

## ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья  
УДК 582.542.1+595.752.2  
DOI: 10.30901/2227-8834-2025-2-193-203



## Фенотипирование злаковых трав как пищевых ресурсов чермухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi*

Е. С. Гандрабур, А. Б. Верещагина, Н. С. Клименко

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Елена Сергеевна Гандрабур, [helenagandratur@gmail.com](mailto:helenagandratur@gmail.com)

**Актуальность.** Злаковые травы являются неотъемлемым компонентом не только природных, но и антропогенных ценозов в качестве сорняков или возделываемых культур. Из них 183 вида входят в круг кормовых растений чермухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi* (L.), повреждающей зерновые культуры. В связи с этим особую актуальность приобретает их изучение в качестве альтернативных пшенице и другим хлебным злакам хозяев тли.

**Материалы и методы.** Фенотипирование 14 видов дикорастущих и культивируемых видов злаковых трав, в том числе из коллекции ВИР, выполнено в модельных опытах на основании определения численности и окрыления потомства бескрылых самок *R. padi* из северо-западной и краснодарской популяций. Оценка результатов проведена общепринятыми методами дисперсионного и корреляционного анализа.

**Результаты.** Выявлены группы трав, в различной степени поддерживающие размножение и расселение *R. padi*. Среди них куриное просо (*Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv.), где численность колоний *R. padi* из обеих популяций была самой низкой, а окрыление потомков – высоким, отнесено нами к наименее благоприятным хозяевам; мятлик обыкновенный (*Poa trivialis* L.) наряду с пшеницей (Ленинградская 6) и кукурузой (гибрид 'Воронежский 158') идентифицированы как наиболее благоприятные хозяева. На формирование численности потомства обеих популяций *R. padi* достоверное влияние оказывали видовые характеристики растений, клональный состав и географическое происхождение выборок, на окрыление – вид кормового растения.

**Заключение.** Выделенные группы трав требуют мониторинга как альтернативные хозяева *R. padi*, способные поддерживать численность и распространение вредителя при ухудшении питания и зимовке.

**Ключевые слова:** тля, *Rhopalosiphum padi*, потомство, численность, окрыление, злаковые травы, географический регион, фенотипирование

**Благодарности:** исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (грант № 24-76-10009).

Авторы благодарят сотрудников Всероссийского института генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова (ВИР) за предоставленную возможность использовать материал из коллекции института; доктора биологических наук Н. Н. Луневу (Всероссийский НИИ защиты растений, ВИЗР) за определение видовой принадлежности трав; Ф. К. Еремеева (ВИЗР) за техническую помощь.

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

**Для цитирования:** Гандрабур Е.С., Верещагина А.Б., Клименко Н.С. Фенотипирование злаковых трав как пищевых ресурсов чермухово-злаковой тли *Rhopalosiphum padi*. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2025;186(2):193-203. DOI: 10.30901/2227-8834-2025-2-193-203

## IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2025-2-193-203

**Phenotyping of cereal grasses as food resources for the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi***

Elena S. Gandrabur, Alla B. Vereschagina, Natalia S. Klimenko

*All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia***Corresponding author:** Elena S. Gandrabur, [helenagandrabur@gmail.com](mailto:helenagandrabur@gmail.com)

**Background.** Cereal grasses are an integral component of not only natural but also anthropogenic cenoses as weeds or cultivated crops. Of these, 183 species are included in the range of food plants for the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* (L.), which damages cereal crops. In this regard, studying them as alternative hosts for aphids is of particular relevance.

**Material and methods.** Fourteen wild and cultivated species of grasses, including those from the VIR collection, were phenotyped on the basis of calculating the number and the winging in the offspring of summer apterae *R. padi* from the northwestern and Krasnodar populations under model experimental conditions. The development parameters of aphids were determined after the first 14 days of aphid reproduction. The results were assessed using generally accepted methods of variance and correlation analyses.

**Results.** Groups of grasses that support the reproduction and dispersal of *R. padi* to varying degrees were identified. Among them, *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv. was ranked among the least favorable hosts, where the number of *R. padi*, both from the northwestern and Krasnodar populations, was the lowest ( $33.3 \pm 6.0$ ;  $41.6 \pm 2.2$  offspring), and the offspring winging was high (31.8%; 32.6%). *Poa trivialis* L. ( $236.7 \pm 34.9$ ;  $181.7 \pm 23.9$  and 15.9%; 20.4%, respectively), along with wheat (cv. 'Leningradskaya 6') and maize (hybrid 'Voronezhsky 158'), were classified as the most favorable hosts. The formation of the number of *R. padi* offspring of both populations was significantly influenced by plant characteristics, clonal differences, and the geographic origin of the aphids; winging in offspring, by the host plant.

**Conclusion.** The selected groups of grasses require monitoring as alternative hosts for *R. padi*.

**Keywords:** aphid, *Rhopalosiphum padi*, offspring, number, winging, grass host, geographic region, phenotyping

**Acknowledgements:** the research was supported by the Russian Science Foundation (Grant No. 24-76-10009).

The authors are grateful to the staff of the N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR) for the opportunity to use materials from the Institute's collection. The authors also extend their thanks to Dr. N. N. Luneva (All-Russian Institute of Plant Protection) for identifying the species affiliation of grasses, and F. K. Ereemeev (All-Russian Institute of Plant Protection) for technical assistance.

