

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи

Устинова Елена Николаевна

**Питание аборигенных насекомых-фитофагов на
инвазионных растениях**

1.5.14 Энтомология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Москва – 2025

Диссертация подготовлена на кафедре биологической эволюции биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

Научный руководитель: **Лысенков Сергей Николаевич**, кандидат биологических наук

Официальные оппоненты: **Кузнецова Наталия Александровна**, доктор биологических наук, доцент, ФГБОУ ВО Московский педагогический государственный университет, кафедра зоологии и экологии, профессор

Виноградова Юлия Константиновна, доктор биологических наук, ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина Российской академии наук, лаборатория природной флоры, главный научный сотрудник

Мартемьянов Вячеслав Викторович, кандидат биологических наук, АНОО ВО «Научно-технологический университет «Сириус», ведущий научный сотрудник

Защита диссертации состоится «12» мая 2025 г. в 15 ч. 30 мин. на заседании диссертационного совета МГУ.015.8 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, ул. Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М1.

E-mail: ksenperf@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский просп., д. 27) и на на портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/3391>

Автореферат разослан «____» _____ 2025 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета
кандидат биологических наук



К.С. Перфильева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы и степень ее разработанности. Инвазии чужеродных видов представляют собой глобальную экологическую проблему, так как могут оказывать существенное воздействие на структуры биocenозов, функционирование экосистем и хозяйственную деятельность человека (Элтон, 1960; Driesche, Driesche, 2013; Crystal-Ornelas, Lockwood, 2020). Особое внимание привлекают инвазионные растения, которые, интегрируясь в экосистемы, влияют на последующие трофические уровни, включая насекомых-фитофагов, создавая новые консортивные связи или нарушая уже существующие (Mitchell et al., 2006; David et al., 2017). Изучение взаимодействия аборигенных фитофагов с инвазионными растениями важно для понимания механизмов адаптации, эволюционных изменений и возможных последствий для экосистемы в целом.

Тема взаимодействия инвазионных растений с местными фитофагами активно изучается на протяжении последних десятилетий, и уже разработан ряд гипотез, объясняющих их успех (Meijer et al., 2016; Jeschke, Heger, 2018). Многие работы посвящены изучению адаптации аборигенных насекомых к инвазионным растениям, однако они часто носят описательный характер и ограничиваются лишь учётом фитофагов, обитающих на этих растениях (Пестов, Филиппов, 2014; Сауткин, 2021). Тем не менее, всё больше исследований посвящено детальному изучению адаптации фитофагов к новым кормовым ресурсам, включая описание физиологических механизмов, поведенческих изменений и факторов, определяющих скорость и успешность этого процесса (Gassmann et al., 2006; Wybouw et al., 2015; Jones et al., 2019). Однако масштаб современных инвазий настолько велик, а процессы адаптации происходят повсеместно и с большой скоростью, что значительная часть систем остается неизученной. При этом адаптации в каждом конкретном случае характеризуются высокой вариативностью, что затрудняет формирование единой стройной концепции. Это делает изучение адаптации насекомых к инвазионным растениям обширным и перспективным направлением для дальнейших исследований.

Цель и задачи исследования. Цель: изучить особенности перехода аборигенных насекомых-фитофагов на питание инвазионными растениями

Задачи:

- 1) изучить распространение специализированных фитофагов по отношению к аборигенным и инвазионным видам растений на примере минирующей мухи *Phytoliriomyza melampyga* (Diptera: Agromyzidae);
- 2) изучить пищевые предпочтения фитофагов по отношению к аборигенным и инвазионным видам растений на примере жуков-листоедов *Altica oleracea*, *Bromius obscurus*, *Gastrophysa viridula* (Coleoptera: Chrysomelidae);
- 3) оценить различные компоненты приспособленности (набор массы личинками, скорость развития от яйца до имаго, плодовитость) жуков-листоедов при переходе на новое кормовое растение на примере *A. oleracea*, и *G. viridula*;
- 4) сравнить транскриптомы жуков-листоедов *G. viridula*, выращенных на аборигенных и инвазионных растениях, и выявить изменения в экспрессии генов при переходе на новое кормовое растение;
- 5) построить математическую модель распространения в популяции насекомых-фитофагов полезной мутации, увеличивающей эффективность потребления инвазионного растения;
- 6) оценить предположения гипотезы освобождения от врагов на материале флоры средней полосы России.

Объект и предмет исследования. Объектами исследования являются аборигенные насекомые-фитофаги, потенциально способные переходить на питание чужеродными растениями. Предметом является процесс питания аборигенных насекомых-фитофагов на чужеродных растениях и изменения, происходящие при переходе на новое кормовое растение.

Научная новизна. Впервые проведено комплексное исследование перехода аборигенных насекомых-фитофагов на питание инвазионными растениями, включающее анализ генералиста (несколько видов жуков-листоедов) и специализированного насекомого (минирующей мухи). Выявлены ключевые особенности пищевых предпочтений и адаптации фитофагов при

освоении новых кормовых растений. Сравнительный анализ транскриптомов жуков-листоедов позволил выявить изменения в экспрессии генов, обусловленные адаптацией к инвазионному виду растений. Разработанная математическая модель распространения полезной мутации в популяции насекомых-фитофагов открывает новые перспективы для прогнозирования их взаимодействий с инвазионными растениями и разработки методов биологического контроля.

Теоретическое и практическое значение работы. Понимание механизмов адаптации аборигенных насекомых-фитофагов к новым чужеродным растениям имеет как теоретическую, так и практическую значимость. Фитофаги, питающиеся инвазионными растениями, не только представляют перспективный биологический метод контроля (McFadyen, 2000; Culliney, 2005; Witt et al., 2020), но и являются интересной моделью для изучения процесса формирования коэволюционных связей и ранних этапов симпатрического видообразования. Биологические инвазии можно рассматривать как глобальный непреднамеренный эволюционный эксперимент: появление в экосистеме чужеродных растений создает новые векторы отбора для местной биоты и дает возможность наблюдать возникновение новых адаптаций *in situ* за относительно короткие промежутки времени (Siemann et al., 2006; Carroll, 2007).

