производстве зерновых может быть сомнительной. Многочисленные ссылки свидетельствуют о том, что PPP обладают потенциалом для изменения моделей роста зерновых культур в дополнение к их основной цели – укорачиванию стеблей.

Потенциал изменения роста зерновых культур с помощью регуляторов роста растений

Тестирование PPP на различных видах и сортах зерновых началось в конце 1950-х годов, когда Толберт (Tolbert, 1960) описал влияние хлорида хлорохолина

(PPP) на рост пшеницы (*Triticum aestivum* L.) сорта Тэтчер. С тех пор было опубликовано множество работ, характеризующих влияние PPP, а затем и других регуляторов на рост, развитие и компоненты урожайности различных видов и сортов зерновых культур. Большинство работ сообщают о эффектах в условиях относительно более короткого дня (Sanvicente et al., 1999).

Быстрое развитие и высокие темпы роста характеризуют яровые злаки в северных условиях выращивания. Овсу (*Avena sativa* L.) требуется около 140 дней роста для достижения вершины генеративной фазы (Peltonen, 1995). Это значительно меньше по сравнению, например, с требованиями к яровому ячменю (*Hordeum vulgare* L.), (Jones and Allen, 1986). При большей продолжительности апикального развития (до оплодотворения) образуется больше зерен (Peltonen-Sainio, 2003). Продолжительность и скорость апикального развития и количество сформированных колосков сильно зависят от длины фотопериода (Cottrell et al., 1982). Длительный фотопериод в сочетании с высокой нормой высева приводит к тому, что в насаждениях преобладают основные побеги (Järvinen, 1995). Условия длительного дня ускорили скорость зарождения культиваторов и колосков, но уменьшили их количество, что, вероятно, привело к уменьшению количества зерен на растение и единицу площади земли (Hutley-Bull and Schwabe, 1982).

Согласно литературным данным в течение этого цикла роста существует несколько фаз, на которых PPP могут быть применены для изменения роста и развития растений. Например, применение PPP и триазолов к семенам может иметь потенциал для улучшения перезимовки и устойчивости к стрессу проростков (Anderson, 1989; Gilley and Fletcher, 1997). Кроме того, PPP и смесь хлорида мепиквата и этефона, используемые в качестве обработки семян, могут способствовать росту корней и усилению кущения (De et al., 1982). Аналогично, PPP этефон применяется до кущения имеет потенциал для содействия росту и развитию корневой системы, и кущению (Cooke et al., 1983). Применяя PPP в начале удлинения стебля и другие PPP на более поздних стадиях, до высадки, зеленую часть зерновых культур можно укоротить (Knapp et al., 1987, Peltonen-Sainio, Rajala, 2003).

Условия выращивания в северных регионах сильно влияют на рост скорость развития и формирование урожайности зерновых культур, позволяя самым ранним сортам созревать менее чем за 90 дней (Vuorinen and Kangas, 2002). Высокие нормы высева у яровых форм зерновых культур способствует доминированию основных побегов в насаждениях и формированию урожайности. Таким образом, эффекты, вызванные PPP, и потенциал манипулирования ростом зерновых и формированием урожая могут заметно отличаться в зависимости от условий выращивания, особенно продолжительности дня и методов управления. А также нельзя забывать и про возможную взаимосвязь PPP с другими факторами абиотической природы. Все организмы, которые находятся в трофических или других связях с обработанными растениями тоже могут испытывать физиологические изменения. Например, могут быть колебания численности фитофагов на зерновых культурах, для которых изменения в физиологическом и морфологическом состоянии растений могут сыграть ключевую роль.

Влияние регуляторов роста растений на фитофагов

PPP обладают потенциалом для сокращения роста популяции вредителей за счет снижения плодовитости, жизнеспособности яиц и увеличения времени развития (Kaur and Rup, 2002).

Например, Coffelt M.A. (1993) показал, что высокие дозы паклобутразола значительно замедляли развитие и снижали выживаемость *Anisota senatoria* Smith (Lepidoptera: Saturniidae). Некоторые насекомые, питающиеся флоэмой, включая тлю и кружевных клопов, также подвергаются негативному воздействию PPP (Honeyborne, 1969; Coffelt and Schultz, 1988). Было обнаружено, что хлорид хлормеквата снижает плодовитость и выживаемость *Aphis fabae* Scopoli (Homoptera: Aphididae), а также, что этилен-биснитроуретан вызывает уменьшения размера (Honeyborne, 1969). Хотя есть некоторые доказательства того, что PPP могут поставить под угрозу развитие травоядных вредителей (Visscher, 1980; Coffelt et al., 1993; Kaur et al., 2002), где исследовали влияние этих химических веществ на естественных врагов.

Влияя на качество хозяев тли, РРР могут изменить приспособленность, эффективность и обилие паразитоидов. Например, Honeyborne (1969) обнаружил, что хлорид хлормеквата и N-диметиламиносукциаминовая кислота (B995) уменьшают размер тли. Паразитоиды, развивающиеся в этих более мелких хозяевах, также могут уменьшаться в размерах (Sequeira and Mackauer, 1992), что приводит к снижению плодовитости (Ellers et al., 1998; Eijs and van Alphen, 1999; Samraio et al., 2008).

В эксперименте 2013 года ученые с кафедры энтомологии Университета штата Северной Каролины показали, что паклобутразол снижает подавление тли *A. colemani* за счет увеличения архитектурной сложности растений (Prado and Frank, 2013).

Чтобы управлять ростом озимой пшеницы для выращивания большой злаковой тли (*Sitobion avenae*), которая используется для выращивания паразитоида тли *Aphidius gifuensis*, определили влияние четырех широко используемых РРР, индол-3-уксусной кислоты (ИУК), нафталиновой уксусной кислоты (НУК), гиббереллиновой кислоты (ГК) и одного замедлителя роста растений паклобутразола (ПБЗ) на проростки озимой пшеницы и их косвенное воздействие на тлю и паразитоидов. Внекорневое применение ИУК, НУК и ГК на проростках пшеницы значительно повлияло на рост растений озимой пшеницы, повысило высоту растений и длину листьев, а также увеличило свежую и сухую массу. Напротив, ПБЗ оказал негативное влияние на рост пшеницы. РРР не повлияли на развитие, но оказали негативное влияние на плодовитость и внутренние темпы естественного прироста *S. avenae*, а также на паразитоидов, поскольку имели более низкий паразитизм, частоту появления всходов и долю самок, когда хозяин (тля) питался обработанными проростками озимой пшеницы, чем на необработанных растениях пшеницы. Результаты показывают, что РРР следует осторожно использовать для регулирования роста растений, если паразитоиды тли являются доминирующими естественными врагами. Эта информация должна быть полезна для понимания потенциальных последствий, связанных с биологическим контролем тли с помощью паразитоидов, когда

регуляторы роста растений используются на сельскохозяйственных культурах (Zhao et al., 2017).

Несмотря на большое количество публикаций, касающихся различных аспектов биологии злаковых тлей и их трофических связей все же данная группа в условиях центрального региона изучена недостаточно. Требуются биологические уточнения, таких как параметры развития и размножения, а также оценка повреждения тлями растений и оценка их влияния на физиологические параметры растений. С учетом возрастания роли вредителей актуальным является определение генов устойчивости для каждого вида и селекционная работа, которая основывается на данных о сортоустойчивости, которая является одним из основных факторов экологизации защиты растений, что имеет значение в условиях пересмотра влияния пестицидов на растения, животных и человека. Уже давно известно, что негативное влияние пестицидов распространяется не только на целевые объекты, но и как правило всему сообществу. Примером могут служить инсектициды, которые поражают не только вредителей, но и опылителей, и хищников, и других полезных насекомых. Давно известен факт влияния пестицидов на крупных животных, как например сокол сапсан, чья численность начала расти совсем недавно благодаря отказу от ДДТ. Из-за широкого спектра действия вместе с вредными насекомыми уничтожались и полезные. А устойчивость приводила к тому, что ДДТ накапливался в пищевых цепях и оказывал губительное действие на их звенья, например, соколы-сапсаны стали исчезать оттого, что вследствие отравления ДДТ они откладывали яйца со слишком тонкой скорлупой, которые во время насиживания давились родителями (Heath et al., 1972).

В 2015 году Международное агентство по изучению рака определило гербициды глифосат и 2,4-D как «возможные канцерогены» (Philip et al., 2016).

В 2017 году эксперты ООН заявили о ложности утверждения о необходимости использования пестицидов для обеспечения пищевой безопасности. Также были приведены данные о 200 000 смертельных отравлениях пестицидами в год и о том, что постоянный контакт с пестицидами связан с

онкологическими заболеваниями, болезнями Альцгеймера и Паркинсона, эндокринными заболеваниями, нарушениями развития и стерильностью.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

2.1 Материалы исследований

Работа проводилась на базе кафедры генетики, селекции и семеноводства РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева.

Объектами исследования послужили: коллекция яровой тритикале кафедры генетики, селекции и семеноводства института агробиотехнологии. Лабораторная колония обыкновенной злаковой тли из ЗАО «Матвеевское», природные популяции, перенесенные в лабораторные условия черемухово-злаковой и обыкновенной злаковой тлей, дикие популяции других видов, а также регуляторы роста растений и удобрение.

Коллекция яровой тритикале

Коллекция кафедры представлена 208 сортообразцами, с характеристиками которых можно ознакомиться в приложении 1. Используемые в работе образцы представлены в таблице 1.

Таблица 1. Описание использованных в исследовании сортообразцов яровой тритикале

п/п	Наименование	Происхождение	Уровень ploидности
1.	08821	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
2.	08833	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
3.	08844	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
4.	08880	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
5.	08888	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
6.	09020	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
7.	09228	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
8.	09305	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
9.	09306	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
10.	09302	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
11.	131/7	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид

12.	25АД20	Россия	октоплоид
13.	32-18-5	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
14.	32-2-4	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
15.	8-35-5	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
16.	Арта 59	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
17.	Гребешок	Россия, Владимир	гексаплоид
18.	Л8665	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
19.	Л8666	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
20.	Лана	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
21.	Лена 1270	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
22.	П13-5-2	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
23.	П13-5-13	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
24.	П2-16-19	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
25.	П2-16-20	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
26.	П2-16-5	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
27.	Памяти Мережко	Россия, Белоруссия	гексаплоид
28.	ПРАГ 418	Россия, Дагестан	гексаплоид
29.	ПРАГ 551	Россия, Дагестан	гексаплоид
30.	Соловей харьковский	Украина	гексаплоид
31.	Укро	Украина, Россия	гексаплоид
32.	Ульяна	Белоруссия	гексаплоид
33.	Хлебодар украинский	Украина	гексаплоид
34.	Ярило	Россия, Краснодар	гексаплоид
35.	Абасо	Швейцария	гексаплоид
36.	С85	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
37.	С95	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
38.	С99	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид

39.	C224	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
40.	C231	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
41.	C236	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
42.	C238	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
43.	C239	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
44.	C242	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
45.	C248	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
46.	C259	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
47.	Dubplet	Польша	гексаплоид
48.	Grego	Польша	гексаплоид
49.	Legalo	Польша	гексаплоид
50.	PI 429151	Швейцария	гексаплоид
51.	PI 520484	Россия	гексаплоид
52.	R20-5-138	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
53.	RIL-130 R22-2	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
54.	S 1724	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
55.	Sandro	Швейцария	гексаплоид
56.	T 323	Мексика	гексаплоид
57.	T 324	Мексика	гексаплоид
58.	PI 559373	Россия	гексаплоид
59.	T 327	Мексика	гексаплоид
60.	T 328	Мексика	гексаплоид
61.	T 348	Мексика	гексаплоид
62.	V10286	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
63.	V17-150	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
64.	V17-5-49	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
65.	V2-0-140	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид

66.	Wanad	Польша	гексаплоид
-----	-------	--------	------------

Регуляторы роста растений и удобрения

Описательные характеристики использованных в работе препаратов:

Вэрва (общество с ограниченной ответственностью «научно-технологическое предприятие института химии КНЦ УРО РАН»)

Действующие вещества – тритерпеновые кислоты в содержании 10 г/л (ГК каталог, 2021).

Тритерпены представляют собой класс химических соединений, состоящих из трех терпеновых звеньев с молекулярной формулой $C_{30}H_{48}$. Их также можно рассматривать как состоящие из шести изопреновых звеньев. Животные, растения и грибы производят тритерпены, включая сквален, предшественник всех стероидов (Breitmaier, 2006).

Химически терпены группируются вместе из-за их отличительного углеродного скелета. Он состоит из основного пятиуглеродного изопренового блока (2-метил-1,3-бутадиен). Терпены обычно состоят из двух, трех, четырех или шести единиц изопрена. Многие важные терпены содержат гидроксильные группы, что делает их терпеновыми спиртами (Davis, 2000).

Экопин (ООО НПФ «Альбит»)

Действующие компоненты – Поли-бета-гидроксимасляная кислота, магний сернокислый, калий фосфорнокислый, калий азотнокислый, карбамид (ГК каталог, 2021).

Поли-β-гидроксимасляная кислота – линейный полимер β-оксимасляной кислоты. β-оксимасляная кислота, также известная как 3-гидроксимасляная кислота, представляет собой органическое соединение и бета-гидроксикислоту с химической формулой $CH_3CH(OH)CH_2CO_2H$.

Ее конъюгатное основание представляет собой β-гидроксibuтират, также известный как 3-гидроксibuтират. β-гидроксимасляная кислота представляет собой хиральное соединение с двумя энантиомерами: D-β-гидроксимасляная кислота и L-β-гидроксимасляная кислота. Его окисленные и полимерные

производные широко распространены в природе. У человека D-β-гидроксимасляная кислота является одним из двух основных эндогенных агонистов из гидроксикарбоновой кислоты рецептора 2 (ГКА₂), AG_{1/O}-coupled G-белком рецепторов (GPCR) (Offermanns, 2018).

У человека D-β-гидроксибутират может синтезироваться в печени посредством метаболизма жирных кислот (например, бутирата), β-гидрокси β-метилбутирата и кетогенных аминокислот посредством ряда реакций, которые превращают эти соединения в ацетоацетат, являющегося первым кетоновым телом, вырабатываемым при голодании. Биосинтез D-β-гидроксибутирата из ацетоацетата катализируется ферментом β-гидроксибутиратдегидрогеназа (Offermanns, 2018).

β-гидроксибутират можно экстрагировать из поли 3-гидроксибутирата кислотным гидролизом (Dieter et al., 1993).

Этот полимер (3-гидроксибутират), также естественным образом продуцируется бактериями *Alcaligenes eutrophus* (Yoshiharu, 1988).

Силиплант (микроудобрение)

Действующий элемент – кремний.

Содержит активный кремний (не менее 7% Si), калий (1%) и микроэлементы в хелатной форме (г/л): железо (Fe) - 0,30, магний (Mg) - 0,10, медь (Cu) - 0,70; цинк (Zn) - 0,08; марганец (Mn) - 0,30; молибден (Mo) - 0,06; кобальт (Co) - 0,015, бор (B) - 0,090. Нормы расхода: для ЛПХ - 20-30 мл/10 л воды, для СХП - смотрите регламент применения. Фасовка: 100 мл, 1 л. Под заказ 5 л, 10 л, 20 л. (информация от производителя).

2.2 Методы исследования

Полевые исследования

Учеты численности

Исследования проводились в 2016 и 2017 годах на территории полевой опытной станции Лисицина (ПОС им. П.И. Лисицина) РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева.

Учет численности вредителей проводили методом учетных участков и учетных растений (Дунаев, 1997). Растения были высеяны в метровые делянки. Просматривали по 3 выборки на площади 25 см из каждой метровой делянки. Каждая выборка – 3 растения, общее количество растений с делянки – 9. Численность тлей определяли визуально на всей поверхности растения.

Почвенно-климатические условия ПОС им. П.И. Лисицина

Центральный регион Нечерноземной зоны. Климат умеренно-континентальный. В течение года преобладают западные и юго-западные ветры, несущие атлантический воздух. Годовой приход суммарной солнечной радиации составляет примерно 87 ккал/см², из этого количества 41 ккал/см² в виде рассеянной солнечной радиации. Среднемесячная температура воздуха самого теплого месяца – июля + 17С, самого холодного месяца – января -11С. Период с положительными температурами длится в среднем 206-216 дней. Безморозный период продолжается 120-140 дней. Годовая сумма осадков в среднем 550-660 мм (Метеорологическая станция Михельсона).

Почвы суглинистые и супесчаные. Содержание гумуса в пахотном слое от 2,4 до 2,5% (Агроклиматический справочник по Московской области, 1954).

Характеристика погодных условий 2016-2017 гг.

Метеорологические условия 2016-2017 гг. в сравнении со среднемноголетними значениями характеризовались более высокими значениями температуры и меньшим количеством осадков (табл. 2).

Таблица 2. Метеорологические условия 2016-2017 гг. по данным
Метеорологической обсерватории им. В.А. Михельсона, РГАУ – МСХА имени
К.А. Тимирязева

Месяц	Декада	Средняя температура		Сумма осадков, мм.	
		2016 г.	2017 г.	2016 г.	2017 г.
Апрель	I	6.2	5.8	8.1	23
	II	8.5	2.7	13.3	22.4
	III	10.2	7.6	10.8	29.4
Май	I	14.7	9.9	1.3	37.2
	II	12.8	9.4	20.2	25.4
	III	17.3	13.6	33.7	15.8
Июнь	I	13.6	12.4	21.7	22.0
	II	18.4	15.2	28.9	24.8
	III	22.6	15.4	1.1	68.4
Июль	I	19.2	15.0	23.2	56.0
	II	21.6	18.4	61.5	39.3
	III	21.9	20.0	23.6	7.4
Август	I	21.6	19.9	24.9	10.7
	II	17.5	20.9	96.8	8.2
	III	19.1	16.0	30.3	57.9

Таблица 3. Средние многолетние месячные данные (климатическая норма). По данным Метеорологической обсерватории им. В.А. Михельсона, РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева

Средняя температура воздуха, °С	Сумма осадков, мм	Месяц
-9.3	43	Январь
-7.6	36	Февраль
-2.1	34	Март
5.9	44	Апрель
13.1	53	Май
16.8	77	Июнь
18.3	91	Июль
16.6	78	Август
11.0	65	Сентябрь
5.0	60	Октябрь
-1.2	58	Ноябрь
-6.0	55	Декабрь

Погодно-климатические условия 2016 года сказались благоприятными образом для развития тлей. Во время выхода тлей-основательниц погодные условия были теплыми и довольно влажными, после выхода не было резких падений температур. Это позволило тле набрать большую массу популяции еще весной. Лето было стабильно нежарким в районе 20 градусов, без резких перепадов и с достаточным количеством осадков. Погодные условия позволили тле превысить пороги вредоносности.

Весна и лето 2017 года были крайне холодными и неблагоприятными для тли. В мае были заморозки, и ночная температура опускалась до 0 градусов по Цельсию, похолодания совпали с периодом цветения черемухи, на которой и

появляются первичные генерации черемухово-злаковой тли. Таким образом количество тлей уже на выходе было очень низким, а дальнейшее холодное лето не дало тле создать достаточную партеногенетическую популяцию.

Лабораторные исследования

Содержание злаковых тлей

Тлей содержали по методике автора (Голиванов, 2022). Колонии обыкновенной злаковой тли и черемухово-злаковой тли содержали на проростках ячменя (рисунки 4, 5) в пластиковых контейнерах объемом 16 литров с субстратом из нейтрализованного верхового торфа (AGROBALT, ЗАО «Росторфинвест», Россия) с двойной боковой вентиляцией. Контейнеры находились в парниках. Новые растения подсаживались дважды в неделю, либо по мере необходимости. Температурный режим от 26-28°C. Световой режим 16 часов. Полив осуществлялся по мере высыхания субстрата.



Рисунок 4. Парники с контейнерами для содержания тли (фото автора)

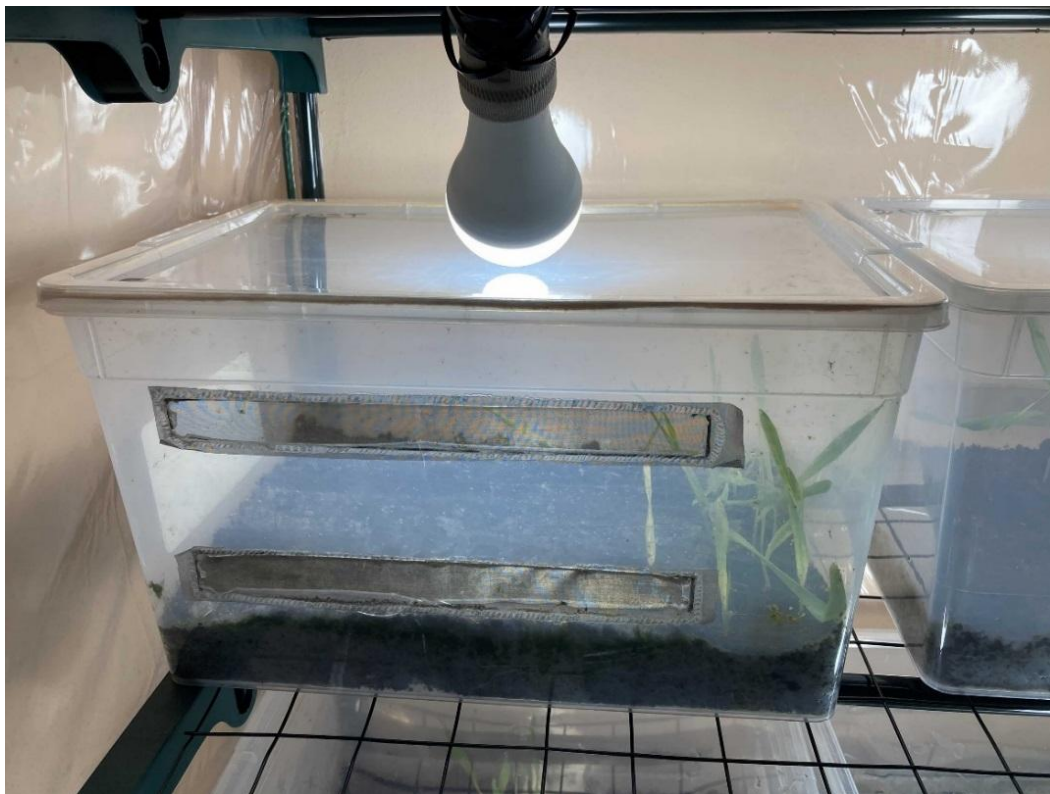


Рисунок 5. Контейнер для содержания тлей (фото автора)

Источник облучения – LED лампы А65-25W-860 (ЭРА, Россия).

Источники облучения были проверены спектрометром в двух вариантах – сквозь крышку контейнера и без.

Через пластик суммарная плотность потока фотонов была равной 140,004 мМоль/ на метр квадратный в секунду. На графике рисунка 6 представлен спектр света лампы, на рисунке 7 приведены показатели спектра лампы ЭРА с пластиком.

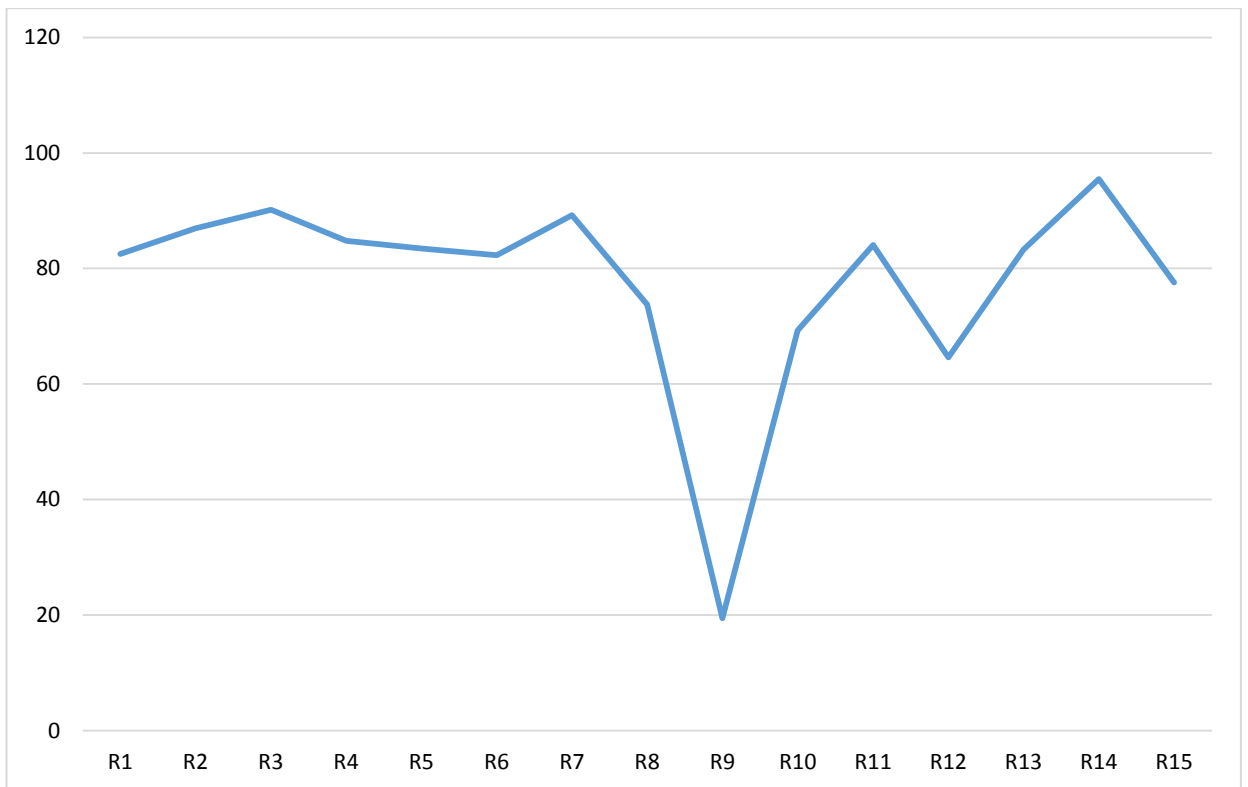


Рисунок 6. График спектра лампы ЭРА

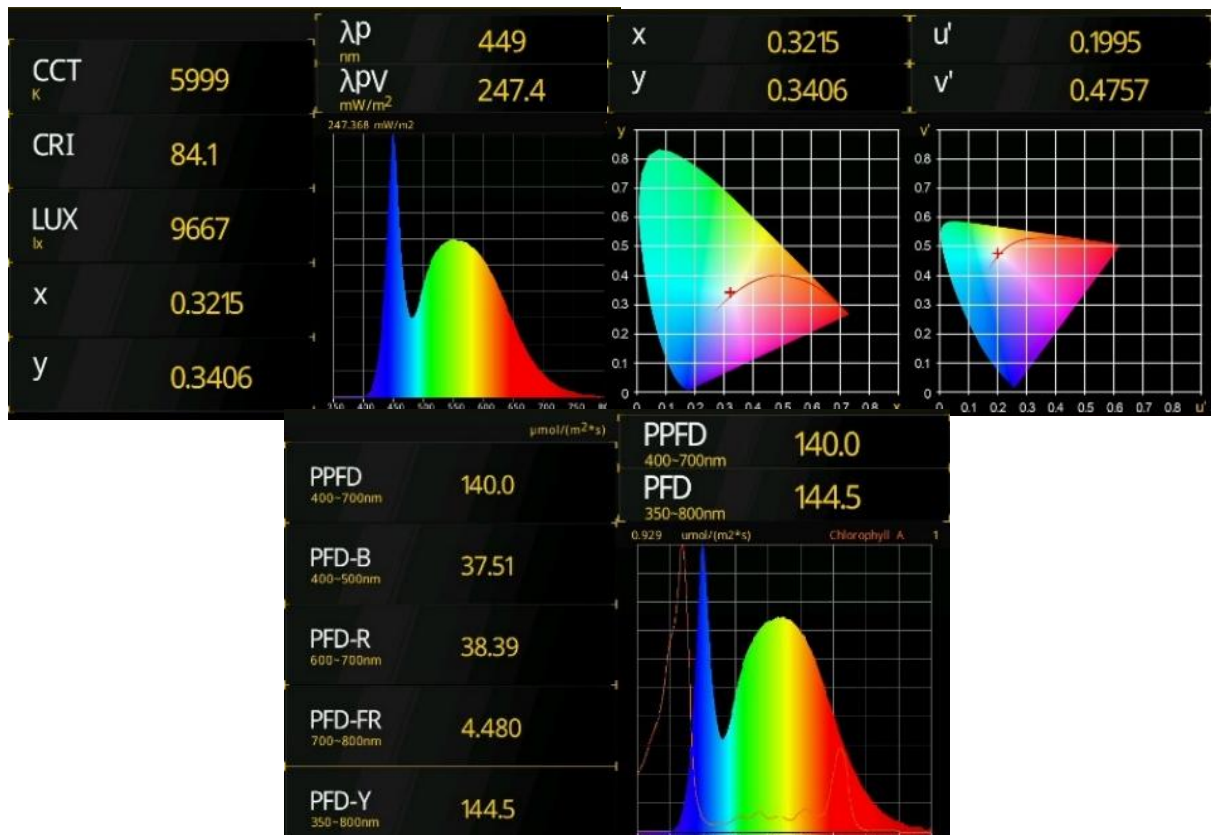


Рисунок 7. Показатели спектра лампы ЭРА с пластиком

Без пластика суммарная плотность потока фотонов равна 144,117 микромоль на метр квадратный в секунду (рисунки 8 и 9).

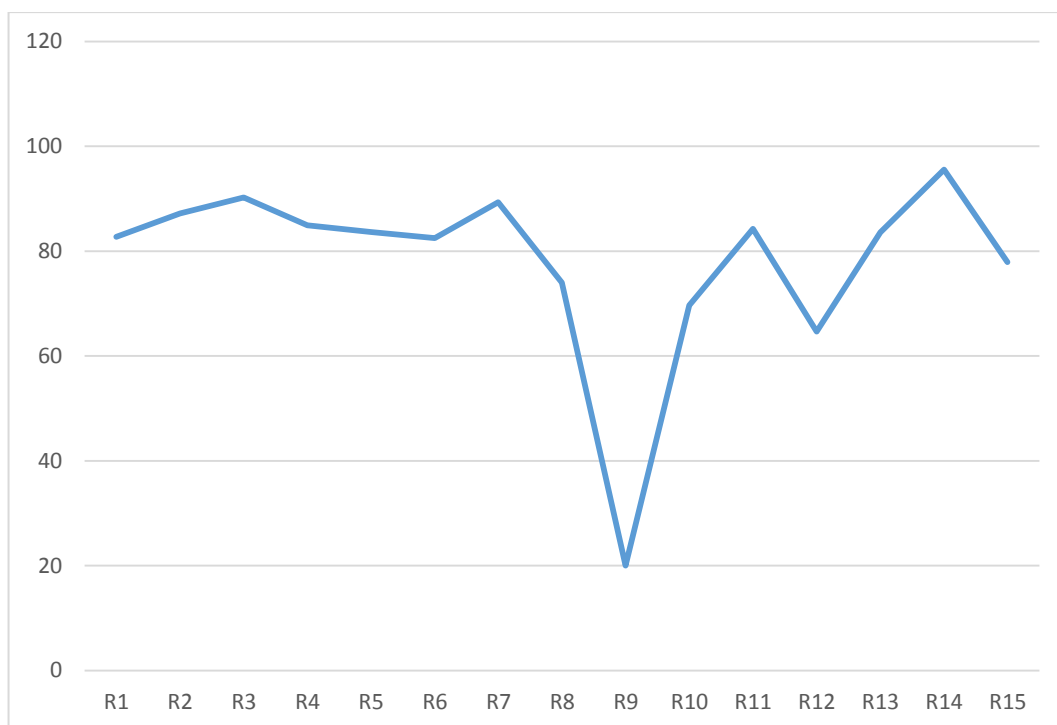


Рисунок 8. График спектра лампы модели PG200N без пластика

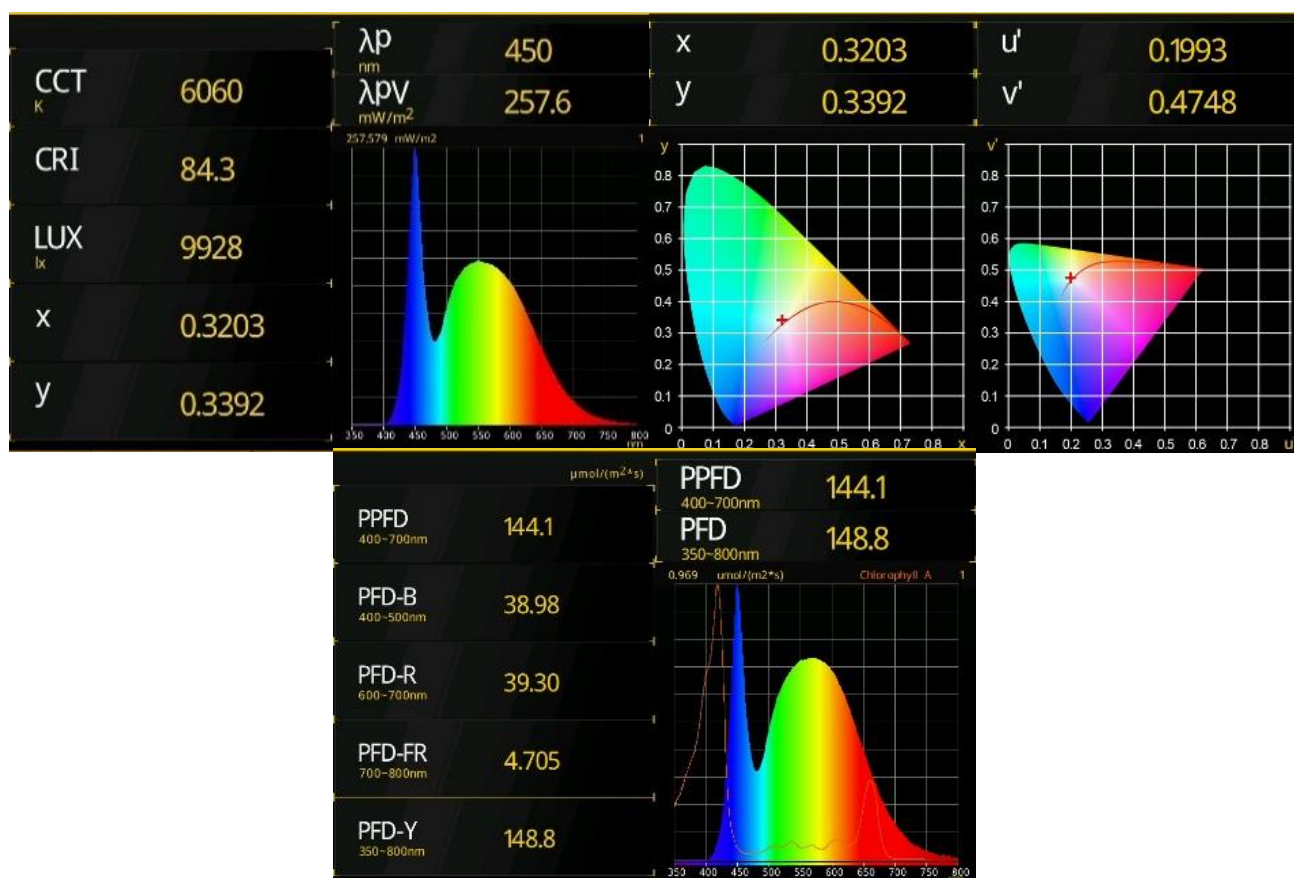


Рисунок 9. Показатели спектра лампы модели PG200N без пластика

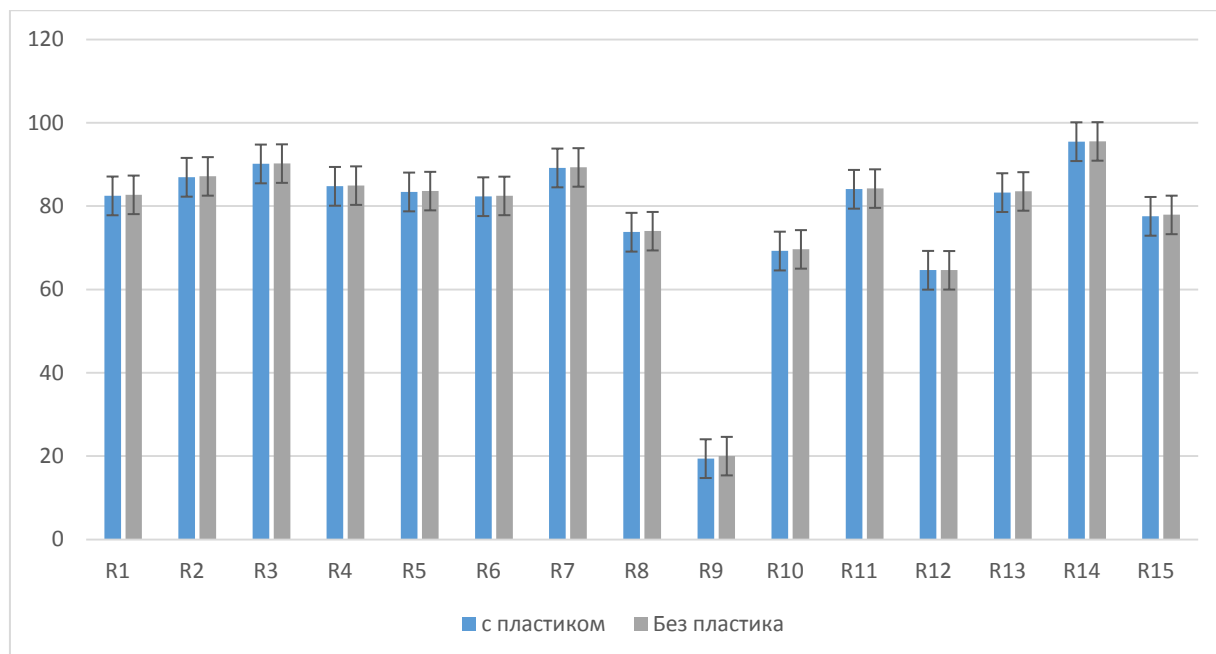


Рисунок 10. Сравнение спектров света лампы ЭРА, проходящего через крышку пластикового контейнера и без

Из показанного на рисунке 10 сравнения спектров света лампы ЭРА, проходящего через крышку контейнера и без нее, можно сделать выводы, что пластиковый контейнер не препятствовал прохождению света и почти не влиял на показатели освещенности и спектра.