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

**For citation:** Gandrabur E.S., Vereschagina A.B., Klimenko N.S. Phenotyping of cereal grasses as food resources for the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi*. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2025;186(2):193-203. DOI:10.30901/2227-8834-2025-2-193-203

## Введение

Эволюция тлей (Hemiptera: Sternorrhyncha: Aphididae), как и других фитофагов, в первую очередь происходила на базе адаптаций к кормовым растениям (Simon, Pécoud, 2018). Сначала тли питались на древесных растениях, затем жизненный цикл многих видов стал включать сезонный переход на дикорастущие травы, а позднее – и на сельскохозяйственные культуры (Shaposhnikov, 1987; <https://aphidsonworldsplants.info>). В результате сложился единый трофический комплекс хозяев тлей, состав которого зависит от разнообразия и распространенности видов растений в различных климатических зонах. В качестве ключевого фактора в становлении взаимоотношений тлей с растениями можно рассматривать возникновение партеногенеза и полиморфизма (полифенизма) (<https://aphidsonworldsplants.info>). При партеногенезе для тлей свойственно телескопическое наложение поколений внутри эмбрионов матери и передача информации о внешних условиях среды еще до рождения (Ogawa, Miura, 2014). Эта особенность, наряду с живорождением, способствует быстрому размножению насекомых. Пищевые связи и внутривидовая структура тлей в настоящее время становятся особенно динамичными в связи с глобальным потеплением, сдвигами в содержании CO<sub>2</sub> в воздухе и влагообеспеченностью, сопряженными с изменениями в составе и структуре растительных экосистем, расширением ареалов насекомых, изменением стратегий размножения, всплесками массового размножения и повышением затрат на сельскохозяйственное производство (Vinogradova et al., 2015; Arkhipov et al., 2017; Trepashko et al., 2018; Simon, Pécoud, 2018; Luo et al., 2022). Изменение трофических цепей приводит к экологическим и агрономически значимым последствиям и требует постоянного контроля.

Среди вредителей черемухово-злаковая тля *Rhopalosiphum padi* (L.) занимает одно из ведущих мест в мире (Zakharenko, 2019; Radchenko et al., 2024; Guo et al., 2023). Потери урожая, достигающие 70%, происходят не только в результате питания тлей, но и из-за переноса ими вирусных и других болезней растений (Kakareka et al., 2015; Dedryver et al., 2010). Степень наносимого ими ущерба зависит от численности, способности вредителя к расселению и связана с типом жизненного цикла. В северных широтах жизненный цикл *R. padi* протекает со сменой древесных и травянистых хозяев (гетерециальный тип), а также включает последовательное сезонное развитие всех свойственных ей морфотипов (голоцикл). Иногда гетерециальные клоны тлей могут оставаться все лето на поросли первичного хозяина. В южных широтах *R. padi* развивается неполноциклым путем (анголоциклический тип), питаясь только на многочисленных травянистых растениях, и зимует в активной фазе (Finlay, Luck, 2011). Выпадение обоеполого размножения при анголоциклии усиливает селективное действие отбора и способствует сохранению адаптивных внутривидовых форм, в том числе резистентных к инсектицидам и источникам питания (Bass, Nauen, 2023; Guo et al., 2023). Таким образом, в различных географических широтах типы жизненных циклов, трофические адаптации к хозяину и вредоносность *R. padi* будут различаться.

В круг первичных хозяев *R. padi* входят лишь немногие виды *Prunus* L. (черемуха), а в качестве вторичных – в основном виды из семейства мятликовые (Poaceae). Среди последних в настоящее время отмечено 183 вида,

большинство из которых – дикорастущие злаковые травы (<https://aphidsonworldsplants.info>). Как в Ленинградской области (30 видов), так и в Краснодарском крае (33 вида) сорные злаки относятся к лидерам по численности видов среди сорняков (Luneva, Zakota, 2016; Mysnik, 2018). Экологически связанные между собой, с зерновыми культурами и первичными хозяевами тлей дикорастущие злаки имеют большое значение в качестве кормовых ресурсов и мест скопления вредителя, а также вирусных и других инфекций (Kakareka et al., 2015).

Пригодность зерновых культур для развития *R. padi* достаточно хорошо изучена (Radchenko, 2013). Роль сорных, окультуренных, а также перспективных для селекции злаков в формировании трофических комплексов обитателей, в возникновении внутривидовой дифференциации *R. padi* и оптимизации стратегий в защите растений выявлена крайне недостаточно. *Задача нашего исследования* – выявить различия в пригодности ряда видов злаковых трав (в том числе из коллекции ВИР) для развития *R. padi* разного географического происхождения.

## Материалы и методы

Работы проводили в 2024 г. Места сборов клонов *R. padi* – Краснодарский край (краснодарская популяция) и Ленинградская область (северо-западная популяция) – выбрали исходя из различий в климате, флористическом разнообразии и жизненном цикле тлей. Краснодарский край характеризуется в основном умеренно континентальным климатом. Однако в 2024 г. главное управление МЧС России по Краснодарскому краю сообщало о рекордно высоких летних температурах. Для края типичны большие площади озимых зерновых культур и кукурузы (*Zea mays* L.). Потепление климата и изменения в технологиях земледелия в последние годы вызывают в крае быстрый рост засоренности посевов злостными злаковыми сорняками (Shulyakovskaya, Balesta, 2012). При отсутствии суровых зим и редкости первичного хозяина черемухи обыкновенной *Prunus padus* L. для *R. padi* характерна анголоциклия.

Климат Ленинградской области более холодный и влажный. Вместе с тем в период проведения опытов в июле средняя температура была выше нормы на 5°C, а сентябрь стал аномально теплым (<https://world-weather.ru>). Холодные зимы и широкое распространение *Prunus padus* определяет преобладание в регионе *R. padi* с голоциклическим типом жизненного цикла. Площадь под зерновыми культурами и кукурузой как территории для обитания тлей в Ленинградской области значительно уступает таковой в Краснодарском крае.

В Краснодарском крае клоны *R. padi* собирали на посевах кукурузы во время экспедиции в конце июля – начале августа. В связи с аномальной жарой колоний *R. padi* было крайне мало. Нам удалось собрать всего три клона: в Новокубанском (п. Новосельское), Анапском (п. Юровка) и Кавказском (п. Преградный) районах. Самок *R. padi* из каждого клона по отдельности помещали в сосуды с яровой мягкой пшеницей *Triticum aestivum* L. (Ленинградская б') под изоляторы из спанбонда и перевозили в Санкт-Петербург вместе с потомством, где их продолжали поддерживать до окончания работ, пересаживая на свежие растения.