Методология и методы исследования. Исследование основано на комплексном междисциплинарном подходе, объединяющем методы экологии, молекулярной биологии, биохимии, генетики, математического моделирования и анализа данных. Такой подход позволяет изучить взаимодействия между фитофагами (минерами и жуками-листоедами) и растениями (аборигенными и инвазионными) на разных уровнях: от полевых наблюдений до молекулярных механизмов и долгосрочных эволюционных процессов.

Положения, выносимые на защиту

1. Аборигенные насекомые-фитофаги демонстрируют низкую адаптацию к питанию на инвазионных растениях, несмотря на потенциальную способность использовать их в качестве источника пищи;
2. изменения в уровне экспрессии генов насекомых-фитофагов при переходе на новое кормовое растение носят комплексный характер, не ограничены отдельными функциональными группами генов и характеризуются индивидуальной вариабельностью ответных реакций;
3. важную роль в процессе адаптации фитофагов к инвазионным растениям играет наличие предсуществующей популяционной изменчивости по приспособленности и предпочтениям или способности выбирать кормовое растение.

Степень достоверности работы. Результаты, включенные в диссертационную работу, получены на основании исследований, проведенных на высоком научном и техническом уровне с применением различных современных методов, включая молекулярный анализ, математическое моделирование и обучение нейронной сети. Работа характеризуется тщательным статистическим анализом и использованием нескольких модельных систем, что повышает надежность и обоснованность полученных результатов. Кроме того, результаты работы опубликованы в высокорейтинговых рецензируемых международных журналах и представлены на пяти конференциях всероссийского и международного уровня.

Личный вклад автора. Автор диссертации совместно с научным руководителем разработала предварительный план и методологию исследования, уточняла и модифицировала их на всех этапах работы. Соискатель самостоятельно провела литературный обзор по теме диссертации, проводила полевые наблюдения и лабораторные эксперименты, подготовку проб для изотопного анализа, выделяла ДНК и РНК для молекулярных анализов, проводила биоинформатическую и статистическую обработку данных. Совместно с научным руководителем соискатель разработала математическую

модель, при консультации С.В. Колпинского обучила нейронную сеть для оценки площади повреждений листьев фитофагами. Все имеющиеся в данной работе таблицы с рисунками сделаны автором самостоятельно. Текст диссертации полностью написан автором с учётом замечаний со стороны научного руководителя, а также рецензентов статей, напечатанных по теме диссертации в различных журналах.

Апробация работы. Основные результаты работы были представлены и обсуждены на следующих конференциях: международная научная конференция «Изучение чужеродной флоры России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы». Москва, 18–21 марта 2024 г. (устный доклад); восьмая национальная научная конференция с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (ЭкоМатМод-2023). Пущино, 9-11 ноября 2023 г. (устный доклад); ежегодная общеуниверситетская научная конференция «Ломоносовские чтения». Москва, 4-12 апреля 2023 г. (устный доклад); IV-я международная конференция «Современные проблемы биологической эволюции». Москва, 17-20 октября 2022 г. (устный доклад); XVI съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22-26 августа 2022 г. (стендовый доклад); шестой международный симпозиум «Чужеродные виды в Голарктике. Борок-VI». Углич, 11-15 октября 2021 г. (устный доклад); ежегодная общеуниверситетская научная конференция «Ломоносовские чтения». Москва, 21 апреля 2021 г. (устный доклад)

Публикации автора по теме диссертации. По материалам работы опубликовано 4 статьи в научных журналах, индексируемых в международных базах данных Web of Science и Scopus. Вклад соискателя во всех опубликованных работах является определяющим и отражен в списке публикаций на стр. 23.

Структура диссертации. Текст диссертации изложен на 208 страницах и включает в себя введение, 10 глав, заключение, выводы, список литературы, 5 приложений. В тексте диссертации имеется 7 таблиц, 25 рисунков. Список литературы включает в себя 430 источников, из них 413 – на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Введение

Во Введении обоснована актуальность темы исследования, научная новизна, теоретическая и практическая значимость, поставлены цели и задачи, сформулированы положения, выносимые на защиту.

ГЛАВА 1. Обзор литературы

Гипотеза избавления от фитофагов как одно из объяснений успеха инвазионных растений. В данном разделе рассмотрены теоретические основы гипотезы избавления от врагов, а также проанализированы примеры, подтверждающие и опровергающие её. Обсуждаются ключевые факторы и условия, которые могут влиять на реализацию предпосылок гипотезы.

Механизмы, обеспечивающие переход насекомых на новое кормовое растение. В данном разделе рассматриваются морфологические, физиологические и поведенческие изменения механизмы насекомых-фитофагов, необходимые для освоения нового кормового ресурса. Рассмотрены возможные сценарии при переходе насекомых-фитофагов на чужеродное кормовое растение в зависимости от соотношения скорости развития физиологических и поведенческих адаптаций в популяции фитофага.

