

# Закономерности эволюции сезонных жизненных циклов насекомых при расселении и климатической адаптации

Проект направлен на получение новых знаний о закономерностях эволюции сезонных жизненных циклов насекомых при расселении видов и их адаптации к новым климатическим условиям. Исследования будут проведены в трех основных направлениях, представленных ниже тремя разделами подтемы 2.

## Раздел 2.1. Закономерности эволюции температурных норм развития насекомых: экологическая пластичность, наследуемость и адаптивное значение.

Основная фундаментальная научная проблема, на решение которой нацелен данный проект, – проверка предсказания теории жизненных циклов, согласно которому все параметры жизненного цикла, в том числе и температурные нормы развития, должны адаптивно изменяться под действием естественного отбора в соответствии с локальными и сезонными особенностями климата и других факторов среды. В результате такой адаптации возникает географическая, межпопуляционная, сезонная и другие формы изменчивости температурных норм развития. Эта изменчивость может быть детерминирована генетически или же появляется результате регулирующего воздействия факторов среды, т.е. экологической пластичности. Исследование данной проблемы актуально, поскольку даже существование внутривидовой изменчивости термальных констант (температурного порога, коэффициента термолабильности развития и суммы градусо-дней) до сих пор ставится под сомнение. Постулируемая теорией адаптивность этой изменчивости пока не доказана конкретными исследованиями. Также отсутствуют исследования, показывающие роль наследственных факторов в изменчивости термальных констант. Проект направлен на решение пяти тесно взаимосвязанных фундаментальных задач, объединенной общей идеей поиска адаптивного значения и механизмов эволюции внутривидовой изменчивости температурных норм развития насекомых.

**Первая задача** – Поиск адаптивного значения внутривидовой широтной изменчивости температурных норм развития насекомых. Эта задача до сих пор не была убедительно решена ни для одного вида. Для достижения этой цели мы предполагаем исследовать фенологию сезонного развития и одновременно получить данные по суточной и сезонной динамике температуры в микроместообитаниях нескольких видов насекомых на различных широтах. Основная задача – получить оценку пределов изменчивости и среднесуточной температуры, при которой происходит в природных условиях развитие всех стадий жизненного цикла в различные периоды года. Это позволит сопоставить температурные нормы развития отдельных стадий жизненного цикла насекомых с природными термическими условиями и сделать выводы об адаптивности или неадаптивности различных параметров норм реакции насекомых на температуру в популяциях, обитающих на различных широтах.

**Вторая задача** – Доказательство наследования температурных норм развития и возможности их изменения под действием искусственного отбора у насекомых. Для этого исследования будут проведены на насекомых из отрядов полужесткокрылых, чешуекрылых, жесткокрылых, перепончатокрылых и двукрылых, что позволит доказать наличие наследственной компонента внутривидовой изменчивости температурных норм развития у насекомых в целом. Во-первых, будет исследована семейная (внутрипопуляционная) изменчивость термальных констант. Использование специальных экспериментальных методов (напр., “split-family experimental design”) и дисперсионного анализа позволит оценить степень генетической изменчивости и наследуемость температурных норм развития, а также выявить потенциально возможные компенсации (trade-offs), связанные с эволюцией норм реакции на температуру. В задачи исследований также входит доказательство наличия генетической ковариации (т.е. взаимосвязанности на генетическом уровне) между основными термальными константами – коэффициентом термолабильности и порогом развития, у нескольких видов насекомых из разных таксономических групп, что позволит говорить о всеобщности этого явления. Во-вторых, эксперименты по искусственному отбору, направленному на изменение температурных норм развития, позволят оценить их наследуемость и потенциальные возможности их адаптивной микроэволюции. В результате решения первой и второй задач мы надеемся выявить адаптивные механизмы,

ответственные за формирование широтной изменчивости температурных норм развития, обнаруженной нами у одних видов насекомых, и попытаться объяснить почти полное отсутствие подобной изменчивости у других видов.