В Ленинградской области тлей (восемь клонов) собирали из колоний одиночных основательниц, изолиро-

ванных на *Prunus padus*. В начале эмиграции из колонии каждой основательницы отбирали по два эмигранта и пересаживали в сосуды с растениями *Triticum aestivum* ('Ленинградская 6') и *Zea mays* (гибрид 'Воронежский 158') под изоляторы. Исходные колонии поддерживали на этих же растениях. В период исследований все растения содержали под навесом при естественной температуре и влажности под изоляторами из спанбонда, исключая влияние энтомофагов и болезней.

Злаковые травы (14 видов) (табл. 1) собрали в природе или получили из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений имени

Н.И. Вавилова (ВИР). Видовая принадлежность собранных трав определена доктором биологических наук Н. Н. Луневоу.

Оценку пригодности трав для развития тлей из обоих регионов проводили по показателям численности и способности к расселению (окрылению). Для этого в каждый сосуд с растениями помещали по 3 молодых бескрылых самки того или иного клона и накрывали изолятором. Через 14 дней подсчитывали потомков (П14), крылатых самок и окрыляющихся личинок (нимф). Полученные данные пересчитывали на 1 самку (одна повторность). По сумме крылатых самок и окрыля-

**Таблица 1. Характеристика образцов злаков, использованных в опыте**  
**Table 1. Characteristics of cereal accessions used in the experiment**

Вид растения / Species	Образец / Accession	№ по каталогу ВИР / VIR catalogue No.	Продолжительность жизни / Lifespan	Встречаемость вида в изучаемых регионах / Distribution of the species in the studied regions
Кострец прямой <i>Bromopsis erecta</i> (Huds.) Fourr.	'Целиноградский юбилейный'	51666	многолетник	Краснодарский край, Ленинградская область
Ячмень гривастый <i>Hordeum jubatum</i> L.	дикорастущий	855	многолетник	Краснодарский край
Райграс пастбищный <i>Lolium perenne</i> L.	'Sherlok'	54242	многолетник	Краснодарский край, Ленинградская область
Житняк гребневидный <i>Agropyron cristatum</i> (L.) Gaertn.	дикорастущий	51104	многолетник	Краснодарский край (чаще), Ленинградская область
Мятлик обыкновенный <i>Poa trivialis</i> L.	дикорастущий	–	многолетник	Краснодарский край, Ленинградская область (чаще)
Овсяница луговая <i>Festuca pratensis</i> Huds.	'Сахаровская'	37137	многолетник	Краснодарский край, Ленинградская область
Ежа сборная <i>Dactylis glomerata</i> L.	'Триада'	48628	многолетник	Краснодарский край Ленинградская область
Овсяг пустой <i>Avena fatua</i> L.	дикорастущий	380	однолетник	Краснодарский край (чаще), Ленинградская область
Пырей ползучий <i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski	дикорастущий	152159	многолетник	Краснодарский край, Ленинградская область
Щетинник зеленый <i>Setaria viridis</i> (L.) Beauv.	дикорастущий	–	однолетник	Краснодарский край (чаще), Ленинградская область
Свиной пальчатый <i>Cynodon dactylon</i> (L.) Pers.	дикорастущий	–	многолетник	Краснодарский край
Куриное просо <i>Echinochloa crus-galli</i> (L.) Beauv.	дикорастущий	–	однолетник	Краснодарский край (чаще), Ленинградская область
Кукуруза <i>Zea mays</i> L.	'Воронежский 158'	–	однолетник	Ленинградская область, Краснодарский край (чаще)
Пшеница яровая мягкая <i>Triticum aestivum</i> L.	'Ленинградская 6'	64900	однолетник	Краснодарский край (чаще), Ленинградская область

ющихся личинок определяли показатель окрыления, выраженный в процентах к общему количеству потомков и усредненный по каждому варианту опыта.

В случае северо-западной популяции *R. padi* в каждом варианте опыта использовали от трех до восьми клонов, выделенных весной. Развитие тлей оценивали на травах пяти видов после пересадки с материнских растений (*Zea mays*, гибрид 'Воронежский 158', и *Triticum aestivum*, сорт 'Ленинградская 6').

При работе с краснодарской популяцией изучали развитие трех клонов *R. padi* на травах 14 видов. Количество повторностей в вариантах опытов составляло по каждому кормовому растению 6–13 для северо-западной популяции и 4–14 для краснодарской. Для дисперсионного анализа приемлемости трав для южных клонов использовали лишь те образцы, на которых испытывали все клоны не менее трех раз каждый: *Triticum aestivum*, *Echinochloa crus-galli* (L.) Beauv., *Setaria viridis* (L.) Beauv., *Poa trivialis* L. В то же время все виды трав были разделены на три группы в зависимости от пригодности для развития тлей по многогранговому критерию Дункана.

Проведен корреляционный анализ численности и окрыления потомства тлей на разных кормовых растениях для каждой популяции, а также между популяциями для общих хозяев (*Triticum aestivum*, *Echinochloa crus-galli*, *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Setaria viridis*, *Poa trivialis*) по коэффициенту детерминации ( $r^2$ ), определена степень соответствия модели связи указанных переменных реальным данным.

Работа проведена в г. Пушкине на базе Всероссийского института защиты растений (ВИЗР) в августе и сентябре 2024 г. Среднемесячная температура воздуха в авгу-

сте составила 16,7°C (max. 27°C и min. 8°C), в сентябре – 15,4°C (max. 26°C и min. 3°C) (<https://pogoda1.ru>).

Анализ результатов исследований проводили при помощи программного обеспечения StatSoft® STATISTICA 12 с использованием двухфакторного дисперсионного анализа, применяя F-критерий Фишера, t-критерий Стьюдента, критерий Дункана, а также коэффициент корреляции Пирсона ( $r$ ) и коэффициент детерминации ( $r^2$ ).

## Результаты

В задачу исследования входило выявление пригодности кормовых растений, характерных и не характерных для ареала популяций *R. padi* с различной полнотой жизненного цикла. Злаковые травы, типичные в основном для Краснодарского края, тестировали на основе оценки показателей развития самок *R. padi* из северо-западной популяции (см. табл. 1). Выявлены различия по численности и окрылению потомства тлей при питании на всех видах растений, а также в зависимости от их материнского кормового растения – *Zea mays* ('Воронежский 158') и *Triticum aestivum* ('Ленинградская 6') (табл. 2).