ГЛАВА 2. Модельные системы

Для изучения процессов адаптации насекомых-фитофагов к инвазионным растениям необходимо подобрать подходящие объекты исследования, которые демонстрируют потенциальные возможности перехода на новые кормовые растения. Для данной работы были подобраны четыре модельные системы, включающие аборигенного насекомого-фитофага и его основные и потенциальные кормовые растения, как аборигенные, так и близкородственные инвазионные. Одна из систем включает минирующую муху *Phytoliriomyza melampyga* (Loew, 1869) (Diptera: Agromyzidae), эндофага растительных тканей с узкой трофической специализацией, и ее основное кормовое растение аборигенную недотрогу *Impatiens noli-tangere* L. (Balsaminaceae), а также два инвазионных вида того же рода *I. glandulifera* Royle и *I. parviflora* DC. В

остальных трех модельных системах в качестве насекомых рассматриваются жуки-листоеды (Coleoptera: Chrysomelidae), для которых характерна олигофагия и меньшая степень специализации. Так, для щавелевого листоеда *Gastrophysa viridula* (DeGeer, 1775) изучали пищевые предпочтения по отношению к четырем растениям семейства Polygonaceae: двум аборигенным щавелям *Rumex confertus* Willd. и *Rum. obtusifolius* L. и двум инвазионным рейнутриям *Reynoutria ×bohemica* Chrtek et Chrtkova и *Rey. sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai. Две другие модельные системы включали листоедов *Altica oleracea* (Linnaeus, 1758) и *Bromius obscurus* (Linnaeus, 1758) и одинаковый набор кормовых растений из семейства Onagraceae, среди которых три аборигенных вида *Chamaenerion angustifolium* (L.) Holub, *Epilobium montanum* L., *E. hirsutum* L. и три чужеродных вида *E. adenocaulon* Hausskn., *Oenothera biennis* L., *Oe. rubricaulis* Klebahn.

ГЛАВА 3. Материалы и методы

Для изучения описанных модельных систем были использованы разнообразные методы. Для изучения пищевых предпочтений минера *Phytoliriomyza melampyga* по отношению к аборигенной и инвазионным видам недотрог мы проводили полевые учеты, так как минеры оставляют легко идентифицируемые следы. Для работы с жуками-листоедами мы их собирали и проводили эксперименты по выявлению пищевых предпочтений в лабораторных условиях. Для обработки результатов этих экспериментов обучили нейронную сеть, позволяющую автоматизировать процесс количественной оценки уровня повреждений растений фитофагами. Помимо выявления предпочтений жуков-листоедов, экологические эксперименты в лабораторных условиях позволили оценить такие аспекты приспособленности жуков-листоедов, как плодовитость и набор массы при выращивании на различных растениях. В качестве другого способа оценки эффективности питания как минеров, так и жуков-листоедов, на аборигенных и инвазионных растениях использовали трофическое фракционирование тяжелых изотопов. Молекулярные методы служили для анализа внутривидовой генетической структуры в популяции минера, идентификации зараженности популяции *A. oleracea* вольбахией, анализа

транскриптома для оценки физиологических механизмов, позволяющих питаться инвазионными видами растений. Для оценки долгосрочных генетических механизмов адаптации фитофагов к инвазионным растениям разработали математическую модель распространения полезной мутации в популяции насекомого-фитофага, позволяющей ему переходить на питание инвазионными растениями. Также мы проверяли на материале флоры средней полосы России следствия из гипотезы освобождения от врагов, анализируя базы данных и изучая влияние числа родственных видов и естественных врагов (фитофагов и фитопатогенов) на долю инвазионных видов от общего числа чужеродных видов.

ГЛАВА 4. Минеры *Phytoliriomyza melampyga* на аборигенной и инвазионных видах недотрог

Среди 84 последовательностей, выделенных из личинок *Phytoliriomyza melampyga*, собранных с разных видов недотрог, было выявлено 12 гаплотипов COI. Однако распределение этих гаплотипов не было связано ни с видами недотрог, ни с географическим расположением популяции (рис. 1). То есть между популяциями с разных растений нет дивергенции, по-видимому происходят свободные переходы минёров с одного вида на другой.

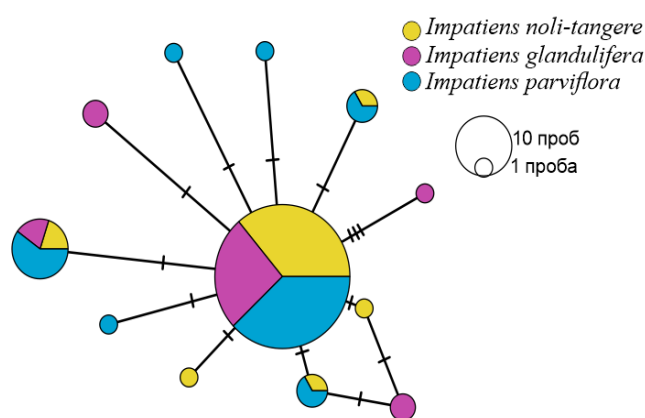


Рисунок 1. Сеть гаплотипов COI *Phytoliriomyza melampyga*, полученная методом срединного соединения в PopART. Цвета отражают вид недотроги, с которой была собрана личинка минера с данным гаплотипом. Размеры кругов отражают относительную частоту гаплотипов. Каждая черточка на ребрах сети обозначает различие между гаплотипами в один нуклеотид.

Частота поражения аборигенной *I. noli-tangere* составила 43,1 %, что превышает частоту поражения *I. glandulifera* более чем в 10 раз ($p < 0,001$ в точном тесте Фишера), а *I. parviflora* – более чем в два раза ($p < 0,001$). Частота

поражения минерами *I. parviflora* была значимо выше по сравнению с *I. glandulifera* ($p < 0,001$ в точном тесте Фишера). Все три вида недотрог значимо различались по общей площади листовых мин ($p < 0,001$ в критерии Краскела – Уоллиса): площадь мин была наибольшей на листьях *I. glandulifera* и наименьшей на листьях *I. noli-tangere*.