Оценка репродуктивной способности

Для оценки репродуктивных показателей тли на разных линиях яровой тритикале использовали контейнеры объемом 250 мл. В каждый контейнер высаживали 3 растения одной линии тритикале, и на каждое растение по одной тле (рисунок 11). Проводили в 3-х кратной повторности. Растения пророщенные, 3-х дневные. Подсчет проводился без учета 3 изначальных, родительских особей на 2 и 4 день.



Рисунок 11. Вид сверху на контейнер для проведения эксперимента по оценке репродуктивных показателей (проростки тритикале, на которых подсажено по 1 тле) (фото автора)

Физиологические показатели растений

Определение активности каталазы

Для определения активности каталазы применяют прибор, который состоит из каталазника 1, бюретки 5 на 50 мл и стеклянной груши 4, соединенных каучуковыми трубками и стеклянным тройником 2. Каучуковая трубка на свободном конце тройника снабжена винтовым зажимом 3. Бюретка и стеклянная груша закреплены в штативе. Их заполняют дистиллированной водой до половины объема. Навеску в 0,5 г листьев растирают в фарфоровой ступке с кварцевым песком и добавляют 0,5 г мела для создания щелочной реакции (рН 7,7). Во время растирания вливают небольшими порциями 20 мл воды, смесь вносят в одно колено каталазника. В другое колено помещают 5 мл 3%-го раствора перекиси водорода. Каталазник соединяют с каучуковой трубкой, не

допуская смешивания жидкостей. Открывают зажим и перемещением воронки устанавливают уровень воды в бюретке на нуль. Закрывают зажим и быстрым изменением положения каталазника смешивают жидкость в обоих коленах. Затем, все время потряхивая каталазник, по снижению уровня воды в бюретке отмечают объем кислорода (в мл), выделенного в течение 3 мин на 1 г массы сырого материала (Третьяков, 2003).

Определение концентрации клеточного сока и потенциального осмотического давления рефрактометрическим методом

Рефрактометрический метод позволяет быстро и точно определить концентрацию клеточного сока и потенциальное осмотическое давление, поэтому он очень удобен для работы в поле. Метод основан на учете показателя преломления света клеточным соком.

При помощи ручного пресса получают сок из двух-трех листьев исследуемых растений, предварительно завернутых в кусочек марли. Если ручного пресса нет, растительную массу измельчают в ступке, переносят на двойной слой марли и отжимают сок. Определение проводилось рефрактометром 06-101 А. На нижнюю поверхность призмы рефрактометра наносят две капли исследуемого сока и прижимают верхней поверхностью призмы. Направляют прибор на свет и вращением винта на тубусе добиваются четкого изображения в окуляре вертикальной шкалы с делениями, обозначающими содержание сахара в растворе, % | Деление шкалы, через которое проходит горизонтальная граница между светлым и темным полями, соответствует концентрации сахара в клеточном соке испытуемого растения (Третьяков, 2003).

Метод анализа концентрации хлорофилла

Взвешивается 0,2 грамма растительного материала на весах. В ступку помещается навеска растений, немного песка и мела. Данная смесь растирается с постепенным добавлением 10 мл ацетона. Растертая смесь выливается на фильтр, который подсоединен к бунзеновской колбе, та в свою очередь подсоединена к насосу. При включении насоса смесь фильтруется. Позже отфильтрованная смесь переливается в колбы объемом 25 миллилитров. Далее образцы помещаются в

спектрофотометр и анализируются по показателям на длинах волн равных 662, 644, 440,5. Полученные данные переводят на показатели концентрации пигментов по уравнениям Хольма - Вальштейна.

Оценку физиологических показателей проводили согласно практикуму по физиологии растений (Третьяков, 2003).

Выделение ДНК и проведение полимеразной цепной реакции

ДНК из тлей выделяли методом СТАВ, при лизисе добавляли протеиназу-К, осаждали ацетатом натрия и 96% этанолом, депротеинизацию проводили с использованием фенола и хлороформа дважды.

Концентрацию ДНК измеряли на Scandrop (AnalitikJena, Германия). В таблице 2 представлены результаты выделения.

SSR-ПЦР проводили на термоциклере Biorad T100 (США). В таблице 5 представлены индивидуальные программы амплификации для используемых праймеров.

Таблица 4. Индивидуальная программа амплификации

Прай-мер	t°C отжига	Предвари-тельная денатурация, мин	Цикли-ческая денатурация, сек	От-жиг, сек	Цикли-ческая элонга-ция, сек	Финаль-ная элон-гация, мин	Коли-чество циклов, шт.
<i>Sm 10</i>	64	5	10	10	15	10	37
<i>Sm 17</i>	64		10	10	15		37
<i>Sm 12</i>	60		10	30	0		35
<i>S16b</i>	58		10	10	15		35
<i>Ae331</i>	52		10	10	10		35
<i>Ae32</i>	56		10	20	0		35
<i>R3-171</i>	56		10	10	15		35
<i>R5-10</i>	58		10	10	15		35

Для ПЦР-анализа большой злаковой тли использовали четыре пары праймеров, для свекловичной тли – две пары праймеров (табл. 6) и для обыкновенной черемухово-злаковой тли – две пары праймеров.

Таблица 5. Последовательности использованных праймеров

Вид	Праймер	Последовательность
Большая злаковая тля	<i>Sm10f</i>	TCT GCT GCA TTA CTG TTG GC
	<i>Sm10r</i>	TCG TCT ACT TCG CCG TCA
	<i>Sm17f</i>	ATA AAA CAA AGA GCA ATT CC
	<i>Sm17r</i>	GTA AAA GTA AAG GTT CCA CG
	<i>S16bf</i>	TGG ACA TTT CAT CGT TCG C
	<i>S16br</i>	ATG CGT TCG AGT TTA CCT GC
	<i>Sm 12f</i>	CAC CAT CGC GTT TCA TCT TA
	<i>Sm12r</i>	ACT PPP AAC CTC TGA TGA GC
Свекловичная тля	<i>Ae331f</i>	TTA TCG GTG AGT GAG GAA TG
	<i>Ae331r</i>	CAA CTA TCC GAC GGC AAC
	<i>Ae32f</i>	GGT CTA ACC GTT ATG CGT TT
	<i>Ae32r</i>	TTC TGT TGT TCA CTC GGC
Черемухово-злаковая тля	<i>R5-10f</i>	GTT CCA TTG GCA CAC AAC AG
	<i>R5-10r</i>	GGT TTT AAG CCG GGT TGT TC
	<i>R3-171f</i>	CGA AAA TCG ACA ATA ATG AAC G
	<i>R3-171r</i>	GCA ATA CCG CAT AAC GAG TTT

Реакционная смесь была стандартизирована на 25 мкл: ПЦР-буфер 1X, MgCl₂ 2.5 mM, dNTPs 1mM, праймеры по 10 пМоль, TaqpolHS 3u, ДНК 5нг.

Продукты ПЦР разделяли в 2% агарозном геле на SB-буфере. В качестве интеркалирующего агента использовали бромистый этидий. Ампликоны визуализировали в гель-документирующей системе Biorad (США).

Измерение толщины клеточной стенки яровой тритикале

Измерение толщины клеточной стенки осуществлялось с помощью микротононадки «ТоурСам 5,1» и ее программного обеспечения, в микрометрах.

Оценка влияния регуляторов роста и удобрения

Обработку регуляторами роста проводили опрыскиванием с использованием загустителя «Твин 25» в количестве 1мл/л.

Таблица 6. Схема опыта по оценке толщины клеточной стенки

	Без обработки	С обработкой «Силиплантом»
Обработка	-	при достижении проростками 2 см
1-е измерение (контроль)	при достижении проростками 2 см	-
2-е измерение	на 4 день всходов	на 4 день всходов
3-е измерение	на 8 день всходов	на 8 день всходов

Таблица 7. Схема опыта по оценке численности тлей после обработки регуляторами роста

Высадка растений и их обработка	При достижении проростками 2 см
Подсадка тли	На следующий день после обработки
1-е измерение	На 2 день после подсадки тли
2-е измерение	На 4 день после подсадки тли
3-е измерение	На 10 день после подсадки тли

2.2.5 Статистическая обработка

Статистический анализ результатов осуществляли с помощью программы MS Excel. Было проведено вычисление средних значений, доверительных интервалов, коэффициента корреляции и t – критерия Стьюдента.

ГЛАВА 3. РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

3.1 Оценка параметров отдельных этапов онтогенеза и репродуктивной способности обыкновенной злаковой тли на разных сортообразцах яровой тритикале

Некоторые биологические особенности злаковых тлей изучены недостаточно и могут меняться в зависимости от различных условий. На насекомых могут влиять разнообразные факторы включая и условия содержания. Лабораторное содержание тлей может сильно различаться в зависимости от целей содержания, а отсюда могут отличаться и некоторые показатели, такие как: продолжительность жизни, количество потомства в каждом приплоде и за всю жизнь, количество линек и тд. Данные показатели имеют важность при оценке сортоустойчивости растений, так как являются своего рода ее индикаторами.

Первый показатель, это сроки линек обыкновенной злаковой тли (*Schizaphis graminum* Rondani, 1852). Во время подсчета показателей временные промежутки обозначались как количественные значения: первая половина дня берется за ноль, а вторая за 0,5.

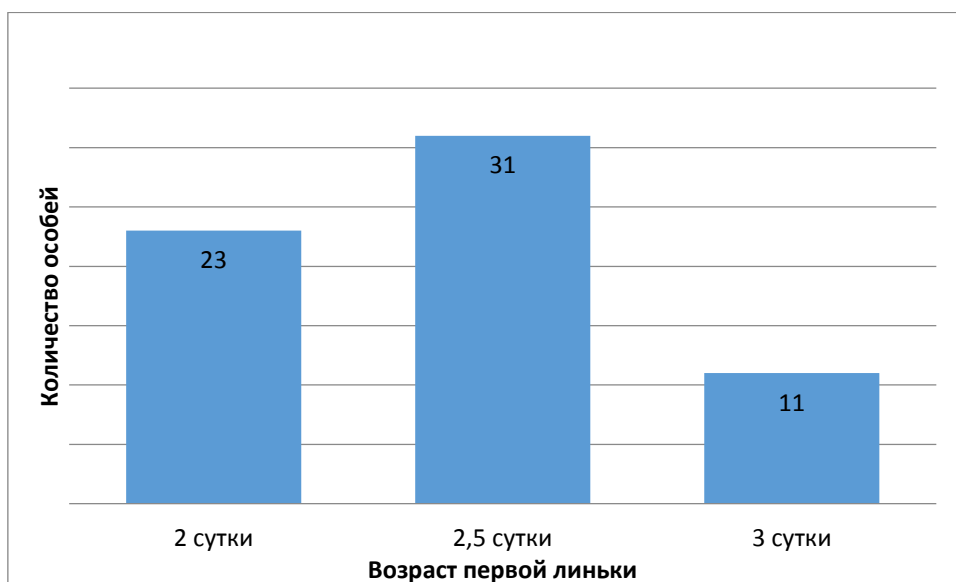


Рисунок 12. Сроки первой линьки обыкновенной злаковой тли

Средняя арифметическая составляет 2,45, это означает, что нимфы совершают свою первую линьку на вторые сутки ближе к вечеру (рисунок 12). Также наблюдаются особи, которые полиняли позже, только на третьи сутки.



Рисунок 13. Сроки второй линьки обыкновенной злаковой тли

Ровно через двое суток после окончания первой линьки совершается вторая линька. Данный процесс наблюдался в среднем на 4,36 сутки от рождения особи. Во время второй линьки сильного временного промежутка не наблюдалось, тля стабильно линяла на 4 сутки, в отличие от первой линьки (рисунок 13). После второй линьки нимфы значительно увеличивались в размерах (что позволяло проще наблюдать за ними) и оставляли довольно заметный экзувий: сброшенный экзоскелет насекомого после линьки (рисунок 14).

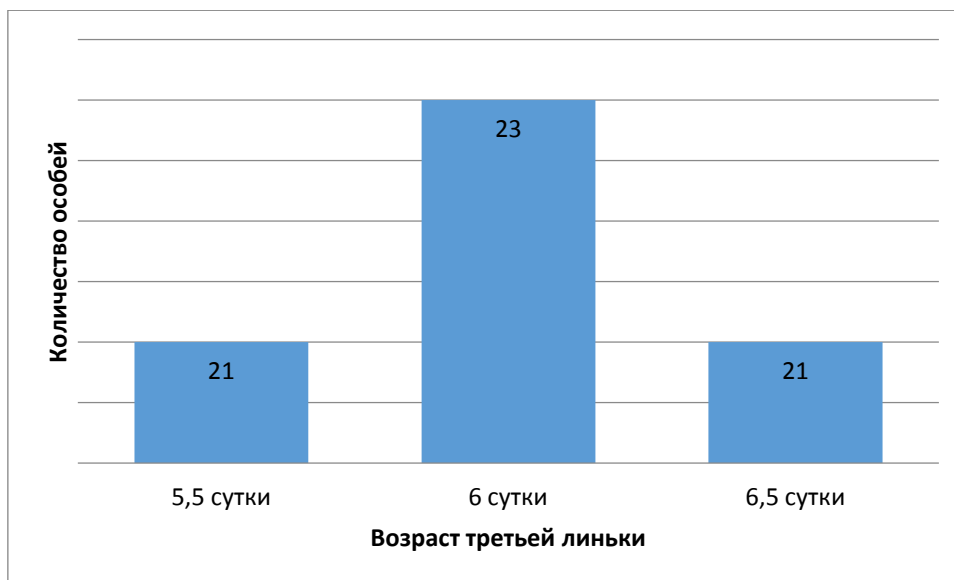


Рисунок 14. Сроки третьей линьки обыкновенной злаковой тли

Третья, заключительная линька, совершалась в среднем на 6 сутки (рисунок 14). Это говорит о том, что нимфы линяют в среднем каждые двое суток. После третьей линьки нимфы переходят в состояние имаго (взрослая особь) и перестают линять. В природе в естественных условиях при нехватке пищи и густой населенности тли в колонии появляются крылатые особи, для переселения на новые кормовые объекты. В искусственных условиях каждая наблюдаемая особь находилась в отдельном контейнере, не происходило перенаселения, и вследствие этого не появлялись крылатые особи. В итоге на рост и развитие тлей в общей сумме требуется три линьки, и чтобы стать полноценной взрослой особью требуется в среднем 6 суток. По литературным источникам обыкновенная злаковая тля проходит три возраста и становится взрослой особью за семь-девять суток при температуре от 60 до 80° F (в среднем 25°C), что схоже с полученными данными. Также по другим источникам личиночный период длится 8-15 суток, и в естественной среде весной с наступлением среднесуточной температуры + 8°C – + 10°C личинки через 10-15 дней вырастают во взрослых особей.

Оценка репродуктивного периода

После последней линьки, тля переходит в состояние имаго и начинает готовиться к репродукции путем партеногенеза. Благодаря партеногенезу облегчается наблюдение за ее репродуктивной способностью, так как не требует дополнительного подсаживания самца и оплодотворения самки. В партеногенетической генерации все особи плодятся с помощью телитоккии, а точнее все самки плодят только самок, в данной генерации самцов нет. Если постепенно снижать температуру и длину светового дня, то у тлей могут начать появляться амфигонные самцы и самки, которые после спаривания откладывают яйца на зимовку, что не подходит для данной работы. Поэтому при поддержании определенных условий, тля постоянно будет производить только самок. Как только она переходит на стадию имаго, начинается отчисление ее репродуктивного периода в сутках.

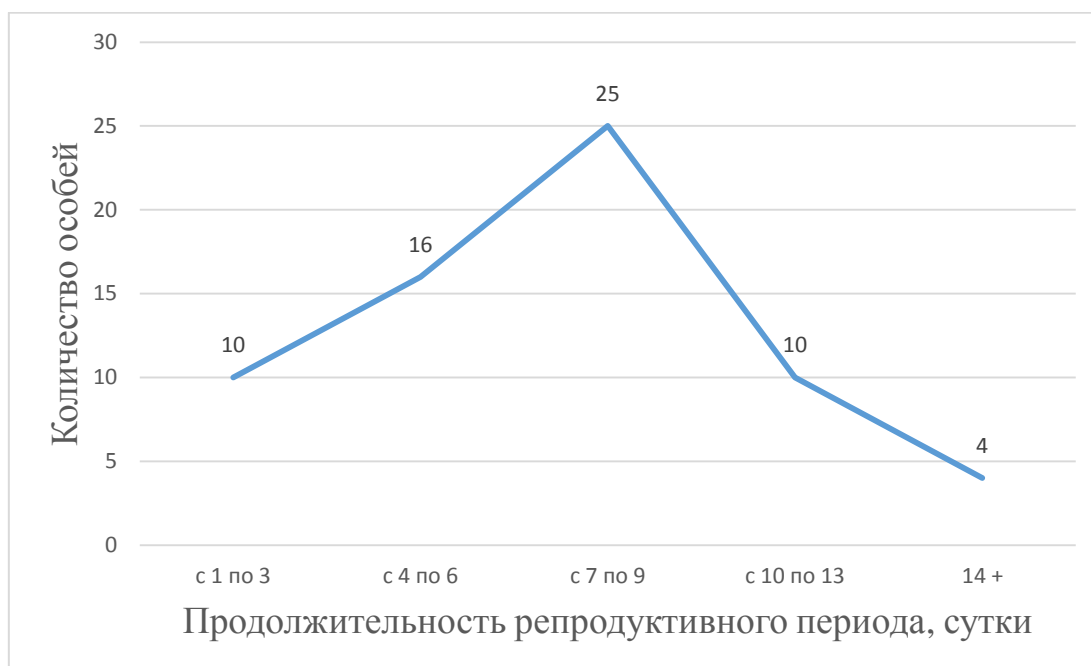


Рисунок 15. Продолжительность репродуктивного периода обыкновенной злаковой тли

В данном случае продолжительность состояния имаго и репродуктивный период равны. Первый приплод у нее проходит на следующие сутки после третьей линьки, а точнее на седьмые сутки от рождения нимфы. Средний репродуктивный период составляет $7,2 \pm 0,88$ суток (рисунок 15).

Количество потомства

На седьмые сутки тля начинает стабильно размножаться. В первые дни жизни личинки группируются в одном месте, не отходят далеко от материнской особи. Было отмечено что, если потревожить даже минимальным раздражающим фактором новообразованную колонию, то взрослая наблюдаемая особь, вытаскивает стилеты из растения и перемещается в более безопасное место. Каждые сутки наблюдалось стабильное появление от 2 до 6 нимф от каждой особи (рисунок 16). Средний приплод в сутки от одной самки $3,7 \pm 0,3$ личинок (рисунок 17). По литературным данным взрослые особи производят от одной до пяти личинок в день, что сходно с полученными данными.

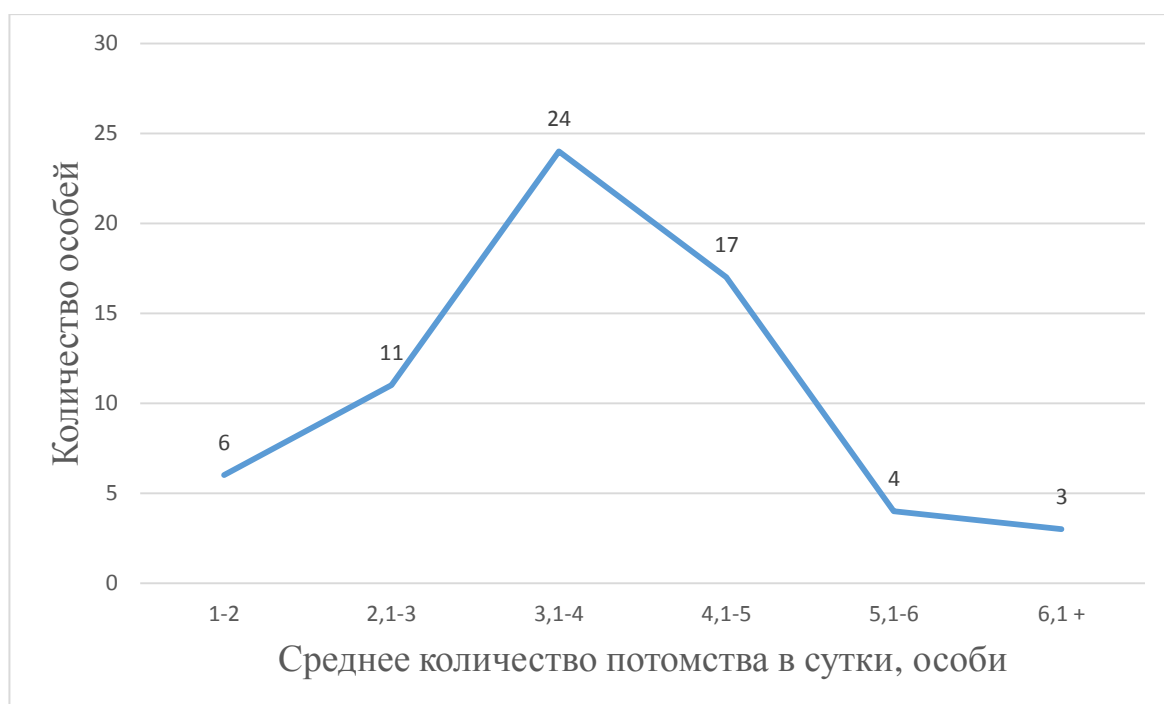


Рисунок 16. Среднее количество потомства в сутки от одной взрослой особи



Рисунок 17. Общее количество потомства, произведенное одной особью

Определенной зависимости в количестве потомства не наблюдалось. Среднее количество потомства, принесенного одной самкой в течение всей жизни, составляло $27 \pm 3,89$ личинки (рисунок 17). По литературным данным самка может произвести до 80 личинок, что не соотносится с данными в наших условиях. В проводимых нами исследованиях каждая самка производила на свет по 20-30 личинок.

Средняя продолжительность жизни

Средняя продолжительность жизни так же, как и репродуктивный период варьирует и в среднем составляет $14 \pm 0,92$ суток (рисунок 18).



Рисунок 18. Продолжительность жизни каждой особи

Минимальная продолжительность жизни составляла 8 суток, максимальная – 25 суток. Самая долгоживущая особь в данной выборке принесла самое большое количество потомства в количестве 62 личинок, что подтверждает прямую зависимость между продолжительностью жизни и репродуктивностью тли. Так же на продолжительность жизни тлей влияет температурный режим, и такие данные были получены при температуре 26°C в дневное время и 23°C в ночное время суток. По литературным данным продолжительность жизни бескрылой партеногенетической самки около 35 дней, что не соответствует нашим данным.

Данные результаты имеют ценность в заданных лабораторных условиях, что важно для обширности оценки всех факторов, которые могут оказывать влияние на тлю в искусственной культуре, так как все данные воздействия отражаются и на других показателях тлей, а, следовательно, и растениях-хозяине.

Оценка репродуктивной способности обыкновенной злаковой тли на разных сортообразцах в лабораторных условиях

Далее мы приступили к непосредственно основной части работы – к оценке количества потомства в условиях различных сортообразцов тритикале. Как уже

было сказано данный показатель один из наиболее важных при оценке сортоустойчивости, складывается он из количества потомства у взрослых особей и динамики численности.

Для исследования использовали следующие сортообразцы яровой тритикале различного происхождения: П2-16-20, П-13-5-2, Дублет, 8-35-5, Legalo, Укро, С85, 09086, Соловей Харьковский, 08888, Grego, RIL202R75, С224, Гребешок, П2-16-5, 09306, Ярило, v17150, Лена 1270, О8857, С239, С231, с95, 9086, 8844, v2-0-140, Степная 51, pl25e-72, с99, л8665, PI520484, 13-5-13, с259, с238, 8821, Степная 62, Греб, Праг 418, R20-5138, О9302, 32-2-4, Ril130r22-2, N20-140, Wanad, Памяти Мережко, О8880, Праг 551, О9306, Ril 202R-751-62, О8833, Sandro, Abaco, Арта 59, О8844, 32-18-5, О8888, О8821, 25АД20, Лана, С242.

Оценку проводили на проростках, после появления первого настоящего листа.

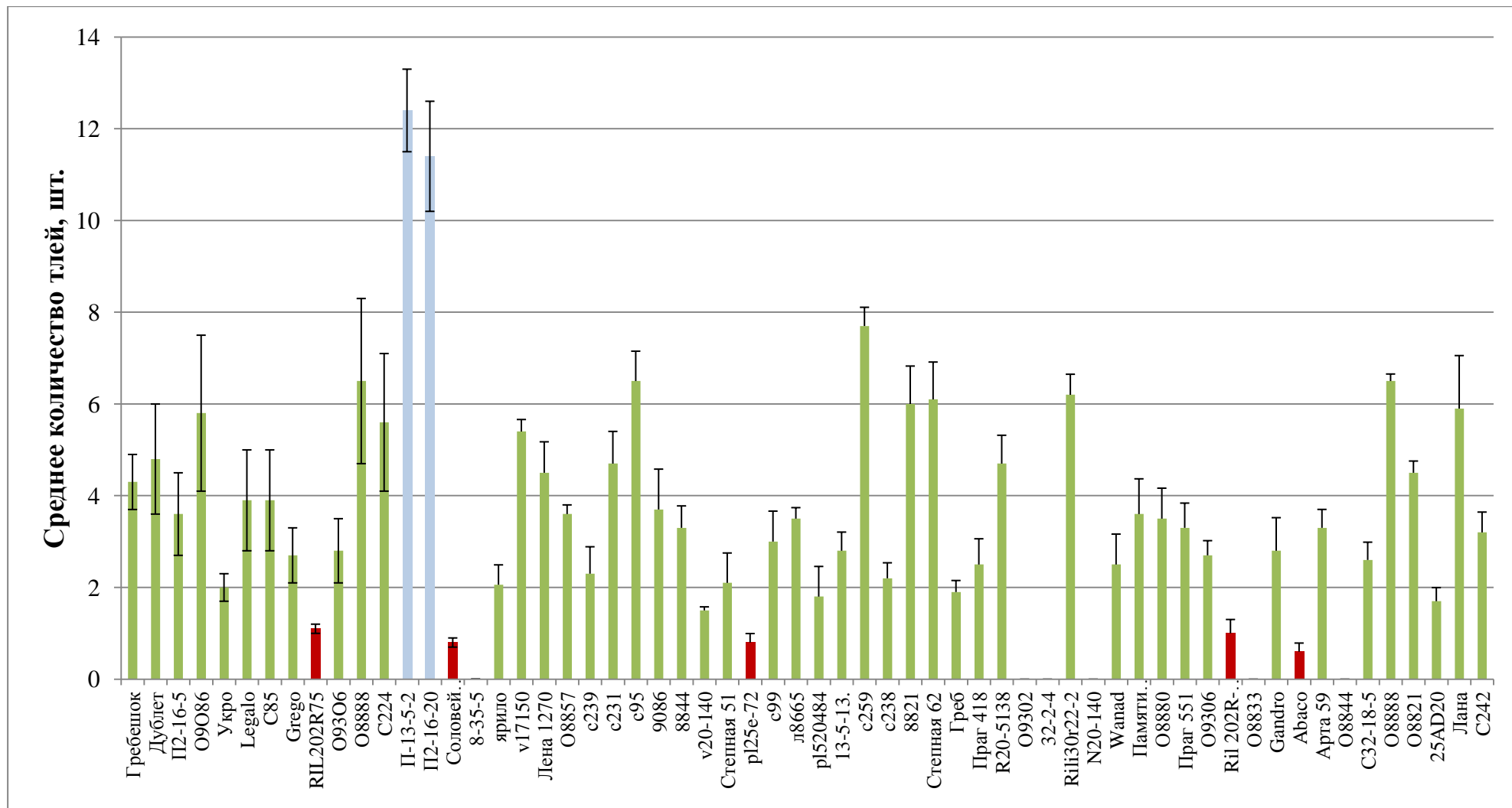


Рисунок 19. Среднее количество обыкновенной злаковой тли на сортообразцах яровой тритикале в лабораторных условиях. Голубым отмечены сортообразцы с наибольшей численностью, красным – с наименьшей численностью

Анализ показал дифференциацию сортообразцов яровой тритикале по численности особей тлей (рисунок 19). Образцы 8-35-5, 08833, 08844, 32-2-4, 09302, Ril202R75, Соловей Харьковский, P125E72, RIL202R751-62 и Абасо в условиях опыта оказались непригодными для размножения тлей. Вероятно, данные образцы обладают антибиотическими свойствами и представляют интерес для разработки сортоустойчивости к тлям. С другой стороны, сортообразцы П13-5-2 и П2-16-20 показали наивысшие результаты по репродукции тлей.

По-видимому, данные различия связаны не с внешними условиями, а с физиолого-биохимическими различиями сортообразцов. Подобная дифференциация может быть связана с трудностями механического зондирования клеток мезофилла и повышенного содержания фенольных соединений, таких как феруловая, кумаровая и кофейная кислоты.

Выявление предпочтения обыкновенной злаковой тли при выборе растения-хозяина

При анализе репродуктивной способности оценивали количество тлей на изолированных растениях конкретного сортообразца, что не дает понимания о том, выбрала бы тля этот конкретный сортообразец, в том случае, если рядом находились другие растения. То есть в условиях свободного перемещения численность тлей может сильно варьироваться и отличаться от изолированных условий.

В связи с этим было принято решение оценить предпочтения при выборе растения-хозяина тлей на тех же сортообразцах.

При выявлении предпочитаемых сортообразцов при выборе их самой тлей в контейнер высаживались сортообразцы по периметру, на равное расстояние друг от друга, по 12 сортообразцов, рандомизировано. Далее в контейнер стряхивалось 12 самок тлей одного возраста. Анализ проводился с гибелью первого растения в варианте. Опыт проводился в трехкратной повторности.

