

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ГЕТЕРОГЕННОСТЬ В КОМПЛЕКСЕ *MACROSIPHUM GEI* KOCH, 1855 (Rhynchota: Homoptera: Aphididae)*

При изучении вида *Macrosiphum gei* установлено, что гравилатовая тля (*M. gei*), обитающая в Беларуси, представляет собой гетерогенную группу, различающуюся как по морфологическим признакам, так и по растениям-хозяевам. Тли, питающиеся на разных растениях из числа заселяемых тлей этого вида, имеют выраженные различия в значениях морфометрических индексов и распадаются на группы, вне которых не способны к перекрестным переходам с одного растения-хозяина на другое. Указанные факты позволяют поставить вопрос о разделении вида *M. gei* минимум на два самостоятельных вида или подвида.

Введение

Критерии видовой принадлежности у представителей ряда таксонов хоботных насекомых (Rhynchota), в частности настоящих тлей (Aphidoidea), до сих пор остаются размытыми [1]. Высокая межклональная изменчивость, партеногенез и широкий спектр эндосимбиотических организмов обеспечивают этим насекомым высокий уровень физиологической и биохимической адаптивности, который, в свою очередь, делает процесс формо- и видообразования в этой группе животных нетипично быстрым для эукариот [2]. Тем не менее, для большинства видов тлей, все из которых относятся к группе фитофагов-вредителей, способных к вспышкам массового размножения и несущих от-

* Работа выполнена при финансовой поддержке гранта БРФФИ Б09МС-036.

ветственность за вирусное засорение агрокультур, спектр растений-хозяев жестко детерминирован сформировавшимися в процессе эволюции морфологическими и биохимическими адаптациями. В связи с этим их способность питаться на том или ином растении-хозяине является основным фактором, определяющим уровень вредоносности вида. Эта особенность, а именно чрезвычайная эволюционная пластичность тлей, которая в то же время строго детерминирована условиями, предоставляемыми растением-хозяином, делает эту группу насекомых интересным объектом для изучения процессов видообразования, в первую очередь с точки зрения трансформации их трофической ниши.

Macrosiphum gei Koch, 1855 широко распространена в Европе (включая Британские острова) и Западной Сибири и занесена в Северную Америку [3; 4]. Голоциклический, однодомный вид. Для Беларуси отмечен на гравилате городском (*Geum urbanum* L.), сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.) и купыре лесном (*Anthriscus sylvestris* L.) [5], где эти энтомофаги образуют неплотные агрегации (до десятка особей) преимущественно на цветоносах, реже – на нижней стороне листовых пластинок. Ежегодно максимум популяционной плотности наблюдается в первой половине лета, когда агрегации *M. gei* отмечаются на гравилатах (*Geum* spp.) и зонтичных (*Apiaceae*). После окончания цветения растений-хозяев она снижается до уровня, когда единичные экземпляры выявляются тщательным осмотром и кошением.

Несмотря на то что в литературе [4] *M. gei* традиционно относят к числу специализированных форм, это противоречит фактам регистрации на широком спектре растений, который включает представителей розоцветных (*Rosaceae*, включая древесные (*Rosa* spp.)), бурачниковых (*Boraginaceae*), норичниковых (*Scrophulariaceae*) и других семейств [6]. Это оставляет неясным, действительно ли мы имеем дело с формами одного вида или видами-двойниками, специализирующихся на разных кормовых растениях. Целью работы было оценить морфологическую и экологическую идентичность тлей, развивающихся на разных растениях-хозяевах для последующего уточнения таксономического статуса исследуемых форм.

Материалы и методы

Сборы *M. gei* были сделаны в 2008 – 2009 гг. со сныти обыкновенной (*A. podagraria*), купыря лесного (*A. sylvestris*), бутеня ароматного (*Ch. aromaticum* L.), гравилатов городского (*G. urbanum*) и алеппского (*Geum aleppicum* Jacq.) (табл. 1), естественно произрастающих в условиях открытого грунта на территории ландшафтного парка Центрального ботанического сада НАН Беларуси (г. Минск) и памятника природы “Дубрава” (Минский р-н), что позволило нивелировать влияние на развитие насекомых факторов среды (климатических и др.). Все перечисленные растения-хозяева на обоих стационарах были физически доступны для перекрестного заселения.