Таким образом, наблюдается отрицательная корреляция между предпочтениями откладки яиц и площадью мин у *P. melampyga* на трёх видах *Impatiens*, которую можно объяснить несколькими гипотезами, которые не исключают друг друга: предпочтения листовых минеров могут определяться (1) содержанием защитных соединений, (2) содержанием питательных веществ, (3) поведенческими адаптациями и (4) уходом от паразитизма. В работе подробно обсуждены несколько возможных объяснений, и два из них, не взаимоисключающие, кажутся наиболее правдоподобными: а) инвазионные растения имеют более высокий уровень защиты от фитофагов, что заставляет фитофагов избегать их и потреблять больше тканей во время развития личинок; б) *P. melampyga* начал питаться на инвазионных недотрогах, особенно *I. glandulifera*, относительно недавно, и предпочтения еще не сформированы.

ГЛАВА 5. Нейронная сеть для оценки площади повреждений листьев насекомыми-филлофагами

Для количественной оценки повреждений, оставленных филлофагами, была обучена нейронная сеть, восстанавливающая подаваемые на вход погрызенные листья. Использована модель Unet++ (Zhou et al., 2018) с энкодером EfficientNet-B0 (Tan, Le, 2019), предобученная на датасете ImageNet. Для обучения модели был сгенерирован датасет с искусственными повреждениями, что позволило обучать нейронную сеть на листьях различной формы без необходимости ручной, трудоемкой разметки классов.

Обученная нейронная сеть хорошо восстанавливает маску листа, даже в случаях со сложными краями листа. Наилучший результат (наименьшая среднеквадратическая ошибка между поврежденной площадью, рассчитанной нейронной сетью, и ручным измерением в Photoshop) получили при

использовании в качестве функции потерь комбинацию DiceLoss и FocalLoss в соотношении 0,1 к 0,9, соответственно. При этом среднеквадратическая ошибка между поврежденной площадью, рассчитанной нейронной сетью, и ручным измерением в Photoshop составила 0,03 см². Обученная нами нейронная сеть позволяет автоматически оценивать площади повреждений листьев, значительно упрощая и ускоряя процесс изучения взаимодействий между растениями и фитофагами.

ГЛАВА 6. Питание *Gastrophysa viridula* на аборигенных и инвазионных растениях семейства Polygonaceae

Имаго жуков-листоедов *G. viridula* сильнее повреждали *Rum. confertus* по сравнению с обоими видами рейнутрий и сильнее повреждали *Rum. obtusifolius* по сравнению с *Reynoutria sachalinensis* ($p < 0,05$ в парном тесте Уилкоксона). Личинки сильнее повреждали *Rum. obtusifolius* по сравнению *Rum. confertus* ($p < 0,05$ в парном тесте Уилкоксона). При этом в природе *G. viridula* в нашем исследовании встречались в основном на *Rum. confertus* (мы нашли всего два растения *Rum. obtusifolius* с жуками *G. viridula*), что может говорить о том, что на распределение жуков в природе влияют биотопические различия между разными видами растений.

Ни одна из более 500 личинок на *Rey. sachalinensis* не дожила до первой линьки. На *Rey. ×bohemica* также была очень высокая смертность (более 90 %), уменьшенный вес куколок, замедленное развитие личинок, а имаго откладывали максимум одну кладку с меньшим числом яиц по сравнению с развитием на щавеле. Возможной причиной такой низкой приспособленности может быть морфологическая непригодность рейнутрии в качестве кормового растения или фитохимический состав растений.

Между пробами жуков, в течение последних суток питавшихся на *Rum. confertus*, наблюдается высокая корреляция по распределению уровней экспрессии генов (рис. 2). Однако транскриптомы жуков, питавшихся *Rey. ×bohemica*, хуже соответствуют друг другу и кластеризуются с пробами с других растений (рис. 2), что может свидетельствовать о различиях в индивидуальных

стратегиях адаптации к этому кормовому ресурсу. Возможно, отдельные индивиды по-разному реагируют на непривычное растение, проявляя отказ от питания или разные способы переработки его компонентов, что приводит к большому разбросу транскриптомных профилей.

Не было выявлено статистически значимого обогащения ни по одной категории генных онтологий дифференциально экспрессируемых генов (p -значение > 0.05 для всех категорий), что может указывать на комплексный характер адаптивных изменений, не ограниченных отдельными функциональными группами генов.

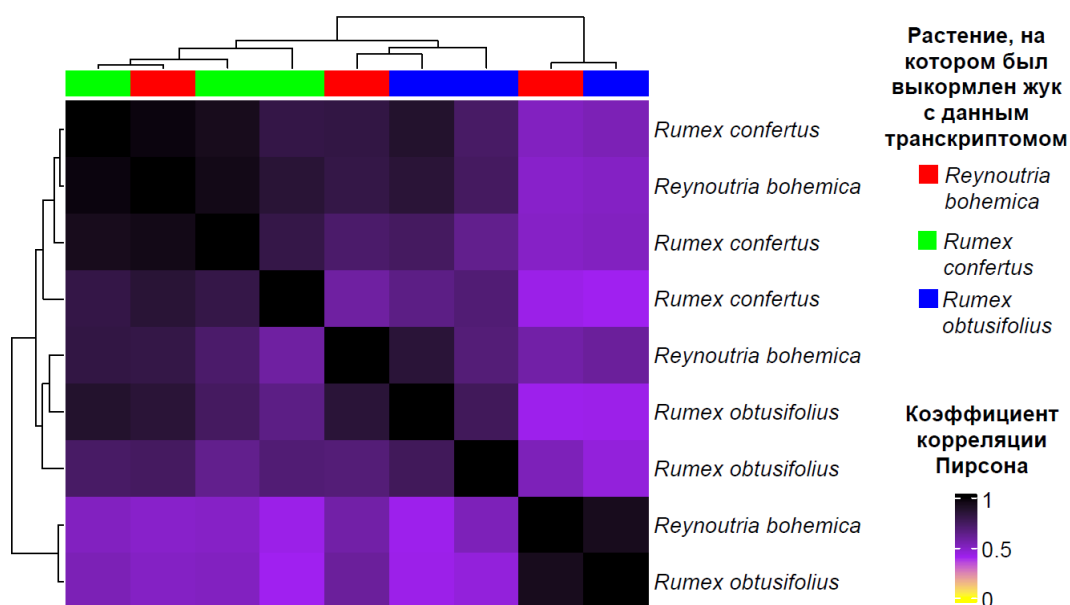


Рисунок 2. Корреляционная матрица соответствий между экспрессией генов в разных пробах. Для построения кластерной дендрограммы использовано евклидово расстояние и метод полной связи.

