

*Часопіс уключаны ў Пералік навуковых выданняў
Рэспублікі Беларусь для апублікавання вынікаў
дысертацыйных даследаванняў*

Веснік

**Гродзенскага дзяржаўнага
ўніверсітэта імя Янкі Купалы**

1 (112), 2011

**Эканоміка
Сацыялогія
Біялогія**

серыя 5

адрас вэб-сайта: <http://vesnik.grsu.by>

Н.В. Воронова, С.В. Буга

ПРИМЕР АДАПТАЦИОННОГО ПОЛИМОРФИЗМА У ТЛЕЙ, ПРИНАДЛЕЖАЩИХ К КОМПЛЕКСУ *MACROSIPHUM ROSAE* / *KNAUTIAE* / *SILVATICUM* (RHYNCHOTA: HOMOPTERA: ARHIDIDAE)

В настоящий момент общепринято мнение о существовании в Европе трех морфологически сходных видов тлей, развивающихся на короставнике полевым: *M. rosae*, *M. silvaticum* и *M. knautiae*, дифференцирующихся по морфометрическому индексу $urs/tarsII$. Однако показано, что морфометрический индекс $urs/tarsII$ обладает существенной меж- и внутриклубальной вариабельностью, а также подвержен модификации в условиях адаптации. Указанный факт делает невозможным применение морфометрического индекса $urs/tarsII$ для дифференциации форм внутри комплекса *Macrosiphum rosae/silvaticum/knautiae*, что приводит к необходимости идентифицировать тлей рода *Macrosiphum* с короставника полевого и ворсянки лесной как *Macrosiphum rosae sensu latum*.

Ключевые слова: *Macrosiphum knautiae*, тли, морфометрический индекс $urs/tarsII$, морфологические адаптации.

Введение. В Европе на короставниках (*Knautia* L.) развивается 3 голоциклических вида тлей рода *Macrosiphum* Pass.: *Macrosiphum knautiae* Holman, 1972, *Macrosiphum silvaticum* Meier, 1985 и *Macrosiphum rosae* (Linnaeus, 1759) [1]. Двудомный *M. rosae* мигрирует с шиповников и роз (*Rosa* L.) на различные валериановые (*Valerianaceae*), кипрейные (*Onagraceae*) и ворсянковые (*Dipsacaceae*), включая короставники. Остальные однодомны.

В 2003 г. Р. Ракаускас [2] на основе анализа данных морфометрии для выборок *Macrosiphum* с

Воронова Нина Владимировна, ассистент каф. зоологии БГУ (Минск).

Адрес для корреспонденции: e-mail: voronoff@list.ru.

Буга Сергей Владимирович, д-р. биол. наук, проф., зав. каф. зоологии БГУ (Минск).

Адрес для корреспонденции: e-mail: voronoff@list.ru.

Knautia из разных регионов Европы предложил рассматривать *M. silvaticum* в качестве младшего синонима *M. knautiae*, однако данная точка зрения не получила полной поддержки, и в последних обобщающих работах данные виды рассматриваются самостоятельно, тем самым проблема уточнения их таксономического статуса продолжает оставаться актуальной [3; 4; 5].

В. Маер в статье с первоописанием *M. silvaticum* [6] констатировал, что этот вид уверенно отличается от *M. knautiae* по соотношению длины IV (последнего) членика (сегмента) хоботка к длине II членика задней лапки ($urs/tarsII$) бескрылых живородящих самок. В частности, значения индекса в диапазоне 0,9–1,17 характерны для *M. rosae*, 1,19–1,39 – для *M. silvaticum*, 1,40–1,79 – для *M. knautiae*. В настоящее время это единственный критерий для морфологической дифференциации экземпляров *Macrosiphum*, коллектируемых с короставников.