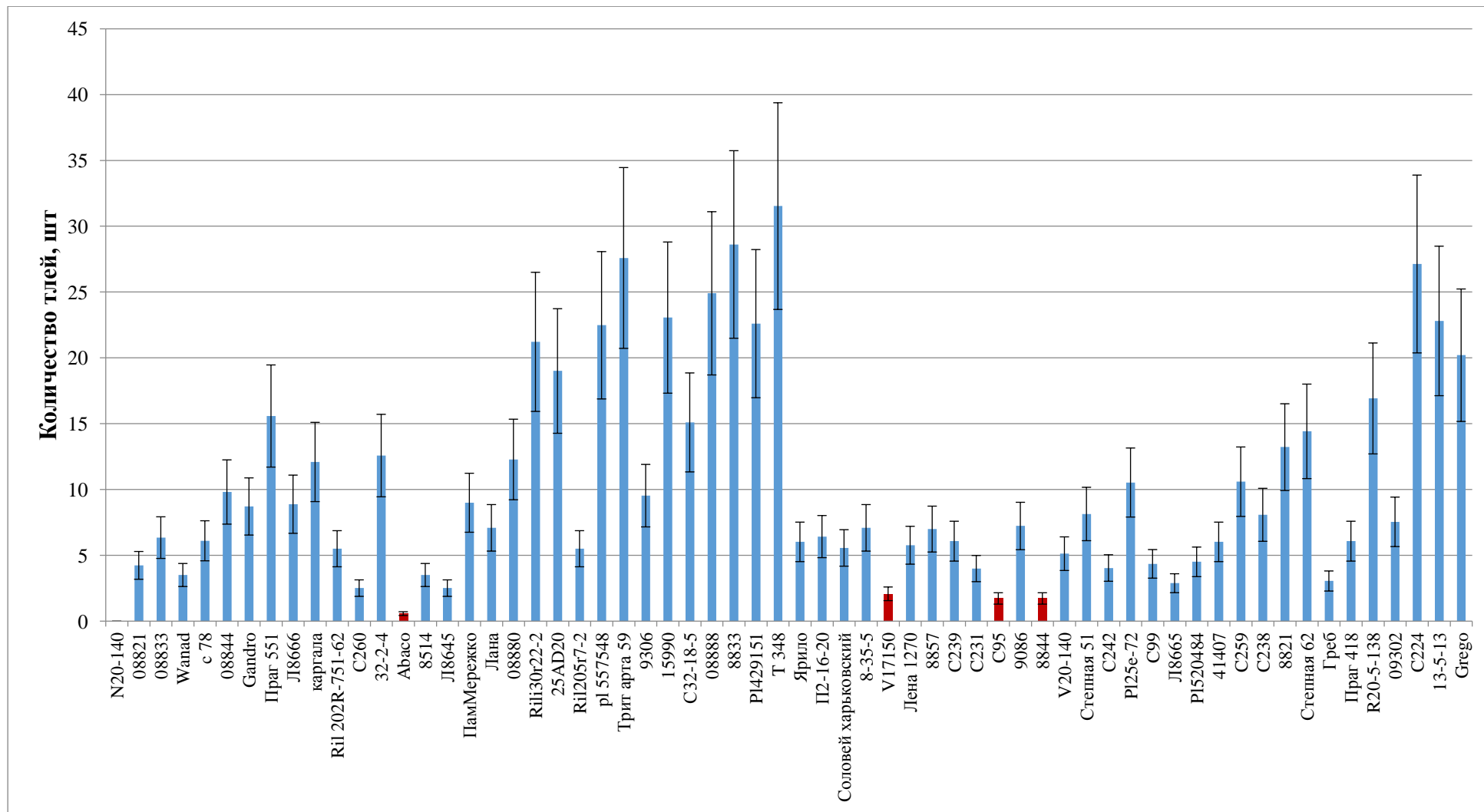


Рисунок 20. Среднее количество тлей на сортообразцах яровой тритикале

По результатам данного исследования можно выделить 4 сортообразца, (рис.31), 8844, С95, V17150 и Авасо как самые нежелательные при выборе их тлей. Особо стоит отметить, что сортообразец Авасо оказался в группе с наименьшим значением по репродукции у тлей (рисунок 20).

По литературным данным сорт Авасо (Швейцарской селекции) отличается высокой активностью амилазы, что в свою очередь говорит о способности быстрой мобилизации пулов запасных веществ для включения их в дыхательный метаболизм. На процессе дыхания основаны главные пути биосинтеза вторичных метаболитов в растении, в том числе фенольных соединений, которые могут являться антибиотическим фактором при питании тлей на растении.

3.2 Оценка параметров отдельных этапов онтогенеза и репродуктивной способности черемухово-злаковой тли на разных сортообразцах яровой тритикале

Для более полной характеристики представителей данной экологической группы и уточнения отдельных характеристик было принято решение провести учет тех же показателей, но уже у черемухово-злаковой тли.

Первый показатель, как и на примере с обыкновенной злаковой тлей – сроки линек черемухово-злаковой тли (*Rhopalosiphum padi* L).

Во время подсчета показателей временные промежутки обозначались как количественные значения: первая половина дня берется за ноль, а вторая за 0,5.

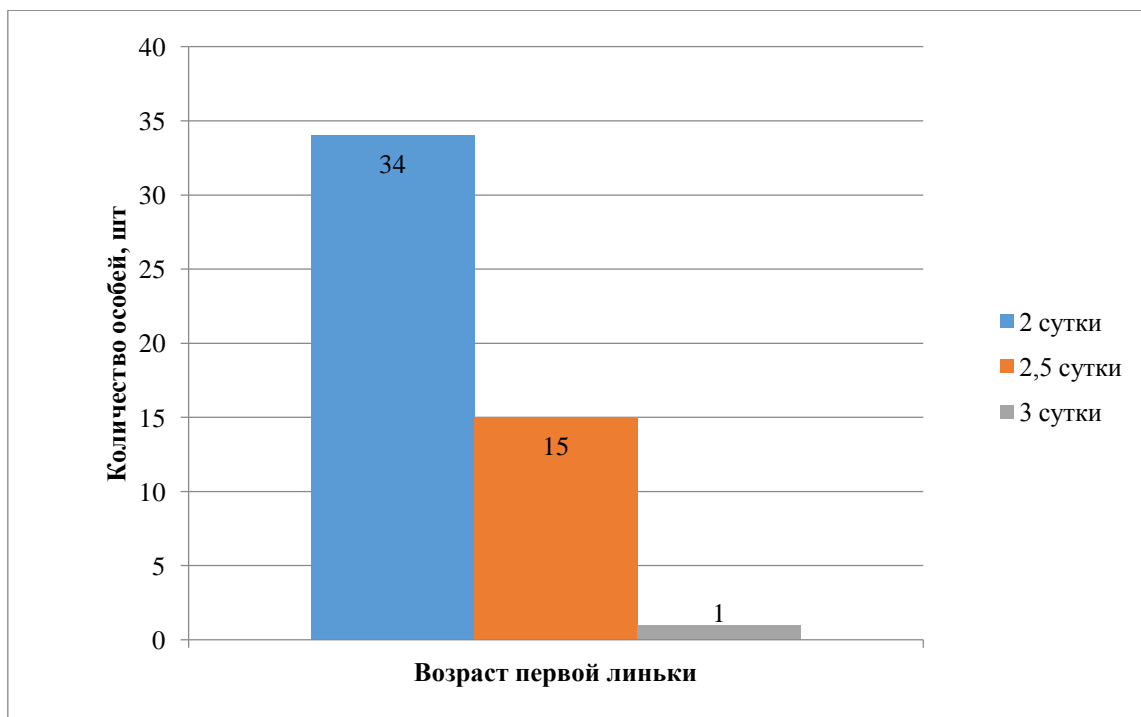


Рисунок 21. Сроки первой линьки черемухово-злаковой тли

В большинстве случаев нимфы совершают свою первую линьку на вторые сутки (рисунок 21). Также наблюдаются особи, которые полиняли к концу второго дня и позже, только на третьи сутки.

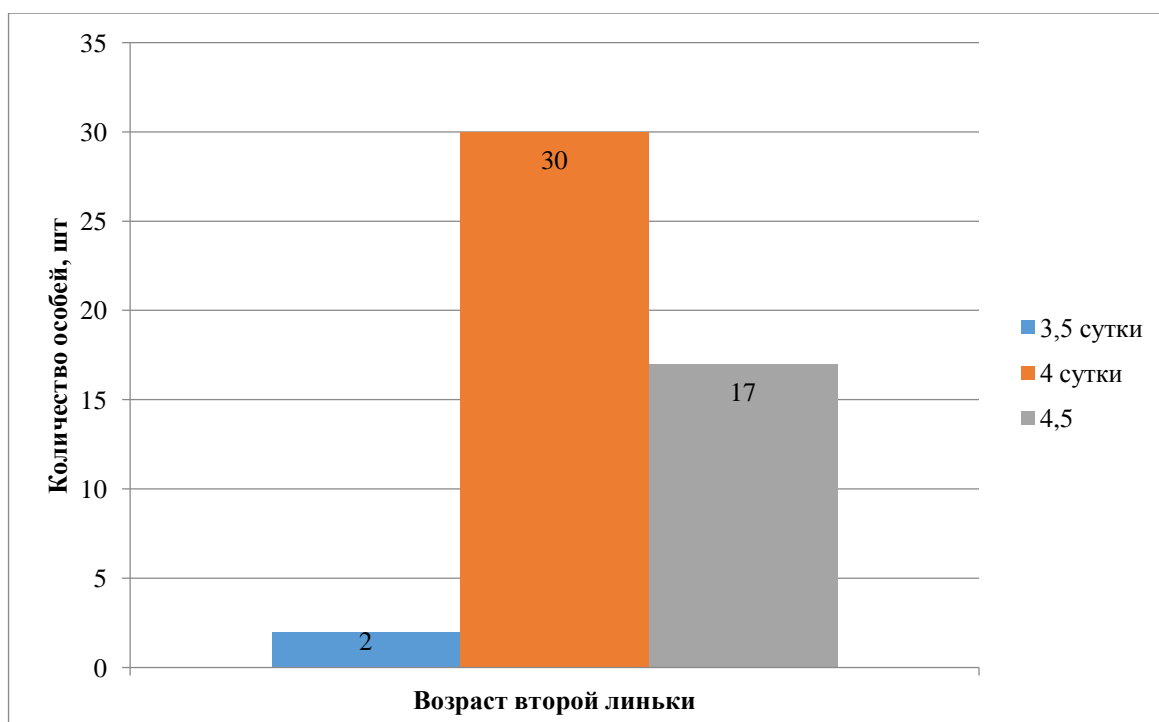


Рисунок 22. Сроки второй линьки обыкновенной злаковой тли

Вторая линька начинается через двое суток после первой. Данный процесс наблюдался в среднем на 4 сутки от рождения особи. Во время второй линьки, также как и в варианте с первой линькой были отмечены особи, которые линяли на 3,5 сутки и к концу 4 суток (рисунок 22). После второй линьки нимфы увеличивались в размерах.

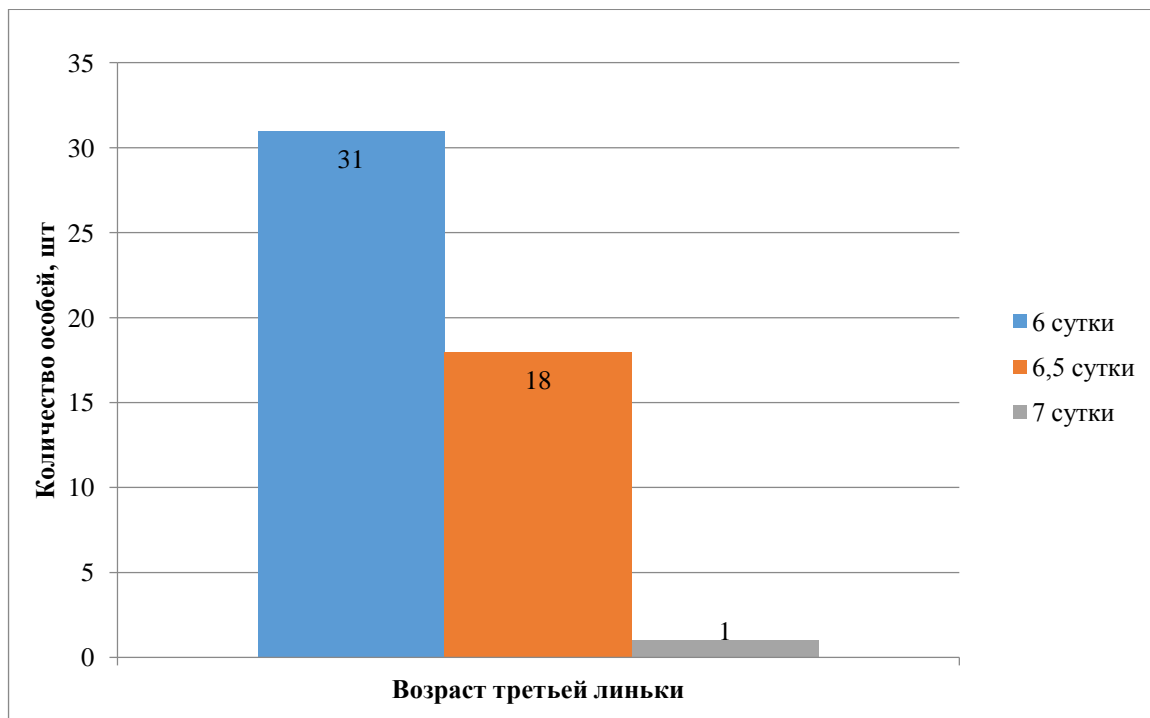


Рисунок 23. Сроки третьей линьки обыкновенной злаковой тли

Третья, заключительная линька, совершалась в среднем на 6 сутки (рисунок 23). То есть, в среднем, линька происходит каждые двое суток, что было отмечено и у обыкновенной злаковой тли. После третьей линьки нимфы переходят в состояние имаго и перестают линять. В итоге на рост и развитие тлей в общей сумме требуется три линьки и в среднем 6 суток, что соответствует литературным данным.

Оценка репродуктивного периода

После успешного прохождения линек начинается репродуктивный возраст. Данная генерация, как и у обыкновенной злаковой тли, партеногенетическая. Как только тля переходит на стадию имаго, начинается отчисление ее репродуктивного периода в сутках.



Рисунок 24. Продолжительность репродуктивного периода обыкновенной злаковой тли

В среднем начало репродуктивного периода отмечается на $7,63 \pm 0,34$ сутки. Хотя многие особи начинали давать потомство на 10 день жизни, то есть через 4 суток после третьей линьки. Длительность репродуктивного периода в среднем составила $11,6 \pm 2,19$ суток. Окончание репродуктивного периода отмечено в среднем на $18,8 \pm 2,16$ сутки от рождения (рисунок 24).

Количество потомства

Как уже было сказано в среднем черемухово-злаковая тля начинает давать потомство к концу 7 суток. Как и в случае с обыкновенной злаковой тлей личинки первые дни локализуются в пределах материнской особи. Было отмечено отличие в поведении у двух видов. При негативном вмешательстве самка обыкновенной злаковой тли перемещалась на безопасное расстояние, в случае с черемухово-злаковой тлей этого либо не происходило, либо перемещение было незначительным. В ряде случаев особи падали на субстрат.

Каждые сутки наблюдалось стабильное появление от 1 до 6 нимф от каждой особи (рисунок 25). Средний приплод в сутки от одной самки $2,31 \pm 1,8$ личинок (рисунок 26). Что также сходится с литературными данными.



Рисунок 25. Среднее количество потомства в сутки от одной взрослой особи

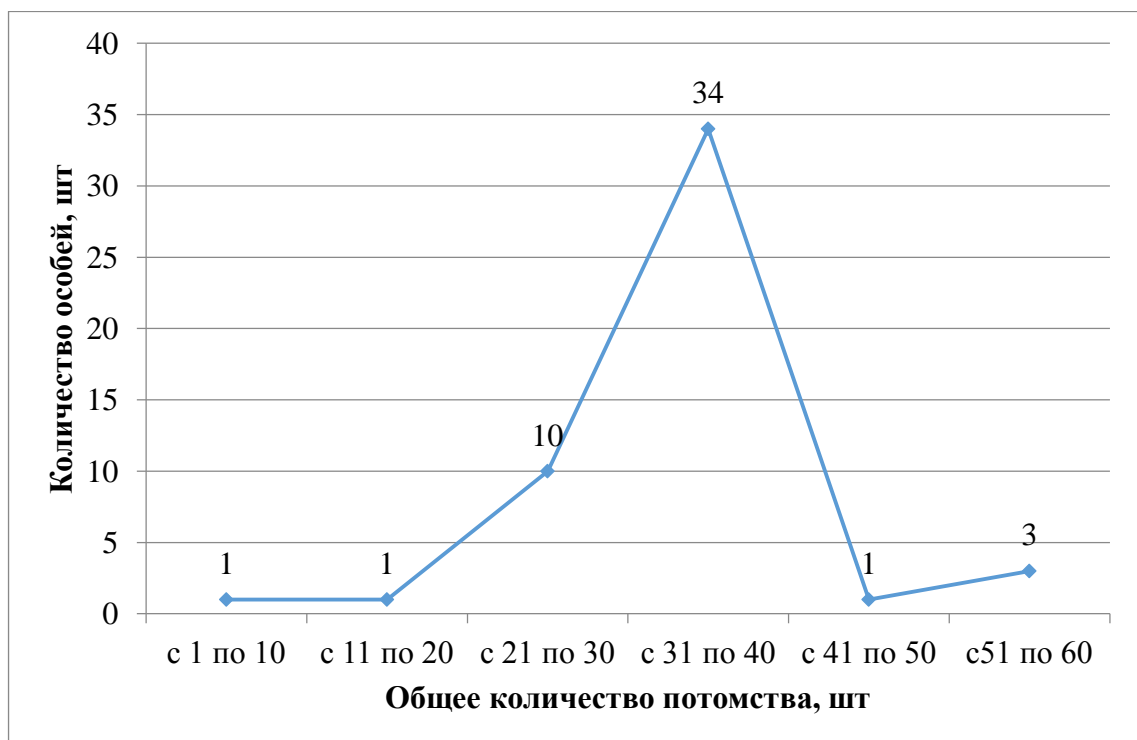


Рисунок 26. Общее количество потомства, произведенное одной особью

Среднее количество потомства, принесенного одной самкой в течение всей жизни, составило $37,14 \pm 8,7$ личинки (рисунок 26). Что также находится в нормальных пределах для данного вида. Согласно литературным данным,

черемухово-злаковая тля в естественных условиях производит от 30 до 120 личинок.

Средняя продолжительность жизни

Средняя продолжительность жизни так же, как и репродуктивный период варьирует и в среднем составляет $14 \pm 0,92$ суток (рисунок 27).



Рисунок 27. Продолжительность жизни каждой особи

Минимальная продолжительность жизни составляла 15,5 суток, максимальная — 26,5 суток. Самая долгоживущая особь в данной выборке принесла самое большое количество потомства в количестве 59 личинок, что подтверждает прямую зависимость между продолжительностью жизни и репродуктивности тли и у данного вида. Средняя продолжительность жизни составила $20,76 \pm 2,48$ суток. Согласно литературным данным, в естественных условиях при температуре около 21 градуса партеногенетические самки черемухово-злаковой тли проживают 14-19 дней. Увеличение сроков жизни тлей в искусственной среде можно объяснить более стабильными условиями, а также отсутствием болезней, пресса со стороны хищников, паразитов и паразитоидов.

Крылатых особей за весь период выявлено не было. Вероятно, это связано с тем, что плотность их посадки была небольшая. Самки содержались поодиночке на каждом растении, а вновь появляющиеся особи потомства сразу изымались. Растение не угнеталось, оставалось живым и обеспечивало насекомых пищей. По этим причинам у тлей не было необходимости в расселении и поиске новых растений.

Данные результаты имеют ценность в заданных лабораторных условиях, что важно для обширности оценки всех факторов, которые могут оказывать влияние на тлей в искусственной культуре, так как все данные воздействия отражаются и на других показателях тлей, а, следовательно, и растение-хозяине.

Оценка репродуктивной способности черемухово-злаковой тли в лабораторных условиях

Как уже говорилось ранее, оценка репродуктивной способности – один из основных параметров сортоустойчивости растений. В случае с черемухово-злаковой тлей были проведены те же исследования, что и с обыкновенной злаковой в предыдущем разделе.

В результате проведённого эксперимента были получены данные о количестве тлей на растениях на второй и четвёртый день после заселения. Были использованы следующие сортаобразцы: RIL 202 R7-5, Legalo, C260, C242, C235, 08880, П2-16-11, C259, RIL 205 R7-2, П13-5-13, PI 429151, ПРАГ 552, 08821, П2-16-20, Авасо, Лана, Памяти Мережко, PL 25e-72, Sandro.

Таблица 8. Средняя численность потомства *R. padi*

№	Наименование	2-й день	4-й день
1	RIL 202 R7-5	7	14
2	Legalo	6	19
3	C260	8	20
4	C242	9	18
5	C235 *	5	15
6	08880	8	21

7	П2-16-11	6	19
8	C259	7	21
9	RIL 205 R7-2	8	20
10	П13-5-13	8	25
11	PI 429151 *	5	15
12	ПРАГ 552 *	4	16
13	08821	5	20
14	П2-16-20	6	19
15	Абасо	5	20
16	Лана	6	15
17	Памяти Мережко	6	17
18	PL 25e-72	6	16
19	Sandro	6	17

Гистограммы количества особей тлей на второй и четвёртый день после заселения тлей приведены на рисунках 39 и 40. На оси абсцисс обозначены номера сортообразцов, в соответствии с таблицей 8. На оси ординат отложены значения, соответствующие средней численности потомства *R. padi* (шт.), первая особь не учитывалась.

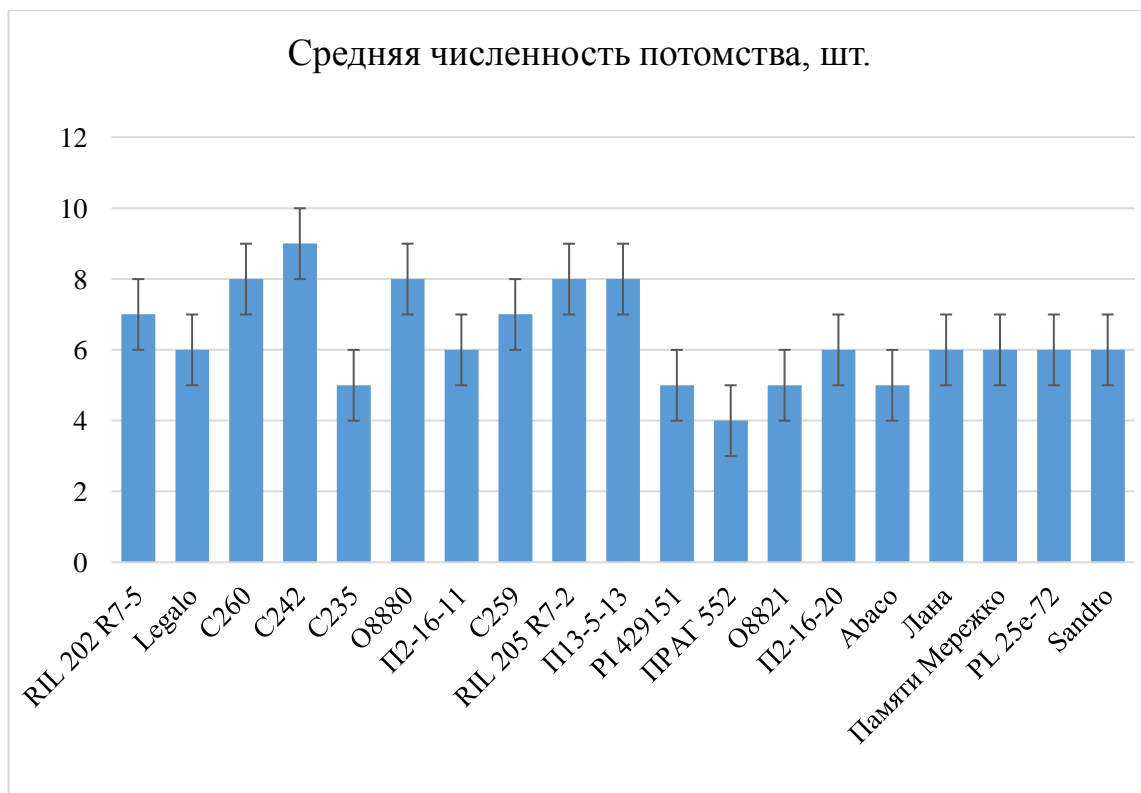


Рисунок 28. Численность потомства на второй день

Наибольшее количество тлей было отмечено на образцах: C260, C242, C259 O8880, RIL 205 R7-2, П13-5-13. За два дня питания на растениях колонии тли увеличились на 8 и более особей на одно растение.

Наименьшее значение было зафиксировано на образцах C235, PI 429151, Праг552, O8821, Abaco. На данных образцах в результате учёта обнаружилось 5 и менее тлей. Остальные образцы заняли промежуточное положение. Средняя численности колонии без учёта первоначальной самки составила от 6-7 особей.

Для обработки использовался дисперсионный анализ и критерий Фишера. Нулевая гипотеза заключалась в отсутствии значимых отличий между образцами. Результатом обработки стало опровержение нулевой гипотезы для данных о численности на второй день после заражения.

Уровень значимости отличий составил 0,002. Таким образом, установлено, что репродуктивная способность тлей при питании на различных сортообразцах значительно отличается.

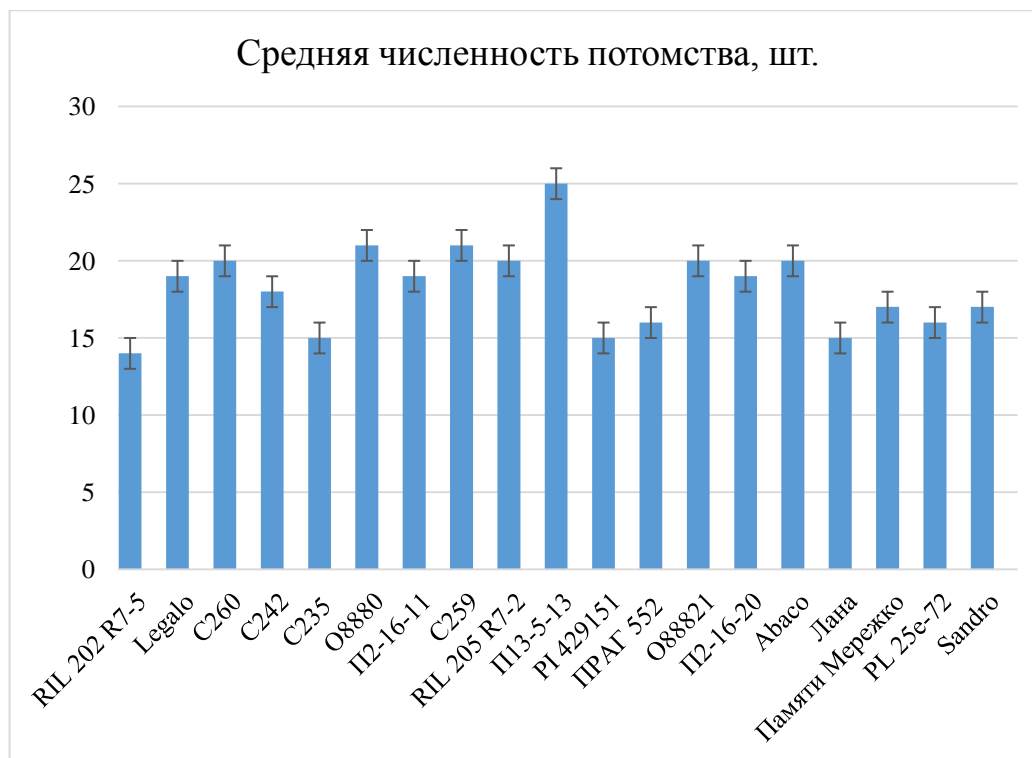


Рисунок 29. Численность потомства на четвёртый день

Наибольшая численность потомства тлей была обнаружена на сортообразцах: C260, O8880, C259, RIL 205 R7-2, П13-5-13, O8821, Abaco. На вышеназванных образцах среднее количество потомства тли на 4 день после заражения составило 20 и более особей на одно растение.

Наименьшие значения численности потомства насекомых были отмечены на образцах: RIL 202 R7-5, C235, П1 429151, Праг552, Лана, PL25e-72. В результате учёта на них было обнаружено 16 и менее особей тли (без учёта первичной самки). На остальных образцах численность потомства тлей составила 17-19 штук на растение.

Анализ данных о численности потомства на четвёртый день после заражения показал результат схожий с первым подсчётом.

Между образцами показана статистически значимая разница по репродуктивной способности питающихся на них *R. padi*. Уровень значимости отличий составил 0,001.

Полученные результаты представлены в таблице 8. Так, на образцах наблюдалось увеличение численности колонии в 2-3 раза, в то время, как на сортообразцах с большим количеством потомства тли, обнаруженном при первом

учёте (на 2-й день после заражения), колонии увеличились не так сильно. Вероятно, это связано с изменением продолжительности пререпродукционного периода вредителей.

Таблица 9. Относительное увеличение численности колонии

№ образца	Кратность увеличения	№ образца	Кратность увеличения
RIL 202 R7-5	2,07	C260	2,67
Legalo	3,31	C242	2,06
C235 *	3,02	08821	4,07
08880	2,72	П2-16-20	3,51
П2-16-11	3,41	Абасо	3,93
C259	2,79	Лана	2,60
RIL 205 R7-2	2,35	Памяти Мережко	2,80
П13-5-13	2,97	PL 25e-72	2,84
PI 429151 *	2,96	Sandro	2,98
ПРАГ 552 *	3,58	Ср. знач.	2,98

Рост численности колонии за два дня в среднем составил 2,98 раза. У образцов: RIL 202 R7-5, C260, C242, 08880, C259, RIL 205 R7-2, П13-5-13, PI 429151, Лана, Памяти Мережко, PL 25e-72 - рост численности был ниже среднего. Образцы: Legalo, C235, П2-16-11, ПРАГ 552, 08821, П2-16-20, Абасо - показали результат выше среднего по росту популяции, сортообразец Sandro имел средний показатель.

3.3 Оценки численности тлей на сортовой коллекции яровой тритикале в полевых условиях

Как упоминалось ранее основной показатель при учете устойчивости растений – количество особей тлей на растении во времени. Основным фактором влияния на данный показатель – растение-хозяин, но помимо всего прочего есть ряд косвенных факторов, которые невозможно учитывать в лабораторных исследованиях, а именно – факторы неживой природы

Вне зависимости от лабораторных исследований по заселению тлями исходных сортообразцов было принято решение проверить и естественный фон в условиях полевой опытной станции РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева. Коллекция была высеяна деланками метр на метр в двухкратной повторности рандомизировано

Учет численности тлей на коллекции яровой тритикале в условиях полевой опытной станции (имени П.И Лисицына, РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева) в 2016 году

Погодно-климатические условия 2016 года сказались благоприятно на развитие тлей. Резкое увеличение численности тлей отмечено в два пика – на стадии кущения и на стадии налива зерна – молочной спелости.

Рассматривая результаты подсчета тлей на стадии кущения следует отметить, что, как и в лабораторном эксперименте, была отмечена дифференциация сортообразцов яровой тритикале по привлекательности для заселения тлей – устойчивости к тле. Анализ численности показал статистически достоверные различия между генотипами тритикале по заселенности тлями. В июне 2016 года можно выделить две группы сортообразцов по устойчивости (рисунок30).

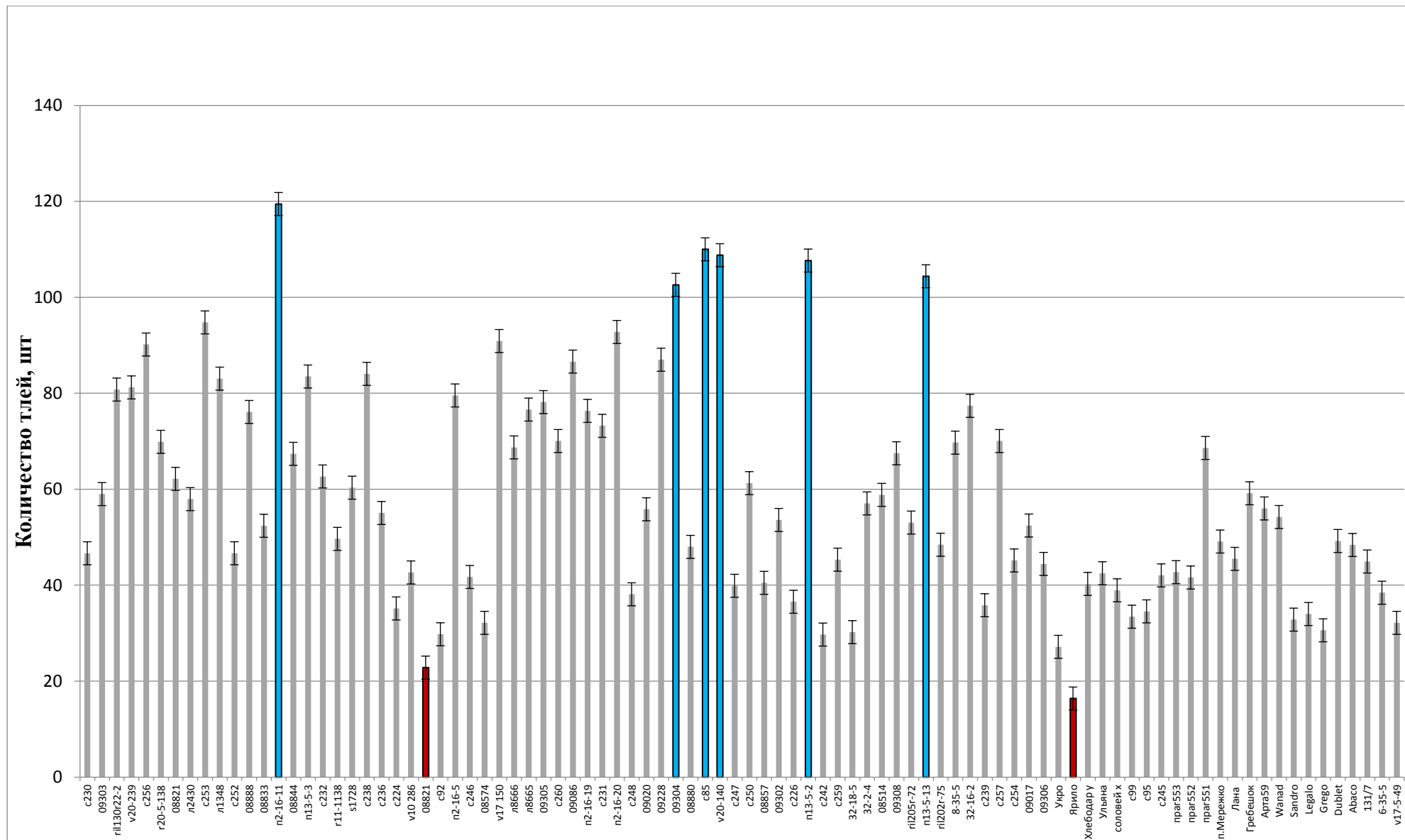


Рисунок 30. Численность черемухово-злаковой тли на коллекции яровой тритикале, стадия кущения 2016 г.

На стадии кущения учеты проводились по преобладающему виду – черемухово-злаковой тле. Другие виды были представлены единичными особями или незначительными колониями.

Из проанализированных сортообразцов можно выделить 2 группы:

Первая группа, включающая сортообразцы С236, С224, V10 286, П2-16-5, 09305, П2-16-19, С248, С254, 09020, 08880, 09306, Хлебодар украинский, Grego, Dublet, 131/7, V17-5-49, была заселена слабее, возможно это связано с некоторой устойчивостью данных генотипов к черемухово-злаковой тле. Вторая группа была менее многочисленной – 08821, 09228, 09302, Лана, на растениях этих сортообразцов была отмечена максимальная численность особей тлей.