В то же время, несмотря на отсутствие значимо перепредставленных генных категорий, среди дифференциально экспрессируемых генов были выявлены гены, потенциально вовлеченные в детоксикационные процессы. Между *Rum. confertus* и *Rey. ×bohemica* дифференциально экспрессируемые гены преимущественно связаны с гидролазной активностью. В сравнении *Rum. obtusifolius* и *Rey. ×bohemica* отмечена повышенная экспрессия генов, связанных с каталитической активностью, действующей на белки. В парах *Rum. confertus* и

Rum. obtusifolius среди дифференциально экспрессируемых генов присутствуют те, что связаны с оксидоредуктазной и трансферазной активностью. Таким образом, питание на различных растениях может приводить к запуску различных детоксикационных механизмов.

ГЛАВА 7. Питание *Altica oleracea* на аборигенных и инвазионных растениях семейства Onagraceae

Имаго *A. oleracea* на листьях *C. angustifolium* повреждают значительно большие площади по сравнению с другими растениями семейства Onagraceae ($p < 0,05$ в парном тесте Уилкоксона во всех вариантах сравнения), включая как аборигенные (*E. montanum*), так и чужеродные виды (*E. adenocaulon*, *Oe. rubricaulis*, *Oe. biennis*). Однако различия в площади повреждения между двумя видами кипрея, аборигенным *E. montanum* и инвазионным *E. adenocaulon*, были незначительны, так же как и между двумя видами энотеры, *Oe. rubricaulis* и *Oe. biennis* (рис. 3А).

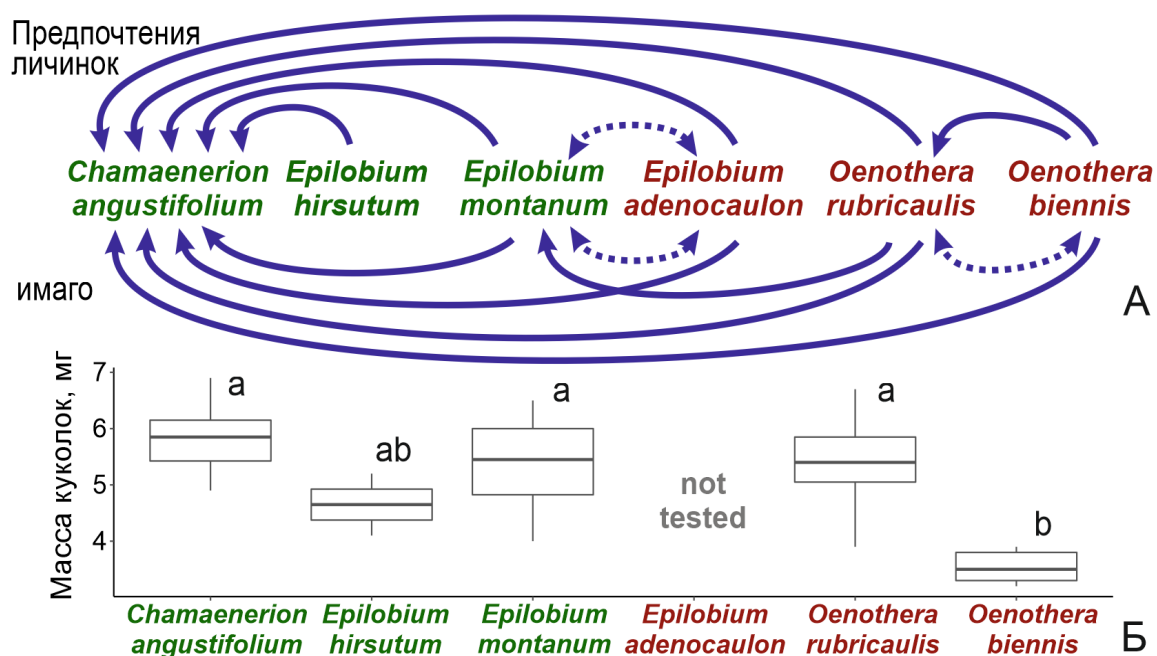


Рисунок 3. А. Предпочтения личинок *A. oleracea* (выше) и имаго (ниже) между разными парами растений, участвующими в эксперименте. Направление сплошной линии указывает на предпочтительное растение в каждой паре видов. Пунктирные линии представляют случаи, когда нет значимой разницы в предпочтениях между растениями в данной паре. Б. Масса куколок *A. oleracea*, личинки которых питались на различных растениях. Показаны медианные

значения, интерквартильные размахи и размахи. Разные буквы указывают на статистически значимые различия ($p \leq 0.05$ с поправкой Бонферрони) в тесте Данн.