Наши исследования, направленные на выяснение структуры населения тлей рода *Macrosiphum* на короставнике полевым, проведенные в Беларуси в период с 2002 по 2009 гг., показали, что среди тлей, развивающихся на *K. arvensis*, встречаются представители всех трех форм, составляющих комплекс *Macrosiphum rosae/silvaticum/knautiae* [7], нередко образуя смешанные колонии. Принято считать, что такие морфологические признаки, как длина IV членика хоботка и длина II членика задней лапки, у тлей жестко детерминированы, поскольку связаны с приспособлением фитофага к растению-хозяину и, в связи с этим, имеют высокое адаптивное значение [8]. Соответственно разные значения этих признаков и, в особенности, их соотношения у насекомых, развивающихся на одном растении-хозяине, могут служить диагностическим критерием для дифференциации форм видового ранга. Однако тот факт, что значения указанного признака (соотношения $urs/tarsII$) у белорусских форм не образуют хиатусов, а представляют собой единый размерный ряд во всем диапазоне значений, характерных для *Macrosiphum rosae/silvaticum/knautiae*, лег в основу представления о необходимости изучить природу указанной гетерогенности по данному признаку, а также степень изменчивости этого показателя у форм комплекса, что и стало целью настоящего исследования.

Материалы и методы. В основу статьи положены результаты трех независимых серий экспериментов по культивированию тлей *Macrosiphum rosae/silvaticum/knautiae* в лабораторных условиях на различных кормовых растениях, осуществленных в 2008–2010 гг. Тлей коллектировали в окрестностях д. Прилуки Минского р-на с *K. arvensis* и *Dipsacus fullonum*. Морфологическое определение провели с использованием определительных таблиц [2].

В условиях лаборатории тлей культивировали на привычных кормовых растениях. Для пересадки на иное кормовое растение отбирали взрослых бескрылых партеногенетических самок, осуществляли их перенос и в дальнейшем содержали под энтомологическими изоляторами для обеспечения «чистоты» получаемых линий. После формирования на новом кормовом растении устойчивой колонии, представляющей собой потомков разных поколений одной материнской особи, произвели забор имаго для морфометрического анализа.

Для получения культуры «второго года» тлей, предварительно идентифицированных как *M. knautia*, содержали на *K. arvensis* вплоть до завершения цикла (яйцекладки). Основательницы, развившиеся из перезимовавших яиц, сформировали многочисленную колонию, из которой отбирали особей для морфометрического анализа.

Получение клонов осуществили от единичных партеногенетических самок, которых культивировали в чашках Петри на фрагментах побегов кормового растения (*K. arvensis*) до отраждения материнской особью 8–10 личинок. По достижении потомками первого поколения имагинальной стадии, их отобрали для морфометрического анализа.

Снятие морфометрических данных производили как с тотальных, так и с фрагментных препаратов для микроскопии. Препараты изготовили в заключающей жидкости Фора–Берлезе. Для расчета морфометрического индекса $urs/tarsII$ произвели измерение с использованием окуляра-микрометра длин IV сегмента хоботка и II членика задних лапок. Статистическую обработку результатов выполнили методами непараметрической статистики.

Результаты и их обсуждение. Для выяснения того, насколько жестко детерминировано соотношение длин IV сегмента хоботка и II членика задней лапки принадлежностью тлей к опреде-

ленной форме комплекса *Macrosiphum rosae/silvaticum/knautiae* или их растением-хозяином, тлей, коллектированных с *D. fullonum* и идентифицируемых по морфометрическому индексу $urs/tarsII$ как *M. rosae*, культивировали в лабораторных условиях на том же кормовом растении в течение месяца. По истечении указанного срока, произвели забор экземпляров для морфометрического анализа и установили, что существует гетерогенность по указанному признаку в исследуемой выборке. А именно, 67 % исследованных особей ($n=15$) по диагностическому индексу $urs/tarsII$ должны быть по-прежнему отнесены к *M. rosae* со значением индекса 1,04–1,15, остальные ($n=7$), со значением индекса 1,19–1,22, – к *M. silvaticum* (рисунок 1а).