В результате двухфакторного дисперсионного анализа доказано, что кормовое растение оказывает существенное влияние как на размножение, так и на окрыление потомства, а материнское (на котором тлю поддерживали) – только на окрыление (табл. 3, табл. 4).

На основании сравнительной оценки обоих показателей показано, что пшеница 'Ленинградская 6' и *Poa trivialis* наиболее благоприятны для размножения тлей. Между *Triticum aestivum*, *Poa trivialis* и другими видами трав статистически значимые различия по численности

**Таблица 2.** Приемлемость злаков для развития клонов *Rhopalosiphum padi* из северо-западной популяции, питавшихся на разных растениях-хозяевах

**Table 2.** Suitability of grass hosts for the development of *Rhopalosiphum padi* clones from the northwestern population that fed on different host plants

Кормовое растение / Host plant		Количество групп по три самки / Number of groups of three females	Число тлей на 14-й день после изоляции самки / Number of aphids on day 14 after isolation of the female	Окрыление потомков, % / Winging in offspring, %
материнское / maternal	тестируемое / tested			
<i>Triticum aestivum</i>	<i>Triticum aestivum</i> 'Ленинградская 6'	3	343,0 ± 20,7	12,6
<i>Zea mays</i>		3	358,7 ± 10,4	15,5
<i>Triticum aestivum</i>	<i>Echinochloa crus-galli</i>	5	26,4 ± 9,5	49,2
<i>Zea mays</i>		4	34,8 ± 7,8	5,7
<i>Triticum aestivum</i>	<i>Cynodon dactylon</i>	5	58,8 ± 3,6	7,5
<i>Zea mays</i>		8	22,8 ± 4,0	6,1
<i>Triticum aestivum</i>	<i>Setaria viridis</i>	5	33,2 ± 3,9	33,1
<i>Zea mays</i>		4	69,8 ± 13,9	3,2
<i>Triticum aestivum</i>	<i>Poa trivialis</i>	4	215,0 ± 48,9	14,1
<i>Zea mays</i>		3	335,3 ± 79,7	13,8
НСР <sub>0,05</sub>			147,1	14,5

**Таблица 3.** Результаты дисперсионного анализа количества потомков клонов *Rhopalosiphum padi* из северо-западной популяции, питавшихся на разных растениях-хозяевах**Table 3.** Results of the variance analysis on the offspring number of *Rhopalosiphum padi* clones from the northwestern population that fed on different host plants

Вариация / Variation	Суммы квадратов / Sum of squares	Степени свободы / Degrees of freedom	Средние квадраты / Mean squares	F-критерий Фишера / Fisher's test (F-test)	F <sub>0,01</sub>
Общая дисперсия	813641,4	41	813641,4	481,3524	-
По материнскому кормовому растению	1931,4	1	1931,4	1,1426	7,56
По тестируемому кормовому растению	598080,6	4	149520,1	88,4565	4,02
По взаимодействию	11040,1	4	2760	1,6328	4,02
Остаток (ошибки)	55780,7	33	1690,3	-	-

**Таблица 4.** Результаты дисперсионного анализа окрыления потомства клонов *Rhopalosiphum padi* из северо-западной популяции, питавшихся на разных растениях-хозяевах**Table 4.** Results of the variance analysis on the winging in the offspring of *Rhopalosiphum padi* clones from the northwestern population that fed on different host plants

Вариация / Variation	Суммы квадратов / Sum of squares	Степени свободы / Degrees of freedom	Средние квадраты / Mean squares	F-критерий Фишера / Fisher's test (F-test)	F <sub>0,05</sub>
Общая дисперсия	11900,39	41	11900,39	46,56287	-
По материнскому кормовому растению	2443,81	1	2443,81	9,56195	4,17
По тестируемому кормовому растению	3127,14	4	781,78	3,0589	2,69
По взаимодействию	4265,13	4	1066,28	4,17206	2,69
Остаток (ошибки)	8434,04	33	255,58		

тлей очевидны, а в остальных вариантах они не выявлены (см. табл. 2). По способности потомства *R. padi* к окрылению значимые различия наблюдались только на *Triticum aestivum* и *Cynodon dactylon* ( $t = 2,12 > t_{0,05} = 2,11$ ), *Poa trivialis* и *Cynodon dactylon* ( $t = 2,9 > t_{0,05} = 2,88$ ), *Echinochloa crus-galli* и *Cynodon dactylon* ( $t = 2,45 > t_{0,05} = 2,09$ ).

Определены параметры воспроизводства и окрыления в потомстве трех клонов *R. padi* из краснодарской популяции при питании на злаковых травах, характерных для Краснодарского края и обоих регионов (см. табл. 1; табл. 5).

Согласно критерию Дункана, *Echinochloa crus-galli* существенно отличался от других видов трав и был наименее пригодным для колонизации *R. padi* по обоим показателям. По численности потомства тлей *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Gould. и *Bromopsis erecta* (Huds.) Fourr. оказались средне благоприятными, а *Triticum aestivum*, *Zea mays* и *Poa trivialis* – наиболее благоприятными. Остальные виды трав по данному показателю занимали проме-

жуточное положение и не проявили между собой достоверных различий. Наименьшее количество крылатых потомков наблюдалось на *Hordeum jubatum* L.

Определены также параметры воспроизводства и окрыления потомства каждого из трех клонов *R. padi* из краснодарской популяции при питании на четырех видах злаков (табл. 6).

Двухфакторный дисперсионный анализ количества потомков и их окрыления в зависимости от клона (три) при питании на *Triticum aestivum*, *Echinochloa crus-galli*, *Setaria viridis*, *Poa trivialis* позволил выявить статистически значимое влияние как клона тли, так и вида растения на количество потомков (табл. 7) и только вида растения – на окрыление потомков (табл. 8).

В процессе работы выделены группы растений различной степени благоприятности для размножения и окрыления клонов *R. padi* (см. табл. 2 и табл. 5). Корреляционная связь между количеством потомков и окрылением у *R. padi*, как из северо-западной популяции, так и краснодарской, не выявлена.

