

УДК 574.42:575.858

РОЛЬ ТРАВЯНЫХ БИОМОВ В ДИВЕРСИФИКАЦИИ НАСЕКОМЫХ-ФИТОФАГОВ

© 2022 г. А. Ф. Сафонкин¹, *, Т. А. Триселева¹, А. А. Яцук¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

*e-mail: andrej-safonkin@yandex.ru

Поступила в редакцию 06.05.2022 г.

После доработки 02.06.2022 г.

Принята к публикации 07.06.2022 г.

По литературным данным охарактеризована эволюция степной зоны Евразии и описаны общие закономерности эволюции злаков, доминирующих в степных биоценозах. Обсуждена гипотеза, что дивергенция злаков предшествовала возникновению их доминирования в неогене. Рассмотрены факторы, способствующие возникновению насекомых-фитофагов. Приведены гипотезы, объясняющие процессы видообразования у насекомых-фитофагов. Охарактеризованы высшие двукрылые насекомые Chlogoridae, в том числе злаковые мухи рода *Meromyza* Mg., а также массовые, часто доминирующие, виды злаковых экосистем. Определено время возникновения меромиз по участку гена COI мтДНК, в сравнении с *Drosophila*, для которых известно время формирования видов. Сопоставлено время дивергенции кормовых злаков с эволюцией меромиз. Стратегия кормовой специализации на злаках в эволюции меромиз описана на примере группы близких европейских видов, входящих в кластер variegata. Показано, что распространение, диверсификация, переход от поли- к олиго- и монофагии шел вслед за увеличением обилия потенциальных кормовых злаков, что соответствует схеме видообразования, известной как гипотеза колебаний.

Ключевые слова: степные биоценозы, коэволюция насекомое–растение, двукрылые–фитофаги

DOI: 10.31857/S0042132422060072

ВВЕДЕНИЕ

Эволюция Земли определяет процессы адаптации живых систем к постоянно изменяющимся условиям среды. Особое значение в эволюции современной биоты Земли имеет биоразнообразие экосистем. Одной из таких экосистем является степь.

Места обитания с преобладанием травы, которые охватывают луга и степи умеренного климата, тропические саванны и пахотные земли, занимают до 40% поверхности Земли (Gibson, 2009). Степь можно охарактеризовать как природную зону полусухих регионов в пределах прохладных умеренных зон растительности, в которой преобладают устойчивые к засухе ксероморфные травы, многолетние травы и низкие кустарники (Walter, 1968, 1974). Самый крупный степной регион в мире – Евразийская степь – простирается от Венгерского бассейна и дельты Дуная на западе до Амура на востоке, расположен между 48° и 57° с. ш. и между 27° и 128° в. д. (Лавренко и др., 1991). Время формирования степных ландшафтов определяется от палеоцена–эоцена (Авдеев, 2008) до начала миоцена (Быков, 1979). В конце олигоцена появились места обитания с преобладанием травы, которые в неогене стали доминирующими

биомами. В конце миоцена появился новый компонент зональной структуры – зона степи (Величко, 1999). Первые палеоген/ранне-миоценовые степи зафиксированы в Центральной Азии, позднее – в Европе. Около 25 млн лет назад начинается остепнение территории Средней Азии и Казахстана (Авдеев, 2008).

В течение палеоцена–олигоцена и в начале миоцена основные изменения климата, горных хребтов и океанов в Северной Евразии оказали серьезное влияние на происхождение и эволюционную историю степи. Волны глубокого похолодания и потепления в сочетании с увеличением тяжести и продолжительности холодных стадий со среднего плейстоцена оказали воздействие на биоту и физический ландшафт и изменили структуру зонального ландшафта (Hurka, 2019). Во время ледниковых периодов степная растительность распространилась по Северной Евразии, во время межледниковых – леса простирались от Атлантического океана до Охотского моря. Циклические изменения плейстоцена между ледниковыми и межледниковыми периодами привели к расширению видов, адаптированных к холоду, во время ледников и к сокращению – во время межледниковых периодов.