После пересадки части партеногенетических самок ($n=5$) на вегетирующие растения *K. arvensis* и культивирования потомков мигрантов в новых условиях в течение месяца также произвели отбор имаго для определения значений $urs/tarsII$. Оказалось, что в потомстве разных поколений самок, определяемых по морфометрическому индексу $urs/tarsII$ как *M. rosae*, 13,5 % особей ($n=5$) по-прежнему должны быть отнесены к *M. rosae* со значениями индекса 0,9–1,16, 29,7 % ($n=11$) – к

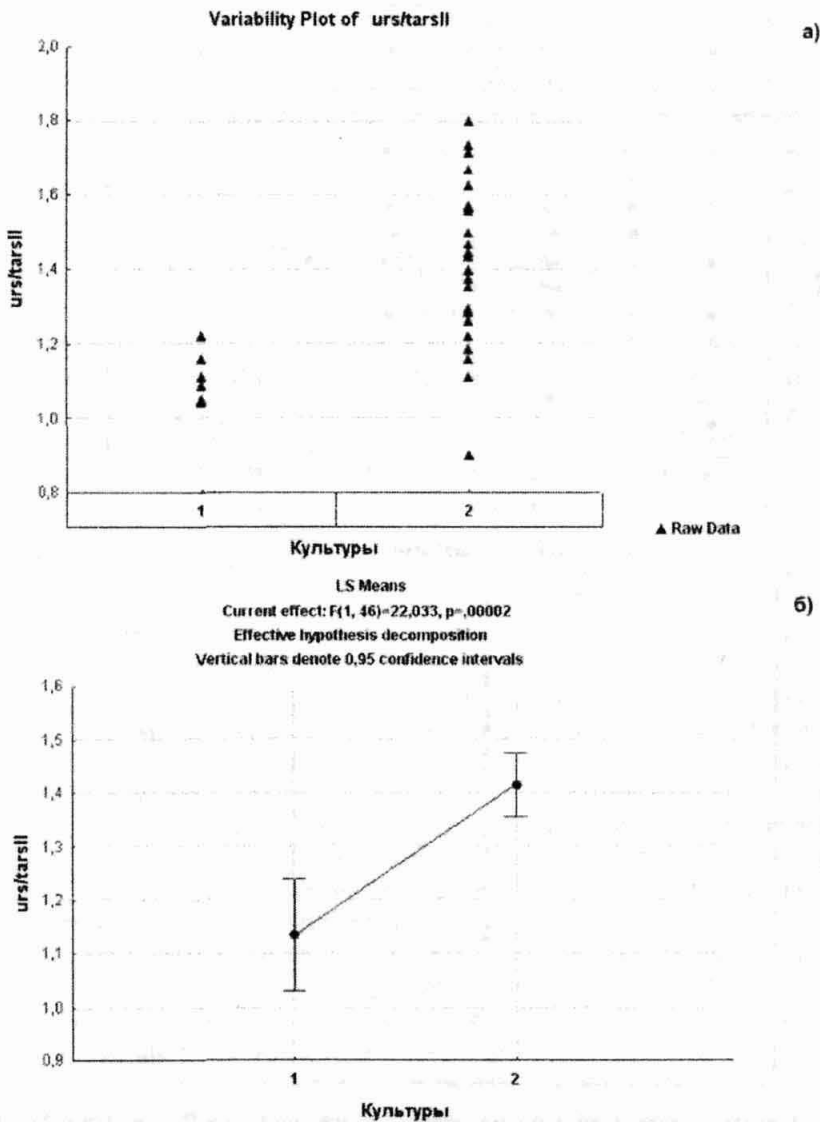


Рисунок 1 – Изменение морфометрического индекса $urs/tarsII$ бескрылых партеногенетических самок *Macrosiphum* с ворсянки лесной (*Dipsacus fullonum* L.) в результате смены растения-хозяина

M. silvaticum со значениями 1,18–1,37, остальные – к виду *M. knautiae* (n=21) со значениями $urs/tarsII$, равными 1,40–1,80 (рисунок 1а).

Для проверки гипотезы о существовании различий между материнской культурой с *D. fullonum* и дочерней – с *K. arvensis* использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA). Результаты сравнения показали, что по морфометрическому индексу $urs/tarsII$ тли в разных культурах различаются с высокой степенью статистической значимости (рисунок 1б).

