

ОСОБЕННОСТИ ПОВЕДЕНИЯ ПЕРСИКОВОЙ ТЛИ (*MYZUS PERSICAE* SULZER, 1776) ПРИ ВЫБОРЕ КОРМОВОГО РАСТЕНИЯ В УСЛОВИЯХ ЭКСПЕРИМЕНТА

Н.В. Воронова, Р.Ю. Жук

Белорусский государственный университет, Минск, Беларусь
nvoronova@gmail.ru; romanzhuk95@mail.ru

Введение

В Т-образном лабиринте крылатые расселительницы многоядного вида тлей *Muzus persicae* выбирают потенциальные кормовые растения с различающейся частотой. Данный факт свидетельствует о существовании трофических предпочтений у *M. persicae*, несмотря на то, что этот вид тлей принадлежит к числу истинных полифагов. При выборе кормового растения в Т-образном лабиринте *M. persicae* выбирали растение, известное более высоким содержанием в листьях летучих защитных веществ, в том числе репеллентов, что может свидетельствовать о потенциальной нечувствительности *M. persicae* к защитным веществам растений.

Большинство видов настоящих тлей (Aphidoidea), как известно, относятся к монофагам или олигофагам, то есть способны питаться и размножаться на строго очерченном круге кормовых растений, часто родственных [1]. Степень связи тлей с конкретным растением-хозяином столь высока, что может использоваться как видовой признак, позволяющий идентифицировать даже близкие формы [2, 3]. Искусственная пересадка таких тлей на растение, не входящее в перечень кормовых, приводит к неизбежной гибели насекомых. Как считается, столь жесткая зависимость тлей от растений-хозяев определяется особенностями биохимии сока растений и самих насекомых, характером поверхностных структур и детерминирована эволюционно. Однако в наиболее молодых таксонах тлей (семействе Aphididae) есть виды с совершенно иной трофической стратегией – виды-полифаги. Один из наиболее широко распространенных в наших широтах полифагов, это персиковая тля *Muzus persicae* Sulz.

M. persicae – вид тлей субтропического происхождения. В зоне умеренного климата эти тли сформировали на культурах закрытого грунта множество анголоциклических линий, размножающихся только партеногенетически [3]. Очевидно, что отсутствие двуполого размножения должно привести к падению общего уровня вариабельности популяций и, как следствие, снижению их общей приспособленности. Тем не менее, в списке известных кормовых растений *M. persicae* насчитывается 960 видов растений 50 семейств, в том числе такие известные продуценты веществ с инсектицидными и репеллентными свойствами как мята перечная, табак, полынь горькая, шалфей и многие другие [4]. Оставляя за рамками статьи вопрос о том, какие конкретно свойства обеспечивают *M. persicae* способность питаться на таком широком круге растений с разительно различающейся биохимией, мы поставили целью изучить особенности поведения *M. persicae* при выборе кормового растения, а именно, выяснить, существуют ли трофические предпочтения у истинного полифага, такого как *M. persicae*, а также влияет ли предварительная адаптация линии *M. persicae* к питанию на конкретном растении на выбор кормового растения в последующем.

Следует отметить, что проблема изучения вероятности выбора полифагом кормового растения определенного вида имеет не только теоретический (что несомненно), но и практический интерес. Существуют работы, показывающие, что формирование смешанных посадок, в которых хозяйственно ценные растения комбинируются с растениями «непривлекательными» для фитофагов, значительно снижает повреждаемость ценных культур [5]. По этой причине информация о трофических предпочтениях многоядных видов

может быть использована как подход для разработки рекомендаций по планированию посадочных площадей.

Материалы и методы

В работе использовали 2 сестринские культуры тлей, полученные пересаживанием единичных партеногенетических самок из родительской культуры с *Asparagus aethiopicus* 'Sprengeri' на перец овощной (*Capsicum annuum* L.) и редьку черную (*Raphanus sativus* L. var. *niger*). Дочерние культуры поддерживали в изоляции на новых кормовых растениях в течение 5 мес. при температуре 25–35 °С, 12 часовом световом режиме и влажности 30–45%. После этого в течение месяца проводили поведенческие эксперименты. В экспериментах тлям из каждой дочерней культуры предлагали выбор из двух кормовых растений – собственного и альтернативного (рисунок 1).



Рисунок 1 – Дизайн-схема проведенного эксперимента

Непосредственно эксперимент проводили в Т-образном лабиринте, изготовленном из стекла с диаметром трубки 2,5 см. Лабиринт располагали на горизонтальной поверхности и огораживали светозащитными экранами. Источник света помещали перпендикулярно начальному отсеку и отгораживали от лабиринта рассеивающим экраном (рисунок 2).