Остальные сортообразцы коллекции оказались в средних значениях.

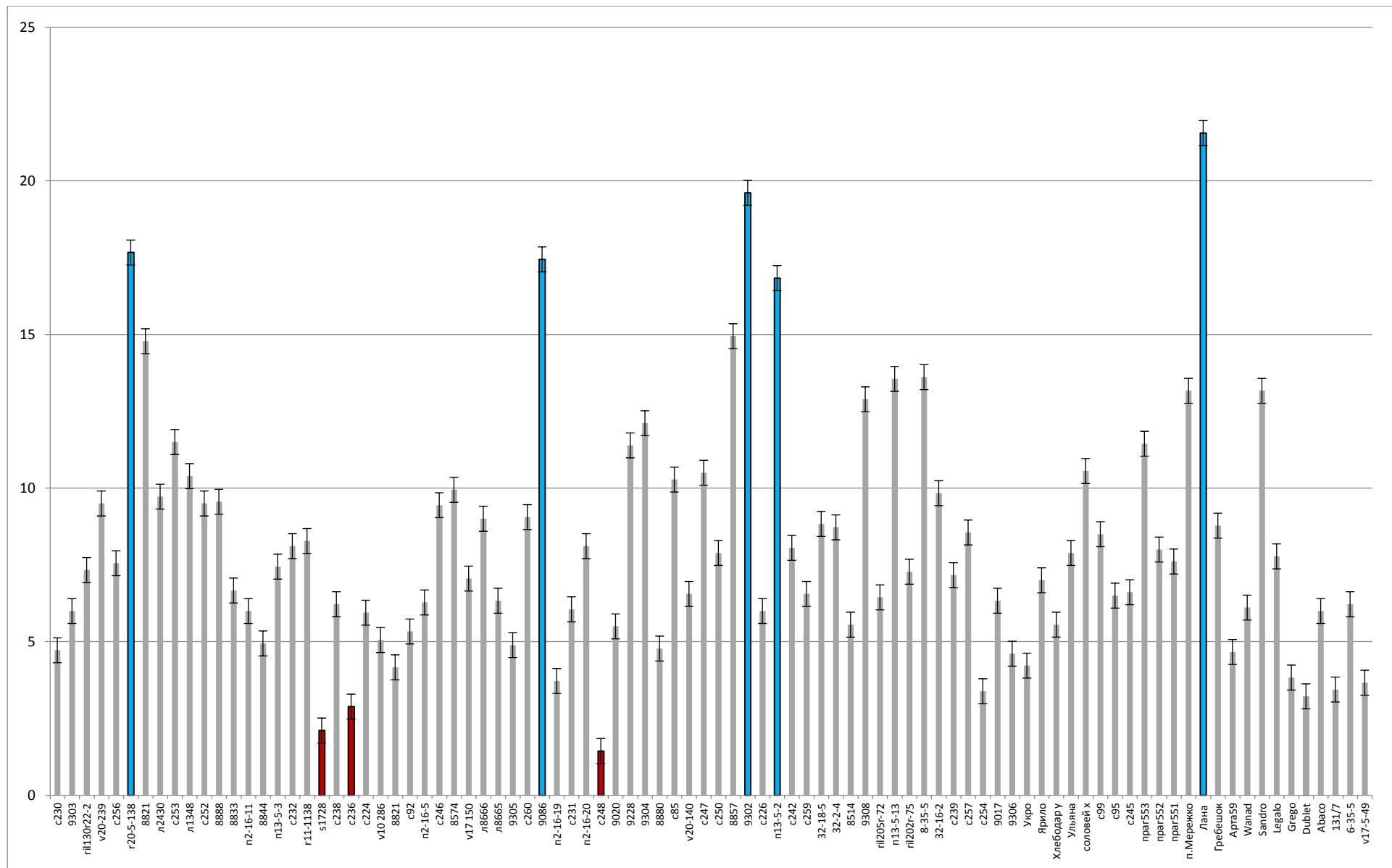


Рисунок 31. Численность большой злаковой тли на коллекции яровой тритикале, стадия молочной спелости 2016 г

Анализ заселенности тлей растений тритикале на стадии налива зерна – молочной спелости зерна колонии тли отмечены исключительно на колосьях, на наливающих зерновках растений тритикале и были представлены большой злаковой тлей, другие виды были представлены единичными особями или незначительными колониями.

Учет численности на этой стадии показал, что распределение генотипов тритикале по заселенности тлей было другим. Менее заселены были образцы – S1724, C236, C248, 131/7, Dublet. Было отмечено, что группа с большей заселенностью тлей была более многочисленной. Наибольшая численность вредителя была зарегистрирована на генотипах 08821, 09228, 09302, Л 1348, C246, П13-5-2, П13-5-13, Ярило, Лана (рисунок 31).

Происходит смена видов тлей в агроценозе. Если на стадии кушения преобладала черемухово-злаковая тля, то к стадии молочной спелости черемухово-злаковая тля постепенно уступала место большой злаковой тле. Вероятно, это связано с внутрисезонным падением численности черемухово-злаковой тли к стадии молочной спелости, при этом можно обнаружить и особей-расселительниц и небольшие колонии.

Учет численности тлей на коллекции яровой тритикале в условиях полевой опытной станции (имени П.И Лисицына, РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева) в 2017 году

Весна и лето 2017 года были крайне холодными и неблагоприятными для тлей. В мае были заморозки, и ночная температура опускалась до 0 градусов по Цельсию, похолодания совпали с периодом выхода самок-основательниц и дальнейшего появлявления первичных генераций черемухово-злаковой тли.

Поэтому данные очень сильно отличаются от предыдущего года, так как большое количество основательниц погибло.

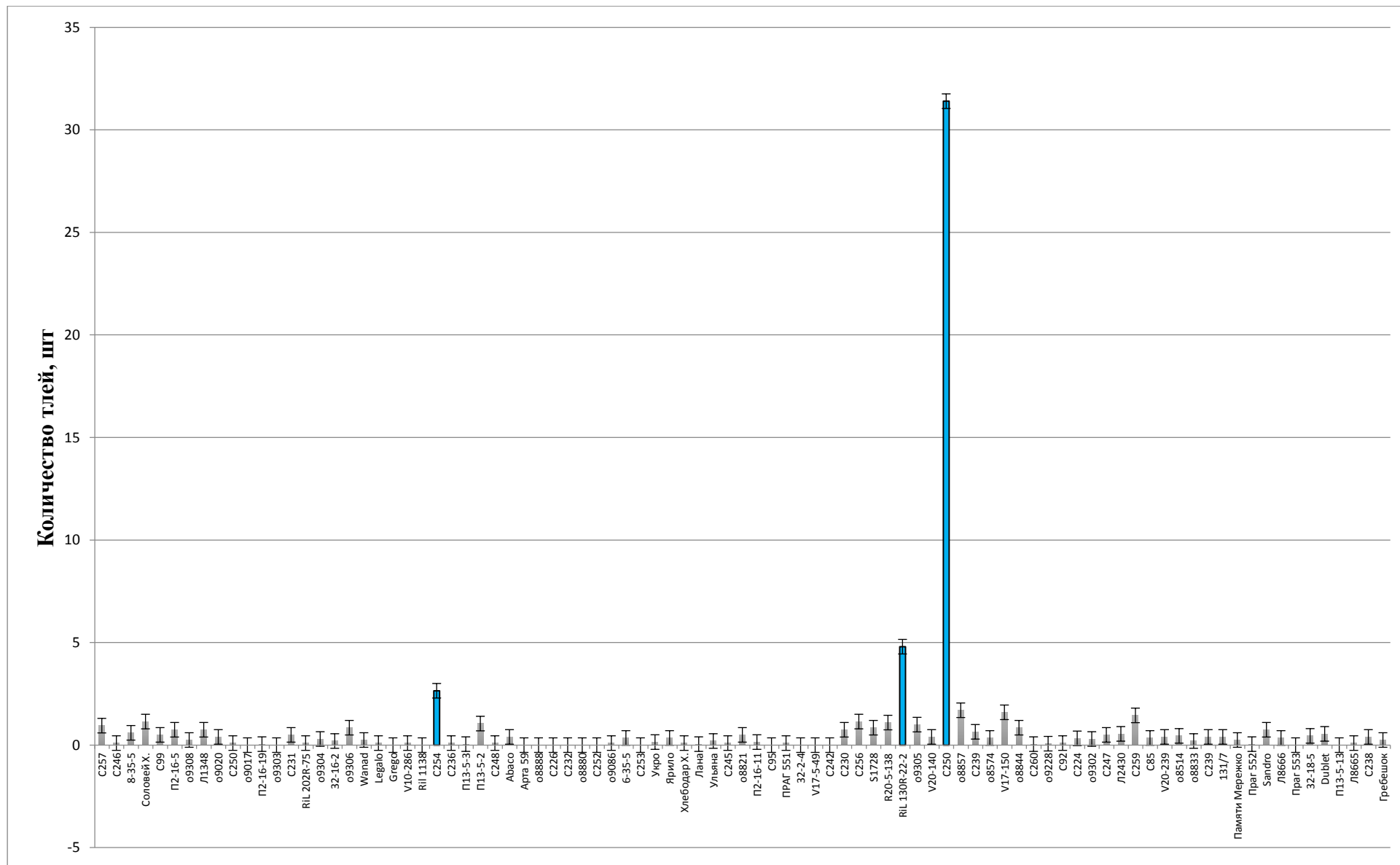


Рисунок 32. Численность черемухово-злаковой тли на коллекции яровой тритикале, стадия кушения 2017 г.

Таким образом на стадию кущения яровой тритикале пришлось низкое количество насекомых (рисунок 32), в связи с недостатком количества информации и невозможной корреляции с предыдущим годом из-за чрезмерной разницы показателей, достоверные выводы по этому году сделать невозможно.

Однако сортообразец С250 характеризовался высокой численностью черемухово-злаковой тли. Во всех предыдущих исследованиях данный сортообразец был в средних значениях. Вероятно, такое значительное изменение устойчивости данного сортообразца можно объяснить реакцией растения на погодно-климатические условия в виде изменения состава вторичных метаболитов и, как следствие, снижением уровня иммунного ответа растения.

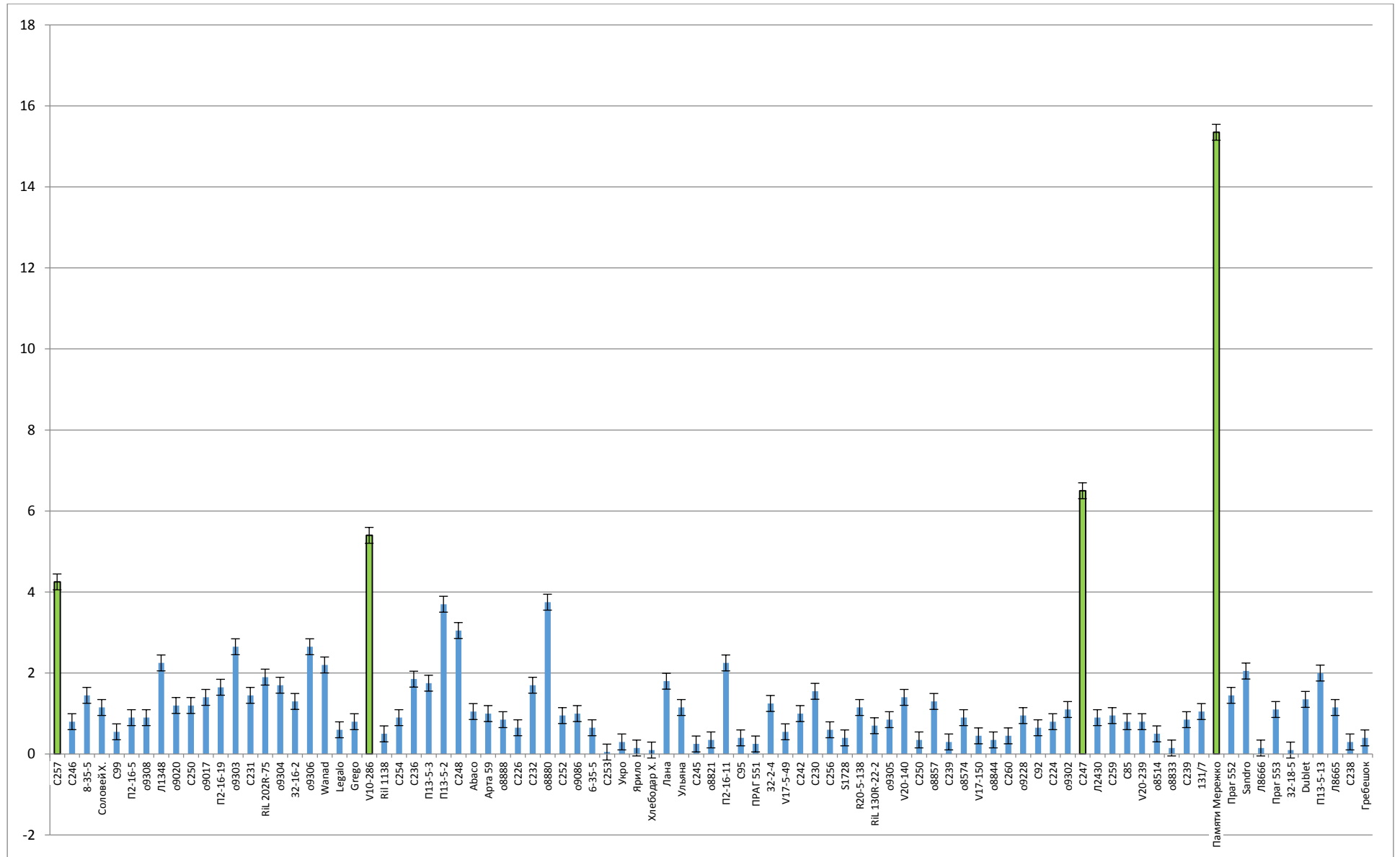


Рисунок 33. Численность большой злаковой тли на коллекции яровой тритикале, стадия молочной спелости, 2017 г.

На стадии молочной спелости, где преобладает большая злаковая тля, так же, как и на стадии кущения, численность тлей была минимальна, так как в период понижений температур в мае большая злаковая тля начинает активно размножаться на дикорастущих злаках. Таким образом на данной стадии численность тлей крайне низкая (рисунок 44), чтобы делать достоверные выводы об устойчивости растений. Однако сортообразцы Памяти Мережко, С247, V10-286 и С257 имели значительно более высокую численность тлей относительно других сортообразцов

Возможно, устойчивость сортообразцов из данного раздела соотносится с причинами устойчивости сортообразцов, описанных в лабораторном опыте. Однако заселенность данных образцов отличается от лабораторных, то есть одни и те же образцы в лабораторных и полевых условиях заселялись по-разному. Это связано с широким спектром факторов при выращивании растений в полевых и лабораторных опытах, так как многие биологические характеристики тлей меняются в зависимости от условий.

3.4 Оценка полиморфизма популяции тлей на территории полевой опытной станции имени П.И. Лисицына, РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева

Как отмечалось в первой главе, внутри одного вида у тлей были зафиксированы расы, которые преодолевали устойчивость к ним нескольких сортов пшеницы, таким образом, можно предположить, что особи, которые отмечались в разных расах должны отличаться генетически. Анализ этих отличий может помочь в зафиксировании уже имеющихся и возможных в будущем новых рас. Самый простой и быстрый способ оценки – оценка полиморфизма по микросателлитным локусам. Это можно считать начальным этапом изучения данного показателя.

При оценке полиморфизма популяций тлей по микросателлитным локусам были произведены следующие сборы образцов на территории РГАУ-МСХА имени К. А. Тимирязева (рисунки 34, 35, 36).

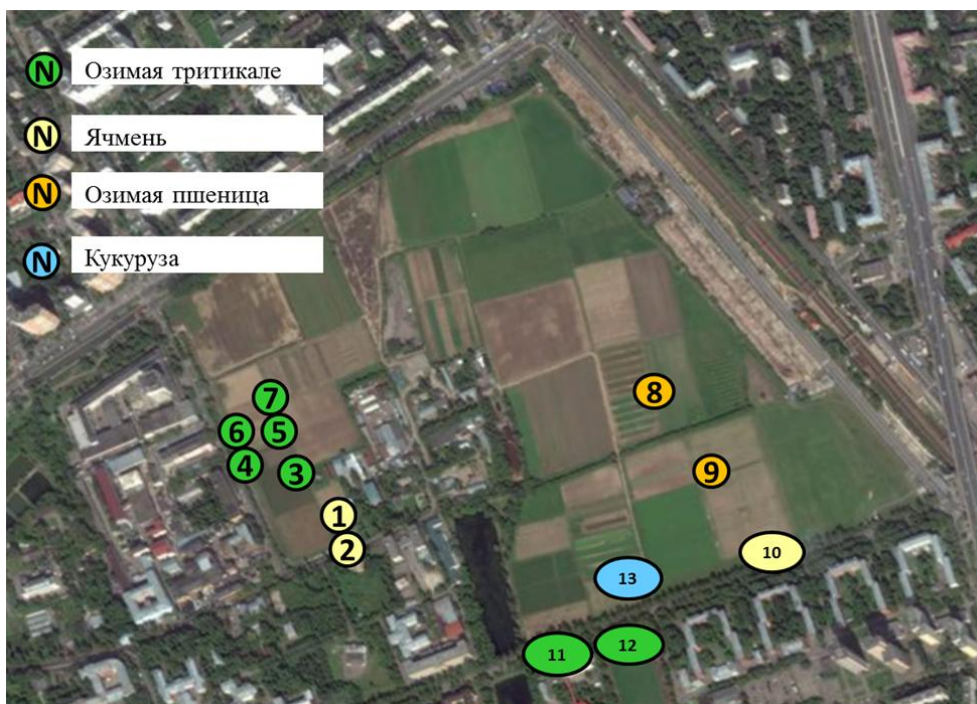


Рисунок 34. Точки сбора материала (большая злаковая тля) на территории Полевой опытной станции РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (earth.google.com), 2017 г.



Рисунок 35. Точки сбора материала (свекловичная тля) на территории Полевой опытной станции РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (earth.google.com), 2017 г.



Рисунок 36. Точки сбора материала (черемухово-злаковая тля) на территории Полевой опытной станции РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева (earth.google.com), 2017 г.

Таблица 10. Оценка качества выделения нуклеиновых кислот

Вид	Образец	Чистота выделения относительно белков	Чистота выделения относительно углеводов и фенольных соединений	Концентрация выделенных нуклеиновых кислот, нг/мкл
Большая злаковая тля	1	1,57	1,61	165,63
	2	1,78	1,65	88,52
	3	1,88	1,63	1004,14
	4	1,91	1,84	522,59
	5	1,84	1,92	586,55
	6	1,78	1,82	774,90
	7	1,83	1,82	731,87
	8	1,78	1,61	590,80
	9	1,78	1,64	736,01
	10	1,55	1,62	211,08
	11	1,76	1,82	683,44

	12	1,73	1,53	800,52
	13	1,61	1,74	181,82
Черемухово-злаковая тля	1	1,80	1,84	442,37
	2	1,79	1,90	723,72
	3	1,81	1,74	877,77
	4	1,32	1,19	1063,15
	5	1,84	1,96	555,71
Свекловичная тля	1	1,41	1,53	1089,63
	2	1,10	1,01	1112,79
	3	1,16	1,15	1110,86
	4	1,13	1,01	1075,64
	5	1,11	1,00	1080,97

Несмотря на экономическую значимость тлей, о генетической структуре их популяции известно очень мало, хотя это является важным аспектом по созданию стратегии контроля их численности.

Для оценки популяции большой злаковой тли использовали четыре пары праймеров – *Sm17*, *S16b*, *Sm12*, *Sm10*, последний локализован в X-хромосоме. X-хромосома является самой крупной у большинства видов тлей, она составляет примерно 25% их генома. X-связанные локусы у тлей могут быть более консервативны, чем аутосомные.

С использованием данных маркеров выполнены работы в Англии, Германии и Франции, в России работ по ДНК-полиморфизму популяций большой злаковой тли нет.

Размеры фрагментов ДНК варьировали от 150 до 600 пар нуклеотидов для локуса *S16b* (рисунок 37). В целом, наши данные соотносятся с данными полученными другими исследователями 160–283 п.н., некоторые различия объясняются сильно отдаленными точками сбора материала и разделением ДНК-фрагментов не на агарозном, а на полиакриламидном геле.

Схожие профили имели образцы, собранные на ячмене, один профиль имели образцы, собранные с растений озимой тритикале (таблица 10).

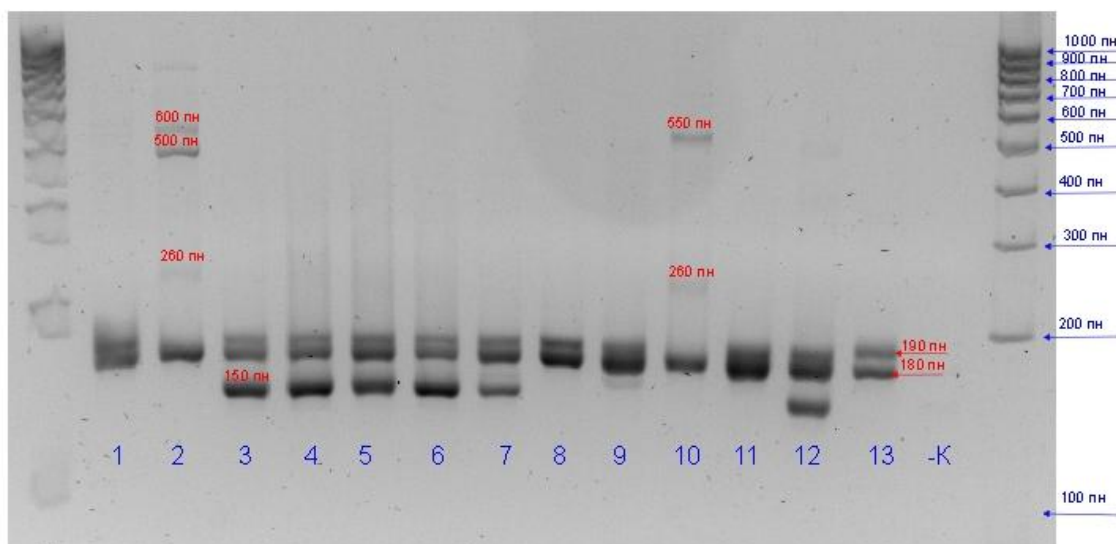


Рисунок 37. Электрофореграмма ампликонов большой злаковой тли по локусу *S16b*.

Размеры детектируемых ДНК – фрагментов варьировали от 160 до 350 пар нуклеотидов для локусов *Sm10*, от 95 до 115 для *Sm17* локусов (рисунки 38, 39; таблица 10). Полученные размеры фрагментов *Sm10* локуса соотносятся с ожидаемыми размерами 152–240 п.н. Размеры ампликонов *Sm17* локуса кардинально отличаются от ожидаемых 178–183 п.н., однако фрагменты, полученные G. Malloch с соавторами, в Великобритании, близки к нашим 92–96 п.н.

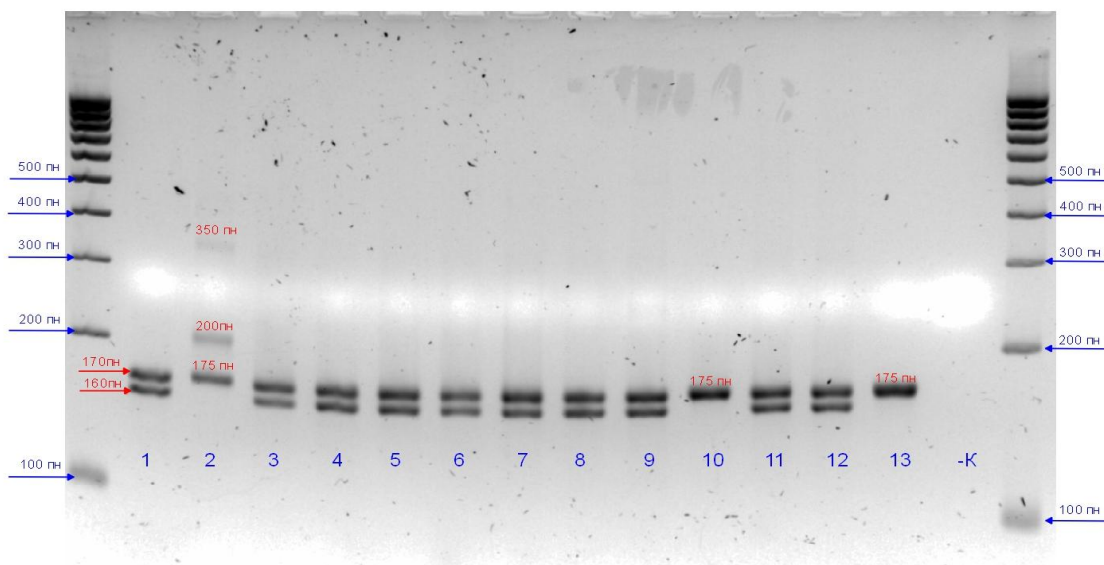


Рисунок 38. Электрофореграмма ампликонов большой злаковой тли по локусу *Sm10*

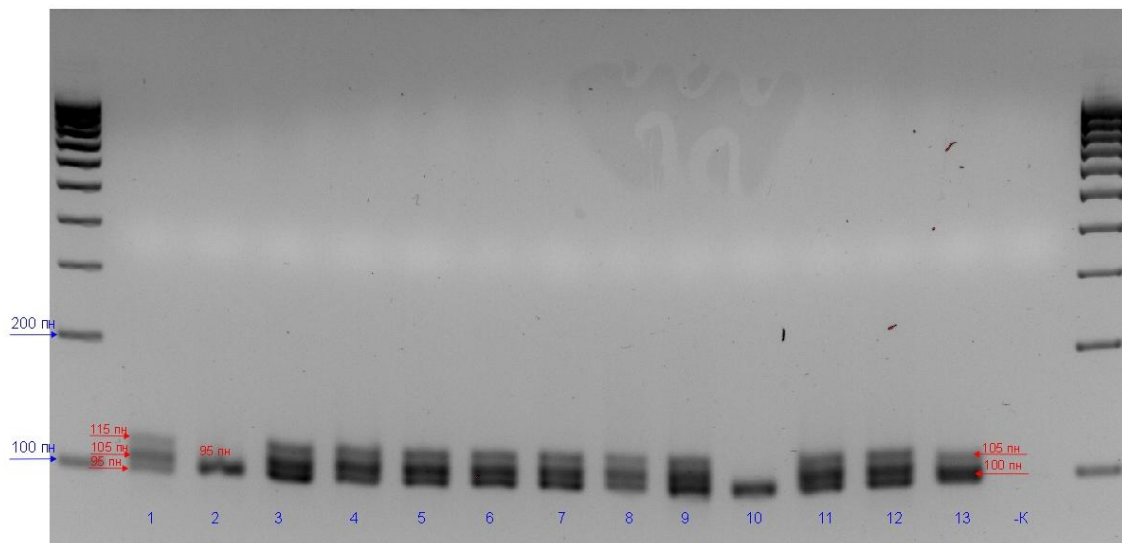


Рисунок 39. Электрофореграмма ампликонов большой злаковой тли по локусу *Sm17*

Наиболее полиморфны по двум исследуемым локусам были экземпляры, собранные на ячмене и на кукурузе (таблица 11).

Таблица 11. Размеры аллелей исследуемых образцов большой злаковой тли, п.н.

Маркер Клон	<i>Sm10</i>	<i>Sm17</i>	<i>S16b</i>	<i>Sm12</i>	Растение- ХОЗЯИН
1	160-170	95-105-115	180-190	145	ячмень
2	175-200- 350	95	185-260- 500-600	145	ячмень
3	160-170	95-105-115	150-180- 190	145	озимая тритикале
4	160-170	95-105-115	150-180- 190	145	озимая тритикале
5	160-170	95-105-115	150-180- 190	145	озимая тритикале
6	160-170	95-105-115	150-180- 190	145	озимая тритикале
7	160-170	95-105-115	150-180-	145	озимая

			190		тритикале
8	160-170	95-105-115	180-190	145	озимая пшеница
9	160-170	95-105-115	180-190	145	озимая пшеница
10	175	95	185-260- 550	135-145- 155	ячмень
11	160-170	95-105-115	180-190	145	озимая тритикале
12	160-170	95-105-115	150-180- 190	145	озимая тритикале
13	175	105-100	180-190	145	кукуруза

Из 5 аллелей локуса *Sm10* наиболее часто встречались аллели 160 и 170 пар нуклеотидов, из четырех аллелей локуса *Sm17* – 95 пар нуклеотидов, из трех аллелей *Sm12* – 145 пар нуклеотидов, а из восьми аллелей локуса *S16b* аллели 180 и 190 пар нуклеотидов (табл. 11). По литературным данным, наиболее часто встречающиеся аллели: 164 п.н. – *Sm10*; 178 п.н. ; 92 п.н.–*Sm 17*; 173 п.н. – *S16B*; 115 п.н. – *Sm 12*.

Таблица 12. Частота встречаемости SSR-локусов в популяциях большой злаковой тли

Аллель локуса <i>Sm10</i> , п.н.	Частота встречаемости, %	Аллель локуса <i>Sm17</i> , п.н.	Частота встречаемости, %	Аллель локуса <i>S16b</i> , п.н.	Частота встречаемости, %	Аллель локуса <i>Sm12</i> , п.н.	Частота встречаемости, %
160	0,40	95	0,35	150	0,17	135	0,07
170	0,40	100	0,03	180	0,37	145	0,80
175	0,12	105	0,32	190	0,29	155	0,07

200	0,04	115	0,29	260	0,06	–	–
350	0,04	–	–	500	0,03	–	–
–	–	–	–	550	0,03	–	–
–	–	–	–	600	0,03	–	–

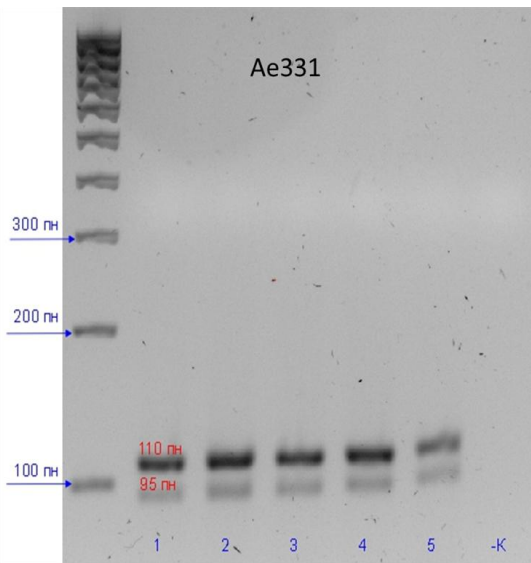


Рисунок 40. Электрофореграмма ампликонов свекловичной тли по локусу *Ae331*

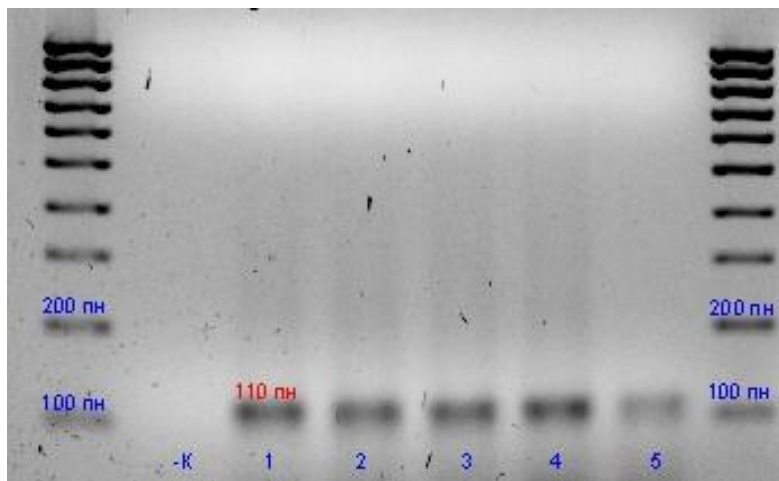


Рисунок 41. Электрофореграмма ампликонов свекловичной тли по локусу *Ae32*

При изменении программы амплификации *R3.171*, а именно увеличение времени циклической элонгации прозрачные бэнды выше 300 п.н. исчезали.

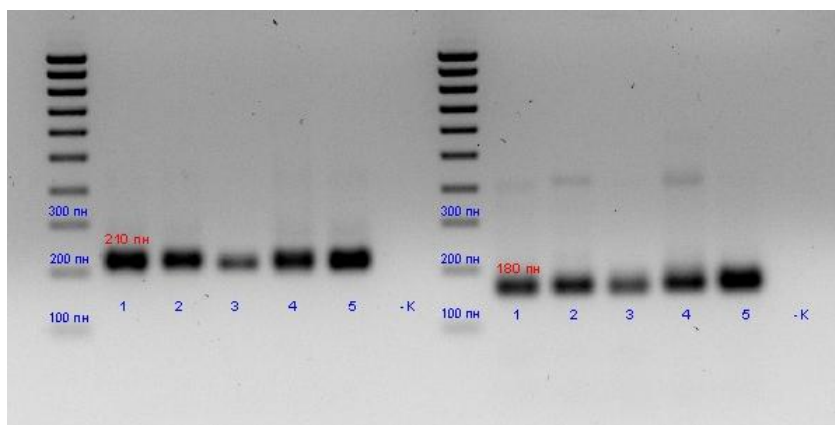


Рисунок 42. Электрофореграмма ампликонов обыкновенной черемухово-злаковой тли по локусам *R5.10* (слева) и *R3.171* (справа)

Популяция большой злаковой тли РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева генотипирована по четырем микросателлитным локусам, что в дальнейшем может являться основой для продолжения генетико-популяционных исследований этого вида.

Было проанализировано два микросателлитных локуса свекловичной тли и два обыкновенной черемуховой тли. Несмотря на максимально отдаленные друг от друга точки сбора материала, в рамках полевой опытной станции, полиморфизма по этим маркерам выявлено не было (рисунки 40, 41, 42), для полноценного анализа полиморфизма популяции необходимо увеличить количество исследуемых локусов и точек сбора материала. Также для черемухово-злаковой и свекловичной тли были проверены праймеры подобранные для рода *Sitobion*, то есть для большой злаковой тли, отжига праймеров и наработки фрагментов не происходило.