Таблица 1

**Афидологический материал,
использованный в настоящем исследовании**

Растение-хозяин	Место сбора	Номер сбора	Объем сбора, экз.
<i>Geum urbanum</i> L.	Беларусь, Минский р-н, "Дубрава", 2008	12-01-08	6
		12-04-08	2
		12-12-08	7
	г. Минск, Центральный ботанический сад НАНБ, 2008 – 2009	12-14-08	5
		12-01-09	4
<i>Aegopodium podagraria</i> L.	Беларусь, Минский р-н, "Дубрава", 2008	12-05-08	2
		12-06-08	6
		12-15-08	5
	г. Минск, Центральный ботанический сад НАНБ, 2008 – 2009	12-17-08	3
		12-02-09	5
<i>Anthriscus sylvestris</i> L.	Беларусь, Минский р-н, "Дубрава", 2008	12-03-08	3
		12-07-08	4
		12-08-08	6
	г. Минск, Центральный ботанический сад НАНБ, 2008 – 2009	12-09-08	4
		12-16-08	1
12-04-09	2		
<i>Chaerophyllum aromaticum</i> L.	Беларусь, Минский р-н, "Дубрава", 2008	12-10-08	4
		12-11-08	2
		12-13-08	1

Тотальные препараты для микроскопии были изготовлены в заключающей среде Фора-Берлезе. Морфологическое определение проводилось по ключам [3; 4].

Снятие морфометрических данных, список которых приведен в таблице 2, осуществляли по стандартной схеме [7] с использованием интерактивной системы MicroImage (Olympus Optical Co. GmbH).

Статистическая обработка результатов выполнена методами непараметрической статистики и многомерного анализа данных (STATISTICA 6.0).

Биотестирование осуществлялось методом параллельных и перекрестных пересадок. Растения для тестов были отобраны в природе и, после уточнения определения [8], посажены в емкости с почвой. Для предотвращения перекрестного перехода насекомых с растения на растение они были изолированы ламповыми стеклами с сохранением нормальной вентиляции. Для тестирования отбирались крылатые партеногенетические самки, представляющие собой потомство бескрылых партеногенетических самок, культивируемых на исходных кормовых растениях, поскольку было сочтено, что пересадка именно крылатых особей будет более оправдана с точки зрения эколого-физиологического подхода. Для повышения достовер-

ности получаемого результата все пересадки (параллельные и перекрестные) проводились в четырехкратной повторности.

Таблица 2

**Морфометрические параметры,
используемые в настоящем исследовании**

Морфологические характеристики	Используемые обозначения
Размерные	
Длина тела (включая хвостик)	body
Длина антенны	ant
Длина III-го сегмента антенны	antIII
Длина IV-го сегмента антенны	antIV
Длина V-го сегмента антенны	antV
Длина основания VI-го сегмента антенны	blantVI
Длина шпика	prt
Длина трубочки	siph
Длина апикального сегмента рострума	urs
Длина II-го членика задней лапки	tarsII
Длина хвостика	cauda
Длина участка III-го сегмента антенны, несущего ринарии	rhlantIII
Количественные	
Количество ринарий на III-м сегменте антенны	rhantIII

Для биологического тестирования было выбрано 12 видов растений, широко распространенных на территории Беларуси. Из них 8 ранее указывались другими исследователями как кормовые для *M. gei*: купырь лесной [9], сныть обыкновенная [6], гравилат городской [10], льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris* Mill.) [11], медуница лекарственная (*Pulmonaria officinalis* L.) [12], торилис японский (*Torilis japonica* Houtt.) [13], валериана лекарственная (*Valeriana officinalis* L.) [14], клевер луговой (*Trifolium pratense* L.) [11]. Еще 4 вида растений не входят в число используемых *M. gei*, однако известны как растения-хозяева для близкого и морфологически трудно дифференцируемого вида тлей – *Macrosiphum stellariae* (Theobald, 1913) [4]. В частности, это пастушья сумка (*Capsella bursa-pastoris* L.) [15], гвоздика-травянка (*Dianthus deltoides* L.) [15], звездчатка дубравная (*Stellaria holostea* L.) [16] и крестовник липкий (*Senecio viscosus* L.) [17]. *M. stellariae* ранее не регистрировался на территории Беларуси. Однако, учитывая, что два этих вида тлей не только являются морфологически трудно различимыми, но имеют перекрывающийся ареал, а также ряд общих кормовых растений (в частности, купырь лесной и сныть обыкновенная известны как растения-хозяева для обоих видов [6]), в группу растений, отобранных для биологического тестирования, были включены вышеупомянутые 4 вида растений из перечня заселяемых *M. stellariae*, но не *M. gei*.