Как было сказано выше, признаки, определяющие приспособленность паразита к условиям, предоставляемым растением-хозяином, должны быть генетически детерминированы. Указанная детерминация обуславливает распределение фитофагов по трофическим нишам, затрудняя переход с одного кормового растения на иные трофические ресурсы. К подобным признакам в первую очередь должны быть отнесены строение II членика задней лапки и IV сегмента хоботка, поскольку эти структуры участвуют в закреплении паразита на поверхности кормового растения и его питания. При переходе

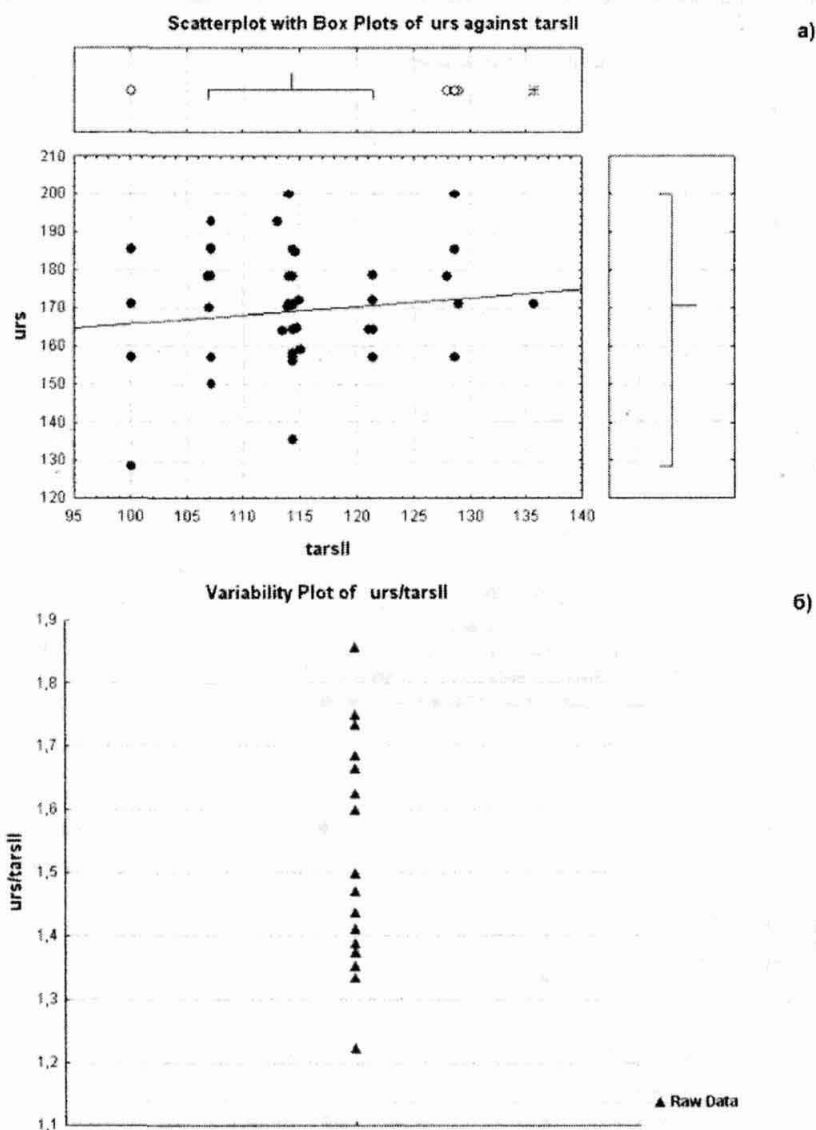


Рисунок 2 – Диаграмма рассеивания индивидуальных значений длин IV членика хоботка и II членика задней лапки (а) и диаграмма вариации морфометрического индекса $urs/tarsII$ (б) бескрылых партеногенетических самок *Macrosiphum* с короставника полевого (*Knautia arvensis* (L.) Coult.)