3.5 Оценка физиологических показателей поврежденных тлями растений

Каталазная активность

Одной из наиболее распространенных реакций растительного организма на стрессовые условия является усиление синтеза каталазы. Каталаза – фермент, катализирующий процесс разложения пероксида водорода в организме растения. Так как поражение тлей является стресс-фактором, активность каталазы может быть косвенным показателем уровня стрессового воздействия, индуцированного тлей. Анализируя гистограмму (рисунок 43) можно сделать вывод, что нет

достоверной зависимости уровня каталазной активности от населенности тлей. На рисунке 44 видна неоднородность данных по уровню активности каталазы.

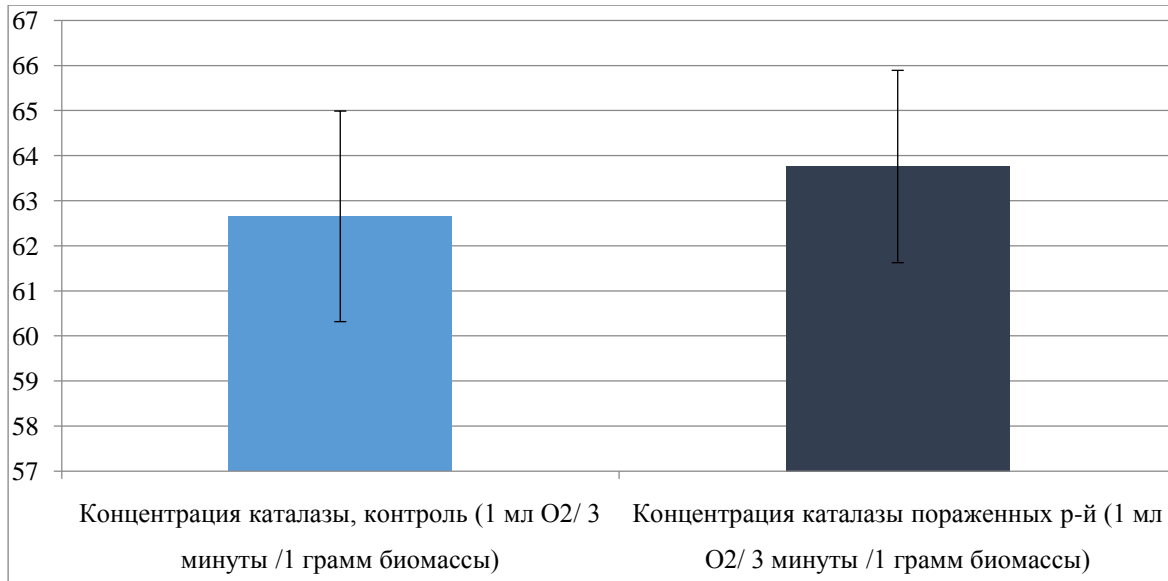


Рисунок 43. Уровень средней каталазной активности на яровой тритикале после поражения тлями и в контроле (1 мл O₂/ 3 минуты / 1 грамм биомассы)

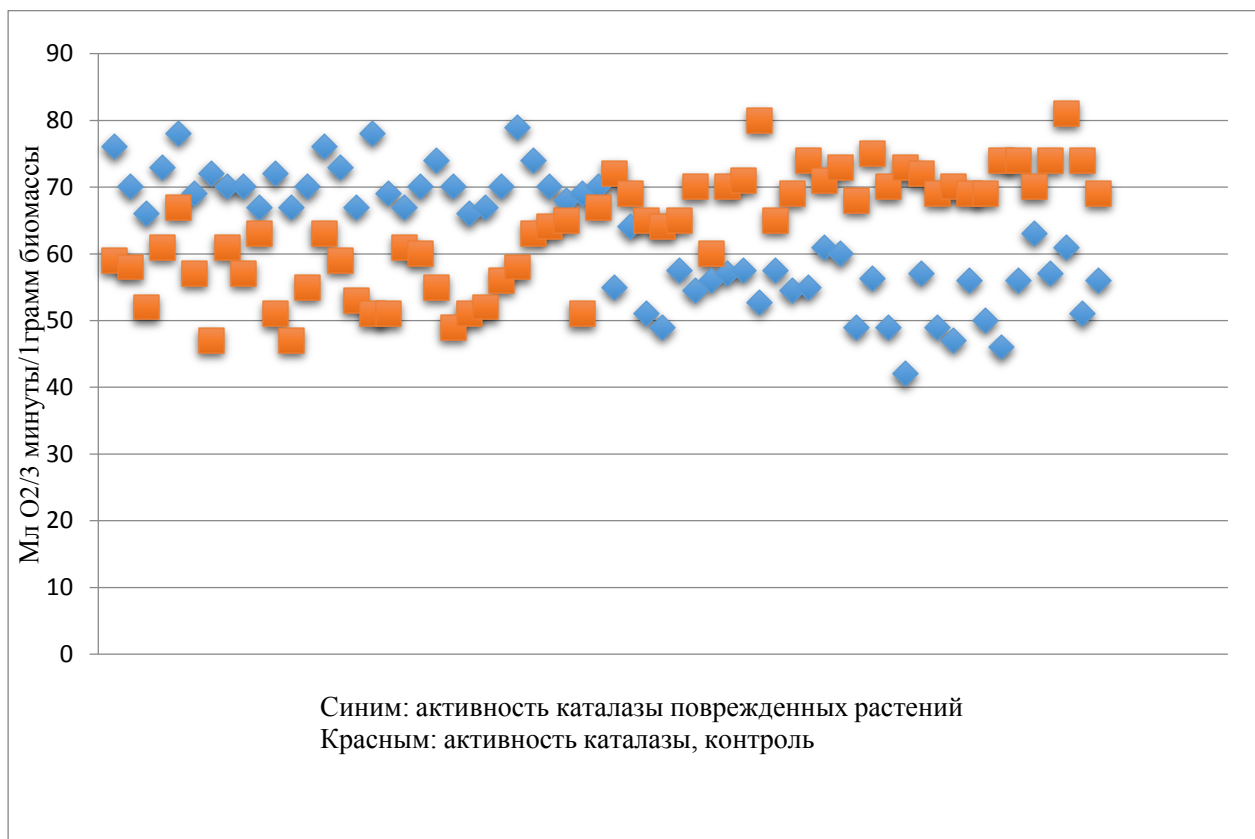


Рисунок 44. Уровень каталазной активности на проверенных сортообразцах яровой тритикале после поражения тлями и в контроле

Однако прослеживается зависимость, поэтому статистическая недостоверность, возможно, связана с недостатком количества повторности или выборки.

Некоторые значения (рисунок 54) можно объяснить сторонним стрессом растений. Так же можно сказать о том, что пораженные растения испытывали сильное угнетение и поэтому процессы метаболизма начали тормозиться, в том числе и снижение уровня активности каталазы, так как поврежденные растения были значительно ниже контроля, имели значительные хлорозные пятна на листьях и так же имели признаки скрученности листьев, что может быть свидетельством вирусных инфекций.

Уровень осмотического давления в клетках яровой тритикале после поражения тлей

Данный показатель выбран в связи с типом питания тлей. Тля погружает колющие щетинки ротового аппарата в растение и повреждает целостность клетки, за счет разницы в давлении, а также работы глоточного насоса насекомого клеточный сок поступает в пищеварительную систему.

По ряду исследований известно, что гороховая тля способна понижать осмотическое давление потребляемой пищи за счет активности сахаразы в кишечнике, таким образом можно говорить о осморегуляции по отношению к гиперосмотическим жидкостям, попадающим в их организм. (Karley et al., 2005). А также известно, что повреждения тлями растений может вызывать снижение осмотического давления у всего растения.

Таким образом, гипотезой данного анализа стало то, что пониженное давление клетки должно сказываться на трудности потребления пищи и тем самым быть фактором в устойчивости растений к тлям.

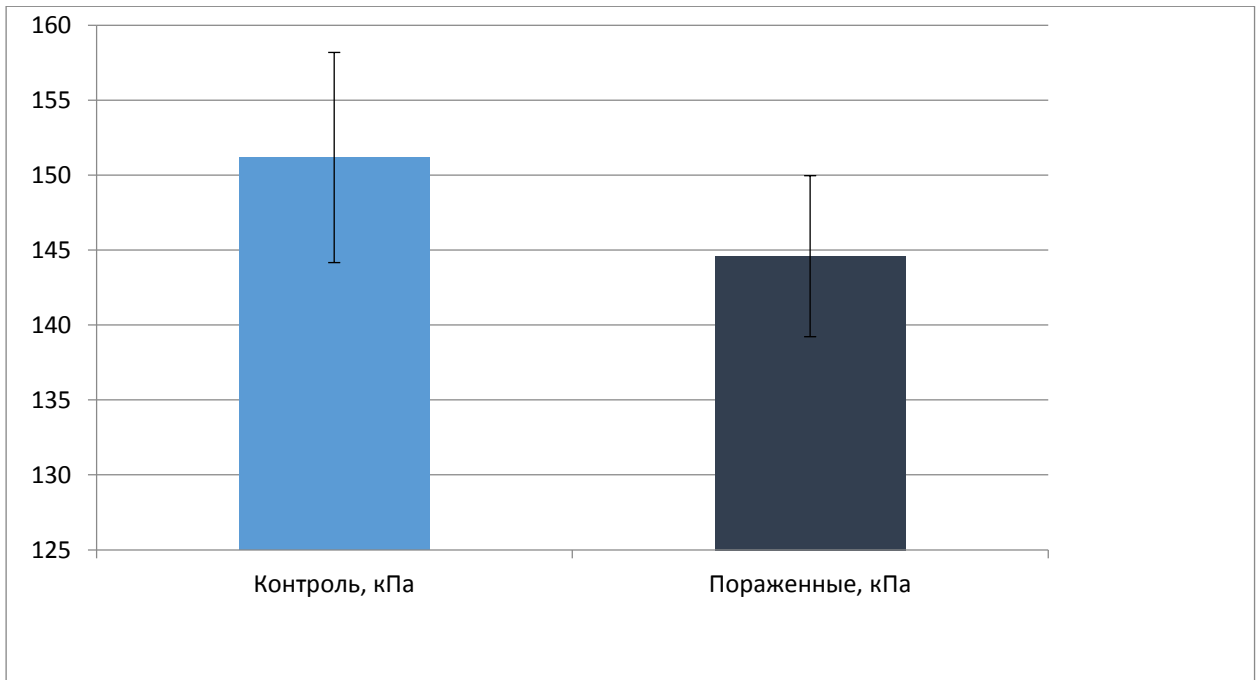


Рисунок 45. Осмотическое давление растений в зависимости от заселения тлями

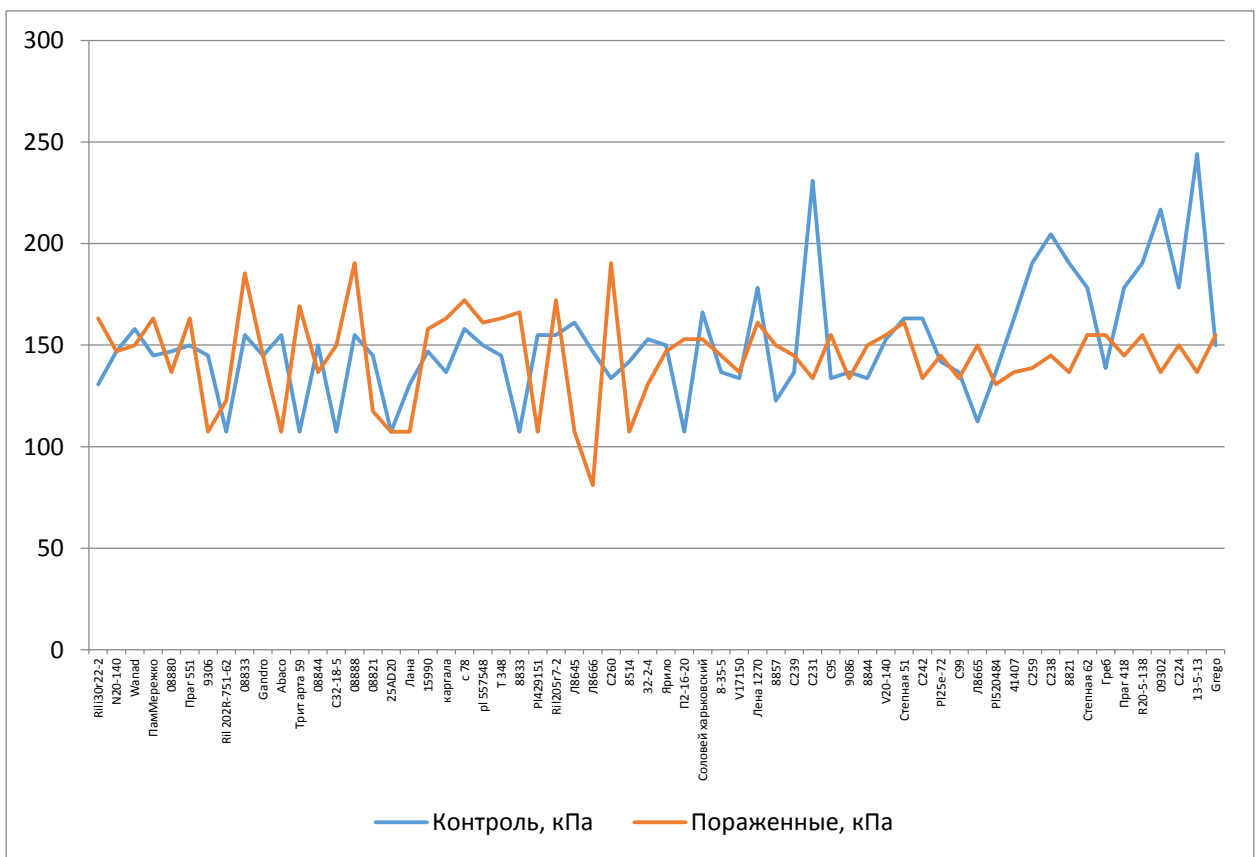


Рисунок 46. Осмотическое давление на пораженных тлями растениях и контроле со значениями по каждому сортообразцу

Как мы видим из гистограммы (рисунок 45) достоверной разницы между контролем и пораженными растениями нет. Что возможно, подтверждает

возможность снижения осмотического давления и у других видов тлей. Однако, если посмотреть на рисунок 46 видно, что, все же, прослеживается тенденция к понижению осмотического давления у растений, угнетенных тлями. А также наблюдается тенденция к предпочтению тлями растений с пониженным осмотическим давлением.

Концентрация хлорофилла А, В и каротиноидов

Для определения общего состояния, а в частности, угнетенности растения, проанализированы концентрации пигментов, поврежденных растений. Контролем служили растения тех же сортообразцов без тлей.

Как видно из графиков (рисунки 47, 48, 49) количество хлорофилла в пораженных растениях достоверно выше контроля. Обосновать это можно тем, что для поддержания необходимого уровня фотосинтеза, растениям без тлей, достаточно меньшего количества пигментов, тогда как пораженные растения пытаются увеличить продуктивность фотосинтеза за счет расширения светособирающего комплекса, при этом, увеличивая долю хлорофилла, но не каротиноидов (рисунок 50), уровень которых был снижен за счет угнетения растения и первичности увеличения продуктивности фотосинтеза. А также возможно проявление толерантности растений к тлям.

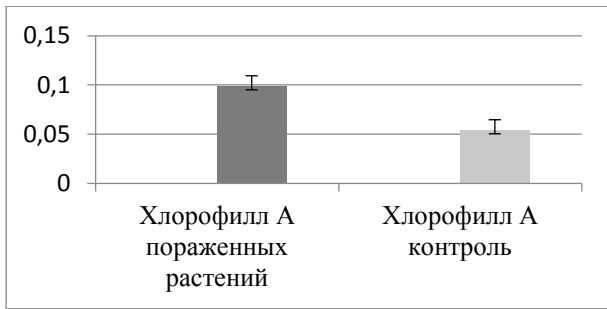


Рисунок 47. Результаты спектрофотометрии по доле содержания хлорофилла а в контрольных растениях и растениях, пораженных тлей

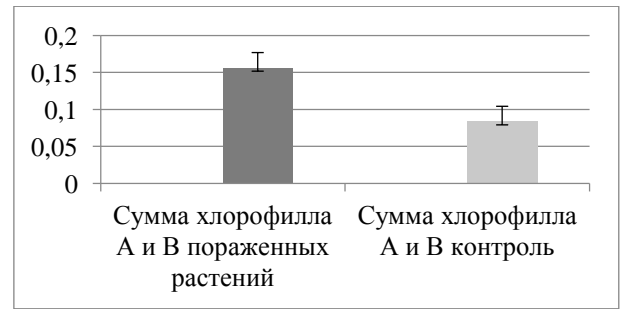


Рисунок 49. Сравнение результатов спектрофотометрии по сумме содержания хлорофилла а и в в контрольных растениях и растениях, пораженных тлей

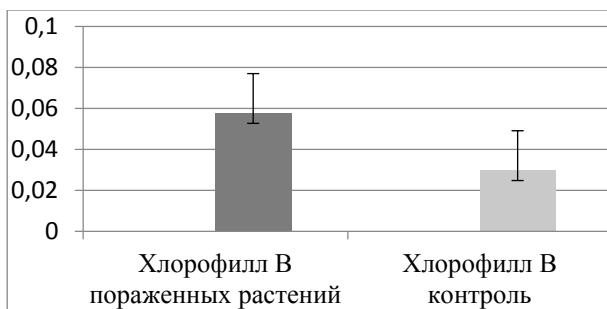


Рисунок 48. Результаты спектрофотометрии по доле содержания хлорофилла в в контрольных растениях и растениях, пораженных тлей

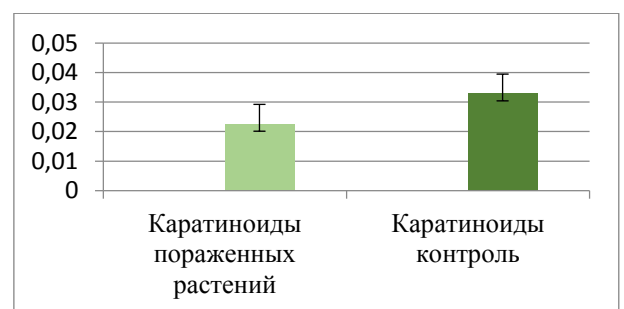


Рисунок 50. Сравнение результатов спектрофотометрии по доле содержания каротиноидов в контрольных растениях и растениях пораженных тлей

Тли способны вызывать активный физиологический ответ в пораженных растениях, которые начинают вырабатывать специфические реакции в ответ на воздействия тлей. Благодаря физиологическим перестройкам растения способны снижать негативный эффект от поражения тлей. К основным физиологическим ответам на повреждения можно отнести следующее – активизация антиоксидантной системы, в частности, в отдельных случаях, повышение уровня активности каталазы, в ряде случаев повышение осмотического давления, кроме того происходит активная перестройка фотосинтетического аппарата за счет усиления биосинтеза фотосинтетических пигментов. Еще можно отметить сортоспецифичность адаптивных физиологических стратегий сортообразцов тритикале в ответ на повреждения, наносимые тлями.

3.6 Оценка сортообразцов яровой тритикале по количеству белка

Исходя из данных об отличиях тлей по количеству потомства на различных сортообразцах было предположено, что возможным фактором при выборе растения может являться количество содержащегося в растениях белка, который является источником аминокислот, так как флоэмный сок – довольно бедное питание и в основном содержит углеводы. Несмотря на то, что главным источником аминокислот у тлей являются эндосимбионты поступаемые из вне белки могут играть роль при выборе тлей растения-хозяина.

Было принято решение провести сравнение сортообразцов тритикале по пораженности тлей и содержанием в них белка. Предполагалось, что большое количество белка в растении благоприятный фактор для тлей, и поэтому заселенность на таких образцах будет выше.

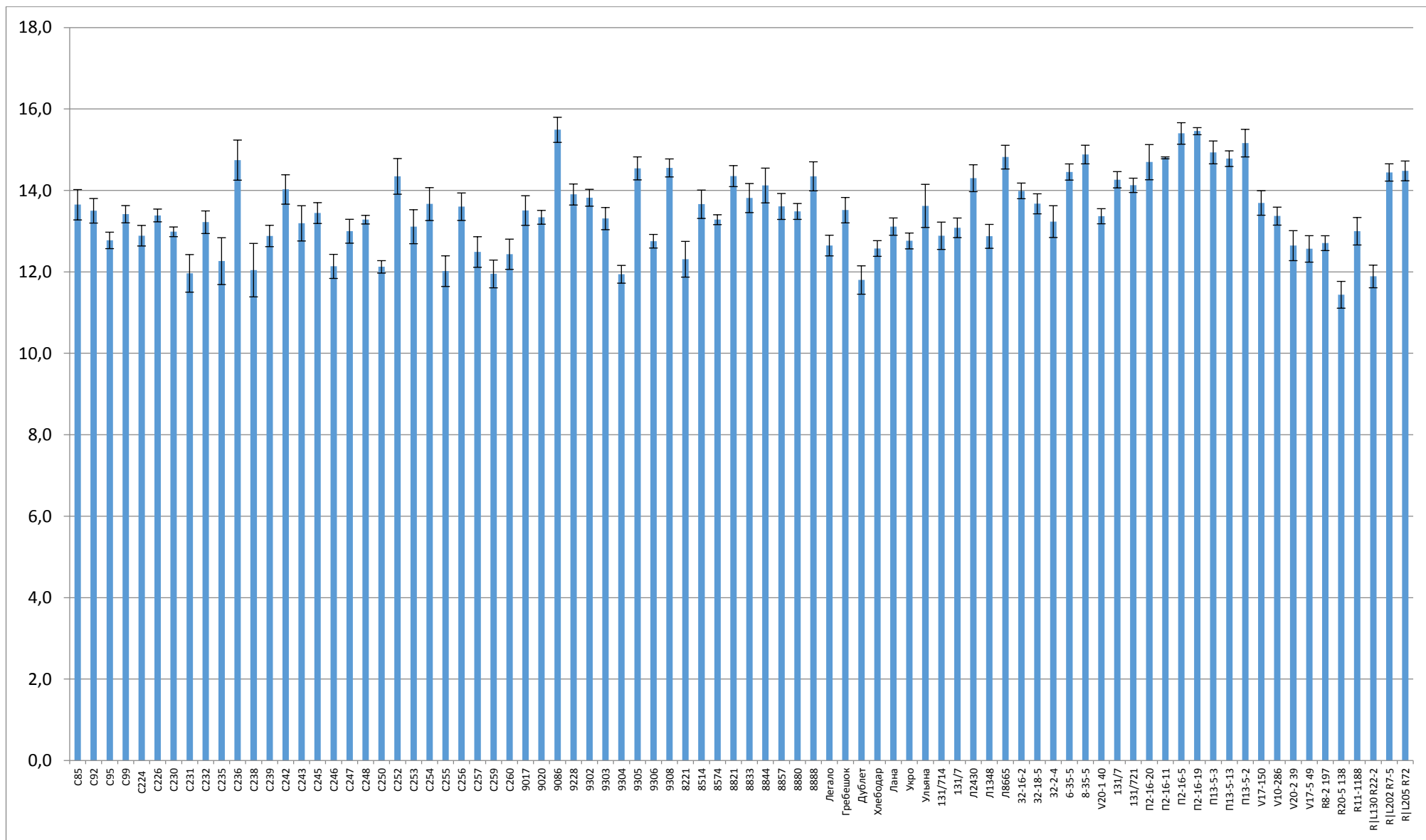


Рисунок 51. Среднее количество белка в сортообразцах яровой тритикале

Как и предполагалось, П13-5-2 и П2-16-20 оказались генотипами с количеством белка выше среднего. Наряду с ними образцы 8-35-5, 0833, 08844, 32-2-4, 04302, R11202R75, Соловей харьковский, P125E72, R11202R751-62 и Abaco не имеют достоверной разности с сортообразцами П13-5-2 и П2-16-20. Из чего можно сделать вывод о том, что значимых различий выявить не удалось.

Белок может, является одним из ключевых компонентов при потреблении флоэнного сока, однако наличие других биологически активных веществ может препятствовать развитию тлей.

3.7 Измерение толщины клеточной стенки без обработки и с обработкой кремниевым удобрением «Силиплант»

Еще одним показателем сортоустойчивости может являться толщина клеточной стенки – один из защитных механизмов высших растений против различных насекомых, включая и тлей.

В данной части работы предполагается, что сорта тритикале с наиболее толстой клеточной стенкой будут наиболее устойчивыми к тлям. Одним из препаратов, который может влиять на данный показатель можно считать «Силиплант». Основной его компонент – это кремний, входящий в состав клеточной стенки. Предполагается, что увеличение содержания кремния в организме растения повлечет за собой утолщение клеточных стенок, что будет дополнительным препятствием для тлей.

Измерение толщины клеточной стенки коллекции яровой тритикале без обработки кремниевым удобрением «Силиплант»

Для первоначального этапа было проведено измерение клеточной стенки без обработки, что служит контролем в данном исследовании. Оценку без и с обработкой проводили в определенные сроки, а именно: на 2, 4 и 8 день всходов (далее по тексту: первое измерение, второе измерение и третье измерение).

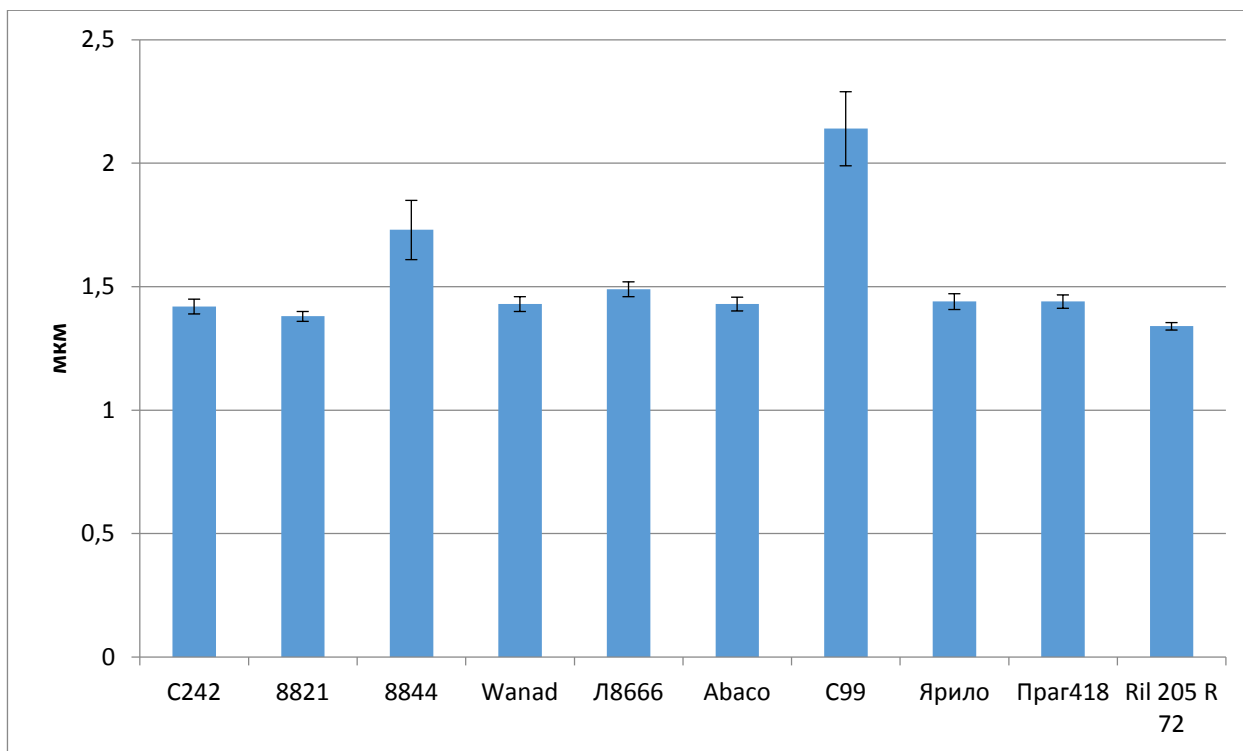


Рисунок 52. Первое измерение толщины клеточной стенки без обработки

На рисунке 52 приводятся данные о толщине клеточной стенки яровой тритикале первого измерения без обработки. Сортообразец C99 имеет самый высокий показатель, а сортообразцы 08821 и Ril 205R 72 самые низкие показатели толщины. В целом, результаты первого измерения клеточной стенки не слишком однородны, так как сортообразцы C99 и Ril 205R 72 существенно отличаются от остальных образцов и показывают наивысшие значения. Остальные сортообразцы Ярило, C242, 08821, 08844, Wanad, Л8666, Abaco и Праг 418 достаточно однородны по результатам.

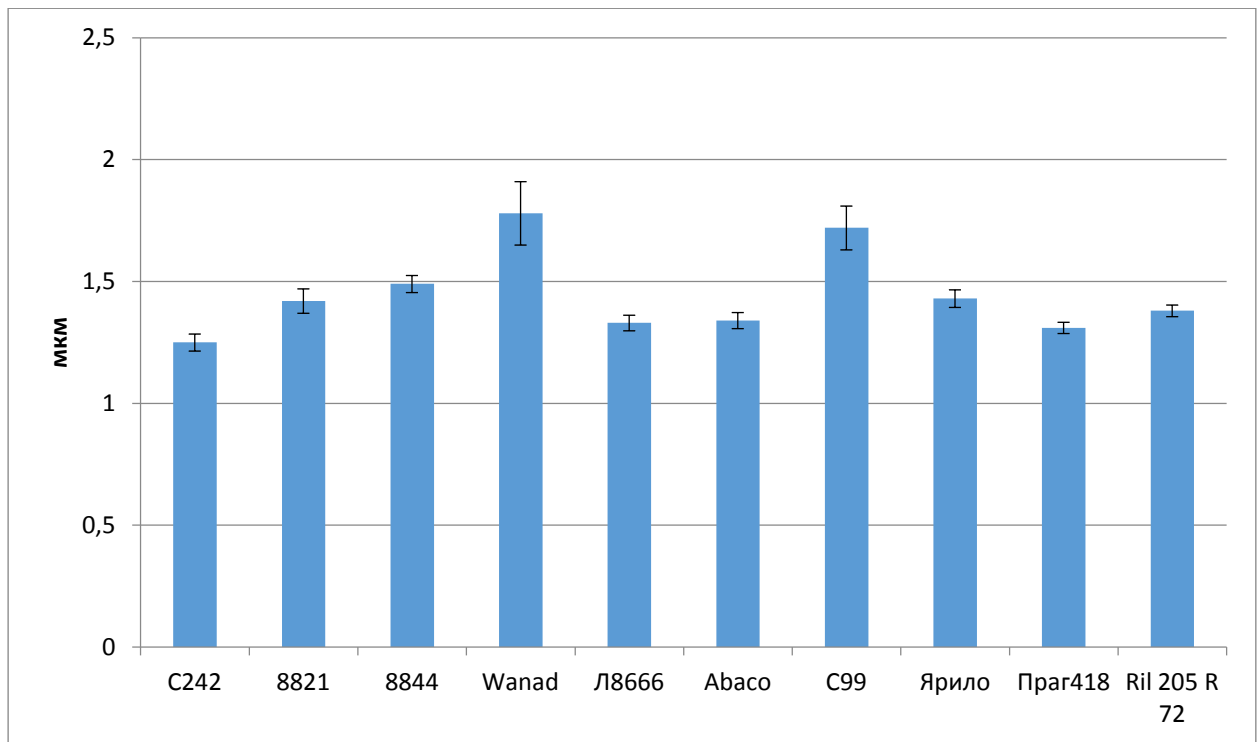


Рисунок 53. Второе измерение толщины клеточной стенки без обработки

Сортообразец Wanad и C99 отличаются самыми высокими показателями толщины клеточной стенки, а сортообразец C242 самыми низкими. На втором измерении почти все сортообразцы Ярило, 08821, 08844, Wanad, C99, Праг 418 и Ril 205 R 72 неоднородны по показателям, кроме образцов Abaco, C242 и Л8666, которые показывают довольно близкие данные, все остальные сортообразцы сильно разнятся.

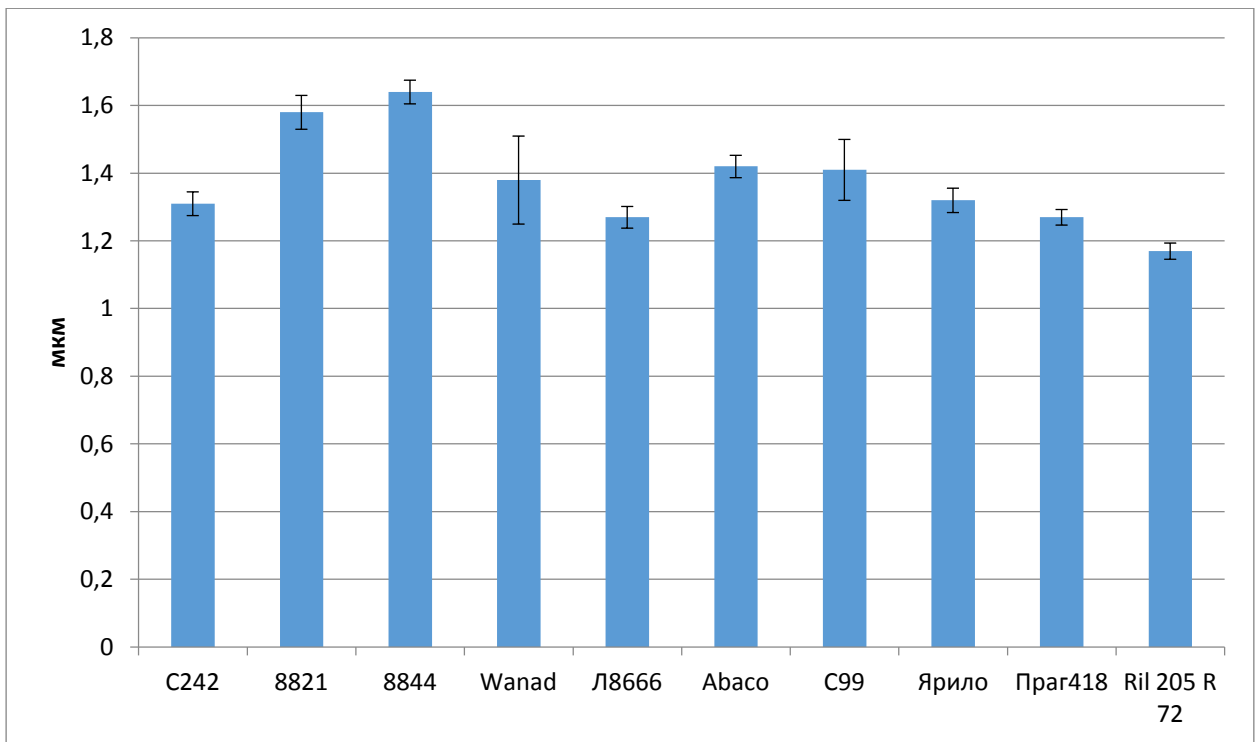


Рисунок 54. Третье измерение толщины клеточной стенки без обработки

Третье измерение сортообразцов без обработки кремниевым удобрением проиллюстрировано на рисунке 54. В третьем измерении самым большим по значению является сортообразец 08844, а самым маленьким по данному значению - сортообразец Ril 205 R 72. Значения сортообразцов Ярило, C242, 08821, 08844, Wanad, Л8666, Abaco, C99, Праг 418 и Ril 205 R 72 достаточно однородны по своим показателям, но образцы 08844 и 08821 значительно отличаются по показателям толщины клеточной стенки.