Результаты и обсуждение

Морфология

По используемым ключам [3; 4] все исследуемые экземпляры уверенно идентифицировались как *M. gei*. Морфометрические данные, полученные для бескрылых и крылатых партеногенетических самок без учета растения, на котором насекомые развивались, представлены в таблице 3. Для сравнения использованы соответствующие данные для *M. gei* из монографии О.Е. Нейе [4].

Таблица 3

Морфометрические данные *Macrosiphum gei*.
Минимум-максимум (среднее). Используемые обозначения – табл. 2

Морфологические характеристики	Бескрылые партеногенетические самки (n=9)		Крылатые партеногенетические самки (n=63)	
	Данные настоящего исследования	Данные других исследователей (О. Нейе, 1992)	Данные настоящего исследования	Данные других исследователей (О. Нейе, 1992)
body, μm	3143–3611 (3522)	2500–5400	2700–4250 (3529)	–
ant, μm	3002–4976 (4246)	–	4560–6620 (5904)	–
ant / body	1,205–1,448 (1,338)	1,1–1,5	1,201–2,454 (1,721)	1,3
antIII, μm	781–1204 (1054)	–	1009–1352 (1178)	–
antIV, μm	641–1066 (888)	–	862–1166 (1015)	–
antV, μm	684–977 (830)	–	843–1107 (966)	–
blantVI, μm	208–279 (249)	–	235–362 (280)	–
prt, μm	1239–1490 (1407)	–	1275–1863 (1625)	–
prt / blantVI	5,309–5,943 (5,584)	4,5–6,0	5,067–6,880 (5,995)	–
prt / antIII	1,208–1,586 (1,352)	1,0–1,3	1,140–1,666 (1,354)	–
blantVI / antIII	0,209–0,267 (0,239)	0,20–0,28	0,745–1,097 (0,821)	–
siph, μm	739–1117 (969)	–	901–1264 (1120)	–
siph / body	0,235–0,318 (0,280)	0,25–0,36	0,284–0,395 (0,327)	–
urs, μm	148–172 (159)	–	147–186 (164)	–
urs / blantVI	0,582–0,727 (0,641)	0,6–0,9	0,454–0,692 (0,595)	–
tarsII, μm	105–160 (137)	–	117–186 (149)	–
urs / tarsII	1,032–1,435 (1,175)	1,0–1,1	0,882–1,385 (1,103)	–
cauda, μm	285–628 (470)	–	392–637 (538)	–
siph / cauda	1,778–2,590 (2,114)	1,7–2,1	1,846–2,650 (2,136)	–
rhlantIII, μm	234–365 (305)	–	441–735 (585)	–
rhlantIII / antIII	0,268–0,309 (0,294)	–	0,402–0,603 (0,492)	–
rhantIII (n)	3–10 (5)	1–10	11–20 (16)	8–26
rhantIII / antIII	0,003–0,008 (0,005)	–	0,008–0,017 (0,013)	–

При группировке данных в соответствии с растением-хозяином было обнаружено, что по ряду морфометрических параметров между насекомыми, коллектированными с разных хозяев, выявляются статистически достоверные различия. В частности, при анализе морфометрических индексов для крылатых партеногенетических самок всех четырех выборок (с *G. urbanum*, с *A. podagraria*, с *A. sylvestris* и с *Ch. aromaticum*) с использованием теста Краскела-Уоллиса и медианного теста было показано, что по соотношению длины антенн к длине тела (ant / body) насекомые с *A. podagraria* существенно превосходят всех остальных. Наиболее значительным является различие по этому показателю с насекомыми, коллектированными с *A. sylvestris* (рис. 1).