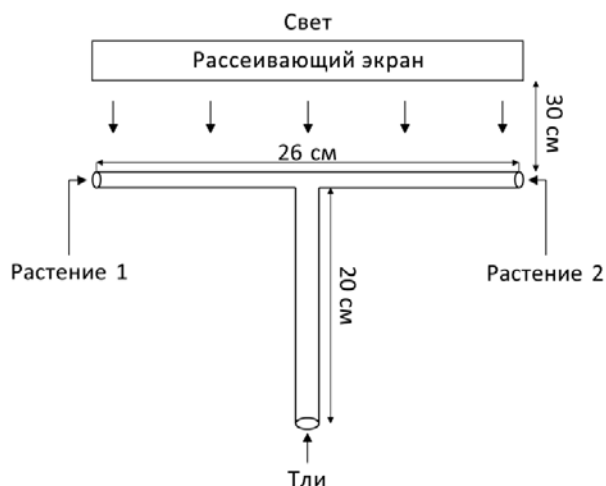


Рисунок 2 – Схема Т-образного лабиринта для тестирования поведения тлей в условиях эксперимента

Листовые пластинки тестируемых растений (двух видов растений в каждом эксперименте) помещали в боковые плечи лабиринта, обернув срезы черенков влажной фильтровальной бумагой для предотвращения увядания.

В экспериментах использовали только крылатых расселительниц, поскольку именно эти морфы обладают необходимым физиологическим потенциалом для радикальной смены

кормового растения [1]. Перед началом тестирования крылатых тлей собирали с культурального кормового растения, помещали в пластиковый бокс, где выдерживали во влажной атмосфере в течение 3-х часов (для стимуляции двигательной активности). В каждом эксперименте 20 крылатых раселительниц из одной культуры помещали в начальный отсек лабиринта и оставляли в покое (без дополнительных внешних стимулов). Насекомые в лабиринте двигались в направлении источника света, после чего, достигнув поперечного отсека, осуществляли дополнительную ориентацию и двигались к одной из листовых пластинок. Спустя 1,5 часа регистрировали количество насекомых на каждой листовой пластинке. Насекомых, не прикрепившихся к листовым пластинкам, в дальнейшем анализе не учитывали. После проведения каждого эксперимента положение листовых пластинок меняли на противоположное, чтобы исключить влияние неучтенных пространственных стимулов. В общей сложности протестировали 264 крылатые самки из обеих культур.

В качестве нулевой гипотезы приняли ситуацию, в соответствии с которой у двух дочерних культур *M. persicae* отсутствовали трофические предпочтения, следовательно, они выбирали каждое из кормовых растений с частотой, близкой к случайному распределению (0,5). Альтернативными гипотезами приняли: (1) существование трофических предпочтений у *M. persicae*, несмотря на то, что этот вид тлей является истинным полифагом, т.е. существование предпочтений, зависящих от растения, и (2) существование трофических предпочтений у *M. persicae*, сформированных в результате поддержания культуры на конкретном кормовом растении, т.е. существование предпочтений, зависящих от линии тлей.

Статистическую обработку результатов провели двумя независимыми методами: методом Манна-Уитни для двух независимых выборок, в котором доля тлей, выбравших конкретное растение в каждом эксперименте, расценивалось как выборка, состав которой не зависел от состава второй выборки; а также методом анализа ROC-кривых для описания моделей с альтернативным исходом. Статистически значимыми считали различия с $p \leq 0,01$.

Результаты и обсуждение

При проведении исследования мы оценивали исход поведенческих экспериментов по бинарной (альтернативной) системе, не принимая в расчет насекомых, не сделавших выбор между двумя потенциальными кормовыми растениями и оставшимися в полости лабиринта до истечения времени эксперимента. Мы исходили из предположения, что в момент достижения перпендикулярного отсека лабиринта насекомое делает «выбор», ориентируясь, прежде всего на ольфакторные стимулы, и «принимает решение» о движении в направлении листовой пластинки кормового растения того или иного вида. В случае, если выбор растения обусловлен только случайными причинами, частота выбора каждой листовой пластинки была бы близка к 50%. В наших экспериментах оказалось, что тли, культивируемые на обоих кормовых растениях, в Т-образном лабиринте значительно чаще выбирали редьку черную, чем перец овощной. Статистическая значимость различий в частоте выбора двух растений составила: для линии тлей, поддерживаемой на редьке черной $p=0,0007$, для линии тлей с перца овощного $p=0,0163$ (рисунок 3).