**Третья задача** – Исследование экологической пластичности температурных норм развития при воздействии на насекомых различных фотопериодических условий и пищи. Эта работа направлена на проверку выдвинутой нами гипотезы о том, что влияние факторов среды на продолжительность развития насекомых всегда осуществляется через изменение нормы реакции на температуру. Обнаружение фотопериодической и трофической регуляции термальных констант у нескольких видов насекомых из разных таксономических групп впервые демонстрирует распространенность этого явления. Это позволит пересмотреть традиционные в экологии насекомых представления об "ускорении" или "замедлении" развития под действием различных фотопериодов или в условиях различного питания и заменить их более современным положением об изменении нормы реакции на температуру под действием различных экологических условий.

**Четвертая задача** – Исследование влияния массы куколок насекомых на продолжительность и температурные нормы их развития. Размер тела является важнейшим компонентом жизненной стратегии организма, детерминируемым как генетически, так и фенотипически (питанием и др. факторами). Обнаружение изменчивости продолжительности и температурных норм развития куколок, связанной с их размерами, у нескольких видов насекомых из разных таксономических групп позволит судить о распространенности этого явления и явится важным вкладом в теорию жизненных циклов. В результате решения третьей и четвертой задач мы надеемся получить подтверждение нашей гипотезы о том, что если какой-нибудь фактор, будь то фотопериод, пища или размер тела, влияет на продолжительность развития насекомых, то это влияние всегда осуществляется через изменение температурных норм развития.

**Пятая задача** – Проверка “концепции изоморфизма скоростей развития” насекомых, согласно которой пороги развития всех стадий жизненного цикла вида должны быть одинаковыми, а различаться могут только наклоны линий регрессии скорости развития по температуре (Jarosik *et al.*, 2002). Эта концепция находится в явном противоречии с теорией жизненных циклов, поскольку фактически отрицает возможность независимой адаптации отдельных стадий жизненного цикла вида к специфическим термическим условиям среды обитания путем изменения температурных норм развития этих стадий. Мы планируем проверить концепцию изоморфизма и уточнить область ее применимости. Это возможно сделать, поскольку мы располагаем новой методикой, позволяющей доказывать наличие значимых различий между стадиями развития насекомых по значениям термальных констант в тех случаях, когда такие различия не могут быть выявлены традиционными методами.

При решении перечисленных выше задач будут использованы следующие **новые методы**, разработанные коллективом в последние годы:

1. Принципиально новый метод определения термальных констант, основанный на использовании индивидуальных скоростей развития насекомых (Кипятков, Лопатина, 2010). При использовании новой методики значения стандартных ошибок термальных констант получаются на 1-2 порядка меньшими, чем вычисленные традиционными методами. Это позволяет доказывать наличие значимых различий между популяциями, поколениями, лабораторными культурами и иными группами насекомых по значениям термальных констант в тех случаях, когда такие различия не могут быть выявлены традиционными.

2. Оригинальная компьютерная программа *DevRate 4.3* (В. Е. Кипятков, 1998-2008), реализованная в приложении *QuattroPro 9.0* и предназначенная для математического и статистического анализа экспериментальных данных по продолжительности развития насекомых при нескольких температурах. Позволяет унифицировать и значительно упростить обработку обширных массивов данных, полученных в исследованиях (Кипятков, Лопатина, 2010).

3. Метод автоматической регистрации продолжительности развития непитающихся стадий жизненного цикла насекомых, например, куколок. Он заключается в мониторинге развития насекомых путем регулярного фотографирования планшета с разложенными по ячейкам яйцами или куколками с помощью цифровой камеры. Автоматическое фотографирование производится каждый час, что позволяет после анализа снимков вычислять продолжительность развития яиц и ку-

колок с точностью не ниже  $\pm 1$  ч. Подобная точность определения продолжительности развития была недостижима для большинства более ранних исследований.