Если сравнивать все показатели между собой, то видно, как на протяжении всех трёх измерений клеточная стенка всех сортообразцов яровой тритикале практически всегда уменьшается к третьему измерению, за исключением второго измерения, где зачастую наблюдались незначительные увеличения толщины.

Измерение толщины клеточной стенки коллекции яровой тритикале с обработкой кремниевым удобрением «Силиплант»

Далее приводятся средние значения толщины клеточной стенки с обработкой препаратом «Силиплант» на первое и второе измерение, а также сравнительная диаграмма сортообразцов с обработкой удобрением и без. Данные по средним значениям толщины клеточной стенки с обработкой приводятся ниже в таблице 13.

Таблица 13. Среднее значение толщины клеточной стенки с обработкой, мкм

Сортообразец	1 измерение	2 измерение
С242	13,186	12,007
08821	13,382	12,042
08844	15,261	12,810
Wanad	13,807	12,663
Л8666	13,493	13,147
Abaco	13,261	14,265
С99	13,235	13,938
Ярило	13,350	12,663
Праг 418	13,088	12,206
Ril 205 R 72	12,310	12,938

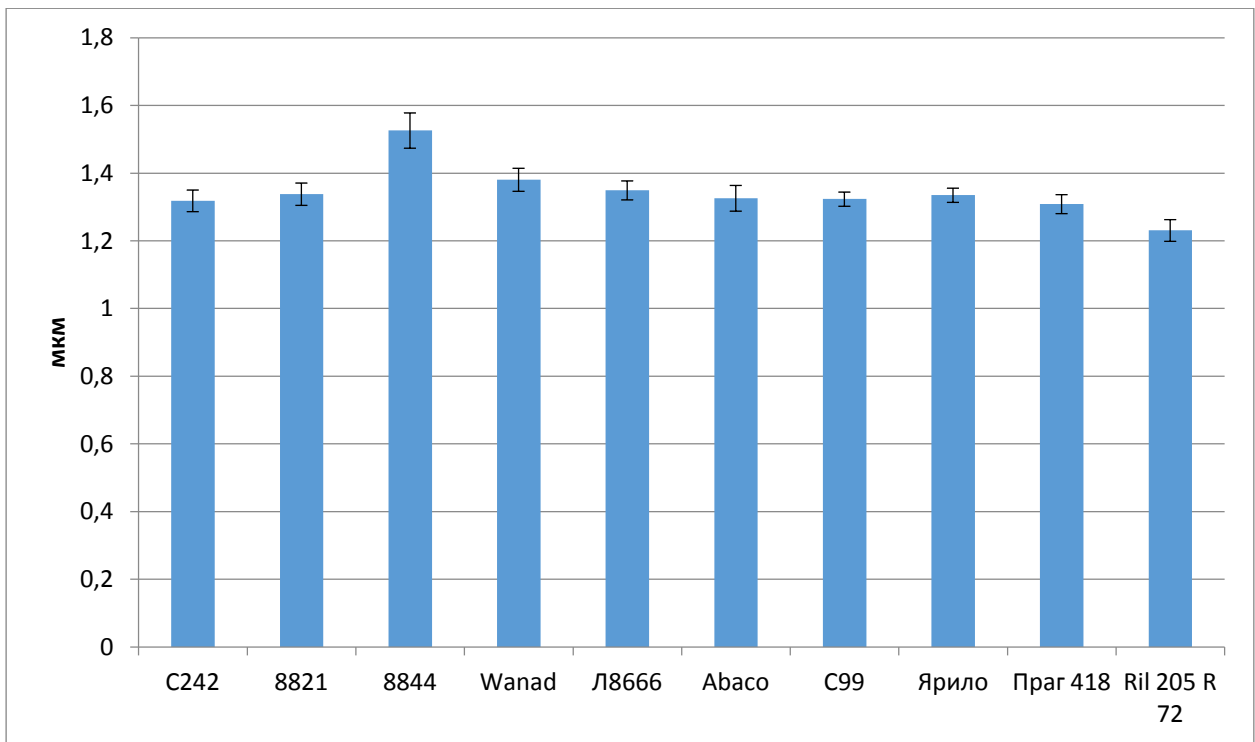


Рисунок 55. Первое измерение толщины клеточной стенки с обработкой, мкм

На рисунке 55 сортообразцы Ярило, C242, 08821, 08844, Wanad, Л8666, Abaco, C99, Праг 418 и Ril 205 R 72 показывают более стабильные и однородные значения, по сравнению с вариантом без обработки удобрением «Силиплант». Незначительно увеличены показатели сортообразца 08844, а наименьшее значение толщины клеточной стенки у сортообразца Ril 205 R 72.

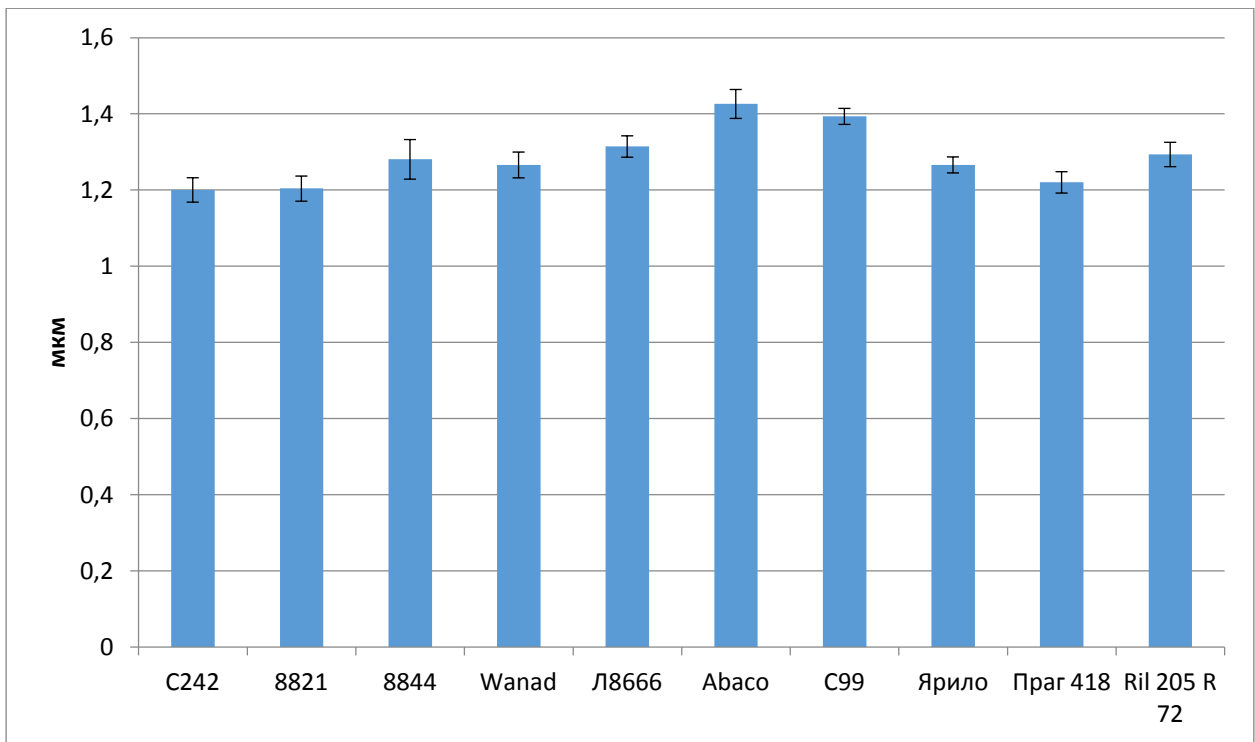


Рисунок 56. Второе измерение толщины клеточной стенки с обработкой, мкм

На рисунке 56 приводятся данные второго измерения сортообразцов яровой тритикале, по которым видно, что сортообразец Abaco показывает наибольшее значение в контексте исследуемого признака. Сортообразец C242, в свою очередь, демонстрирует наименьший показатель. Все показатели сортообразцов Ярило, C242, 08821, 08844, Wanad, Л8666, Abaco, C99, Праг 418 и Ril 205 R 72 достаточно однородны и незначительно отличаются друг от друга.

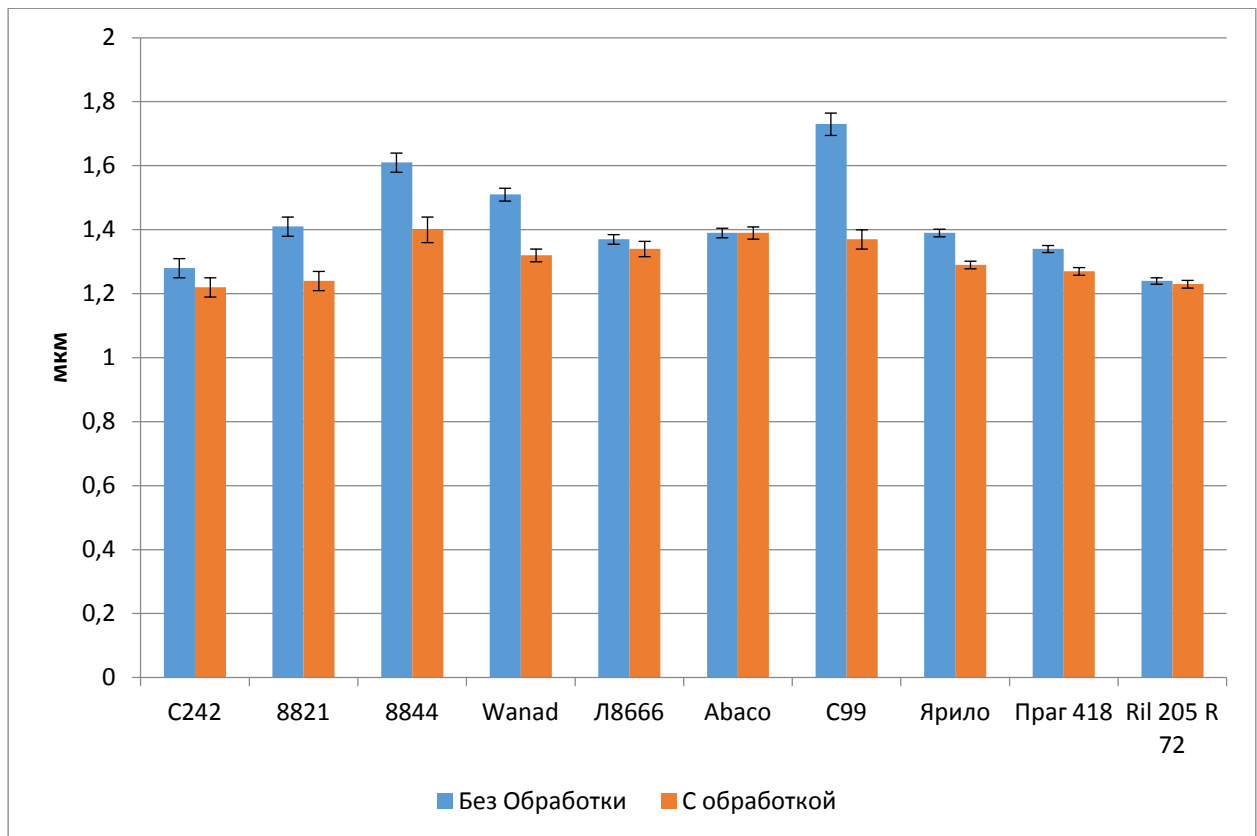


Рисунок 57. Сравнение результатов сортообразцов без обработки и с обработкой

На рисунке 57 представлены значения всех сортообразцов Ярило, C242, 08821, 08844, Wanad, Л8666, Abaco, C99, Праг 418 и Ril 205 R 72 без обработки и с обработкой кремниевым удобрением «Силиплант». Отмечается закономерное уменьшение толщины клеточной стенки с обработкой препаратом по сравнению с вариантами без обработки.

Подобные данные не дают оснований предполагать, что растения с более тонкой клеточной стенкой в большей степени поражаются обыкновенной злаковой тлей или, наоборот, что необработанные имеющие более толстую клеточную стенку сортообразцы в меньшей степени поражаются обыкновенной злаковой тлей, поэтому далее рассматривается опыт по исследованию поражаемости обыкновенной злаковой тлей сортообразцов с обработкой и без обработки кремниевым удобрением Силиплант.

3.8 Размножение обыкновенной злаковой тли на сортообразцах яровой тритикале с обработкой микроудобрением Силиплант

Для подтверждения или опровержения предположения о степени поражаемости обыкновенной злаковой тлей и прямого влияния обработки препаратом «Силиплант» на заселенность тлей в связи с толщиной клеточной стенки, проводится опыт по проверке степени поражения обыкновенной злаковой тлей сортообразцов без обработки и с обработкой.

Как описывалось выше, подсчет численности тлей будет производиться при заселении трех растений в трехкратной повторности. Данные по средним значениям приводятся ниже в таблице 14.

Таблица 14. Средние значения численности тли с обработкой препаратом

Сортообразец	1 измерение	2 измерение	3 измерение
C242	4,333	7,889	32,333
08821	4,741	7,481	29,111
08844	3,630	5,148	17,963
Wanad	4,111	11,519	34,481
Л8666	5,259	10,556	52,148
Abaco	4,481	7,407	86,037
C99	4,926	9,185	40,222
Ярило	4,111	6,556	8,259
Праг 418	4,333	7,778	34,037
Ril 205 R 72	3,185	7,222	42,407

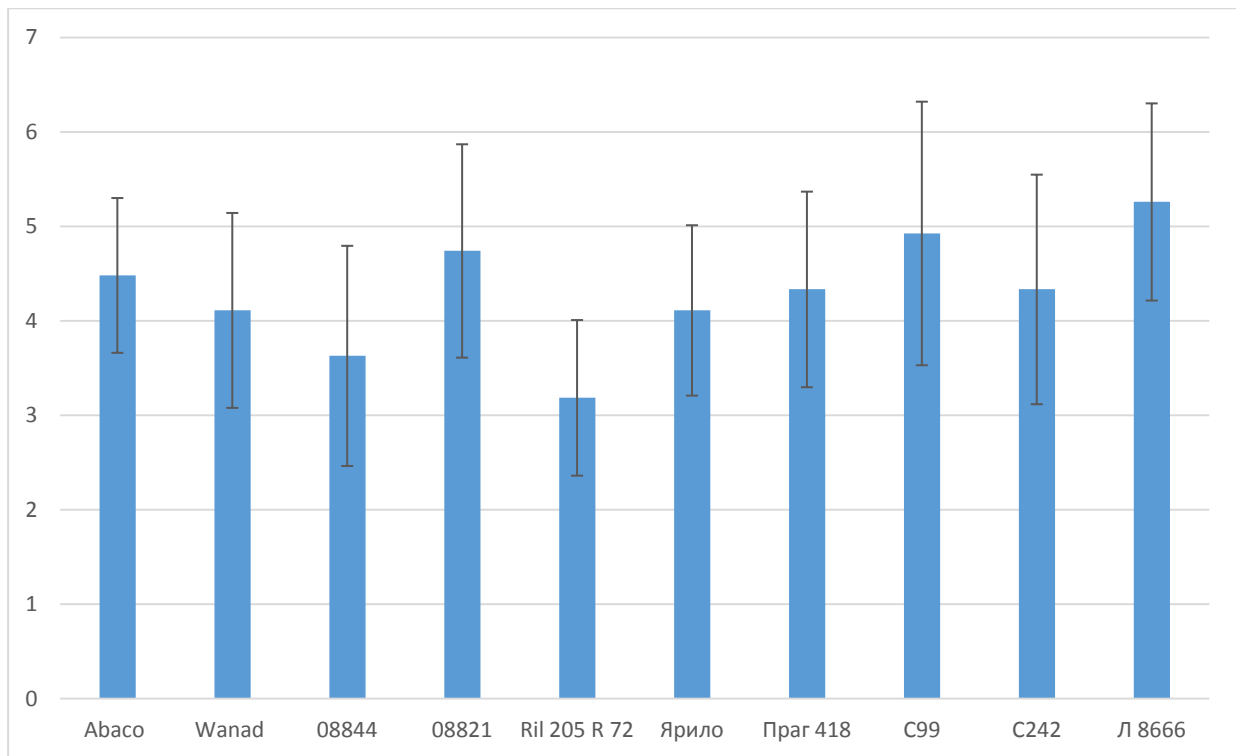


Рисунок 58. Первое измерение численности тлей после обработки, шт

Рисунок 58 иллюстрирует показатели первого измерения численности обыкновенной злаковой тли после обработки сортообразцов удобрением «Силиплант». Самым заселенным является сортообразец Л8666, на нем средняя численность тли равна 5,25 шт. Наименьшую репродукционную способность тля проявила на сортообразце Ril 205 R 72 и составила 3,18 шт. Между образцами Ярило, C242, Wanad, Abaco и Праг 418 замечены незначительные различия. Образцы 08821, Л8666, C99, 08844 и Ril 205 R 72 отличаются своими показателями численности тлей.

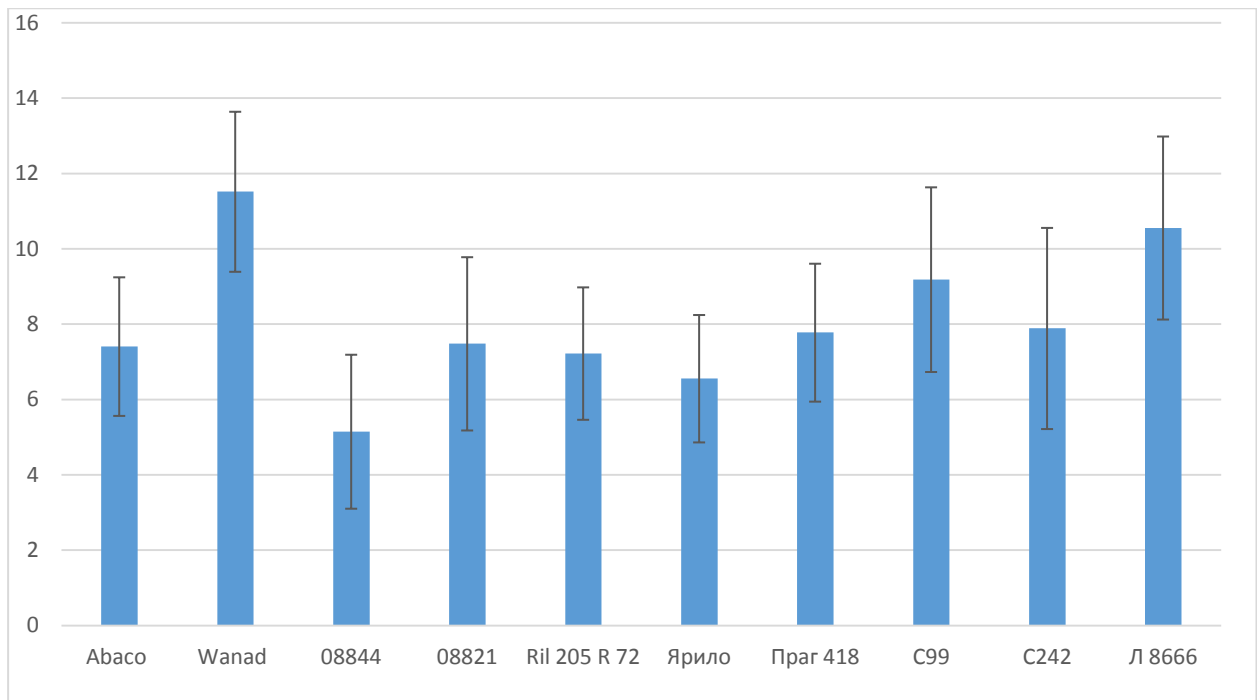


Рисунок 59. Второе измерение численности тлей после обработки, шт.

На рисунке 59 видно, что сортообразец Wanad отличается значительным увеличением поражаемости обыкновенной злаковой тлей по сравнению с другими образцами и практически вдвое превышает показатели сортообразца 08844. У образца Wanad численность тли равна 11,51 шт, а сортообразец 08844 имеет незначительную прибавку к численности тлей, равной 5,14 шт. Образцы Л8666 и C99 отличаются от сортообразцов более высокими показателями. Остальные образцы коллекции яровой тритикале достаточно однородны по показателям численности тлей.

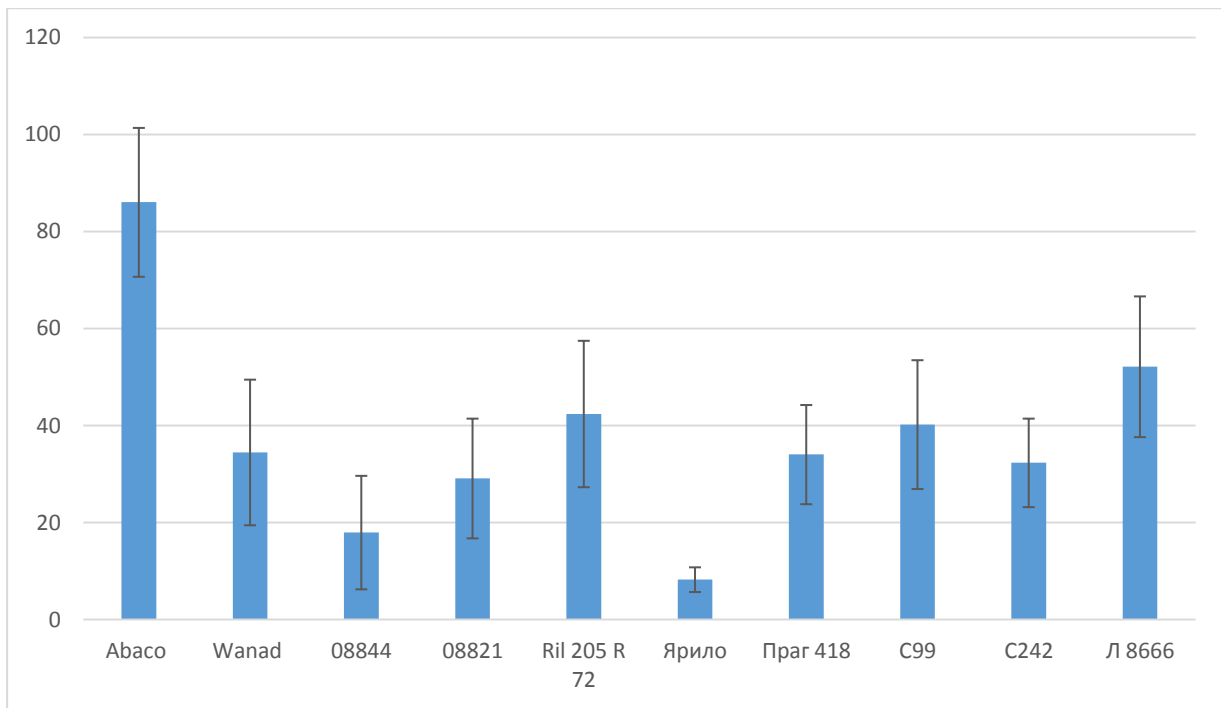


Рисунок 60. Третье измерение численности тлей после обработки, шт.

На рисунке 60 проиллюстрированы данные третьего измерения численности обыкновенной злаковой тли. В третьем измерении наблюдается значительное увеличение поражаемости обыкновенной злаковой тлей сортообразца Abaco, равному 86,037 шт. В свою очередь сортообразец Ярило показал наименьшее значение численности по сравнению с другими образцами и составил 8,25 шт, что почти в десять раз меньше, чем у сортообразца Abaco.

Наибольшая прибавка численности отмечается у образцов C242, 08821, Wanad, Ril 205 R 72, Праг 418, C99 и Л8666, а образцы 08844 и Ярило наименьшие – 17,96 и 8,25 соответственно. У всех сортообразцов, кроме образца Ярило, отмечаются существенные отличия по сравнению со вторым измерением коллекции яровой тритикале.

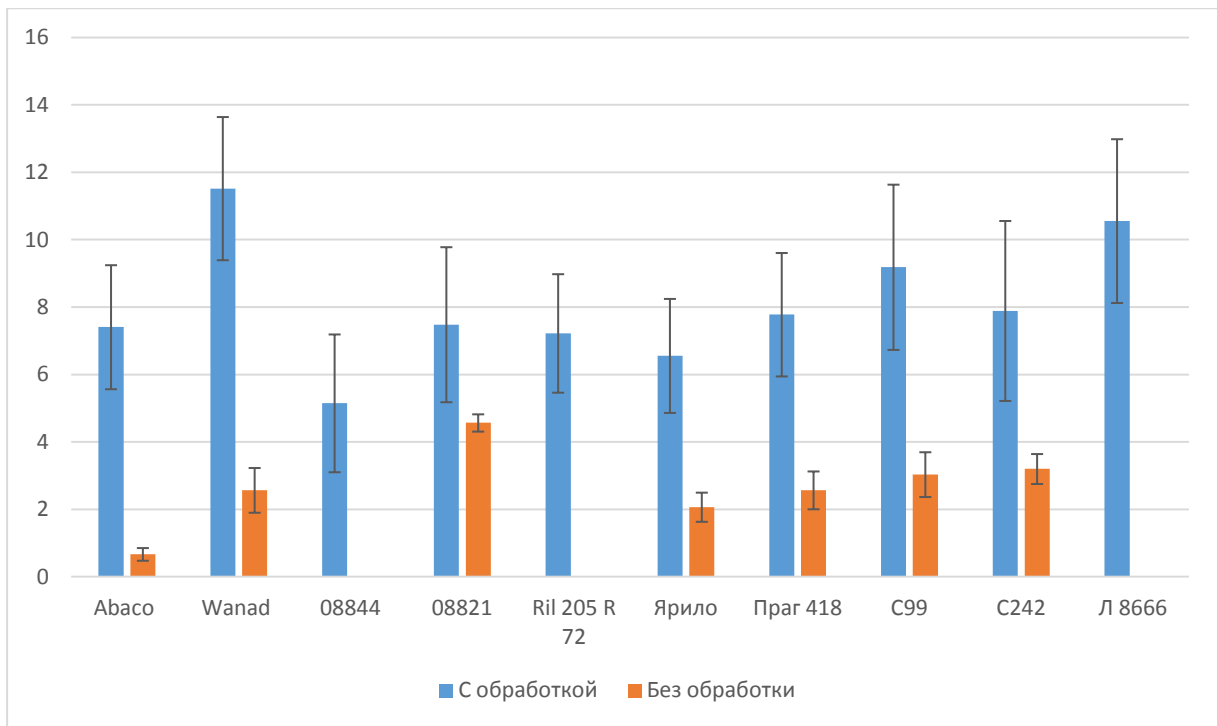


Рисунок 61. Сравнение численности тлей у образцов с обработкой и без обработки, шт./р.

На рисунке 61 видно, что численность тлей на образцах яровой тритикале не обработанных препаратом «Силиплант» значительно ниже. У сортообразцов без обработки отмечалось резкое снижение численности или полное ее отсутствие.

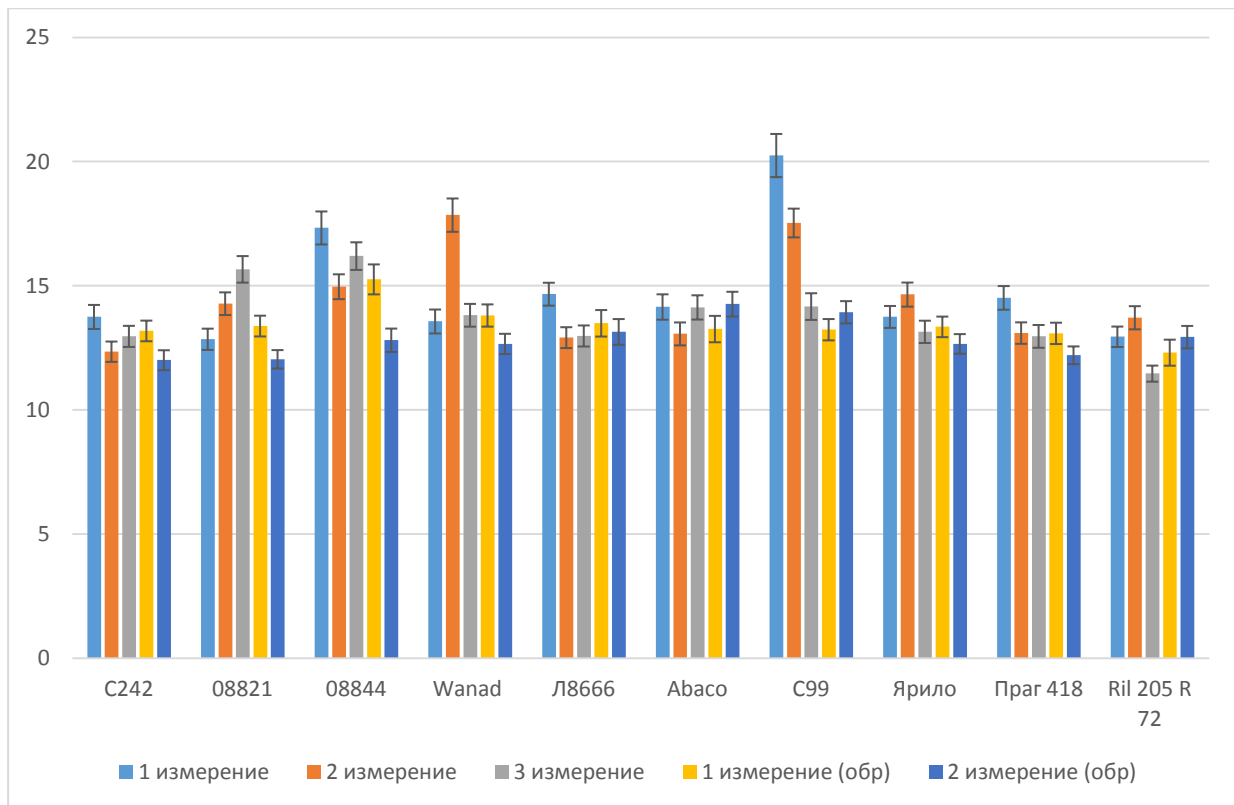


Рисунок 62. Сравнение толщины клеточной стенки сортообразцов по трем измерениям без обработки и двум измерениям с обработкой, мкм

На рисунке 62 видно, что измерения клеточной стенки коллекции образцов яровой тритикале с обработкой препаратом «Силиплант» значительно ниже в сравнении с вариантом без обработки, в котором отмечается наибольшая толщина клеточной стенки. Сортообразец C99 отличается резким увеличением толщины стенки без обработки по сравнению с остальными сортообразцами. Образцы Wanad и C99 имеют практически одинаково высокие показатели по второму измерению без обработки. У сортообразцов Ярило, 08844, Л8666, C99, Праг 418 и Ril 205 R 72 замечены закономерные уменьшения толщины клеточной стенки в варианте с обработкой, чем в варианте без обработки, а у образца 08821 идет увеличение толщины клеточной стенки к третьему измерению и последующее снижение под воздействием обработки кремниевым препаратом «Силиплант».

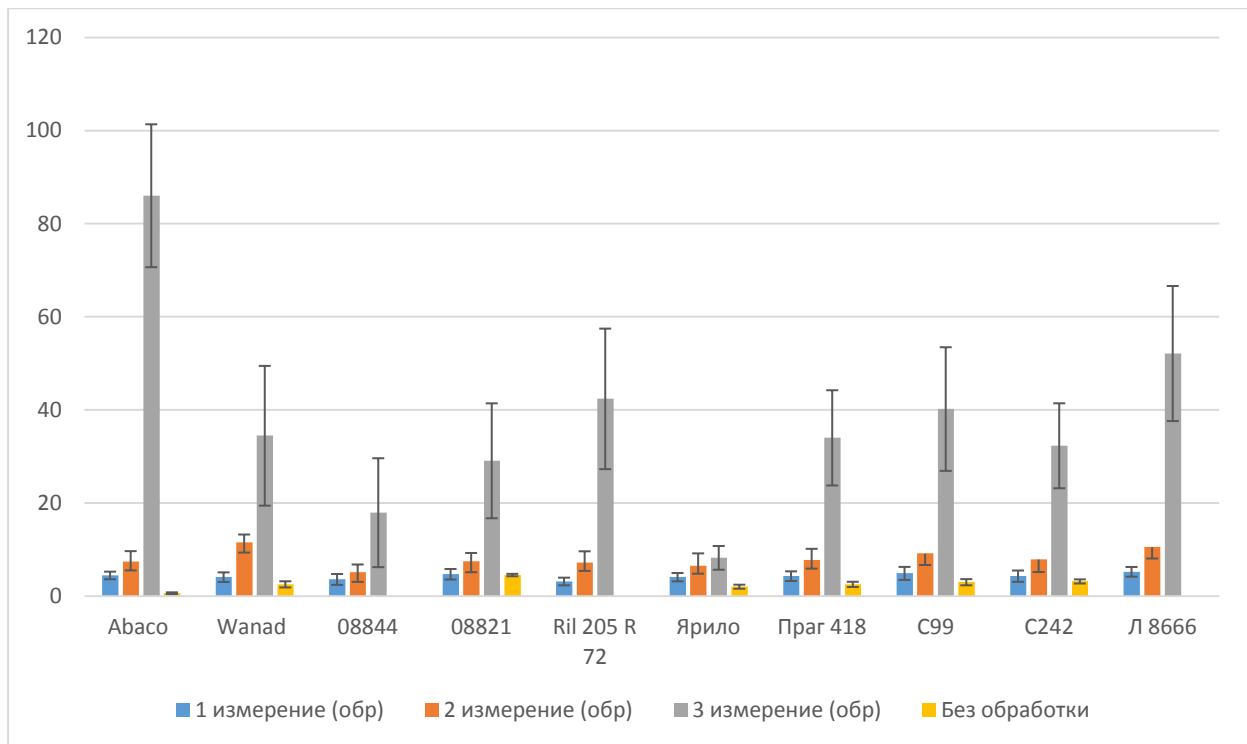


Рисунок 63. Сравнение численности тли по всем трем измерениям с обработкой и без обработки

На рисунке 63 продемонстрированы данные численности обыкновенной злаковой тли по трем измерениям без обработки препаратом «Силиплант» и с обработкой.