**Таблица 5. Приемлемость злаков для развития клонов *Rhopalosiphum padi* из краснодарской популяции**  
**Table 5. Suitability of grass hosts for the development of *Rhopalosiphum padi* clones from the Krasnodar population**

Тестируемое растение / Tested plant	Количество групп по три самки / Number of groups of three females	Число тлей на 14-й день после изоляции самки / Number of aphids on day 14 after isolation of the female	Окрылены потомков, % / Winging in offspring, %
<i>Triticum aestivum</i> 'Ленинградская 6'	9	180,1 с*	7,0 abcd
<i>Cynodon dactylon</i>	5	81,6 ab	14 abcde
<i>Avena fatua</i>	4	102,3 ab	0,7 a
<i>Echinochloa crus-galli</i>	14	41,6 a	29,8 e
<i>Setaria viridis</i>	9	105,3 ab	6,6 abd
<i>Hordeum jubatum</i>	7	62,3 ab	5,1 ab
<i>Agropyron cristatum</i>	4	89,8 ab	7,6 abcd
<i>Elytrigia repens</i>	6	112,8 b	7,2 abcd
<i>Festuca pratensis</i> 'Сахаровская'	5	96,2 ab	18,1 bcde
<i>Dactylis glomerata</i> 'Триада'	9	58,3 ab	23,3 cde
<i>Lolium perenne</i> 'Sherlok'	4	52,3 ab	23,2 ce
<i>Bromopsis erecta</i> 'Целиноградский юбилейный'	6	114,8 b	11,6 abcd
<i>Poa trivialis</i>	11	181,7 c	19,2 bcde
<i>Zea mays</i> 'Воронежский 158'	6	204,3 c	5,6 ab

Примечание: \* – различия между вариантами, обозначенными одинаковыми буквами по вертикали, несущественны по много-ранговому критерию Дункана ( $p < 0,01$ )

Note: \* – means in the same column followed by different lowercase letters are statistically significant at the critical significance level of  $p = 0.01$

**Таблица 6. Приемлемость злаков для развития отдельных клонов *Rhopalosiphum padi* из краснодарской популяции**  
**Table 6. Suitability of grass hosts for the development of individual *Rhopalosiphum padi* clones from the Krasnodar population**

Тестируемое растение / Tested plant	Клон / Clone	Количество групп по три самки / Number of groups of three females	Число тлей на 14-й день после изоляции самки / Number of aphids on day 14 after isolation of the female	Окрыление потомков, % / Winging in offspring, %
<i>Triticum aestivum</i> 'Ленинградская 6'	1	3	250,0 ± 25,3	3,2
	2	3	214,0 ± 27,0	1,3
	3	3	76,3 ± 9,9	16,5
<i>Echinochloa crus-galli</i>	1	8	51,3 ± 10,2	27,6
	2	3	24,7 ± 3,3	30,5
	3	3	32,7 ± 6,64	35
<i>Setaria viridis</i>	1	3	124,3 ± 8,8	6,6
	2	3	92,0 ± 30,3	6,9
	3	3	99,7 ± 10,2	6,4
<i>Poa trivialis</i>	1	4	234,3 ± 56,0	19
	2	4	131,0 ± 15,8	20,7
	3	3	179,3 ± 12,8	17,4

**Таблица 7.** Результаты дисперсионного анализа количества потомков отдельных клонов *Rhopalosiphum padi* из краснодарской популяции, питавшихся на разных растениях-хозяевах**Table 7.** Results of the variance analysis on the offspring number of individual *Rhopalosiphum padi* clones from the Krasnodar population that fed on different host plants

Вариация / Variation	Суммы квадратов / Sum of squares	Степени свободы / Degrees of freedom	Средние квадраты / Mean squares	Ф-критерий Фишера / Fisher's test (F-test)	F <sub>0.01</sub>
Общая дисперсия	628576,6	42	628576,6	307,1338	–
По клону	34509,4	2	17254,7	8,431	5,39
По растению	154822,9	3	51607,6	25,2164	4,51
По взаимодействию	43060,7	6	7176,8	3,5067	3,47
Остаток (ошибки)	63444,3	31	2046,6	–	–

**Таблица 8.** Результаты дисперсионного анализа окрыления потомства отдельных клонов *Rhopalosiphum padi* из краснодарской популяции, питавшихся на разных растениях-хозяевах**Table 8.** Results of the variance analysis on the winging in the offspring of individual *Rhopalosiphum padi* clones from the Krasnodar population that fed on different host plants

Вариация / Variation	Суммы квадратов / Sum of squares	Степени свободы / Degrees of freedom	Средние квадраты / Mean squares	Ф-критерий Фишера / Fisher's test (F-test)	F <sub>0.01</sub>
Общая дисперсия	10069,7	42	10069,7	45,94606	
По клону	166,3	2	83,15	0,37939	5,39
По растению	4158,5	3	1386,17	6,3248	4,51
По взаимодействию	372,15	6	62,02	0,28301	3,47
Остаток (ошибки)	6794,07	31	219,16		

### Обсуждение

Изучение роли некультивируемых и культивируемых злаковых трав в качестве хозяев *R. padi* позволило выявить особенности гостальной специфичности голоциклической и анголоциклической популяций из различных климатических зон: Ленинградской области или Краснодарского края. Установлено, что на размножение тлей значимое влияние оказывало кормовое растение, жизнеспособность клонов и регион обитания (см. табл. 2, табл. 3, табл. 5, табл. 7, табл. 9).