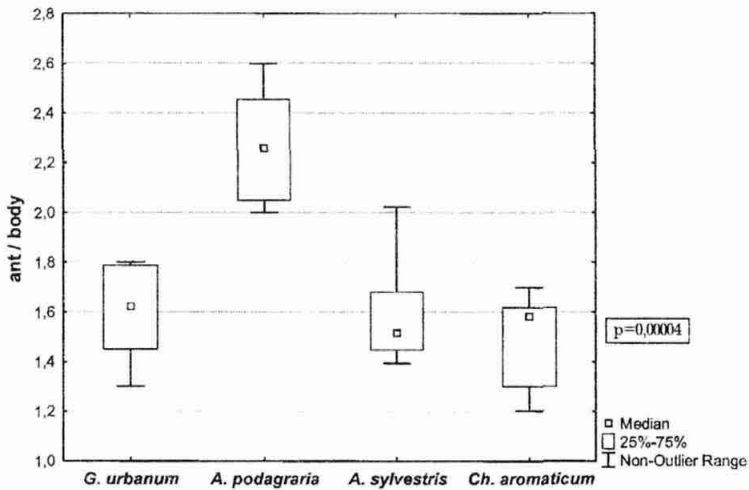


Рис. 1. Соотношение длины антенн к длине тела (ant / body) для крылатых партеногенетических самок *Macrosiphum gei* с разных растений-хозяев

Также статистически значимыми (рис. 2) являются различия по соотношению длины несущего ринарии проксимального участка третьего сегмента антенн к его общей длине ($\text{rhlantIII} / \text{antIII}$). А именно, было показано, что у насекомых с *Ch. aromaticum* оно значимо больше, чем у коллектированных с других кормовых растений.

Критерий Краскела-Уоллиса позволяет выявить различия в значениях медиан всех четырех анализируемых выборок. Но, поскольку существовала вероятность, что не все группы тлей окажутся морфологически обособленными в степени, достаточной для выявления морфометрических различий, был проведен ряд попарных сравнений морфометрических характеристик крылатых самок *M. gei* с использованием U теста Манна-Уитни. Так, по длине хвостика насекомые статистически значимо ($p < 0,001$) различались только в выборках с *G. urbanum* и *A. sylvestris*, *G. urbanum* и *Ch. aromaticum*, в то

время как по общей длине тела самые значительные различия наблюдались между группами с *A. podagraria* и *G. urbanum*, которые не показали существенных различий по предыдущему параметру.

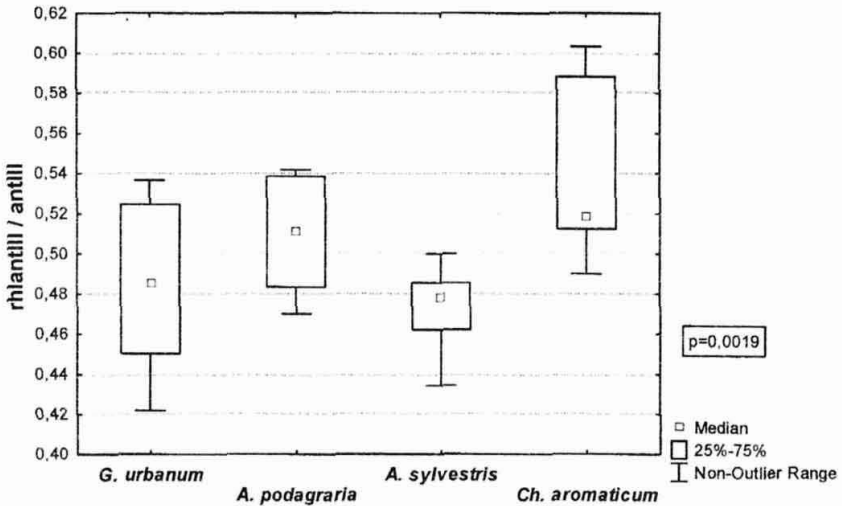


Рис. 2. Соотношение длины несущего ринарии проксимального участка III сегмента антенны к общей длине III сегмента антенн ($rhlantIII / antIII$) для крылатых партеногенетических самок *Macrosiphum gei* с разных растений-хозяев