Средние значения по всем трем измерениям с обработкой неоднородны по следующим образцам: Ярило, C242, 08821, 08844, Wanad, Л8666, Abaco, C99, Праг 418 и Ril 205 R 72. Образцы C242 и C99 имеют достаточно однородные показатели по численности тлей без обработки кремниевым удобрением «Силиплант». Сортобразец 08821 имеет наибольший показатель численности обыкновенной злаковой тли без обработки препаратом, чем остальные образцы.

Таким образом, при обработке сортобразцов коллекции яровой тритикале наблюдается увеличение численности обыкновенной злаковой тли по сравнению с образцами без обработки препаратом.

Исходя из проанализированных данных можно сделать предположение, что микроудобрение силиплант вызывает утоньшение клеточных стенок за счет усиления растяжения клеток. Из-за этого клеточная стенка становится тонкой и более рыхлой, что позволяет тлям более легкое проникновение в клетки

мезофилла и более эффективно осуществлять питание.

3.9 Оценка репродуктивной способности тлей на различных сортах при использовании регуляторов роста Вэрва и Экопин

При анализе полученных в ходе исследования данных по репродуктивной способности тлей первым этапом стало сравнение ее на различных сортах при использовании регулятора роста Вэрва.

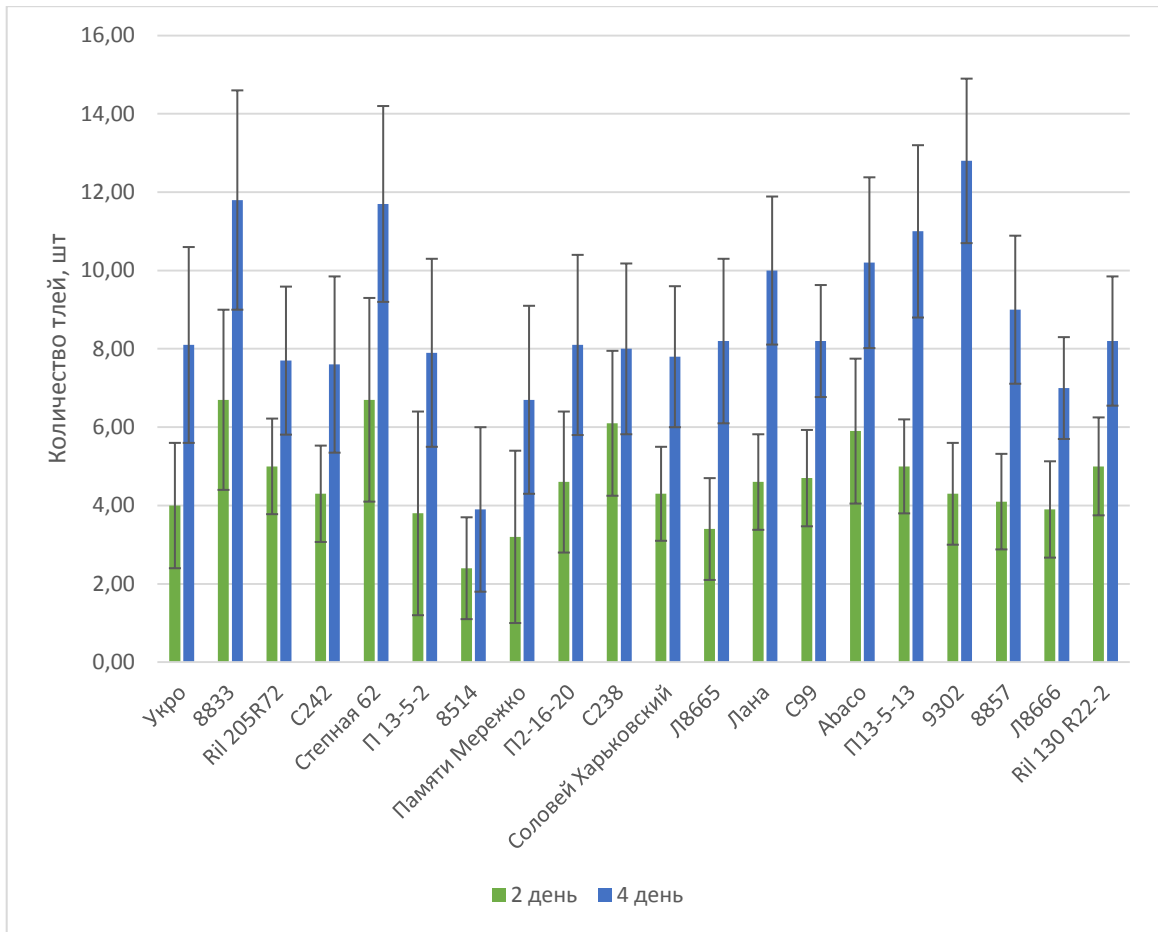


Рисунок 64. Репродуктивная способность тли при использовании стимулятора роста Вэрва на 2 и 4 день измерения

Почти на всех сортах численность тлей на 4 день по сравнению со 2 увеличилась вдвое. Наибольшая репродуктивная способность наблюдается на сортах 8833, Степная 62 и 9302, наименьшая на 8514. Наибольший рост численности тлей со 2 дня измерения до 4 дня наблюдается на образцах 9302 и П13-5-13, наименьший прирост на образце 8514, и на сорте С238.

Наибольшее среднее значение численности на 2 день составило 6,85 шт. на сортообразце Степная 62, на 4 день 12,85 шт. на 9302. Наименьшее значение на 2 день составило 2,56 шт. на 8514, а на 4 день – 3,81 шт. на том же сортообразце.

Существенные отличия по средней численности тлей на 2 день и на 4 день наблюдаются на следующих сортообразцах: Ril-130 R22-2, 8857, 9302, П13-5-13, Авасо, С99, Лана, Л8665, Л8666, Соловей Харьковский, Укро.

На сортообразцах 8833, Ril 205R72, С242, Степная 62, П13-5-2, 8514, Памяти Мережко, П2-16-20, С238, существенных различий численности тлей на 2 день измерения и на 4 день не наблюдается.

В целом существенных различий между сортообразцами нет. Сортообразец 8514 показал наименьшую репродуктивную способность тлей за все время среди всех образцов, его значение составило 3,19 шт. Сортообразцы 8833, Степная 62 и 9302 показали наибольшую численность тлей, их значения равны 9,17 шт., 9,15 шт. и 8,94 шт. соответственно.

Существенных различий между образцами Укро, Ril 205R72, С242, П13-5-2, Памяти Мережко, П2-16-20, С238, Соловей Харьковский, Л8665, Лана, С99, Авасо, П13-5-13, 8857 и Ril-130 R22-2 не наблюдается.

Существенные различия есть между сортообразцами 8514 и почти всеми, кроме П13-5-2 и Памяти Мережко. Также существенные различия присутствуют между 8833 и Памяти Мережко, 8833 и Л8665, 8833 и Л8666, Степная 62 и Памяти Мережко, Степная 62 и Л8665, Степная 62 и Л8666, Л8666 и П13-5-13, Л8666 и 9302, Л8666 и Авасо.

Таким образом, на основании результатов мы можем выявить наиболее устойчивые к тлям сортообразцы. К наиболее устойчивым образцам относится 8514. К наиболее заселенным относится 8833, Степная 62 и 9302. Устойчивость или заселенность могут определяться как морфологическими признаками, так и генетической устойчивостью.

Следующим этапом исследования стало сравнение репродуктивной способности тлей на сортообразцах, обработанных регулятором роста Экопин.

Аналогично оценке репродуктивной способности тлей при использовании регулятора роста Вэрва, для Экопина проводили сравнение численности тлей на 2 и 4 дни измерений.

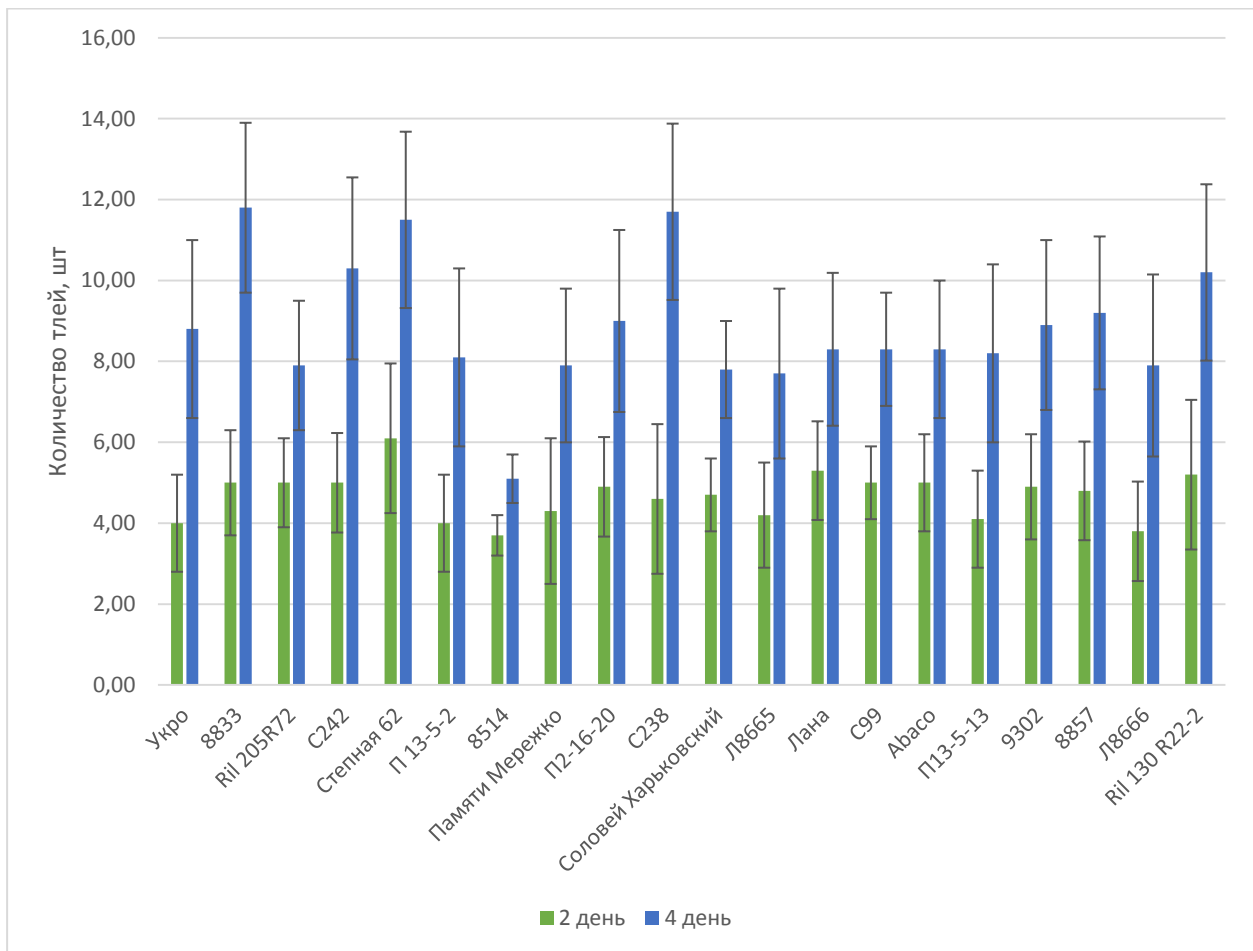


Рисунок 65. Репродуктивная способность тли при использовании стимулятора роста "Экопин" на 2 и 4 день измерения, шт/растение

Наибольшие показатели репродуктивной способности тлей наблюдаются на сортообразцах 8833, C242 и Степная 62, наименьшие показатели на сортообразце 8514.

Наибольший рост численности тлей со 2 на 4 день наблюдается на сортообразце 8833, и он равен 6,67 шт., наименьший рост на сортообразце Ril 205R72, и он равен 3 шт.

Наибольшее среднее значение численности тлей на 2 день составило 6,07 шт. на сортообразце Степная 62, на 4 день – 11,59 шт. на сортообразце 8833. Наименьшее среднее значение численности на 2 день составило 3,44 шт. на сортообразце 8514, а на 4 день 7,15 шт. на том же сортообразце.

Существенные отличия по средней численности тлей на 2 день и на 4 день наблюдаются на следующих сортообразцах: Укро, 8833, Ril 205R72, С242, Степная 62, П13-5-2, 8514, П2-16-20, С238, Соловей Харьковский, Л8665, С99, Абасо, П13-5-13, 9302, 8857, Л8666 и Ril-130 R22-2.

Существенных отличий по средней численности тлей на 2 день и на 4 день не наблюдалось всего на двух сортообразцах: Памяти Мережко и Лана.

Наибольшую репродуктивную способность тли имеют на сортообразце Степная 62, значение средней численности на ней составило 8,74 шт. Наименьшую репродуктивную способность тли продемонстрировали на сортообразце 8514, значение средней численности на данном образце составило 5,30 шт.

Между сортообразцами Укро, Ril 205R72, 8833, С 242, П13-5-2, Степная 62, Памяти Мережко, П2-16-20, С238, Соловей Харьковский, Л8665, С99, Абасо, П13-5-13, 9302, 8857, Л8666, Ril-130 R22-2 существенных различий не наблюдается. Также существенных различие нет между сортообразцами Укро, Ril 205R72, 8833, С 242, П13-5-2, 8514, Памяти Мережко, П2-16-20, С238, Соловей Харьковский, Л8665, С99, Абасо, П13-5-13, 9302, 8857, Л8666, Ril-130 R22-2.

Существенные различия есть между двумя образцами 8514 и Степная 62.

Таким образом, при применении регулятора роста «Экопин» наиболее устойчивым к тлям является сортообразец 8514, а наиболее подверженным заражению тлей образец Степная 62.

Сравнение репродуктивной способности на различных сортообразцах с использованием регулятора роста и без его использования

Далее будут представлено сравнение репродуктивной способности тлей на обработанных и не обработанных регуляторами роста растениях.

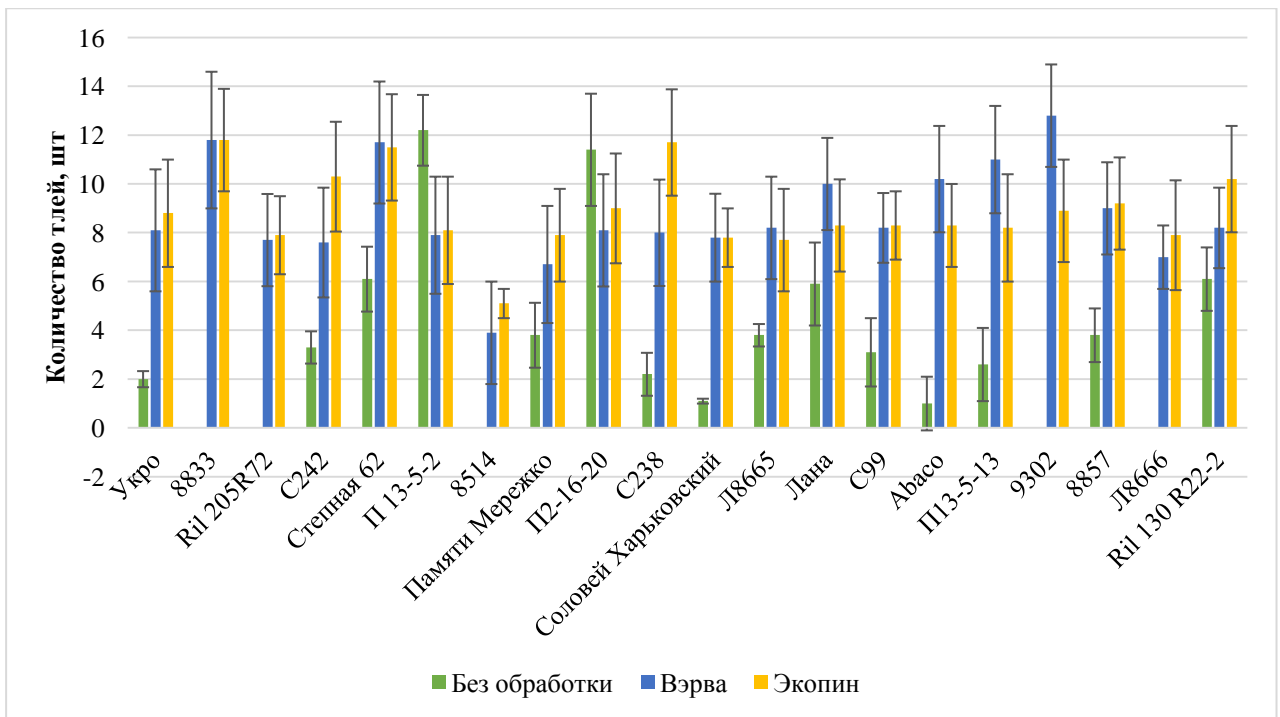


Рисунок 66. Репродуктивная способность тлей на различных сортообразцах при использовании регуляторов роста, шт./растение

Наибольшее среднее значение численности тлей на 4 день составило 12,4 шт. на сортообразце П13-5-2, не обработанном регулятором роста. Наименьшее среднее значение репродуктивной способности тлей на 4 день равно 0 шт. на сортообразцах 8833, 9302, не обработанные регуляторами роста.

Существенные различия между численностью тлей на сортообразце, обработанном регулятором роста и нет, наблюдаются у следующих образцов: Укро, 8833, С242, Степная 62, С238, Соловей Харьковский, Л8665, С99, Авасо, П13-5-13, 9302, 8857. На всех этих образцах численность тлей на растениях, не обработанных регуляторами роста, в разы ниже, чем на тех же сортообразцах, но обработанных ими.

Следующие сортообразцы: П13-5-2, Лана имеют существенные различия в варианте с обработкой регулятором роста Экопин и в варианте без обработки. Образцы Памяти Мережко и Ril-130 R22-2 имеют существенные различия в варианте с обработкой регулятором роста Вэрва и в варианте без обработки.

Средняя численность тлей на сортообразце П2-16-20 не имеет существенных различий между обработанными и не обработанными растениями.

Таким образом, при использовании регуляторов роста наблюдается увеличение численности тлей на растениях. Однако на образце П13-5-2 численность тлей уменьшилась при применении регулятора роста Экопин.

Под воздействием регуляторов роста происходит увеличение численности тлей на сортообразцах яровой тритикале. Это может быть связано с тем, что при усилении вегетативного роста под воздействием регуляторов происходит снижение толщины клеточной стенки и снижение уровня накопления вторичных метаболитов из-за увеличения объемов клеток.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. . В лабораторных условиях проведена оценка сроков репродуктивного периода и количества потомства двух видов злаковых тлей. У обыкновенной злаковой тли *Schizaphis graminum* личинки проходят 3 линьки в среднем через каждые двое суток. Средняя длительность репродуктивного периода – 7,2 суток, с плодовитостью 3,7 личинок на 1 самку в сутки. Общая плодовитость составляет в среднем 27 личинок, максимально – до 62 личинок. У черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* период развития личинок сходен с таковым у обыкновенной злаковой тли. Средняя длительность репродуктивного периода – 12,5 суток, с плодовитостью около 2,5 личинок на 1 самку в сутки. Общая плодовитость составила в среднем 34,0 личинок максимально – до ...?. Черемухово-злаковая тля имеет более высокий потенциал размножения, нежели обыкновенная злаковая тля.

2. При оценке численности 2-х видов злаковых тлей при заселении растений тритикале в лабораторных условиях выявлено, что сортообразцы яровой тритикале 8-35-5, 08833, 08844, 32-2-4, 04302, Ril202R75, Соловей Харьковский, P125E72, RIL202R751-62 и Авасо показали минимальную заселенность обыкновенной злаковой тлей, что может свидетельствовать об их устойчивости. Сорт Ярило и линия 08821 были наиболее устойчивы к заселению черемухово-злаковой тлей.

3. Анализ численности тлей на 66 сортообразцах в коллекции яровой тритикале в полевых условиях показал статистически достоверные различия между ними по степени заселенности от максимальной (?) до минимальной (?). В 2016 г. в фазе кущения черемухово-злаковой тлей были наименее заселены 16 сортообразцов: С236, С224, V10 286, П2-16-5, 09305, П2-16-19, С248, С254, 09020, 08880, 09306, Хлебодар украинский, Grego, Dublet, 131/7, V17-5-49. Максимальным заселением отличалось 4 образца: 08821, 09228, 09302, Лана. Большой злаковой тлей в фазе налива-молочной спелости были наименее заселены колосья у 5 сортообразцов: S1724, С236, С248, 131/7, Dublet; причем 4 последних имели наименьшую заселенность черемухово-злаковой тлей в фазу

кущения. Наибольшая численность вредителя была зарегистрирована на 9 генотипах: 08821, 09228, 09302, Л 1348, С246, П13-5-2, П13-5-13, Ярило, Лана.

В 2017 г. заселенность тлями большинства сортообразцов тритикале была крайне низкой, но сортообразец С250 характеризовался высокой численностью черемухово-злаковой тли, а образцы Памяти Мережко, С247, V10-286 С257 имели высокую численность большой злаковой тли.

4. У 30 сортообразцов тритикале отмечена тенденция к снижению осмотического клеточного давления при повреждении тлями, некоторое снижение содержания каротиноидов и достоверное увеличение концентрации хлорофиллов *a* и *b*.

5. В лабораторных экспериментах показано достоверное влияние регуляторов роста растений Экопин, Ж, Вэрва, Ж и кремниевого микроудобрения Силиплант, Ж на увеличение численности тлей *S. graminum*. Обработка Силиплантом, Ж вызывала утоньшение клеточных стенок у большинства сортообразцов тритикале.

6. При анализе генетической структуры популяции 3 видов тлей на территории РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева у большой злаковой тли выявлен полиморфизм по 4 локусам микросателлитной ДНК; число аллелей локуса составляло от 3 до 8.

Проведенная работа открывает обширную область для дальнейших исследований. Важно продолжить лабораторные и полевые испытания устойчивости перспективных образцов тритикале, обращая внимание на более детальное изучение возможных факторов устойчивости: морфологических, физиологических, генетических. Выявление стимулирующего численность тлей действия некоторых агрохимикатов ставит вопрос о поиске оптимальных их форм и норм внесения для защиты от тлей. Обнаружение полиморфизма по молекулярно-генетическим маркерам дает возможность дальнейших исследований по выяснению эколого-популяционных факторов. Следует продолжить разработку методов лабораторного культивирования тлей, дающую возможность экспресс апробации новых средств защиты растений..

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматический справочник по Московской области / [ред. проф. С. А. Сапожникова]; Гл. упр. гидрометеорол. службы при Совете Министров СССР. Моск. упр. гидрометслужбы. – Ленинград : Гидрометеиздат, 1954. – 194 с.
2. Алехин В.Т. Вредители зерновых культур / В. Т. Алехин, М.А. Володичев // Защита и карантин растений. – 2004. – № 6. – С. 58.
3. Артохин К. С. Совкообразные – вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений / К. С. Артохин, А. Н. Полтавский, А. Ю. Матов [и др.]. – Ростов на/Д : Изд-во «Foundation», 2017. – 376 с.
4. Бадулин А. В. Обыкновенная злаковая тля - вредитель сорго / А. В. Бадулин, Т. А. Любименко // Защита растений. – 1998. – № 5. – С. 26
5. Байдык Г. В. Вредоносность злаковых тлей / Г. В. Байдык // Совершенствование методов защиты сельскохозяйственных культур от вредителей и болезней. – Сб. науч. тр. – Т. 282. – Харьков, 1982. – С. 25 – 32.
6. Бей-Биенко Г. Я. Насекомые и клещи. Вредители сельскохозяйственных культур (Раздел книги) / Г. Я. Бей-Биенко // Насекомые и клещи. Вредители сельскохозяйственных культур. – Ленинград : Наука, 1972. – Т. 1. – 324 с.
7. Бей-Биенко Г. Я. Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах (Раздел книги) // Определитель насекомых европейской части СССР в пяти томах. – Москва-Ленинград : Наука, 1964. – Т. 1. – 937 с.
8. Белошапкин С. П. Биоэкологические особенности злаковых тлей в связи с оценкой устойчивости растений : автореф. дис. канд. биол. наук / С. П. Белошапкин. – М., 1987. – 16 с.
9. Белошапкина О. О. Защита растений. Фитопатология и энтомология : учебник / О. О. Белошапкина, В. В. Гриценко, И. М. Митюшев [и др.]. – Ростов н/Д : Феникс, 2017. – 477 с.
10. Беляев И. М. Защита зерновых культур от шведской мухи / И. М. Беляев, А. А. Маслова, Н. Е. Антонова. – М. : Россельиздат, 1981. – 79 с.

11. Берим М.Н. Тли на зерновых культурах / М. Н. Берим // Сельскохозяйственные вести. – 2014. – № 1. – 16 с.
12. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости / Н. И. Вавилов // Т. 1: Общая селекция растений. – Сельхозгиз, 1935. – С. 75 – 128.
13. Васильев В. П. Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений : В 3-х т (Раздел книги) / В. П. Васильев // Вредители сельскохозяйственных культур и лесных насаждений : В 3-х т. – 1987. – Т. 1.
14. Васильев В. П. Вредители плодовых культур / В. П. Васильев, И. З. Лившиц (Раздел книги) // Вредители плодовых культур. - (б.м.). – М. : Колос, 1984.
15. Верещагин Л. Н. Вредители и болезни зерновых колосовых культур (Раздел книги) / Л. Н. Верещагин // Вредители и болезни зерновых колосовых культур. - (б.м.) : Юнивест Маркетинг, 2001.
16. Верещагина А. Б. Изменчивость параметров развития клонов черемухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) (Homoptera, Aphididae) в течение жизненного цикла как генотипическая адаптация данного вида / А. Б. Верещагина, Е. С. Гандрабур // Энтомологическое обозрение. – 2016. – Т. 95. – № 4. – С. 729 – 747.
17. Гандрабур Е. С. Особенности развития партеногенетических морф черёмухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.) на различных образцах пшеницы / Е. С. Гандрабур // Вестник защиты растений. – 2015. – Т. 85. – №. 3. – С. 61 – 64.
18. Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации / прил. к журналу «Защита и карантин растений». – 2021.
19. Дворянкина В. А. Морфо-физиологические признаки устойчивости пшеницы к большой злаковой тле / В. А. Дворянкина, Н. А. Михайлова // В кн. : Интегр. защита с.-х. культур в условиях интенсив. земледелия. – Воронеж. – 1988. – С. 33 – 41.

20. Дунаев Е. А. Методы эколого-энтомологических исследований / Е. А. Дунаев. – М. : МосгорСЮН, 1997. – 44 с.
21. Лукин С. М. Яровое тритикале: возделывание в Нечерноземной зоне России / С. М. Лукин, Л. И. Ильин // ФГБНУ ВНИИОУ. – Владимир : Транзит-ИКС, 2017. – 30 с.
22. Лукин С. М. Инновационные сорта и технологии возделывания ярового тритикале / С. М. Лукин, И. В. Русакова, А. М. Тысленко. Коллективная монография // ФГБНУ ВНИИОУ. – Владимир : Изд-во ПресСто. – Иваново, 2017. – 295 с.
23. Овесов С. А. Семейство Злаки: Методические указания по большому практикуму / С. А. Овесов. – Пермь : Перм. ун-т., 1999. – 56 с.
24. Орлов В. Н. Вредители зерновых колосовых культур (Раздел книги) / В. Н. Орлов. – М. : Печатный город, 2006. – 104 с.
25. Пайнтер Р. Устойчивость растений к насекомым / Пер. с англ. Ю. И. Лашкевича. – Под ред. Е. Н. Павловского. – М. : Изд-во иностранной литературы, 1953. – 443 с.
26. Практикум по физиологии растений: учеб. пособие / под. ред. Н.Н.Третьякова. – М. : Агропромиздат, 2003. – 271 с.
27. Радченко Е. Е. Опушение листьев пшеницы в связи с устойчивостью к обыкновенной черемуховой тле / Е. Е. Радченко // Сб. науч. тр. по прикл. бот., ген. и сел. – 1991. – С. 84 – 88.
28. Радченко Е. Е. Учение Н. И. Вавилова о естественном иммунитете растений к вредным организмам и селекция зерновых культур на устойчивость к тлям / Е. Е. Радченко // Сельскохозяйственная биология. – 2012. – № 5. – С. 54 – 63.
29. Обзор фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур в Российской Федерации в 2020 году и прогноз развития вредных объектов в 2021 году [Электронный ресурс]: ФГБУ «Россельхозцентр». – Электрон. дан. – URL: <http://www.rosselhoccenter.ru/obzory-i-prognozy/>

30. Рубец В. С. Биологические особенности тритикале как основа совершенствования селекционного процесса: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / В. С. Рубец. – М., 2016. – 44 с.
31. Румянцев С. Д. Влияние бактерий рода *Bacillus* на взаимодействие растений и насекомых на примере мягкой яровой пшеницы *Triticum aestivum* L. и злаковой тли *Schizaphis graminum* / С. Д. Румянцев, А. В. Сорокань, Д. К. Благова [и др.] // Сборник статей международной исследовательской организации «Cognitio» по материалам III международной научно-практической конференции : «Актуальные проблемы науки XXI века». – СПб. : Международная исследовательская организация «Cognitio», 2015. – 152 с.
32. Сельское хозяйство. Большой энциклопедический словарь / глав. ред. В. К. Месяц. – М. : Большая Российская энциклопедия, 1998. – 656 с.
33. Третьяков Н. Н. Карантинные вредители : идентификация, биология, фитосанитарные меры : учебное пособие / Н. Н. Третьяков, И. М. Митюшев. – М.: Изд. РГАУ – МСХА им. К. А. Тимирязева, 2010. – 93 с.
34. Чесноков П. Г. Устойчивость зерновых культур к насекомым / П. Г. Чесноков – М.; Л.: Сельхозгиз, 1956. – 307 с.
35. Шапиро И. Д. Иммунитет полевых культур к насекомым и клещам / И. Д. Шапиро. – Л.: Зоологический ин-т, 1985. – 320 с.
36. Шапошников Г. Х. Подотряд Aphidinea – тли / Г. Х. Шапошников // Определитель насекомых Европейской части СССР. – Т. 1. – М. : Наука, 1964. – С. 489 – 616.
37. Asalf B. Interaction between the Bird Cherry-Oat Aphid (*Rhopalosiphum padi*) and Stagonospora Nodorum Blotch (*Parastagonospora nodorum*) on Whea / B. Asalf, A. Ficke, I. Klingen // Insects. – 2021. – № 1. – P. 35.
38. Ali B. "24-Epibrassinolide protects against the stress generated by salinity and nickel in Brassica juncea" B. Ali, S. Hayat, Q. Fariduddin, A.Ahmad // *Chemosphere*. – 2008. – Vol. 72, № 9. – P. 1387 – 1392.

39. Anderson G. A. Genetic mapping of *Dn7*, a rye gene conferring resistance to the Russian wheat aphid in wheat / G. A. Anderson, D. Papa, J. H. Peng, M. Tahir, N. L. V. Lapitan // *Theor. Appl. Genet.* – 2003. – Vol. 107, № 7. – P. 1297 – 1303.
40. Anderson H. M. Effect of triadimenol seed dressing on vegetative growth in winter wheat. *Crop Research* 29. – 1989. – P. 29 – 36.
41. Apablaza J. U. Effects of three species of aphids on barley, wheat or oats at various stages of plant growth / J. U. Apablaza, A. G. Robinson // *Can. J. Plant Sci.* – 1967. – Vol. 47, № 4. – P. 367 – 373.
42. Argandona V. H. Hydroxamic acid content in wild and cultivated Gramineae / V. H. Argandona, D. J. Thackray, G. E. Zúñiga, V. H. Argandona, H. M. Niemeyer, L. J. Corcuera // *Phytochemistry.* – 1983. – Vol. 22, № 12. – P. 2665 – 2668.
43. Arzani A. DNA and morphological markers for a Russian wheat aphid resistance gene / A. Arzani, J. H. Peng, N. L. V. Lapitan // *Euphytica.* – 2004. – Vol. 139, № 2. – P. 167 – 172.
44. Assad M. T. Inheritance of resistance to the Russian wheat aphid in an Iranian durum wheat line / M.T.Assad // *Plant Breeding.* – 2002. – Vol. 121, № 2. – P. 180 – 181.
45. Blackman R. L. *Aphids – Aphidinae (Macrosiphini).* – *Handbooks for the Identification of British Insects.* – 2010. – Vol. 2, № 7. – P. 413.
46. Blackman, Roger L. and Eastop, Victor F. *Aphids on the World's Crops: An Identification and Information Guide. 2a. (2nd edn).* — Chichester, John Wiley and Sons, 2000. – 466 p.
47. Bouhssini M. E. Sources of resistance in bread wheat to Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) in Syria identified using the Focused Identification of Germplasm Strategy (FIGS) / M. E. Bouhssini, K. Street, A. Amri, M. Mackay, F. C. Ogonnaya, A. Omran, A. Dabbous, F. Rihawi // *Plant breeding.* – 2011. – P. 96 – 97.
48. Bradley J.-C. "Determination of Abraham model solute descriptors for the monomeric and dimeric forms of trans-cinnamic acid using measured solubilities from the Open Notebook Science Challenge" / J.-C. Bradley, M. H. Abraham, W. E. Acree, A. Lang, S. N. Beck, D. A. Bulger, E. A. Clark, L. N. Condon, S. T. Costa, E. M.

Curtin, S. B. Kurtu, M. I. Mangir, M. J. McBride // Chemistry Central Journal. – 2015. – Vol. 9. – P. 11.

49. Breitmaier E. (2006). "Triterpenes". Terpenes: Flavors, Fragrances, Pharmaca, Pheromones.

50. Budavari, Susan, ed The Merck Index: An Encyclopedia of Chemicals, Drugs, and Biologicals (12th ed.). – 1996.

51. Burd J. D. Biotypic variation among North American Russian wheat aphid (Homoptera : Aphididae) populations / J. D. Burd, D. R. Porter, G. J. Puterka S. D. Harley, F. B. Peairs // J. Econ. Entomol. – 2006. – P. 1862 – 1866.

52. Ciepiela A. Biochemical basis of winter wheat resistance to the grain aphid, *Sitobion avenae* / A. Ciepiela // Entomol. exp. et appl. – 1989. – Vol. 51, № 3. – P. 269 – 275.

53. Clouse, Steven D. "BRASSINOSTEROIDS: Essential Regulators of Plant Growth and Development". / Steven D. Clouse, Jenneth M. Sasse // Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology. Annual Reviews. – 1998. – Vol. 49, № 1. – P. 427 – 451.

54. Coffelt M. A. Influence of plant growth regulators on the development of the azalea lace bug (Hemiptera : Tingidae) / M. A. Coffelt, P. B. Schultz // J.Econ. Entomol. – 1988. – Vol. 81.