на иное растение-хозяин именно эти признаки должны изменяться и стабилизироваться на новом, более адаптивном уровне [8]. Учитывая общую эволюционную пластичность тлей и способность разных видов приобретать морфологическое сходство при адаптации к одному растению-хозяину, что было не раз показано в классических экспериментах Г.Х. Шапошникова [9], можно предположить, что тли комплекса *Macrosiphum rosae/silvaticum/knautiae* демонстрируют адаптивную вариабельность соотношения длин II членика задней лапки и IV сегмента хоботка при миграции с одного растения на другое. Подобное заключение делает невозможным безальтернативное применение морфометрического индекса $urs/tarsII$ для дифференциации форм внутри комплекса, как это принято в настоящее время. Тем не менее, указанная вариабельность с разбросом значений, охватывающим диапазоны, характерные для всех трех форм, входящих в комплекс, наблюдалась в нашем эксперименте.

Пересадки тлей, коллектированных с *D. fullonum* на *K. arvensis*, показали, что значения морфометрического индекса $urs/tarsII$ с 1,04 до 1,85 входят в норму реакции указанного признака исследуемой формы. Диапазон этой нормы реакции оказался шире, чем можно было ожидать, однако вполне соответствует представлению об адаптивной важности этого признака для тлей. Однако описанное явление – формирование у тлей *M. rosae* признаков, свойственных *M. knautia*, может представлять собой лишь пример образования фенотипических копий, характерных к тому же только для форм, схожих с *M. rosae*. В связи с существованием подобной возможности было предложено оценить общую стабильность указанного признака у тлей исследуемых форм, используя в качестве опытной группы культуру *M. knautia* «второго года», то есть минипопуляцию тлей, изолированно развивавшихся на *K. arvensis* в течение двух лет.

В течение всего второго вегетативного сезона из культуры отбирали имаго для морфометрического анализа. После проведения соответствующих измерений и построения диаграммы рассеивания обнаружили, что на диаграмме все исследованные экземпляры формируют единую агрегацию без формирования каких-либо сгущений и хиатусов (рисунок 2а).

Однако при оценке индивидуальных значений индексов $urs/tarsII$ в выборке оказалось, что 68 % ($n=25$) исследованных экземпляров по значению указанного индекса должны быть отнесены к виду *M. knautia*, в то время как остальные ($n=17$) – к *M. silvaticum* (рисунок 2б). Разброс зарегистрированных значений $urs/tarsII$ охватывал весь диапазон, характерный как для *M. knautia* (1,41–1,86), так и для *M. silvaticum* (1,22–1,39).

Таким образом, очевидно, что не только среди особей с *D. fullonum*, но и среди тлей, развивающихся на *K. arvensis*, обнаруживается постоянно существующая гетерогенность по значению морфометрического индекса $urs/tarsII$. Тли со значениями индекса, характерными для *M. silvaticum*, при этом представляют собой своего рода промежуточную форму между экземплярами, соответствующими *M. rosae*, которые могут быть коллектированы с *D. fullonum* с одной стороны, и *M. knautia*, развивающимися на *K. arvensis*, – с другой.

Указанная гетерогенность представляет собой конститутивное свойство исследуемых форм и не является следствием каких-то неучтенных процессов, в частности, не является следствием формирования гибридных зон между близкими видами *M. knautiae* и *M. silvaticum* и последующего их расщепления, как это можно было бы предположить, учитывая развитие этих видов на одном растении-хозяине и, как следствие, совпадающие биологические циклы. При исследовании поколений партеногенетических самок тлей исключена возможность получения естественного расщепления гибридов в колониях, даже при их наличии, поскольку апомиктический партеногенез, наблюдаемый у тлей, исключает рекомбинацию. В подтверждение гипотезы о конститутивности описанной гетерогенности по значению морфометрического индекса $urs/tarsII$ у тлей, по крайней мере, отдельных форм комплекса видов *Macrosiphum rosae/silvaticum/knautiae* свидетельствуют результаты анализа чистых клонов *M. knautiae*. В частности, было показано, что уже в первом поколении потомков партеногенетических самок, идентифицируемых по $urs/tarsII$ как *M. knautiae*, появляются экземпляры, которые могут быть отнесены к разным формам, хотя доля таких потомков может быть различной (рисунок 3а, рисунок 3б).