Выделены виды трав, наиболее важные для распространения и размножения вредителя. Помимо *Triticum aestivum* и *Zea mays*, для двух регионов как наиболее благоприятный хозяин для размножения тлей отмечен *Poa trivialis*, как наименее благоприятный – *Echinochloa crus-galli* (см. табл. 2, табл. 5). *Bromopsis erecta*, *Elytrigia repens*, *Setaria viridis*, *Avena fatua* L. могут быть подходящими хозяевами для размножения *R. padi* в Краснодарском крае. В целом можно отметить, что, несмотря на сильную корреляцию и высокий коэффициент детерминации между одинаковыми видами трав в регионах по показателю численности потомства ( $r = 0,9030$ ;  $p = 0,0358$ ;  $r^2 = 0,8153$ ), значение показателя для краснодарских клонов было значимо выше при питании на *Triticum aestivum*, *Setaria viridis* и *Cynodon dactylon* ( $t = 4,63$ ;  $t_{0,01} = 4,22$ ;  $t = 4,03$ ;  $t_{0,01} = 4,02$ ;  $t = 3,91$ ;  $t_{0,01} = 2,92$  соответ-

ственно) – видах, более характерных для данного региона.

Жаркое лето 2024 г. в обоих регионах, вероятно, повлияло на пищевые качества собранных в природе трав и выживаемость клонов и, как следствие, распространение тлей. В августе – сентябре в агроценозах Ленинградской области большие колонии *R. padi* обнаружены на *Zea mays* и небольшие колонии присутствовали на *Poa trivialis* в Пушкинском районе Санкт-Петербурга. В Краснодарском крае в период экспедиции (конец июля – начало августа) малочисленные колонии, пережившие аномальную жару и засуху, нами найдены лишь на *Zea mays*. Большинство видов других кормовых растений «выгорело». Несмотря на общую жароустойчивость, успешность размножения клонов на различных видах хозяев статистически различалась (см. табл. 5, табл. 7). Различия в колонизации злаков, связанные с пищевыми предпочтениями *R. padi*, подтверждаются и другими феногенетическими исследованиями (Borer et al., 2009; Descamps, Chora, 2011). В случае анголоциклии подобные различия могут привести к появлению «биотипов» по хозяину и изменениям в статусе вредоносности тлей (Simon, Pécoud, 2018; Khanal et al., 2023). Насколько адаптации к хозяину сдерживаются в гетерейных популяциях, пока неясно, поскольку в их состав могут входить клоны, готовые при подходящих условиях как к спариванию, так и обитанию только на травах, либо весь сезон питаться

**Таблица 9.** Результаты дисперсионного анализа количества потомков клонов *Rhopalosiphum padi* из двух регионов РФ, питавшихся на разных растениях-хозяевах**Table 9.** Results of the variance analysis on the offspring number of *Rhopalosiphum padi* clones from two regions of Russia that fed on different host plants

Вариация / Variation	Суммы квадратов / Sum of squares	Степени свободы / Degrees of freedom	Средние квадраты / Mean squares	F-критерий Фишера / Fisher's test (F-test)	F <sub>0.05</sub>
Общая дисперсия	1394006	90	1394006	540,269	–
По региону	11246	1	11246	4,3587	3,96
По растению	665068	4	166267	64,4394	2,49
По взаимодействию	132230	4	33058	12,812	2,49
Остаток (ошибки)	208997	81	2580	–	–

на поросли черемухи. Смешивание популяций в результате миграций еще более затрудняет понимание источника изменчивости (Khanal et al., 2023). Некоторые авторы с помощью молекулярных методов продемонстрировали влияние растения-хозяина (зерновые культуры и черемуха) и сезонных условий на генетическую структуру популяций *R. padi* с различными типами жизненных циклов (Radchenko et al., 2024). Аналогичные предположения сделаны для популяций *R. padi* в Великобритании (Morales-Hojas et al., 2020).

ность вектора, быстрее и масштабнее его расселение, тем быстрее будет передача патогенов. Мы продемонстрировали, что кормовое растение значимо влияло не только на размножение, но и на окрыление потомства *R. padi* (см. табл. 4, табл. 5, табл. 8), однако формирование этих показателей в значительной степени происходило независимо друг от друга. Если влияние кормового растения на численность потомков *R. padi* зависело от региона обитания тлей, то для окрыления такая связь не доказана (табл. 9, табл. 10).

**Таблица 10.** Результаты дисперсионного анализа окрыления потомства клонов *Rhopalosiphum padi* из двух регионов РФ, питавшихся на разных растениях-хозяевах**Table 10.** Results of the variance analysis on the winging in the offspring of *Rhopalosiphum padi* clones from two regions of Russia that fed on different host plants

Вариация / Variation	Суммы квадратов / Sum of squares	Степени свободы / Degrees of freedom	Средние квадраты / Mean squares	F-критерий Фишера / Fisher's test (F-test)	F <sub>0.05</sub>
Общая дисперсия	22479,8	90	22479,8	79,73345	–
По региону	111,23	1	111,23	0,39451	3,96
По растению	5417,98	4	1354,5	4,80425	2,49
По взаимодействию	1090,89	4	272,72	0,96732	2,49
Остаток (ошибки)	22836,89	81	281,94	–	–

На основании представленных экспериментальных данных нельзя однозначно оценить группы многолетних и однолетних трав в качестве пищевых ресурсов для *R. padi*. Такие однолетники, как *Triticum aestivum*, *Zea mays*, *Setaria viridis* и *Avena fatua*, за исключением *Echinochloa crus-galli*, были достаточно подходящими для поддержания тлей. В то же время многолетники *Elytrigia repens*, *Bromopsis erecta*, *Poa trivialis*, *Agropyron cristatum* (L.) Gaertn. и *Festuca pratensis* Huds. по своей пригодности им не уступали (см. табл. 5). Другие авторы считают, что *R. padi* предпочитает однолетники (Borer et al., 2009).

Инфицирование зерновых культур происходит в результате миграций тлей – векторов вирусной инфекции с многолетних злаковых и других трав (Borer et al., 2009; Finlay, Luck, 2011; Kakareka et al., 2015). Чем выше числен-

Окрыление потомков *R. padi* из северо-западной популяции при смене материнских (*Triticum aestivum*, *Zea mays*) и тестируемых хозяев, в отличие от численности, оказалось статистически зависимым от материнского растения (см. табл. 3). У клонов тли из Краснодарского края на окрыление потомков существенно влиял источник питания (см. табл. 5, табл. 8). На некоторых неблагоприятных хозяевах при низкой численности тлей, особенно на *Echinochloa crus-galli*, окрыление в обеих популяциях *R. padi* было существенно выше, чем на благоприятных *Triticum aestivum* и *Zea mays* (см. табл. 2, табл. 5). Между численностью и окрылением потомков у тлей из обеих популяций корреляция не обнаружена.