4. Современные технические средства регуляции и измерения температуры, основанные на использовании контроллеров аналогового и цифрового ввода-вывода для лабораторной автоматизации серий RL и NL с датчиками температуры DS1820 (поставщик НИЛ АП, г. Таганрог). Это оборудование, разработанное и внедренное в практику лабораторного эколого-физиологического эксперимента впервые в России, позволяет осуществлять регистрацию и регуляцию температуры в фототермостатах с помощью компьютера. При этом регистрация температуры осуществляется с точностью  $0.0625^{\circ}\text{C}$  непрерывно, или с любой необходимой частотой, что позволяет получать абсолютно надежные значения среднесуточной температуры в термокамерах. Такая точность регуляции почти на порядок превышает параметры оборудования предыдущего поколения и более чем достаточна для изучения температурных норм развития насекомых.

**Раздел 2.2. Сезонные циклы полужесткокрылых (Heteroptera): разнообразие, механизмы контроля, закономерности эволюции и роль в приспособлении видов к изменению климата.** Работа будет проведена в двух направлениях:

**1. Проведение экспериментальных исследований по влиянию глобального потепления климата на распространение и сезонное развитие полужесткокрылых (Heteroptera).**

**Первая задача** – продолжение (совместно с японскими коллегами) начатых ранее исследований влияния потепления климата на распространение и параметры жизненного цикла щитника *N. viridula*. В частности, будет проверена гипотеза, согласно которой северная граница ареала *N. viridula* в центральной Японии обусловлена средней температурой воздуха самого холодного месяца, а связанное с глобальным потеплением повышение этой температуры выше критического уровня  $+5^{\circ}\text{C}$  позволит виду продвинуться далее на север и повлияет на успешность зимней диапаузы (как самого критического для выживания этапа жизненного цикла) и параметры пост-диапаузного развития. Кроме того, будет исследовано влияние потепления в течение зимнего сезона на процесс протекания диапаузы и на параметры развития и репродукции после диапаузы. Для реализации проекта предлагается использовать два подхода: (1) полевое обследование и определение нынешней границы ареала *N. viridula* и (2) экспериментальное лабораторно-полевое исследование влияния температуры на зимовку вида (в том числе при температуре, имитирующей дальнейшее глобальное потепление).

**Вторая задача** – экспериментальное изучение влияния потепления климата на параметры жизненного цикла нескольких видов полужесткокрылых, распространенных в Европейской части России. Для этого будут выбраны широко распространенные виды полужесткокрылых, важные в хозяйственном отношении, хорошо исследованные в отношении структуры и регуляции сезонного цикла и удобные для экспериментальной работы, например, например, *Pyrrhocoris apterus* и *Dolycoris baccarum*. Для решения вопроса о возможном изменении границ ареалов этих видов в результате глобального потепления климата будут, прежде всего, экспериментально исследованы температурные нормы их развития. необходимо оценить роль температурных условий в контроле сезонного цикла, успешности зимовки, выхода из диапаузы и т.п. Будет проведено сравнение температурных норм развития популяций из районов с благоприятным для видов климатом и находящихся на северной границе современного ареала. Это позволит оценить возможные направления микроэволюции изучаемых видов в процессе расселения, прогнозировать адаптивные изменения их температурных норм развития и вероятные изменения их ареалов.

**2. Обобщение и систематизация имеющегося в мировой литературе экспериментального материала по сезонным адаптациям настоящих полужесткокрылых (Heteroptera).**

**Первая задача** – создание размещенной в Интернете базы данных по сезонным адаптациям настоящих полужесткокрылых. БД будет отличаться оригинальной структурой и максимальным охватом экологических признаков, характеризующих виды этого отряда. Написанная на русском и английском языках, БД впервые предоставит специалистам из всех стран мира возможность оперативного использования информации по особенностям сезонного развития, закономерностям

распространения и формирования ареала, характере питания, зимующей стадии и диапаузе, фотопериодическим адаптациям и многим другим признакам конкретных видов полужесткокрылых. В мировой практике аналогов создаваемой БД нет.