55. Cooke D. T. Some effects of plant growth regulators on root and shoot development and mineral nutrient-ion uptake in winter wheat. In: Growth Regulators on Root and Shoot Development, Jackson, M.B. (ed.). / D. T. Cooke, G. V. Hoad & R. D. Child // British Plant Growth Regulator Group, Monograph 10, Wantage. – 1983. – P. 87 – 101.

56. Cottrell J. E. The effects of daylength and treatment with gibberellic acid on spikelet initiation and development in clipper barley / J. E. Cottrell, J. E. Dale & B. Jeffcoat // Annals of Botany. – 1982. – Vol. 50. – P. 57 – 68.

57. Curtis B. C. Genetics of greenbug (*Toxoptera graminum* Rond.) resistance in two strains of common wheat / B. C. Curtis, A. M. Schlehuber, E. A. Wood // Agron. Journ. – 1960. – Vol. 52, № 10. – P. 599 – 602.

58. Dahms R. G. Comparative tolerance of small grains to greenbugs from Oklahoma and Mississippi / R. G. Dahms // J. Econ. Entomol. – 1948. – Vol. 41, № 5. – P. 825 – 826.
59. Davis Edward M. "Cyclization Enzymes in the Biosynthesis of Monoterpenes, Sesquiterpenes, and Diterpenes". / Edward M. Davis, Rodney Croteau // Topics in Current Chemistry. – 2000. – Vol. 209, № 53. – 95 p.
60. De R. Modification of water balance of dryland wheat through the use of chlormequat chloride / R.De, G. Giri, G. Saran, R. K. Singh & G. S. Chaturvedi // Journal of Agricultural Science. – 1982. – Vol. 98. – P. 593 – 597.
61. Dixon A. F. G. Fecundity of brachypterous and macropterous alatae in *Drepanosiphum dixonii* (Callaphidinae, Aphididae) / A. F. G. Dixon // Entomol. Exp. Appl. – 1972. – Vol. 15. – P. 35 – 40.
62. Dixon A. F. G. Laboratory studies on aggregation, size and fecundity in the black bean aphid *Aphis fabae* / A. F. G. Dixon, S. D. Wratten // Scop. Bull. Entomol. Res. – 1971. – Vol. 6. – P. 97 – 111.
63. Dixon A. F. G. Number of ovarioles and fecundity in the black bean aphid *Aphis fabae* / A. F. G. Dixon, T. R. Dharma // Entomol. Exp. Appl. – 1980. – Vol. 28. – P. 1 – 14.
64. Dixon A. F. G. The life - cycle and host preferences of the bird cherryoat aphid, *Rhopalosiphum padi* L., and their bearing on the theories of host alternation in aphids / A.F.G. Dixon // Ann. Appl. Bioi. – 1971. – Vol. 68. – P. 35 – 47.
65. Doremus M. R. Aphid Heritable Symbiont Exploits Defensive Mutualism / M. R. Doremus, K. M. Oliver // Appl Environ Microbiol. – 2017. – Vol. 83, № 8.
66. Du Toit, F. Inheritance of resistance in two *Triticum aestivum* lines to Russian wheat aphid (Homoptera : Aphididae) / F. Du Toit // J. Econ. Entomol. – 1989. – Vol. 82, № 4. – P. 1251 – 1253.
67. Eijs I. E. M. Life history correlations : why are hymenopteran parasitoids an exception? / I. E. M. Eijs, J. J. M van Alphen // Ecol. Lett. – 1999. – Vol. 2. – P. 27 – 35.

68. Eisenbach J., Mittler T. E. An aphid circadian rhythm: factors affecting the release of sex pheromone by oviparae of the greenbug, *Scizaphis graminum* / J. Eisenbach, T. E. J. Mittler // *Insect Physiol.* – 1980. – Vol. 26, № 5. – P. 11 – 15.
69. Ellers J. A field study of size-fitness relationships in the parasitoid *Asobara tabida* / J. Ellers, J. J. M. van Alphen, J. G. S. Sevenster // *J. Anim. Ecol.* – 1998. – Vol. 67. – P. 318 – 324.
70. Elliott H. J. Corpus allatum and ovarian growth in a polymorphic paedogenetic insect / H. J. Elliott // *Nature.* – 1975. – Vol. 257. – P. 90 – 91.
71. Fingu-Mabola J.C. Does the Infectious Status of Aphids Influence Their Preference Towards Healthy, Virus-Infected and Endophytically Colonized Plants? / J.C. Fingu-Mabola, C. Martin, T. Bawin, F.J. Verheggen, F. Francis // *Insects* – 2020, Vol.11. P. 435.
72. Flor H. H. Current status of the geneforgene concept / H. H. Flor // *Annu. Rev Phytopathol.* – 1971. – Vol. 9. – P. 275 – 296.
73. Flor H. H. The complementary genetic system in flax and flax rusts / H.H. Flor // *Adv. Genet.* – 1956. – Vol. 8. – P. 29 – 54.
74. Fu J. SSR markers linked to a wheat aphid resistance gene / J. Fu, S. H. Zhang, S. M. Wen, X. J. Yang // *J Agric Univ Hebei.* – 2008. – Vol. 31, № 5. – P. 1 – 4.
75. Garbe, Dorothea "Cinnamic Acid". *Ullmann's Encyclopedia of Industrial Chemistry.* Weinheim: Wiley - VCH. – 2012.
76. Gianfagna T. Natural and synthetic growth regulators and their use in horticultural and agronomic crops. In: *Plant hormones: physiology, biochemistry and molecular biology*, Davies P. (ed.). 2nd edition. Dordrecht, Kluwer Academic Publishers. – 1995. – P. 751 – 774.
77. Gilley A. Relative efficacy of paclobutrazol, probiconazole and tetraconazole as stress protectants in wheat seedlings / A. Gilley & R. A. Fletcher // *Plant Growth Regulation.* – 1997. – Vol. 21. – P. 169 – 175.
78. Grove, Michael D.; Spencer, Gayland F.; Rohwedder, William K.; Mandava, Nagabhushanam; Worley, Joseph F.; Warthen, J. David; Steffens, George L.; Flippen-Anderson, Judith L.; Cook, J. Carter (1979). "Brassinolide, a plant growth-

promoting steroid isolated from *Brassica napus* pollen". *Nature*. Springer Science and Business Media LLC. – Vol. 281. – P. 216 – 217.

79. Haley S. D. The occurrence of a new Russian wheat aphid biotype in Colorado / S. D. Haley, F. B. Peairs, C. B. Walker, J. B. Rudolf, T. L. Randolph // *Crop. Sci.* – 2004. – Vol. 44. – P. 1589 – 1592.

80. Harvey T. L. A new greenbug virulent to E-biotype resistant sorghum / T. L. Harvey, K. D. Kofoed, T. J. Martin, P. E. Sloderbeck // *Crop Sci.* – 1991. – Vol. 31, № 6. – P. 1689 – 1691.

81. Heie O. E. Palaeontology and phylogeny. In *Aphids, Their Biology, Natural Enemies, and Control* / O. E. Heie // 1987. – Vol. 2A. – P. 367 – 391.

82. Henderson I. F. Some factors affecting the build-up of cereal aphid infestations in winter wheat / I. F. Henderson, J. H. Perry // *Ann. Appl. Biol.* – 1978. – Vol. 89, № 2. – P. 177 – 183.

83. Heyns I. Chromosomal location of the Russian wheat aphid resistance gene, *Dn5* / I. Heyns, E. Groenewald, F. Marais, F. Du Toit, V. Tolmay // *Crop Sci.* – 2006. – Vol. 46, № 2. – P. 630 – 636.

84. Honeyborne C. H. B. Performance of *Aphis fabae* and *Brevicoryne brassicae* on Plants treated with growth regulators / *J. Sci. Food Agric.* – 1969. – Vol. 20. – P. 388 – 390.

85. Hu X. S. Study on cereal aphid resistance on three winter wheat cultivars introduced into China / X. S. Hu, H. Y. Zhao, U. Heimbach, T. Thomas, J. Li, Y. H. Zhang, B. M. Liu, D. H. Li, Z. Q. Hu // *Acta. Bot. Boreal Occident Sin.* – 2004. – Vol. 24. – P. 1221 – 1226.

86. Hutley-Bull P. D. Some effects of low-concentration gibberellic acid and retardant application during early growth on morphogenesis in wheat / P. D. Hutley-Bull & W. W. Schwabe // In : *Chemical Manipulation 42 of Crop Growth and Development*. McLaren J. S. (Ed.). Butterworth Scientific, London. – 1982. – P. 329 – 342.

87. Järvinen P. Seeding rate effects on tillering, grain yield, and yield components of oat at high latitude / *Field Crops Research*. – 1995. – Vol. 40. – P. 49 – 56.
88. Jimoh M. A. Comparative study of the feeding damage caused by the South African biotypes of the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia* Kurdjumov) on resistant and non-resistant lines of barley (*Hordeum vulgare* L.) : Ph. D. Thesis, Rhodes University / M. A. Jimoh. – Grahamstown, South Africa. – 2012.
89. Jones J. L. Development in barley (*Hordeum sativum*) / J. L. Jones & E. J. Allen // *Journal of Agricultural Science, Cambridge*. – 1986. – P. 187 – 213.
90. Karley A. J. The significance of gut sucrase activity for osmoregulation in the pea aphid, *Acyrtosiphon pisum*. / A. J. Karley, D. A. Ashford, L. M. Minto, J. Pritchard, A. E. Douglas // *J Insect Physiol*. – 2005. – Vol. 51, № 12. P. 1313.
91. Kaur R. Evaluation of regulatory influence of four plant growth regulators on the reproductive potential and longevity of melon fruit fly (*Bactrocera cucurbitae*) / R. Kaur, P. J. Rup // *Phytoparasitica* 30. – 2002. – P. 224 – 230.
92. Kennedy J. S. Host alternation in *Aphis fabae* Scop. II. Changes in the aphids / J. S. Kennedy, C. O. Booth // *J. Appl. Bioi.* – 1954. – Vol. 4, № 1. – P. 88 – 106.
93. Kim Seong-Ki "Natural Occurrences of Brassinosteroids". ACS Symposium Series / Seong-Ki Kim, D. C. Washington // American Chemical Society. – 1991. – P. 26 – 35.
94. Kindler S. D. Biotypic status of six greenbug (Homoptera : Aphididae) isolates / S. D. Kindler, S. M. Spomer // *Environ. Entomol.* – 1986. – Vol. 15, № 3. – P. 567 – 572.
95. Knapp J. S. Growth regulator effects on wheat culm nonstructural and structural carbohydrates and lignin / J. S. Knapp, C. L. Harms & J. J. Volenec // *Crop Science*. – 1987. – Vol. 27. – P. 1201 – 1205.
96. Lambers H. R. Polymorphism in Aphididae / H. R. Lambers // *Annu. Rev. Entomol.* – 1966. – Vol. 1, № 1. – P. 47 – 78.

97. Leather S. R. Growth, survival and reproduction of the bird cherry-oat aphid, *Rhopalosiphum padi*, on its primary host / S. R. Leather, A. F. G. Dixon // Ann. Appl. Biol. – 1981. – Vol. 99, №1. – P. 15 – 18.
98. Leather S. R. Ovariole number and fecundity in aphids / S. R. Leather, P. W. Wellings // Entomol. Exp. Appl. – 1981. – Vol. 30. – P. 128 – 133.
99. Liu X. M. Microsatellite markers linked to six Russian wheat aphid resistance genes in wheat / X. M. Liu, C. M. Smith, B. S. Gill, V. Tolmay // Theor. Appl. Genet. – 2001. – Vol. 102, № 4. – P. 504 – 510.
100. Liu X.M. Identification of microsatellite markers linked to Russian wheat aphid resistance genes *Dn4* and *Dn6* / X. M. Liu, C. M. Smith, B. S. Gill // Theor. Appl. Genet. – 2002. – Vol. 104, № 6. – P. 1042 – 1048.
101. Lu H. Molecular mapping of greenbug resistance genes *Gb2* and *Gb6* in T1AL.1RS wheat-rye translocations / H. Lu, J. C. Rudd, J.D. Burd, Y. Weng // Plant Breed. – 2010. – Vol. 129, № 5. – P. 472 – 476.
102. Ma Z. Q. Genetic mapping of Russian wheat aphid resistance genes *Dn2* and *Dn4* in wheat / Z. Q. Ma, A. Saidi, J. S. Quick, N. L. V. Lapitan // Genome. – 1998. – Vol 41, № 2. – P. 303 – 306.
103. Malinga J. N. Studies on Russian wheat aphid, *Diuraphis noxia* (Kurdjumov) (Homoptera: Aphididae) with special emphasis to biotypes and host plant resistance in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) : Ph. D. Thesis, Egerton University / J. N. Malinga. – Egerton, – 2007.
104. Malloch G. Analysis of Grain Aphid (*Sitobion avenae*) Populations – genetic composition and the frequency of pyrethroid resistance / G. Malloch, M. Williamson, S. Foster, B. Fenton // The James Hutton Institute, Dundee and Rothamsted Research, Harpenden. – 2014.
105. Manicardi G. C. The cytogenetic architecture of the aphid genome / G. C. Manicardi, M. Mandrioli, R. L. Blackman // Biol. Rev. Camb. Philos. Soc. – 2015. – Vol. 90, № 1. – P. 112 – 125.
106. Marais G.F. Association of a stem rust resistance gene (*Sr45*) and two Russian wheat aphid resistance genes (*Dn5* and *Dn7*) with mapped structural loci in

common wheat / G. F. Marais, W. G. Wessels, M. Horn, F. Du Toit // South African J. Plant Soil. – 1998. – Vol. 15, № 2. – P. 67 – 71.

107. Mater Y. Linkage mapping of powdery mildew and greenbug resistance genes in recombinant 1RS from “Amigo” and “Kavkaz” wheat-rye translocations of chromosome 1RS. 1AL / Y. Mater, S. Baenziger, K. Gill, R. Graybosch, L. Witcher, C. Baker, J. Specht, I. Dweikat // Genome. – 2004. – Vol. 47, № 2. – P. 292 – 298.

108. Mitchell J.W. "Brassins - a New Family of Plant Hormones from Rape Pollen" / J.W. Mitchell, N. Mandava, J. F. Worley, J. R. Plimmer, M. V. Smith // Nature. Springer Science and Business Media LLC. – 1970. – Vol. 225. – P. 1065 – 1066.

109. Myburg A. A. Development of RAPD and SCAR markers linked to the Russian wheat aphid resistance gene *Dn2* in wheat / A. A. Myburg, M. Cawood, B. D. Wingfield, A.-M. Botha // Theor. Appl. Genet. – 1998. – Vol. 96, № 8. – P. 1162 – 1169.

110. Navabi Z. Microsatellite mapping of a Russian wheat aphid resistance gene on chromosome 7B of an Iranian tetraploid wheat line: preliminary results / Z. Navabi, B. Shiran, M. T. Assad // Cereal Res. Commun. – 2004. – Vol. 32, № 4. – P. 451 – 457.

111. Niraz S. Biochemical aspects of winter wheat resistance to aphids / S. Niraz, B. Leszczynski, A. Ciepiela, A. Urbanska, J. Warchoe // Insect Sci. and Appl. – 1985. – Vol. 6, № 3. – P. 253 – 257.

112. Niraz S. Interactions between cereal aphids and winter wheat / S. Niraz, A. Urbanska // Insect-Plant's 89 : Proc. 7th Int. Symp. Insect-Plant Relationships, Budapest. – 1991. – P. 513 – 516.

113. Nkongolo K. K. Sources and inheritance of resistance to Russian wheat aphid in *Triticum* species amphiploids and *Triticum tauschii* / K. K. Nkongolo, J. S. Quick, A. E. Limin, D. B. Fowler // Can. J. Plant Sci. – 1991. – Vol. 71, № 3. – P. 703 – 708.

114. Offermanns S. "Hydroxycarboxylic acid receptors". IUPHAR / S. Offermanns, S. L. Colletti, A. P. IJzerman, T. W. Lovenberg, G. Semple, A. Wise, M. G. Waters. BPS Guide to Pharmacology. International Union of Basic and Clinical Pharmacology. – 2018. – Vol. 13.

115. Peltonen J. 1995. Floret set and abortion in oat and wheat under high and low nitrogen regimes. *European Journal of Agronomy*. – Vol. 4. – P. 253 – 262.
116. Peltonen-Sainio P. 1990. Genetic improvements in the structure of oat stands in northern growing conditions during this century. *Plant Breeding*. – 1992. – Vol. 104. – P. 340 – 345.
117. Peltonen-Sainio P. Plant growth regulator and day length effects on pre-anthesis main shoot and tiller growth in conventional and dwarf oat / P. Peltonen-Sainio, A. Rajala, S. Simmons, R. Caspers and D. Stuthman // *Crop Science*. – 2003. – Vol. 43. – P. 227 – 233.
118. Peng Z. Oxidases in the gut of an aphid, *Macrosiphum rosae* (L.) and their relation to dietary phenolics / Z. Peng, P. W. Miles // *J. Insect Physiol.* – 1991. – Vol. 37, № 10. – P. 779 – 787.
119. Porter D. R. New sources of resistance to greenbug in wheat / D. R. Porter, J. A. Webster, R. L. Burton, G. J. Puterka, E. L. Smith // *Crop Sci.* – 1991. – Vol. 31, № 6. – P. 1502 – 1504.
120. Porter K. B. A new greenbug biotype / K. B. Porter, G. L. Peterson, O. A. Wise // *Crop Sci.* – 1982. – Vol. 22, № 4. – P. 847 – 850.
121. Prado S. G. Compact plants reduce biological control of *Myzus persicae* by *Aphidius colemani* / S. G. Prado, S. D. Frank // *Biol. Control* 65. – 2013. – P. 184 – 189.
122. Puterka G. J. Biotypic variation in a worldwide collection of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) / G. J. Puterka, J. D. Burd, R. L. Burton // *Journal of Economic Entomology*. – 1992. – Vol. 85, № 4. – P. 1497 – 1506.
123. Puterka G. J. Distribution and diversity of Russian wheat aphid (Homoptera: Aphididae) biotypes in North America / G. J. Puterka, J. D. Burd, D. Porter, K. Shufran, C. Baker, B. Bowling, C. Patrick // *J. Econ. Entomol.* – 2007. – Vol. 100. – P. 1679 – 1684.
124. Puterka G. J. Rapid technique for determining greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes B, C, E, and F / G. J. Puterka, D. C. Peters // *J. Econ. Entomol.* – 1988. – Vol. 81, № 1. – P. 396 – 399.

125. Puterka G.J. Designation of two new greenbug (Homoptera: Aphididae) biotypes G and H / G.J.Puterka, D.C.Peters, D.L.Kerns, J.E.Slosser, L.Bush, D. W. Worrall, R. W. McNew // J. Econ. Entomol. – 1988. – Vol. 81, № 6. – P. 1754 – 1759.
126. Rose A. F. Grindelane diterpenoid acids from *Grindelia humilis*: feeding deterrence of diterpene acids towards aphids / A. F. Rose, K. C. Jones, W. F. Haddon, D. L. Dreyer // Phytochemistry. – 1981. – Vol. 20, № 9. – P. 2249 – 2253.
127. Rothacher L. Bacterial endosymbionts protect aphids in the field and alter parasitoid community composition / L. Rothacher, M. Ferrer-Suay, C. Vorburger // Ecology. – 2016. – Vol. 97, № 7. – P. 1712 – 1723.
128. Sampaio M. The effect of the quality and size of host aphid species on the biological characteristics of *Aphidius colemani* (Hymenoptera: Braconidae: Aphidiinae) / M. Sampaio, V. Bueno, B. De Conti // Eur. J. Entomol. – 2008. – Vol. 105. – P. 489 – 494.
129. Sanvicente P. Morphological and anatomical modifications in winter barley culm after late plant growth regulator treatment / P. Sanvicente, S. Lazarevitch, A. Blouet & A.Guckert // European Journal of Agronomy. – 1999. – Vol. 11. – P. 45 – 51.
130. Schroeder-Teeter S. Monosomic analysis of Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia*) resistance in *Triticum aestivum* line PI 137739 / S. Schroeder-Teeter, R. S. Zemetra, D. J. Schotzko, C. M. Smith, M. Rafi // Euphytica. – 1994. – Vol. 74, № 1-2. – P. 117 – 120.
131. Seebach Dieter "Direct Degradation of the Biopolymer Poly(*R*)-3-Hydroxybutyric Acid to (*R*)-3-Hydroxybutanoic Acid and Its Methyl Ester" / Seebach Dieter, K. Beck Albert K. Beck, Richard Breitschuh and Kurt Job // Org. Synth. – 1993. – Vol. 71, № 39.
132. Sequeira R. Covariance of adult size and development time in the parasitoid wasp *Aphidius ervi* in relation to the size of its host, *Acyrtosiphon pisum* / R. Sequeira, M. Mackauer // Evol. Ecol. – 1992– Vol. 6. – P. 34 – 44.
133. Souza E. Greenhouse evaluation of red winter wheats for resistance to the Russian wheat aphid (*Diuraphis noxia* Mordvilko) / E. Souza, C. M. Smith, D. J. Schotzko, R. S. Zemetra // Euphytica. – 1991. – Vol. 57, № 3. – P. 221 – 225.

134. Starks K. J. Greenbugs (Homoptera: Aphididae) plant resistance in small grains and sorghum to biotype E / K. J. Starks, R. L. Burton, O. G. Merkle // *J. Econ. Entomol.* – 1983. – Vol. 76, № 4. – P. 877 – 880.
135. Stephanie Kluth & Kruess. Interactions between rust fungus *Puccinia punctiformis* and ectophagous and endophagous insects on creeping thistle / Stephanie Kluth & Kruess Andreas & Tschardtke, Teja // *Journal of Applied Ecology.* – 2001. – Vol. 38. – P. 548 – 556.
136. Tanveer Mohsin "24-Epibrassinolide; an active brassinolide and its role in salt stress tolerance in plants: A review" / Mohsin Tanveer; Babar Shahzad; Anket Sharma; Sajitha Biju; Renu Bhardwaj // *Plant Physiology and Biochemistry.* – 2018. – № 130. – P. 69 – 79.
137. Tolbert N. E. (2-Chloroethyl) trimethylammonium chloride and related compounds as plant growth substances. I. Chemical structure and bioassay / *The Journal of Biological Chemistry.* – 1960. – № 235. – P. 475 – 479.
138. Tyler J. M. Designations for genes in wheat germplasm conferring greenbug resistance / J. M. Tyler, J. A. Webster, O. G. Merkle // *Crop Sci.* – 1987. – Vol. 27, № 3. – P. 526 – 527.
139. Van der Westhuizen β -1, 3-Glucanases in wheat and resistance to the Russian wheat aphid / A. J. Van der Westhuizen, X.-M. Qian, A.-M. Botha // *Physiol. Plantarum.* – 1998. – Vol. 103, № 1. – P. 125 – 131.
140. Visscher S. N. Regulation of grasshopper fecundity, longevity and egg viability by plant growth hormones. / *Experientia* 36. – 1980. – P. 130 – 131.
141. Vogt T. (2010). "Phenylpropanoid Biosynthesis". *Molecular Plant.* – Vol. 3, № 1. – P. 2 – 20.
142. Vuorinen M. & Kangas A. 2002. Ohra. In: *Peltokasvilajikkeet 2002.* Kangas A. and Teräväinen H. (eds.). *Tieto Tuottamaan* 96. ProAgria Maaseutukeskusten liitto. – P. 38 – 43.
143. Wang C. Mapping of resistance gene to the English grain aphid, *Sitobion avenae*, in a Chinese wheat line XN98-10-35 / C.Wang, K.Luo, L.Wang, H.Zhao, G.Zhang // *Mol Breeding.* – 2015. – P. 3–7.

144. Weng Y. Amplified fragment length polymorphism- and simple sequence repeat based molecular tagging and mapping of greenbug resistance gene *Gb3* in wheat / Y. Weng, M.D. Lazar // *Plant Breed.* – 2002. – Vol. 121, № 3. – P. 218–223.

145. Weng Y. Biotypic diversity in greenbug (Hemiptera: Aphididae): microsatellite-based regional divergence and host-adapted differentiation / Y. Weng, A. Perumal, J. D. Burd, J. C. Rudd // *J. Econ. Entomol.* – 2010. – Vol. 103, № 4. – P. 1454 – 1463.

146. Wood E. A. Jr. Biological studies of a new greenbug biotype / E. A. Jr. Wood // *J. Econ. Entomol.* – 1961. – Vol. 54, № 6. – P. 1171 – 1173.

147. Wood E. A. Jr. Resistance of Gaucho triticale to *Schizaphis graminum* / E. A. Jr. Wood, E. E. Sebesta, K. J. Starks // *Environ. Entomol.* – 1974. – Vol. 3, № 4. – P. 720 – 721.

148. Wratten S.D. Reproductive strategy of winged and wingless morphs of the aphids *Sitobion avenae* and *Metapolophium dirhodum* / S.D. Wratten // *Ann. Appl. Bioi.* – 1977. – Vol. 85. – P. 319 – 331.

149. Xu Z.-H. Discovery of English Grain Aphid (Hemiptera: Aphididae) Biotypes in China / Z.-H. Xu, J.-L. Chen, D.-F. Cheng, J.-R. Sun, Y. Liu, F. Francis // *Journal of Economic Entomology.* – 2011. – Vol. 104, № 3. – P. 1080 – 1086.

150. Yang H. Changes in Photosynthesis Could Provide Important Insight into the Interaction between Wheat and Fungal Pathogens / H. Yang, P. Luo // *Int J Mol Sci.* – 2021. – Vol. 16.P. – 8865.

151. Yoshiharu Doi "Nuclear magnetic resonance studies on unusual bacterial copolyesters of 3-hydroxybutyrate and 4-hydroxybutyrate". *Macromolecules* / Doi Yoshiharu; Kunioka Masao; Nakamura Yoshiyuki; Soga Kazuo. – 1988. – Vol. 21, № 9. – P. 2722 – 2727.

152. Yuan Lingyun "Effects of 24-epibrassinolide on nitrogen metabolism in cucumber seedlings under Ca (NO₃)₂ stress". / Yinghui Yuan; Jing Du; Jin Sun; Shirong Guo // *Plant Physiology and Biochemistry.* – 2012. – Vol. 61. – P. 29 – 35.

153. Zhao Hui and Cao. The Role of Plant Growth Regulators in a Plant–Aphid–Parasitoid Tritrophic System / Zhao Hui and Cao, He-He and Pan, Mingzhen and Sun,

Yuan-Xing and T.-X. Liu // Journal of Plant Growth Regulation. – 2017. – Vol. 36, № 4.

154. Züst, Tobias & Agrawal, Anurag /Mechanisms and evolution of plant resistance to aphids // Nature Plants. – 2016.

Состав коллекции яровой тритикале кафедры генетики, селекции и семеноводства

п/п	Наименование	Происхождение	Уровень ploидности
1.	08221	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
2.	08514	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
3.	08574	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
4.	08821	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
5.	08833	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
6.	08844	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
7.	08857	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
8.	08871	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
9.	08880	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
10.	08888	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
11.	09017	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
12.	09020	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
13.	09228	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
14.	09303	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
15.	09304	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
16.	09305	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
17.	09306	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
18.	09308	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
19.	09308	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
20.	093302	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
21.	131/114	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
22.	131/121	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид
23.	131/1621	РФ, РГАУ-МСХА	гексаploид

24.	131/17	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
25.	131/7	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
26.	131/7188	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
27.	172-1-16	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
28.	25АД20	Россия	октоплоид
29.	32-10-6	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
30.	32-16-2	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
31.	32-18-5	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
32.	32-2-4	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
33.	6-35-5	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
34.	8-35-5	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
35.	Арта 116/2	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
36.	Арта 59	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
37.	Белорусский	Белоруссия	гексаплоид
38.	Гребешок	Россия, Владимир	гексаплоид
39.	к-1068	Эфиопия	гексаплоид
40.	к-1185	Мексика	гексаплоид
41.	к-1200	Испания	гексаплоид
42.	к-1220	Испания	гексаплоид
43.	к-1242	США	гексаплоид
44.	к-1433	Эфиопия	гексаплоид
45.	к-1715	Украина	гексаплоид
46.	к-1716	Украина	гексаплоид
47.	к-1752	Белоруссия	гексаплоид
48.	к-1763	Белоруссия	гексаплоид
49.	к-1767	Белоруссия	гексаплоид
50.	к-1922	Украина	гексаплоид

51.	к-3253	Россия	гексаплоид
52.	к-3256	Россия	октоплоид
53.	Кармен	Россия, Владимир	гексаплоид
54.	Л12	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
55.	Л13	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
56.	Л1348	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
57.	Л15	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
58.	Л22	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
59.	Л24	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
60.	Л2412	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
61.	Л2413	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
62.	Л2430	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
63.	Л2471	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
64.	Л26	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
65.	Л8-1	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
66.	Л8112	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
67.	Л8120	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
68.	Л8-3	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
69.	Л 8-4	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
70.	Л8-6	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
71.	Л8645	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
72.	Л8665	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
73.	Л8666	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
74.	Лана	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
75.	Лена 1270	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
76.	Мексика 13	Мексика	гексаплоид
77.	Мексика 24	Мексика	гексаплоид

78.	Мексика 38	Мексика	гексаплоид
79.	Мексика 51	Мексика	гексаплоид
80.	Мексика 55	Мексика	гексаплоид
81.	П13-5-1	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
82.	П13-5-2	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
83.	П13-5-3	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
84.	П13-5-13	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
85.	П2-16-11	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
86.	П2-16-19	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
87.	П2-16-20	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
88.	П2-16-5	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
89.	Памяти Мережко	Россия, Белоруссия	гексаплоид
90.	ПРАГ 418	Россия, Дагестан	гексаплоид
91.	ПРАГ 500	Россия, Дагестан	гексаплоид
92.	ПРАГ 500/1	Россия, Дагестан	гексаплоид
93.	ПРАГ 511	Россия, Дагестан	гексаплоид
94.	ПРАГ 518	Россия, Дагестан	гексаплоид
95.	ПРАГ 551	Россия, Дагестан	гексаплоид
96.	ПРАГ 552	Россия, Дагестан	гексаплоид
97.	ПРАГ 553 (20)	Россия, Дагестан	гексаплоид
98.	ПРАГ 553 (3)	Россия, Дагестан	гексаплоид
99.	ПРАГ 553 (5)	Россия, Дагестан	гексаплоид
100.	ПРАГ 553/1	Россия, Дагестан	гексаплоид
101.	ПРАГ 553/2	Россия, Дагестан	гексаплоид
102.	ПРАГ 554	Россия, Дагестан	гексаплоид
103.	ПРАГ 554/1	Россия, Дагестан	гексаплоид
104.	ПРАГ 554/2	Россия, Дагестан	гексаплоид

105.	ПРАГ 554/81	Россия, Дагестан	гексаплоид
106.	ПРАГ 559 (6)	Россия, Дагестан	гексаплоид
107.	ПРАО-1	Россия, Дагестан	октоплоид
108.	яр. Пшеница Иволга	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
109.	Соловей харьковский	Украина	гексаплоид
110.	Укро	Украина, Россия	гексаплоид
111.	Ульяна	Белоруссия	гексаплоид
112.	Хлебодар украинский	Украина	гексаплоид
113.	Ярило	Россия, Краснодар	гексаплоид
114.	Абасо	Швейцария	гексаплоид
115.	Activo	Швейцария	гексаплоид
116.	AVS 19883	Австралия	гексаплоид
117.	AVS 19885	Австралия	гексаплоид
118.	AVS 20675	Австралия	гексаплоид
119.	AVS 20909	Австралия	гексаплоид
120.	AVS 20979	Австралия	гексаплоид
121.	AVS 90614	Австралия	гексаплоид
122.	C17	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
123.	C78	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
124.	C85	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
125.	C92	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
126.	C95	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
127.	C97	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
128.	C99	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
129.	C169	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
130.	C188	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
131.	C191	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид

132.	C198	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
133.	C224	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
134.	C226	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
135.	C230	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
136.	C231	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
137.	C232	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
138.	C235	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
139.	C236	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
140.	C238	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
141.	C239	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
142.	C242	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
143.	C243	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
144.	C245	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
145.	C246	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
146.	C247	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
147.	C248	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
148.	C250	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
149.	C252	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
150.	C253	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
151.	C254	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
152.	C255	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
153.	C256	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
154.	C257	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
155.	C259	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
156.	C260	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
157.	Dubplet	Польша	гексаплоид
158.	Gabo	Польша	гексаплоид

159.	Grego	Польша	гексаплоид
160.	Legalo	Польша	гексаплоид
161.	PI 422260	Мексика	гексаплоид
162.	PI 428835	Россия	гексаплоид
163.	PI 428904	Россия	гексаплоид
164.	PI 429031	Россия	гексаплоид
165.	PI 429082	Польша	гексаплоид
166.	PI 429151	Швейцария	гексаплоид
167.	PI 429157	Швейцария	гексаплоид
168.	PI 429158	Швейцария	гексаплоид
169.	PI 429159	Швейцария	гексаплоид
170.	PI 429160	Швейцария	гексаплоид
171.	PI 429162	Швейцария	гексаплоид
172.	PI 429251	Россия	гексаплоид
173.	PI 429253	Россия	гексаплоид
174.	PI 495820	Россия	гексаплоид
175.	PI 520445	Россия	гексаплоид
176.	PI 520484	Россия	гексаплоид
177.	PI 559373	Россия	гексаплоид
178.	PI 587279	Россия	гексаплоид
179.	PI 587531	Россия	гексаплоид
180.	PI 587548	Россия	гексаплоид
181.	Popw 9	Польша	гексаплоид
182.	Presto//Tesmo	Польша	гексаплоид
183.	R11-1138	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
184.	R19-1144	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
185.	R20-5-138	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид

186.	R8-2197	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
187.	RIL 202 R7-5	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
188.	RIL 205 R7-2	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
189.	RIL-130 R22-2	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
190.	Rosner 612	США	гексаплоид
191.	S 1724	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
192.	S 17	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
193.	S 1702	Россия	гексаплоид
194.	Sandro	Швейцария	гексаплоид
195.	T 323	Мексика	гексаплоид
196.	T 324	Мексика	гексаплоид
197.	PI 559373	Россия	гексаплоид
198.	T 327	Мексика	гексаплоид
199.	T 328	Мексика	гексаплоид
200.	T 348	Мексика	гексаплоид
201.	V10286	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
202.	V17-150	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
203.	V17-5-49	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
204.	V2-0-140	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
205.	V20-239	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
206.	V8-1-101	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
207.	V8-2-100	РФ, РГАУ-МСХА	гексаплоид
208.	Wanad	Польша	гексаплоид