Высокая плотность поселения тлей, вызывающая крылообразование и миграции вследствие «эффекта скученности», не возникала ни на тестируемом, ни на

материнских растениях. Другие, не связанные с качеством питания причины изменений в окрылении потомства тлей были либо исключены, либо сведены к минимуму (Vereschagina, Gandrabur, 2014). Энтомофаги отсутствовали, все исходные самки были одного морфотипа (летние бескрылые), рожденными от крылатых расселительниц. Следовательно, неоптимальные хозяева могут быть источником мигрирующих тлей и способствовать переносу вирусных инфекций вследствие повышения количества крылатых особей при низкой численности колоний, а благоприятные – вследствие повышения количества крылатых особей при высокой плотности колоний.

После уборки колосовых культур *R. padi* перемещается на кукурузу, сорго, культивируемые и дикорастущие злаковые травы, которые остаются зелеными и продолжают расти, особенно при достаточной влажности. Здесь тли питаются и размножаются вплоть до осенней миграции на первичных хозяев в северных регионах или до зимовки – в южных. Отсюда тли могут мигрировать на посевы озимой пшеницы, создавая опасность переноса вирусов. Фенотипирование альтернативных хозяев позволяет не только выявлять особенности их влияния на развитие тлей, но и прогнозировать возможные места скопления вредителя и вирусов.

### Заключение

На основе численности и окрыления потомства бескрылых летних самок *R. padi* из северо-западной и краснодарской популяций проведено фенотипирование 14 видов дикорастущих и культивируемых злаковых трав. Статистический анализ результатов показал, что на численность потомков тли существенно влияют кормовое растение и географическое происхождение клонов *R. padi*; на окрыление – кормовое растение.

Среди изученных злаковых трав наименее благоприятным хозяином как для северо-западной, так и для краснодарской популяции *R. padi* оказался вид *Echinochloa crus-galli*, наиболее благоприятным, наряду с *Triticum aestivum* и *Zea mays*, – *Poa trivialis*. Клоны тли, выделенные из краснодарской популяции, размножались существенно быстрее на *Triticum aestivum*, *Setaria viridis* и *Cynodon dactylon*, более характерных для южных широт.

Выявленные группы растений с различной степенью пригодности для размножения и окрыления *R. padi* могут быть рекомендованы для мониторинга вредителя при ухудшении питания и зимовке. Мы видим необходимость в продолжении исследований с использованием коллекции злаков ВИР.

### References / Литература

Arkhipov M.V., Danilova T.A., Pavlyushin V.A., Sinitsyna S.M., Pasyukova E.N., Tyukalov Y.A. Ways and possibilities of phytosanitary optimization of agroecosystems in North-west region of Russia. *Plant Protection News*. 2017;2(92):5-14. [in Russian] (Архипов М.В., Данилова Т.А., Павлюшин В.А., Сеницына С.М., Пасынкова Е.Н., Тюкалов Ю.А. Пути и возможности фитосанитарной оптимизации агроэкосистем северо-западного региона России. *Вестник защиты растений*. 2017;2(92):5-14).

Bass C., Nauen R. The molecular mechanisms of insecticide resistance in aphid crop pests. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*. 2023;156:103937. DOI: 10.1016/j.ibmb.2023.103937

Borer E.T., Adams V.T., Engler G.A., Adams A.L., Schumann C.B., Seabloom E.W. Aphid fecundity and grassland invasion: invader life history is the key. *Ecological Applications*. 2009;19(5):1187-1196. DOI: 10.1890/08-1205.1

Dedryver C.A., Le Ralec A., Fabre F. The conflicting relationships between aphids and men: a review of aphid damage and control strategies. *Comptes Rendus Biologies*. 2010;333(6-7):539-553. DOI: 10.1016/j.crv.2010.03.009

Descamps L.R., Chopa C.S. Population growth of *Rhopalosiphum padi* L. (Homoptera: Aphididae) on different cereal crops from the semiarid pampas of Argentina under laboratory conditions. *Chilean Journal of Agricultural Research*. 2011;71(3):390-394. DOI: 10.4067/S0718-58392011000300007

Favret C., Aphid Taxon Community (eds). Blackman & Eastop's aphids on the world's plants, version 1.0: [website]. Available from: <https://aphidsonworldsplants.info> [accessed Dec. 10, 2024]

Finlay K.J., Luck J.E. Response of the bird cherry-oat aphid (*Rhopalosiphum padi*) to climate change in relation to its pest status, vectoring potential and function in crop–vector–virus pathosystem. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 2011;144(1):405-421. DOI: 10.1016/j.agee.2011.08.011

Guo J., Li J., Massart S., He K., Francis F., Wang Z. Analysis of the genetic diversity of two *Rhopalosiphum* species from China and Europe based on nuclear and mitochondrial genes. *Insects*. 2023;14(1):57. DOI: 10.3390/insects14010057

Kakareka N.N., Volkov Yu.G., Gapeka A.V. Yellow dwarf of barley and its vectors in Primorsky Krai. *Journal of Plant Protection and Quarantine*. 2015;(8):49-50. [in Russian] (Какарека Н.Н., Волков Ю.Г., Гапека А.В. Желтая карликовость ячменя и ее переносчики в Приморском крае. *Защита и карантин растений*. 2015;(8):49-50).

Khanal N., Vitek C., Kariyat R. The known and unknowns of aphid biotypes, and their role in mediating host plant defenses. *Diversity*. 2023;15(2):186. DOI: 10.3390/d15020186

Luneva N.N., Zakota T.Yu. Species composition of weed plants in crops of field cultures in the steppe zone of Krasnodar Territory. *Plant Protection News*. 2016;1(87):54-56. [in Russian] (Лунева Н.Н., Закота Т.Ю. Видовой состав сорных растений в посевах полевых культур степной зоны Краснодарского края. *Вестник защиты растений*. 2016;1(87):54-56).