Как известно из литературы [6], клетки листьев редьки черной содержат значительное количество летучих веществ, в том числе терпенов и их производных, которые входят в число вторичных метаболитов растений, оказывающих токсическое и отпугивающее действие на насекомых.

Учитывая, что механически отделенные листовые пластинки выделяют в окружающую среду значительно больше веществ ароматической природы, чем интактное растение, можно предположить, что *M. persicae* не только не проявляет чувствительности к репеллентам растительного происхождения, но и, возможно, реагирует на какие-то из них как на аттрактанты. Сведения о возможной инверсии действия защитных веществ растений на фитофагов встречаются в литературе [7–9].

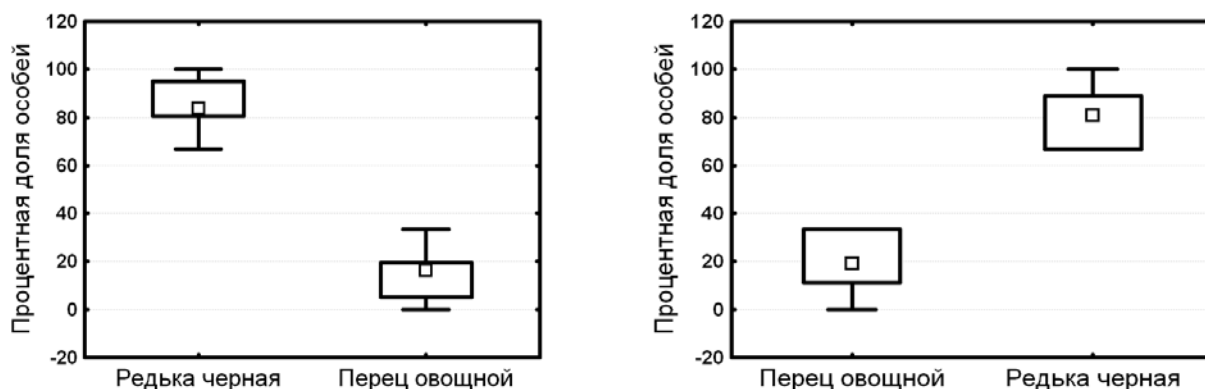


Рисунок 3 – Частота выбора потенциального кормового растения в Т-образном лабиринте тлями *Muzus persicae* двух линий: с редьки черной (слева), с перца овощного (справа)

Исходя из только что высказанного предположения, мы допустили, что для *M. persicae* из обеих линий редька черная является более предпочтительным кормовым растением, и это предпочтение не зависит от того, поддерживалась линия тлей до начала экспериментов на редьке или на ином растении. В соответствии с этой моделью крылатые расселительницы *M. persicae* в Т-образном лабиринте будут всегда выбирать редьку черную, а не альтернативное кормовое растение. Проверку достоверности модели провели с использованием ROC-анализа, а именно методом оценки ROC-кривых. При этом положительным исходом (подтверждающим прогностические свойства модели) считали прикрепление насекомого к листовой пластинке редьки черной, а отрицательным – прикрепление к листу перца овощного. Положение ROC-кривых на графике показало, что и чувствительность и специфичность модели оказались очень высокими, хотя и различающимися: 100% для тлей с редьки черной и 83% для тлей с перца овощного (рисунок 4).