Аналогичные предпочтения наблюдаются у личинок: они также оставляют значимо большие по площади повреждения на *C. angustifolium* по сравнению с другими растениями семейства Onagraceae, а различия между аборигенным *E. montanum* и инвазионным *E. adenocaulon* были незначимы. Однако, в отличие от взрослых жуков, личинки выедают значимо большие площади на листьях *Oe. rubricaulis* по сравнению с более инвазионной *Oe. biennis*. При этом масса куколок, личинки которых питались на *Oe. biennis*, значимо меньше, чем масса куколок, личинки которых питались на *C. angustifolium*, *E. montanum*, *Oe. rubricaulis* (рис. 3). Таким образом, имаго оказываются неспособны выбрать наиболее подходящее растение, что может привести к «эволюционной ловушке», когда взрослые насекомые используют инвазионное растение и откладывают яйца, но растение оказывается токсичным для их личинок (Yoon, Read, 2016; Singer, Parmesan, 2018).

Стоит отметить, что несмотря на сильные предпочтения по отношению к *C. angustifolium* во всех сравнениях, в большинстве случаев некоторая доля личинок выбирала альтернативное растение или находилась вне обоих типов растений, проявляя поисковое поведение. Мы полагаем, что существует значительная вариабельность в предпочтениях и возможностях развития на разных растениях внутри популяции, что может быть чрезвычайно важным при переходе на новые кормовые растения (Креславский-Смирнов, 1987; Steward et al., 2022).

Все 111 собранных особей *A. oleracea*, встреченных в их естественной среде обитания или выращенных из яиц, были самками. Отсеквенированные участки гена *wsp* показали наиболее точное совпадение с последовательностями *Wolbachia*, что подтверждает наличие заражения вольбахией в популяции. Такое смещение в сторону самок снижает эффективный размер популяции, что приводит к преобладанию генетического дрейфа над отбором внутри популяции (Wright, 1931; Caballero, 1994). Это снижает вероятность закрепления полезных

мутаций, которые могли бы способствовать лучшему распознаванию неподходящих кормовых растений или более эффективному питанию на них. Напротив, мутации, увеличивающие вероятность выбора менее подходящих растений, могут закрепиться случайно, усугубляя катастрофические последствия эволюционной ловушки.

ГЛАВА 8. Питание *Bromius obscurus* на аборигенных и инвазионных растениях семейства Onagraceae

Эксперименты по выявлению пищевых предпочтений жуков-листоедов *Bromius obscurus* показывают, что они, как и *Altica oleracea*, при наличии выбора сильнее повреждают *Chamaenerion angustifolium* по сравнению со всеми остальными исследуемыми растениями семейства Onagraceae ($p < 0,001$ в парном тесте Уилкоксона), независимо от их инвазионного статуса. В эксперименте с ориентацией по запаху листоеды *B. obscurus* продемонстрировали способность находить иван-чай по запаху ($p < 0,001$ в парном тесте Уилкоксона). Аборигенный *E. montanum* повреждали сильнее, чем *E. hirsutum*, *Oe. rubricaulis*, *Oe. biennis*, однако не было разницы в площади повреждений между *E. montanum* и *E. adenocaulon*. Таким образом, выбор кормовых растений не может быть связан с их инвазионным статусом. В работе обсуждаются различные факторы, объясняющие пищевые предпочтения, такие как механические свойства листьев, химический состав и высокую распространенность иван-чая.

ГЛАВА 9. Математическое моделирование распространения полезной мутации в контексте взаимодействия насекомых-фитофагов с инвазионными растениями

Мы рассмотрели детерминированную модель взаимодействий между фитофагами и их кормовыми растениями, которые представлены двумя видами: аборигенное кормовое растение и филогенетически родственное инвазионное. У фитофага есть две популяции, связанные с этими двумя видами растений, размеры каждой из популяций фитофага моделируются отдельно. Фитофаг имеет две экологические расы, определяемые одним диаллельным локусом: для дикого типа эффективность питания на инвазионных видах ниже, чем на аборигенных

растениях, особи, несущие рецессивную мутацию, питаются одинаково эффективно как на аборигенном, так и на инвазионном виде растений. Предполагается полное доминирование, так что гомозиготы по аллелю дикого типа и гетерозиготы имеют фенотип дикого типа, и только гомозиготы по мутантному аллелю имеют мутантный фенотип.

Первая стадия модели имитирует скрещивание и переход к следующему поколению. Следующая стадия — миграция фитофагов между двумя популяциями: на этой стадии происходит расселение насекомых-фитофагов по растениям-хозяевам, где происходит следующая стадия — питание (рис. 4). Питание фитофагов и прирост биомассы зависят от обилия растения-хозяина.

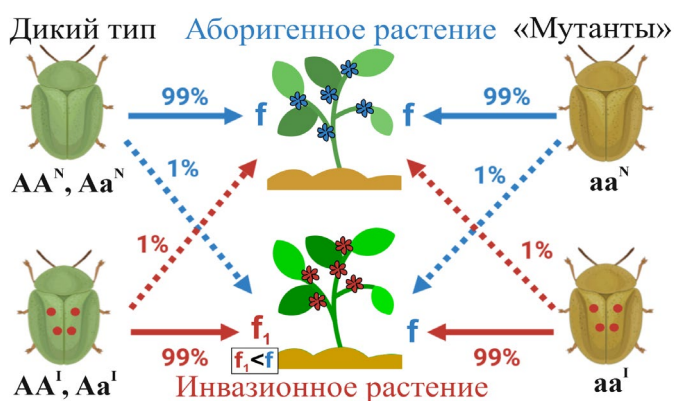


Рисунок 4. Схема модели взаимодействий между фитофагами и их кормовыми растениями. Есть два вида растений — аборигенное и инвазионное, а также две экологические расы фитофага — дикого типа и мутанты. Каждая экологическая раса представлена двумя популяциями, одна из которых питается на аборигенном

растении, а другая — на инвазионном. f — коэффициент, отражающий эффективность питания (приспособленность) фитофага на растении, для дикого типа на инвазионном растении используется коэффициент f_1 , который ниже чем f . В каждом поколении 99 % каждой популяции остается на своем кормовом растении, а 1 % популяции мигрирует на альтернативное растение.