Следует отметить, что постоянное возобновление в популяциях особей, гетерогенных по важнейшим адаптационным признакам, может быть причиной чрезвычайной эволюционной пластичности тлей и формировать базис экологических (трофических) адаптаций.

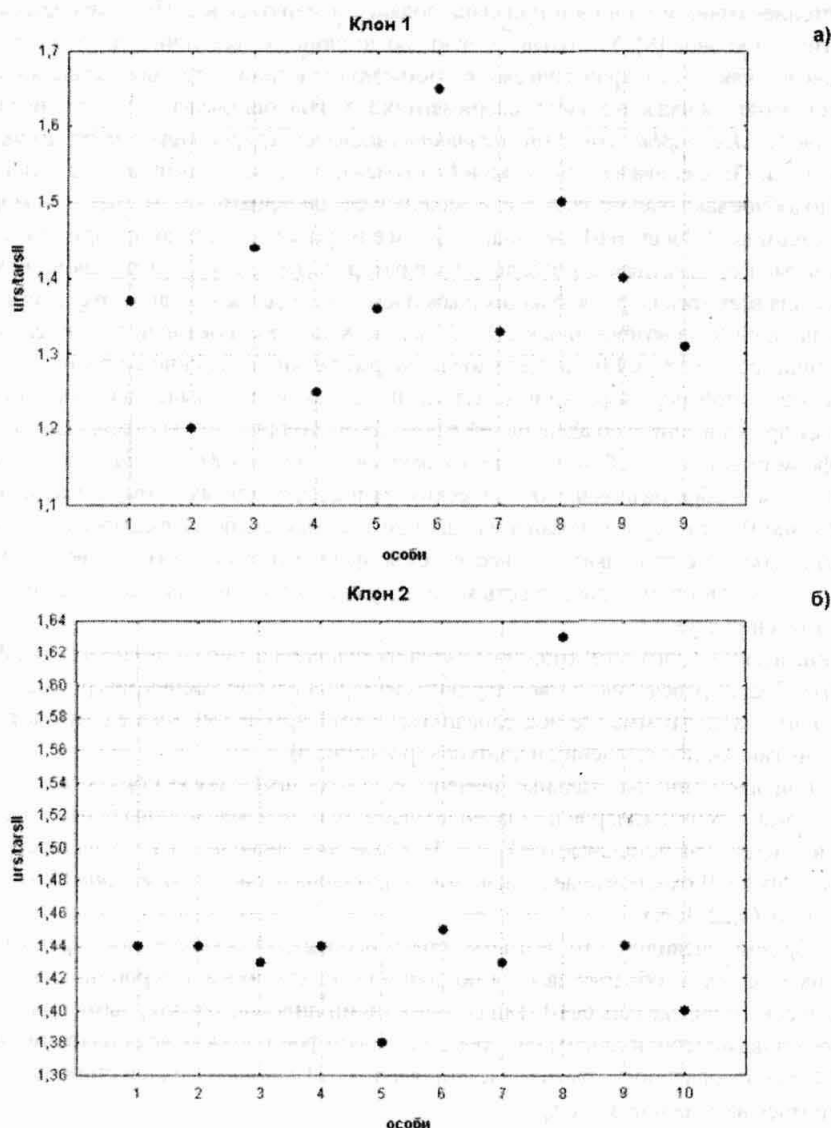


Рисунок 3 – Индивидуальные значения морфометрического индекса $urs/tarsII$ клональных партеногенетических самок *Macrosiphum* с короставника полевого (*Knautia arvensis* (L.) Coult.)

В работе над данной статьей авторы исходили из общепринятого в настоящий момент мнения о существовании в Европе трех морфологически сходных видов тлей, развивающихся на короставнике полевым: *M. rosae*, *M. silvaticum* и *M. knautiae*. Однако полученные результаты свидетельствуют, что морфометрический индекс $urs/tarsII$, являющийся единственным известным критерием для дифференциации видов внутри комплекса, обладает существенной меж- и внутриклональной вариабельностью, а также подвержен модификации в условиях адаптации. Указанный факт делает невозможным применение морфометрического индекса $urs/tarsII$ для дифференциации форм внутри комплекса, что приводит к необходимости идентифицировать тлей рода *Macrosiphum* с короставника полевого и ворсянки лесной как *Macrosiphum rosae sensu latum*.