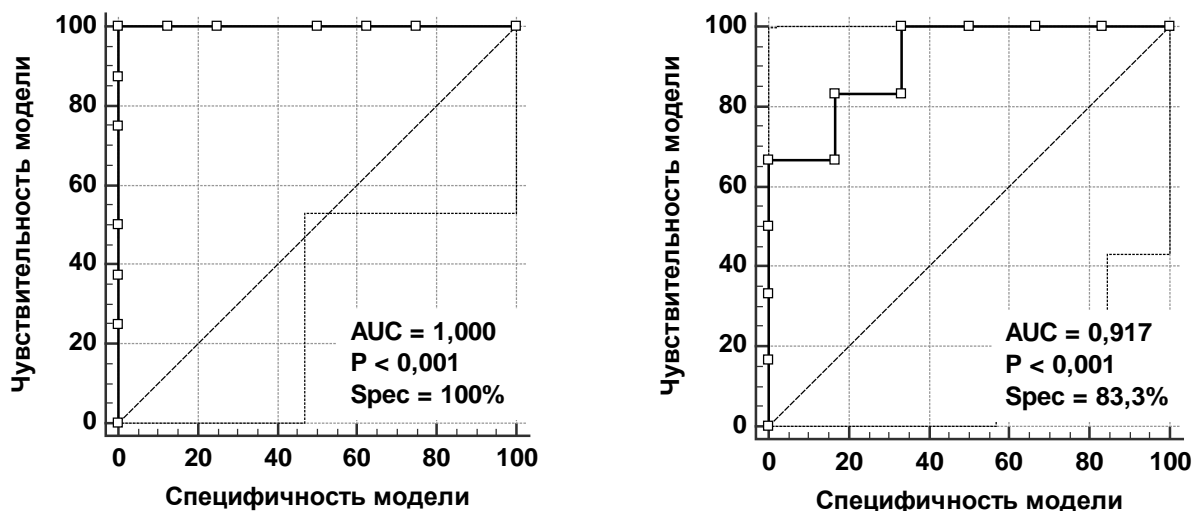


Рисунок 4 – ROC-анализ частоты выбора потенциального кормового растения в Т-образном лабиринте тлями *Muzus persicae* двух линий: с редьки черной (слева), с перца овощного (справа)

Обращает на себя внимание, что площадь под ROC-кривой (AUC) на графике, построенном по результатам тестирования тлей с перца овощного, меньше, чем для результатов тестирования тлей с редьки черной. Это значит, что результаты тестов тлей с перца овощного включали некоторое количество данных, не укладывающихся в

сформулированную модель. Как было сказано выше, обе культуры были получены в результате отсадки единичной партеногенетической самки из родительской культуры, то есть являлись генетически идентичными клонами. Тем не менее, среди тлей, которые предварительно культивировались на перце овощном, доля особей, выбравших в эксперименте «привычное» кормовое растение, была больше, чем среди тлей, культивировавшихся на редьке черной. По полученным данным нельзя сделать уверенный вывод о существовании тенденции к изменению трофических предпочтений в результате адаптации к кормовому растению, однако дополнительные исследования этого вопроса представляют большой интерес.

Выводы

Таким образом, в результате проведенных исследований было установлено, что в Т-образном лабиринте крылатые расселительницы многоядного вида тлей *M. persicae* выбирают потенциальные кормовые растения с различающейся частотой. Данный факт свидетельствует о существовании трофических предпочтений у *M. persicae*, несмотря на то, что этот вид тлей относится к числу истинных полифагов. При выборе кормового растения в Т-образном лабиринте *M. persicae* выбирали растение, известное более высоким содержанием в листьях летучих защитных веществ, в том числе репеллентов, что может свидетельствовать о потенциальной нечувствительности *M. persicae* к защитным веществам растений.

Список литературы

1. Dixon, A.F.G. Aphid ecology / A.F.G. Dixon – UK, 1985. – 157 pp.
2. Heie, O.E. The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. IV / O.E. Heie // Fauna Entomologica Scandinavica. – 1992. – V. 25. – 188 pp.
3. Blackman, R.L. Aphids of the world trees. An identification and information guide / R.L. Blackman, V.F. Eastop. – London: CAB International, 1994. – 1024 pp.
4. Holman, J. Host plant catalog of aphids. Palaearctic region / Holman. – Berlin: Springer Science, 2009. – 1216 pp.
5. Effects of plant phylogenetic diversity on herbivory depend on herbivore specialization / B. Castagneyrol [et al.] // Journal of Applied Ecology. – 2014. – V. 51, Iss. 1. – P. 134–141.
6. The antigerminative activity of twenty-seven monoterpenes / L. De Martino [et al.] // Molecules. – 2010. – V. 15. – P. 6630–6637.
7. Nishida, R. Chemical ecology of insect–plant interactions: ecological significance of plant secondary metabolites / R. Nishida // Bioscience, Biotechnology, and Biochemistry. – 2014. – V. 78, Iss. 1. – P. 1–13.
8. Mechanisms and ecological consequences of plant defence induction and suppression in herbivore communities / M.R. Kant [et al.] // Annals of Botany. – 2015. – V. 115. – P. 1015–1051.
9. Aphid behavior-modifying activity of essential oils from Lamiaceae and Apiaceae / K. Dancewicz // Aphids and other Hemipterous insects. – 2012. – V. 18. – P. 93–100.

HOST PLANT CHOOSING BEHAVIOR OF PEACHAPHID (*MYZUS PERSICAE* SULZER, 1776) IN EXPERIMENTAL CONDITION

N.V. Voronova, R.Y. Zhuk

Belarusian State University, Minsk, Belarus

In the T-maze the winged females of polyphagous aphids *Myzus persicae* choose potential host plants with different frequencies. This fact suggests the existence of trophic preferences in *M. persicae*, despite the fact that this species is the actual polyphagous. When choosing a food plant in a T-maze, *M. persicae* selected plant that is known for the higher content of volatile protective substances, including repellents. This may indicate the potential insensitivity of *M. persicae* to the protective substances of plants.