В нашей модели мы рассмотрели несколько ключевых факторов, которые влияют на темпы распространения условно полезных мутантных аллелей, обеспечивающих расширение трофической ниши при переходе на инвазионное растение.

Процесс фиксации мутации обычно требует значительного числа поколений. Смоделированные нами сценарии показывают, что вытеснение аллеля дикого типа требует, чтобы инвазионное растение было как минимум так же многочисленно, как и аборигенный вид. Для быстрого и успешного

распространения мутантный аллель должен уже иметь значительную численность в начальной популяции. Ассортативное скрещивание может способствовать распространению мутантных аллелей, хотя немедленное появление и ассоциация таких аллелей с ассортативным скрещиванием кажутся неправдоподобными. Все эти факторы в совокупности определяют скорость и успешность распространения мутантных аллелей, способствующих расширению трофической ниши при переходе на инвазионные растения.

ГЛАВА 10. Анализ гипотезы освобождения от врагов на примере Среднерусской флоры

В анализ было включено 2550 покрытосеменных видов (654 рода, 102 семейства) флоры средней полосы Европейской части России: 2017 (519 родов, 93 семейства) аборигенных и 533 (291 род, 66 семейств) адвентивных вида, включая 50 инвазионных видов (41 род, 22 семейства).

Наши сравнения числа фитофагов у аборигенных, чужеродных и инвазионных растений Средней России не подтверждают гипотезу освобождения от врагов. Мы не обнаружили уменьшения числа естественных вредителей на уровне рода и семейства ни у адвентивных видов по сравнению с аборигенными, ни у инвазионных видов по сравнению с неинвазионными адвентивными.

Гипотеза освобождения от врагов предсказывает меньшее число родственных видов для инвазионных видов, объясняя это тем, что чужеродные виды, имеющие больше аборигенных родственников, могут сталкиваться с более сильным биотическим сопротивлением (Carruccino, Carpenter, 2005). Однако критерий Манна – Уитни показал, что число аборигенных видов значимо выше ($p = 0,012$) в родах, включающих в себя инвазионные виды (41 род; среднее число аборигенных видов в роде $4,3 \pm 5,5$), чем в родах, включающих адвентивные виды, но без инвазионных (250 родов; $3,3 \pm 7,7$). На уровне семейств среднее число аборигенных видов в семействе для семейств с инвазионными видами составило $53,1 \pm 69,5$ (22 семейства), что было значимо больше ($p = 0,039$) числа

аборигенных видов в семействе с адвентивными видами, но без инвазионных $15,0 \pm 23,6$ (44 семейства).

Таким образом, наши результаты находятся в соответствии с гипотезой, что чужеродные виды, близкородственные аборигенным, могут иметь преимущество при инвазии, поскольку сходные черты позволяют им успешно адаптироваться к аналогичным условиям среды (Duncan, Williams, 2002). Аналогичные выводы получаются и в других исследованиях, где рассматривают региональные масштабы и поздние стадии инвазии, в то время как чужеродные виды, более тесно связанные с аборигенными, как правило, менее успешны на локальном уровне (Ma et al., 2016; Park et al., 2019).

Анализ обобщенных моделей (GLM) показал, что на долю инвазионных видов в роде от числа адвентивных видов в роде положительно влияет число видов в данном роде в мировой флоре и отрицательно взаимодействие факторов число видов в роде в Средней России и число видов в роде в мире. То есть, чем больше в роде видов в мировой флоре, тем больше инвазионных видов этого рода, но с увеличением числа видов в роде в Средней России эта зависимость становится менее выраженной. Число видов в роде в Средней России и число паразитов, известных для данного рода, не вошли в наилучшую модель. Объяснение этого факта может заключаться в том, что более разнообразные роды имеют больше шансов на успешное внедрение их представителей в новых ареалах, поскольку широта экологической вариативности внутри рода повышает вероятность наличия видов с подходящими адаптациями. Однако, если местная флора уже включает разнообразных представителей этого рода, то конкуренция или биотическое сопротивление могут нейтрализовать этот эффект.

Заключение

Мы изучили возможности перехода аборигенных насекомых-фитофагов на питание инвазионными растениями на примере четырех модельных систем. Несмотря на выявленную потенциальную способность насекомых-фитофагов питаться на инвазионных растениях, ни один из рассматриваемых видов не продемонстрировал предпочтения к какому-либо из инвазионных растений или

более высоких показателей приспособленности на них. Однако насекомые могут избегать и близкородственные аборигенные виды, что нельзя объяснить только отсутствием коэволюционных связей. Так, например, листоеды *Altica oleracea* и *Bromius obscurus* проявляют явные предпочтения к аборигенному виду *Chamaenerion angustifolium*, выбирая его не только среди инвазионных *Epilobium adenocaulon*, *Oenothera rubricaulis* и *Oe. biennis*, но и среди аборигенных *E. montanum* и *E. hirsutum*.

Для успешного перехода на питание инвазионными растениями насекомые-фитофаги должны обладать достаточной физиологической пластичностью. Исследование транскриптома *Gastrophysa viridula* показало, что уровень экспрессии генов у этих насекомых изменяется в зависимости от кормового растения, затрагивая большое количество генных путей, что может способствовать освоению новых источников питания. Однако помимо физиологических возможностей потреблять новое кормовое растение для успешного перехода на новые виды может потребоваться изменение поведенческих стереотипов. Несмотря на успешное развитие на инвазионных недотрогах, минер *Phytoliriomyza melampyga* реже поражают инвазионные виды недотрог *Impatiens parviflora* и *I. glandulifera* по сравнению с аборигенной *I. nolitangere*, что может свидетельствовать о недостаточной сформированности предпочтений по отношению к инвазионным видам.