По длине трубочек тли статистически значимо ($p < 0,0001$, U тест Манна-Уитни) различались в выборках с *A. podagraria* и *G. urbanum*, *G. urbanum* и *Ch. aromaticum*, *A. podagraria* и *Ch. aromaticum*, причем наиболее длинными трубочками обладали экземпляры, коллектированные с *G. urbanum* (1185 ± 37 мкм), а наиболее короткими — с *Ch. aromaticum* (1040 ± 86 мкм).

При изучении морфологии антенн крылатых партеногенетических самок из разных выборок было обнаружено, что наибольшая длина антенн у насекомых, коллектированных с *A. podagraria* (5070 ± 130), обеспечивается преимущественно за счет большей длины их V-го и основания VI-го сегментов. Аналогично тому, как обуславливается меньшая длина антенн у насекомых с *A. sylvestris* (4641 ± 159). Однако у насекомых с *Ch. aromaticum*, обладающих наименьшей длиной антенны среди изученных выборок (4250 ± 184), изменение ее длины обеспечивается иначе — за счет более коротких III-го и шпика VI-го сегментов.

Антенны тлей, развивающихся на бутене ароматном, обнаруживают и другую особенность. А именно, количество ринарий на III-м сегменте у экземпляров с *Ch. aromaticum* значимо выше, чем у всех остальных ($17,125 \pm 1,8$), причем наиболее существенна эта разница с особями, коллектированными с *A. sylvestris* ($14,364 \pm 2,1$).

Для оценки общего морфологического сходства между насекомыми, коллектированными с разных растений-хозяев, был проведен кластерный анализ всего массива морфометрических данных (исключая относительные показатели). В качестве внешней группы был принят не близкородственный вид тлей *Brachycaudus divaricatae* Shaposhnikov, 1956, с использованием морфометрических характеристик крылатых партеногенетических самок, приведенных Р.П. Ракаускасом [7].

Результаты кластерного анализа позволяют заключить, что насекомые, коллектированные с *A. podagraria*, наиболее значительно отличаются по морфометрическим показателям от насекомых всех других выборок.

Экология

По результатам проведенных параллельных пересадок мы обнаружили, что *M. gei*, развивающиеся на любом из трех растений (табл. 4), не способны питаться на большинстве растений, которые в литературе указывались как растения-хозяева. Успешная репродукция наблюдалась еще реже.

Таблица 4

Результаты параллельных пересадок
крылатых партеногенетических самок *Macrosiphum gei*
с разных растений-хозяев

Исходное растение-хозяин	Тестовое растение											
	<i>A. sylvestris</i>	<i>T. pratense</i>	<i>A. podagraria</i>	<i>G. urbanum</i>	<i>L. vulgaris</i>	<i>P. officinalis</i>	<i>T. japonica</i>	<i>V. officinalis</i>	<i>C. bursa-pastoris</i>	<i>D. deltoidea</i>	<i>S. holostea</i>	<i>S. viscosus</i>
<i>G. urbanum</i>	+	~	~	+	~	+	~	+	~	+	+	~
<i>A. podagraria</i>	x	~	+	~	~	x	+	x	~	x	+	~
<i>A. sylvestris</i>	+	~	~	+	~	+	~	~	~	~	x	~

+ – зафиксировано питание и размножение насекомых; + – зафиксировано питание, но не размножение; ~ – не зафиксировано ни питания, ни размножения насекомых; x – пересаживание не производилось

Перекрестные пересадки производились по схемам:

Geum urbanum ↔ *Anthriscus sylvestris*,

Geum urbanum ↔ *Aegopodium podagraria*.