Luo K., Zhao H., Wang X., Kang Z. Prevalent pest management strategies for grain aphids: opportunities and challenges. *Frontiers in Plant Science*. 2022;12:790919. DOI: 10.3389/fpls.2021.790919

Moralea-Hojas R., Gonzalez-Uriate A., Iraizoz F.A., Jenkins T., Alderson L., Kruger T. et al. Population genetic structure and predominance of cyclical parthenogenesis in the bird cherry-oat aphid *Rhopalosiphum padi* in England. *Evolutionary Applications*. 2020;13(5):1009-1025. DOI: 10.1111/eva.12917

Mysnik E.N. Retrospective analysis of weediness of annual fodder herb crops on the territory of Leningrad Region. *Plant Protection News*. 2018;3(97):84-87. [in Russian] (Мысник Е.Н. Ретроспективный анализ засоренности посевов однолетних кормовых трав на территории Ленинградской области. *Вестник защиты растений*. 2018;3(97):84-87).

Ogawa K., Miura T. Aphid polyphenisms: trans-generational developmental regulation through viviparity. *Frontiers in Physiology*. 2014;5:1. DOI: 10.3389/fphys.2014.00001

Radchenko E.E. Cereal crops genepool and breeding for aphid resistance. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and*

- Breeding*. 2013;174:11-22. [in Russian] [Радченко Е.Е. Генофонд и селекция зерновых культур на устойчивость к тлям. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2013;174:11-22].
- Radchenko E.E., Anisimova I.N., Alpatieva N.V. Polymorphism of Russian populations of *Rhopalosiphum padi* L. based on DNA markers. *Russian Journal of Genetics*. 2024;60(8):66-73. [in Russian] [Радченко Е.Е., Анисимова И.Н., Алпатьева Н.В. Полиморфизм российских популяций *Rhopalosiphum padi* по ДНК-маркерам. *Генетика*. 2024;60(8):66-73]. DOI: 10.31857/S0016675824080068
- Shaposhnikov G.K. Evolution of aphids in relation to evolution of plants. In: A.K. Minks, P. Harrewijn (eds). *Aphids. Their Biology, Natural Enemies and Control. Vol. A*. Amsterdam: Elsevier; 1987. p.409-414.
- Shulyakovskaya L.N., Balesta P.S. Weed infestation of cereal ear crops in Krasnodar Territory, and ways to reduce it (Zlakovoye zasoreniye zernovykh kolosovykh kultur v Krasnodarskom kraye i puti yego snizheniya). *Journal of Plant Protection and Quarantine*. 2012;(5):24-25. [in Russian] [Шуляковская Л.Н., Балеста П.С. Злаковое засорение зерновых колосовых культур в Краснодарском крае и пути его снижения. *Защита и карантин растений*. 2012;(5):24-25].
- Simon J.C., Peccoud J. Rapid evolution of aphid pests in agricultural environments. *Current Opinion in Insect Science*. 2018;26:17-24. DOI: 10.1016/j.cois.2017.12.009
- Trepashko L.I., Kozich I.A., Vasilevskaya L.P. Economic substantiation of different directed action products use for the spring barley protection against pests. *Plant Protection*. 2018;(42):274-286. [in Russian] [Трепашко Л.И., Козич И.А., Василевская Л.П. Экономическое обоснование применения препаратов разного направленного действия для защиты ячменя ярового от вредителей. *Защита растений*. 2018;(42):274-286].
- Vereshchagina A., Gandrabur E. Polymorphism and damage of aphids (Homoptera: Aphidoidea). *International Journal of Biology*. 2014;6(4):124-138. DOI: 10.5539/IJB.V6N4P124
- Vinogradova V.V., Titkova T.B., Cherenkova E.A. Dynamics of moisture and heat fluxes in transitional landscape zones from satellite and meteorological data in the beginning of the XXI century. *Current Problems in Remote Sensing of the Earth from Space*. 2015;12(2):162-172. [in Russian] [Виноградова В.В., Титкова Т.Б., Черенкова Е.А. Динамика увлажнения и теплообеспеченности в переходных ландшафтных зонах по спутниковым и метеорологическим данным в начале XXI века. *Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса*. 2015;12(2):162-172].
- Weather 1. All about weather in Russia (Pogoda 1. Vsyе о pogode v Rossii): [website]. [in Russian] [Погода 1. Все о погоде в России: [сайт]]. URL: <https://pogoda1.ru> [дата обращения: 10.12.2024].
- World Weather: [website]. [in Russian] [World Weather: [сайт]]. URL: <https://world-weather.ru> [дата обращения: 10.12.2024].
- Zakharenko V.A. Immunity of crops in the management of phytosanitary risks in grain agroecosystems. *Agrarian Science*. 2019;2:19-24. [in Russian] [Захаренко В.А. Иммуитет зерновых культур в управлении фитосанитарными рисками зерновых агроэкосистем. *Аграрная наука*. 2019;2:19-24]. DOI: 10.32634/0869-8155-2019-326-2-19-23

### Информация об авторах

**Елена Сергеевна Гандрабур**, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, helenagandrabur@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-9851-9799>

**Алла Борисовна Верещагина**, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, aphidabver@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-1342-5350>

**Наталья Станиславовна Клименко**, кандидат биологических наук, научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, ns-klimenko@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5432-6466>

### Information about the authors

**Elena S. Gandrabur**, Cand. Sci. (Biology), Researcher, All-Russian Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy., Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, helenagandrabur@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0001-9851-9799>

**Alla B. Vereschagina**, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, All-Russian Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy., Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, aphidabver@gmail.com, <https://orcid.org/0000-0003-1342-5350>

**Natalia S. Klimenko**, Cand. Sci. (Biology), Researcher, All-Russian Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy., Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, ns-klimenko@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0002-5432-6466>

**Вклад авторов:** все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

**Contribution of the authors:** the authors contributed equally to this article.

**Конфликт интересов:** авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

**Conflict of interests:** the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 17.06.2024; одобрена после рецензирования 14.04.2025; принята к публикации 12.05.2025. The article was submitted on 17.06.2024; approved after reviewing on 14.04.2025; accepted for publication on 12.05.2025.