Заключение. Морфометрический индекс, представляющий собой соотношений длин IV сегмента хоботка и II членика задней лапки и используемый для видовой дифференциации форм внутри комплекса видов *Macrosiphum rosae/silvaticum/knautiae*, демонстрирует высокую меж- и внутриклональную вариабельность. В условиях адаптации тлей к новому растению-хозяину значения индекса

urs/tarsII у потомков пересаженных особей обнаруживают тенденцию к смещению от значений, характерных для материнских колоний, к значениям, типичным для других форм. Доля особей со значениями морфометрического индекса urs/tarsII, не характерными для материнской формы, может превышать 80 % в культурах, поддерживаемых на новых кормовых растениях. Доля особей с «уклоняющимся» значением признака в культурах, поддерживаемых в стабильных условиях, достигает 30 %.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Holman, J. Host plant catalog of aphids. Palaearctic region / J. Holman // Berlin c.a.: Springer Science, 2009. – 1216 p.
2. Rakauskas, R. *Macrosiphum* on *Knautia* in Europe: biology, morphology and systematic, including new synonymy (Hemiptera, Aphididae) / R. Rakauskas // Mitt. Mus. Nat.kd. Berl., Dtsch. Entomol. Z. – 2003. – Vol. 50, № 2. – P. 181–189.
3. Turcinaviciene, J. *Macrosiphum* on *Knautia* in Central Europe – molecular data support the synonymy of *M. silvaticum* and *M. knautiae* (Hemiptera, Aphididae) / J. Turcinaviciene, R. Rakauskas // Redia. – 2009. – Vol. 92. – P. 105–109.
4. Rakauskas, R. Describing cryptic species – is the game worth candles? / R. Rakauskas // Redia. – 2009. – Vol. 92. – P. 97–100.
5. Воронова, Н.В. Кариотип *Macrosiphum knautiae* Holman, 1972 (Rhynchota: Homoptera: Aphididae) / Н.В. Воронова, С.М. Вишневская, С.В. Буга // Вестник БГУ. Серия 2. – 2010. – № 2. – С. 70–73.
6. Meier, W. Aphid species from east and west with some addition to the aphid fauna of Switzerland and with the descriptions of a new species / W. Meier // Mitteilungen Schweizerischen Entomologischen Gesellschaft. – 1985. – Vol. 58. – P. 133–146.
7. Воронова, Н.В. Морфометрия тлей рода *Macrosiphum* Pass., развивающихся в Европе на короставниках (*Knautia* L.) / Н.В. Воронова, С.В. Буга, Р. Ракаускас // Сборник тезисов конференции молодых ученых биологического факультета БГУ «Биологическая весна – 2010». – Минск, 2010. – С. 13–14.
8. Shaposhnikov, G.Ch. Aphids and the step toward the universal species concept / G.Ch. Shaposhnikov // Evolutionary Theory. – 1984. – Vol. 7. – P. 1–39.
9. Шапошников, Г.Х. Морфологическая дивергенция и конвергенция в эксперименте с тлями / Г.Х. Шапошников // Энтомологическое обозрение. – 1965. – Т. 44. – Вып. 1. – С. 3–25.

Поступила в редакцию 25.01.11.

Currently, conventional wisdom has it that three morphologically similar species of aphids live in Europe on *Knautia*: *M. rosae*, *M. silvaticum* and *M. knautiae*, which can be differentiated by morphometric index urs/tarsII. However, it is shown that morphometric index urs / tarsII has a substantial inter- and intracolonial variability, as well as it is subject to modification in terms of adaptation. This fact makes it impossible to use morphometric index urs/tarsII for the differentiation of forms within the complex *Macrosiphum rosae/silvaticum/knautiae*. This fact leads to the need to identify the aphids of the genus *Macrosiphum* hosted on *Knautia* as *Macrosiphum rosae sensu latum*.

Keywords: *Macrosiphum knautiae*, aphids, morphometric index urs / tarsII, morphological adaptations.