В первом случае все единичные пересадки имели результатом формирование устойчивых агрегаций активно питающихся и размножающихся тлей. Во втором ни в одной из повторностей не было зафиксировано размножение пересаженных особей. То есть тли с *G. urbanum* и *A. sylvestris* обнаруживают почти полностью совпадаю-

ций спектр приемлемых кормовых растений из числа отобранных для биологического тестирования (исключая возможность питаться на *P. officinalis* и *D. deltoides*). В то же время тли с *A. podagraria* не только не способны питаться на *G. urbanum*, но и обнаруживают другую особенность – способность размножаться и формировать агрегации на *T. japonica*, что не демонстрировали ни тли с *G. urbanum*, ни с *A. sylvestris*. Все это хорошо коррелируется с данными, полученными при анализе морфометрических параметров. А именно, с данными о том, что среди тлей, коллектированных нами с двух пробных площадок и идентифицируемых по ключам как *M. gei*, особи, развивающиеся на *A. podagraria*, по ряду морфологических параметров представляют собой обособленную группу. По данным морфометрии, можно заключить, что тли с *Ch. aromaticum* также имеют ряд выраженных отличий, однако по причине затруднений с культивированием исходного растения в лабораторных условиях эти данные не были подтверждены тестированием.

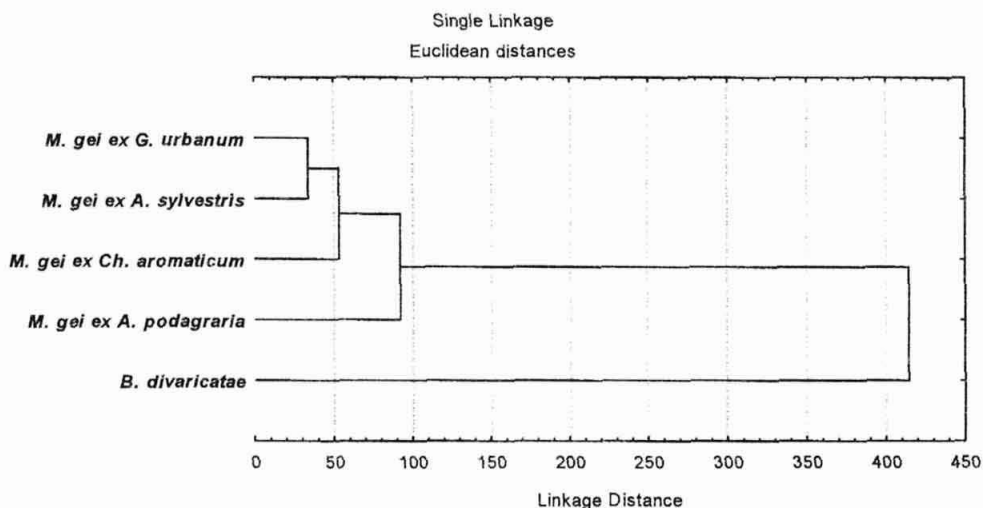


Рис. 3. Дендрограмма морфологического сходства между крылатыми партеногенетическими самками *Macrosiphum gei* с разных растений-хозяев

Также результаты биотестирования не выявили случаев успешной пересадки тлей на растения, характерные для *M. stellariae*, что дает нам уверенность, что особи указанного вида не были ошибочно вовлечены в данные исследования.

Описанные различия в морфологии и экологии изучаемых форм тлей могут иметь два возможных варианта объяснения: 1) мы имеем дело минимум с двумя разными видами (подвидами) тлей, размножающимися на *G. urbanum* + *A. sylvestris* и *A. podagraria* соответственно; 2) внутривидовая дифференциация *M. gei* по кормовым растениям достигла уровня экологических рас, когда взаимные пере-

ходы с одного кормового растения на другое невозможны или затруднены.

Заклучение

Суммируя результаты анализа морфометрических данных и биотестирования, можно заключить, что *M. gei* в условиях Беларуси представляет собой не гомогенный монотипический вид, а морфологически и экологически гетерогенное образование, различия между группировками внутри которого достигли уровня, позволяющего поставить вопрос о его разделении минимум на два вида или подвида, для одного из которых характерно развитие на гравилате городском и купюре лесном, для другого – на сныти обыкновенной и торилисе японском. Дифференциация этих насекомых как таксономических единиц возможна по способности питаться на *T. japonica*, который, в данном случае, мог бы служить тестовым растением, а также по морфометрическому индексу – соотношению длины тела к длине антенны.