**Вторая задача** – подготовка и публикация статей и монографии, обобщающих проведенные исследования.

### **Раздел 2.3. Сравнительный анализ закономерностей эволюции сезонных адаптаций и преобразований жизненных циклов у насекомых, клещей и паукообразных.**

Анализ и типология сезонных циклов развития пауков и участия в их упорядочении разных типов покоя (диапаузных и недиапаузных). Сопоставление в этом плане насекомых, пауков и клещей. Создание базы данных по жизненным циклам и сезонным адаптациям отр. Araneae (пауки). Сбор сведений по циклам развития и сезонным адаптациям у представителей малых отрядов арахнид. Выявление общих закономерностей и особенностей в преобразовании сезонных циклов и адаптаций у хелицератных (арахниды) и мандибулатных (насекомые и ракообразные) членистоногих.

## **Ожидаемые результаты**

### **Раздел 2.1.**

1. Будет впервые оценена межсемейная изменчивость температурных норм развития у нескольких видов насекомых из различных отрядов (полужесткокрылых, чешуекрылых, жесткокрылых, перепончатокрылых, двукрылых). Будут впервые измерены наследуемость и размах генетической изменчивости температурных норм развития, охарактеризовано взаимодействие генотипа и среды.

2. Будут получены приоритетные результаты по действию искусственного отбора на температурные нормы развития нескольких видов насекомых из различных отрядов (полужесткокрылых, чешуекрылых, жесткокрылых, двукрылых). Будут впервые оценены наследуемость термальных констант и потенциальные возможности микроэволюции температурных норм развития этих насекомых в популяциях, обитающих на различных широтах.

3. Будет впервые проведено сопоставление температурных норм развития отдельных стадий жизненного цикла насекомых с природными термическими условиями, в которых они существуют, что позволит высказать гипотезы относительно адаптивности или неадаптивности термальных констант в популяциях на различных широтах.

4. Полученные приоритетные результаты впервые позволят оценивать возможности микроэволюции температурных норм развития в популяциях насекомых и прогнозировать их изменения при расселении экологически и хозяйственно важных видов, в том числе и в результате глобального потепления климата.

5. Будут получены приоритетные результаты по фотопериодической и трофической регуляции температурных норм развития на насекомых из различных отрядов (полужесткокрылых, чешуекрылых, жесткокрылых, перепончатокрылых, двукрылых).

6. Будет впервые изучено влияние массы куколок на продолжительность и термолабильность их развития на нескольких видов насекомых из различных отрядов (чешуекрылых, жесткокрылых, перепончатокрылых, двукрылых).

7. Полученные приоритетные результаты позволят подтвердить нашу гипотезу о том, что если какой-нибудь фактор, будь то фотопериод, пища или размер тела, влияет на продолжительность развития насекомых, то это влияние всегда осуществляется через изменение температурных норм развития. Это позволит пересмотреть традиционные в экологии насекомых представления об "ускорении" или "замедлении" развития под действием различных фотопериодов или в условиях различного питания и заменить их более современным положением об изменении нормы реакции на температуру под действием различных экологических условий.

7. Будет проведено сравнение значений порога развития различных стадий жизненного цикла насекомых из различных отрядов (полужесткокрылых, чешуекрылых, жесткокрылых, перепончатокрылых, двукрылых) с целью проверки концепции изоморфизма скоростей развития насекомых и уточнения области ее применимости.

## **Раздел 2.2.**

1. Будут исследованы эколого-физиологические механизмы, определяющие влияние глобального потепления климата на распространение и сезонные циклы нескольких видов полужесткокрылых (Heteroptera). Это позволит оценить возможные направления микроэволюции важных в хозяйственном отношении видов полужесткокрылых в процессе их расселения, прогнозировать адаптивные изменения температурных норм их развития и вероятные изменения их ареалов в результате потепления климата.

2. Впервые в мире будет создана размещенная в Интернете двуязычная (русский и английский языки) база данных по сезонным адаптациям полужесткокрылых. На основе обобщения собственных экспериментальных исследований и литературного материала с использованием созданной БД будет проанализировано разнообразие сезонных циклов отряда Heteroptera.

## **Раздел 2.3.**

1. Будут выявлены общие закономерности эволюции сезонных адаптаций и преобразований жизненных циклов у хелицератных (арахниды) и мандибулатных (насекомые и ракообразные) членистоногих.