Переход на инвазионное растение будет выгоден для насекомых-фитофагов, если численность этого растения велика, так как это создает значительное давление отбора и способствует закреплению адаптаций, направленных на использование нового источника пищи. Пищевые предпочтения *Altica oleracea* и *Bromius obscurus* в пользу *Chamaenerion angustifolium* можно объяснить его наибольшей распространенностью по сравнению с другими видами семейства Onagraceae, адаптация к которым нецелесообразна, пока их численность и распространение остаются ограниченными. Математическое моделирование подтверждает, что высокая численность инвазионного растения играет важную роль в скорости

распространения мутаций, увеличивающих приспособленность насекомых к новому кормовому растению. Помимо этого, модели показывают, что процесс адаптации к инвазионным видам требует значительного времени. Его ускорению может способствовать наличие популяционной изменчивости по приспособленности и предпочтениям или способности различать кормовые растения, которую мы выявили у жуков-листоедов в ходе лабораторных экспериментов.

Таким образом, взаимодействие аборигенных насекомых-фитофагов с инвазионными растениями представляет собой сложный и многогранный процесс, для полноценного понимания адаптационных механизмов и их динамики в естественных условиях необходимо сочетание полевых исследований, лабораторных экспериментов, молекулярных методов, а также использование математических моделей для прогнозирования долгосрочных тенденций.

Выводы

- 1) Аборигенная *Impatiens noli-tangere* чаще повреждается листовым минером *Phytoliriomyza melampyga*, чем инвазионные виды *Impatiens*, при этом анализ генетической структуры популяций минера показал отсутствие значительной дивергенции между популяциями, питающимися разными видами недотрог.
- 2) Ни один из исследуемых видов жуков-листоедов не проявил предпочтений к инвазионным видам растений, однако такие факторы, как распространенность растений, их присутствие в различных биотопах, а также морфологические и биохимические характеристики, оказывают большее влияние на выбор кормового растения, чем их инвазионный статус.
- 3) Предпочтения жуков-листоедов в лабораторных условиях не всегда соответствуют их приспособленности, что может приводить к эволюционной ловушке или препятствовать расширению трофической ниши из-за отсутствия поведенческих адаптаций.

- 4) Питание жуков-листоедов *Gastrophysa viridula* на аборигенных и инвазионных растениях вызывает изменения в экспрессии разнообразных функциональных групп генов.
- 5) Математическое моделирование показало, что для фиксации условно полезной мутации, обеспечивающей расширение трофической ниши при переходе на инвазионное растение, обычно требуется значительное число поколений, но процесс ускоряется при большой численности инвазионного растения и высоком исходном уровне мутантного аллеля в популяции.
- 6) На материале флоры средней полосы Европейской части России показано, что на данном масштабе на успех инвазионных видов в большей степени влияет наличие экологических преадаптаций, чем освобождение от вредителей и конкуренции.

Благодарности

Я выражаю искреннюю благодарность своему научному руководителю, С.Н. Лысенкову, за неоценимую поддержку и руководство в процессе выполнения данного исследования. Также хочу поблагодарить Д.М. Щепетова (МГУ-ППИ в Шэньчжэне) за консультации по молекулярным методам и биоинформатической обработке данных. Благодарю А.В. Тиунова и других сотрудников лаборатории почвенной зоологии и экологии ИПЭЭ РАН за проведение изотопного анализа и помощь в интерпретации полученных результатов. Отдельная благодарность С.В. Колпинскому (НИУ «МЭИ») за помощь в обучении нейронной сети и всей команде курса «Нейронные сети в научных исследованиях» за предоставленные знания, которые позволили мне освоить нейронные сети и успешно применять их в своей научной работе. Также выражаю признательность С.Б. Ивницкому (каф. биологической эволюции МГУ) за помощь в организации пространства для поддержания культуры листоедов, а также за консультации по вопросам изучения их пищевых предпочтений и приспособленности. Благодарю всех сотрудников кафедры биологической

эволюции МГУ за полезные обсуждения и ценные советы в ходе подготовки рукописи.

ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых научных журналах, индексируемых в международных базах данных Scopus, Web of Science, RSCI

1. **Ustinova E. N.**, Kolpinskiy S. V., Lysenkov S. N. From bites to bytes: analyzing leaf damage area with neural networks to assess *Altica oleracea*'s (Coleoptera, Chrysomelidae) preferences for native and invasive plants from the Onagraceae family // *Arthropod-Plant Interactions*. — 2024. — V. 18. — №. 5. — P. 853–865. 1,411 п.л./0,9 п.л. JIF 1,2.

2. **Ustinova E. N.**, Lysenkov S. N., Schepetov D. M., Tiunov A. V. Which *impatiens* is eaten more? *Phytoliriomyza melampyga* (Agromyzidae) attack rates on invasive *Impatiens glandulifera* and *I. parviflora* and native *I. noli-tangere* // *Arthropod-Plant Interactions*. — 2023. — V. 17. — №. 6. — P. 825–837. 1,411 п.л./0,8 п.л. JIF 1,2.

3. **Ustinova E. N.**, Lysenkov S. N. How many generations does it take for phytophages to colonize invasive plants? Mathematical modeling predictions // *Caucasian Entomological Bulletin*. — 2024. — V. 20. — №2. — P. 315–323. 1,040 п.л./0,6 п.л. SJR 0,35.

4. **Устинова Е.Н.**, Лысенков С.Н. Обзор механизмов, обеспечивающих ранние стадии перехода насекомых-фитофагов на питание чужеродными растениями // *Российский журнал биологических инвазий*. — 2025. — Т. 18. — № 1. — С. 135–150. 1,848 п.л./1,4 п.л. РИНЦ ИФ 0,942.