ЛИТЕРАТУРА

1. **Rakauskas, R.** What is the (aphid) species? / R. Rakauskas // Aphids in natural and managed ecosystems. Leon (Spain), Universidad de Leon. – 1998. – P. 451-455.
2. **Стекольщикова, А.В.** Комплекс тлей, близких к *Dysaphis daevecta* (Walker) (Homoptera, Aphididae). III. Возможные пути формирования комплекса / А.В. Стекольщикова, А.Л. Лобанов // Энтомологическое обозрение. – 2004. – Т. LXXXIII, – Вып. 4. – С. 850-866.
3. **Blakman, R.L.** Aphids of the world trees. An identification and information guide / R.L. Blakman, V.F. Eastop // London: CAB International, 1994. – 1024 pp.
4. **Heie, O.E.** The Aphidoidea (Hemiptera) of Fennoscandia and Denmark. IV / O.E. Heie // Fauna Entomologica Scandinavica. – 1992. – Vol. 25. – 188 pp.
5. **Лещинская, Н.В.** Гербофильные тли – вредители лекарственных растений в условиях Беларуси / Н.В. Лещинская // Защита растений. Сборник научных трудов. – 2008. – Вып. 32. – С. 293-304.
6. **Holman, J.** Host plant catalog of Aphids. Palaearctic Region / J. Holman // Berlin e.a.: Springer Science, 2009. – 1216 pp.
7. **Rakauskas, R.** *Brachycaudus divaricatae* Shaposhnikov, 1956 in Europe: biology, morphology and distribution, with comments on its taxonomic position (Hemiptera, Sternorrhyncha: Aphididae) / R. Rakauskas, J. Turcinaviciene // Mitt. Mus. Nat. kd. Berl., Zool. Reihe. – 2006. – Vol. 82. – P. 248-260.
8. **Определитель высших растений Беларуси** / под ред. В.И. Парфенова. – Минск: Дизайн ПРО, 1999. – 472 с.
9. **Börner, C.** Die Blattläuse des Nordostalpengebietes und seines Vorlandes / C. Börner, H. Franz // Österr. Zool. Z. (Wien). – 1956. – Bd. 6. – S. 297-411.
10. **Nieto, N.J.M.** Les pucerons de Belgique (Hemiptera: Aphididae) / N.J.M. Nieto, G. Latteur, D.M.P. Mier, J. Tahon, N.D. Perez, J. Nicolas // Parasitica. – 1999. – Vol. 55. – P. 5-38.

11. **Wood-Baker, C.S.** Aphids of Kent / C.S. Wood-Baker // Trans. Kent Field Club. – 1980. – Vol. 8. – P. 1-88.
12. **Holman, J.** Aphids (Homoptera, Aphidoidea) and their host-plants in the botanical garden of Charles University in Prague / J. Holman // Acta Univ. Carol. Biol. – 1991. – Vol. 35. – P. 19-55.
13. **Heie, O.E.** A list of Danish aphids. 2 / O.E. Heie // Entomol. Medd. – 1961. – Vol. 31. – P. 77-96.
14. **Holman, J.** Übersicht der Blattläuse (Homoptera, Aphidoidea) der Rumänischen Sozialistischen Republik / J. Holman, A. Pintera // Studie ČSAV (Prague). – 1981. – Bd. 15. – S. 1-125.
15. **Möller, F.W.** *Macrosiphum stellariae* (Theobald) – eine bisher nicht von der Grünstreifigen Kartoffelblattlaus *Macrosiphum euphorbiae* (Thomas) abgegrenzte Art (Hom., Aphididae) / F.W. Möller // Dtsch. Entomol. Z. – 1971. – Bd. 18. – S. 207-215.
16. **Holman, J.** Some unrecorded middle European aphids / J. Holman. // Acta Faun. Ent. Mus. Nat. Prague. – 1965. – Vol. 11. – P. 277-284.
17. **Рупайс, А.А.** Тли Латвии / А.А. Рупайс // Рига: Зинатне, 1989. – 331 с.

Поступила в редакцию 04.01.2010 г.