ЭВОЛЮЦИЯ СТЕПНЫХ ЛАНДШАФТОВ

Растительность древней степной зоны Северной Азии зародилась в контакте мезофильной умеренной и ксерофильной субтропической флор (Авдеев, 2009). По анализу молекулярных данных и реконструкции среды обитания предположено, что представители Poales возникли в раннем меловом периоде (118.4 млн л. н.) в солнечной и сухой среде. Злаки сформировались не позднее конца мела (Цвелев, 1987). Подавляющее большинство разнообразия трав приходится на одну из двух клад, так называемых ВЕР (ВОР) с подсемействами Bambusoideae, Ehrhartoideae (Oryzoidea), Poaceae и PASMAD с подсемействами Panicoideae, Aristidoideae, Chloridoideae, Micrairoideae, Arundinoideae и Danthonioideae (Christin et al., 2008; Vincentini et al., 2008). Клада ВЕР включает только травы с фотосинтезом C3, тогда как в кладе PASMAD встречаются травы с фотосинтезом C3 и C4 (Kellogg, 2015). На основе изучения фитолитов предположено, что линии ВЕР и PASMAD разделились в позднем меловом периоде (Strömberg, 2011). Причем именно эволюция и последующая экологическая экспансия трав Poaceae с позднего мелового периода привели к созданию одного из доминирующих биомов Земли (Strömberg, 2011). Травы с фотосинтезом C3 доминируют в высоких широтах, в определенных высотных поясах и при высоком давлении углекислого газа, а также в климате с осадками в прохладный сезон. Большинство трав евразийской степи — это травы подсемейства Poaceae с фотосинтезом C3 (Hurka, 2019). В той же работе предположено, что травы C3 и C4 присутствовали и их видообразование шло во многих районах за миллионы лет до того, как они стали доминирующими в местах обитания с открытой травой. Несмотря на то, что Северная и Центральная Европа оставались в значительной степени покрытыми лесами на протяжении всего кайнозоя (Kovar-Eder et al., 2008), травы становятся доминирующими в Южной Европе и Малой Азии уже начиная с миоцена. Если в середине олигоцена среди травянистых преобладало разнотравье, то в миоцене на злаки приходилось уже 50–60%, а в конце плиоцена — 60–90% (Авдеев, 2008).

Предположительно, эволюция злаковых шла от луговых многолетних мезофильных корневищных видов — пырей ползучий *Elytrigia repens* (L.) Desv. ex Nevski, 1933, овсяница луговая *Festuca pratensis* Huds — к рыхлокустовым — мятлики *Poa* L., 1753 (Проханов, 1965). Поэтому на лугах преобладают фитоценозы из корневищных злаков и разнотравья (Проханов, 1965; Чибилев, 1992), в степях распространены фитоценозы злаков *Stipa* L., 1753, *Festuca* L., 1753, *Agropyron* Gaertn., *Koeleria* Pers. 1805, *Helictotrichon* Besser, 1827, *Poa*, имеющих узкие длинные листовые пластины (препят-

ствующие интенсивному испарению влаги) и образующих у основания дерновину (Грошева, 2020).

Разнообразие флоры определяется не только макро-, но и микробиотопическими особенностями территории. Конфигурация окружающего ландшафта, например его неоднородность и фрагментация среды обитания, действует как видовой фильтр, который определяет региональный пул видов и контролирует поток семян (Parmesan, 2006; Gaujour et al., 2012). Именно в неоднородном ландшафте формируются рефугиумы и микрорефугиумы — места, в которых могут поддерживаться популяции видов животных, связанных с определенной растительностью, при сокращении ареалов во время неблагоприятных климатических периодов (Hewitt, 1999; Homburg et al., 2013; Nylander et al., 2015).

ФИТОФАГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ НАСЕКОМЫХ

Огромное значение для травяных биомов приобретает коадаптация доминирующих в растительном покрове злаков и фитофагов. Значительный подъем фитофагии произошел в конце палеогена — начале неогена именно с распространением открытых ландшафтов и злаковников на всех континентах (Пономаренко, 2010). Расширение зоны степей создавало новую экологию регионов и формировало новые комплексы живых организмов, адаптированных к новым условиям. Среди ископаемых фаунистических комплексов при появлении злаков известен палеоцен — нижний эоценовый диноцератовый палеозоокомплекс. В нижнем олигоцене диноцератовый палеозоокомплекс сменился на бронтотериевый. В миоцен — плиоцене (12–2 млн л. н.) продолжались и дальнейшая интенсивная эволюция животных открытых пространств саваннового типа, в частности копытных, и формирование гипарионовой фауны. Известен мамонтовый, или верхнепалеолитический, комплекс. В Евразии, когда в начале плиоцена были распространены лесостепи, роль копытных заключалась в приводящем к воспроизводству степных ценозов выедании опада злаковых трав, препятствующего произрастанию семян (Проханов, 1965). В отсутствие удаления избыточной массы ксерофитные степные дерновинные группировки сменяются короткокорневищными злаками, затем — разнотравьем, нитрофильными видами, появляются кустарники, деревья, формируются лигновые типы группировок (Ткаченко, 2004).

Аналогично комплексам позвоночных животных, в процессе эволюции лугов, лесостепей и степей формировались своеобразные комплексы беспозвоночных. Следует отметить, что биотопические особенности ландшафтов играют определенную роль и в сценариях видообразования. В настоящее время областью интенсивных исследований в эволюционной биологии стало изучение

симпатрического, или экологического, видообразования — возникновение новых видов в результате адаптации к различным экологическим нишам (Rundle, Nosil, 2005; Schluter, 2009; Nosil, 2012). Насекомые-фитофаги представляют собой хорошие модельные системы для изучения этого эволюционного процесса (Drès, Mallet, 2002; Funk et al., 2002; Matsubayashi et al., 2010; Elias et al., 2012; Forbes et al., 2017). Неоднородность территории способствует экологическому видообразованию насекомых, связанных с определенным комплексом растений-хозяев, когда дивергентный естественный отбор, действующий на популяции, населяющие разные среды, приводит к эволюции репродуктивных изолирующих барьеров (Schluter, 1998; Rundle, Nosil, 2005).

Существует ряд гипотез, объясняющих процессы видообразования у насекомых-фитофагов. Гипотеза музыкальных стульев (the musical chairs hypothesis) предполагает, что специализированные насекомые-фитофаги полностью переходят на питание растениями из нового таксона, ограничиваясь новым кругом растений-хозяев (Bruzese et al., 2019). Гипотеза колебаний (the oscillation hypothesis) предполагает, что расширение рациона питания с последующей специализацией на новых видах растений-хозяев постоянно способствует диверсификации насекомых-фитофагов (Janz, Nylin, 2008). Переход к универсальной диете, как правило, открывает новую адаптивную зону, которая способствует захвату новых растений-хозяев. В этом сценарии расширение рациона питания обеспечивается фенотипической пластичностью насекомых, а последующая фрагментация популяций и их специализация на недавно захваченных растениях-хозяевах затем приводят к образованию новых видов (Nylin, Janz, 2009). Следовательно, видообразование — результат эволюции популяций насекомых в направлении использования ограниченного набора растений-хозяев.

ФИТОФАГИЯ И ЭВОЛЮЦИЯ ДВУКРЫЛЫХ НАСЕКОМЫХ

Насекомые, в том числе фитофаги, составляют значительную часть животного населения биоценозов, их численность зависит от состояния не только самих биоценозов, но и ландшафтов, которые они населяют (Багачанова, Нарчук, 2003). Много работ посвящено изменениям ареала у насекомых-фитофагов (Весегга, Venable, 1999; Slove, Janz, 2011), смене растений-хозяев (Nyman et al., 2012; Pitteloud et al., 2017; Sahoo et al., 2017), динамике диверсификации (Kergoat et al., 2018) в связи с изменением климата. Среди высших акаллипратных двукрылых (Diptera, Acalurtratae) обилием видов и их высокой численностью выделяется семейство Chloropidae, включающее зоо-, сапро- и фитофагов (Нарчук, 1970). Ископаемые остатки

предков злаковых мух Carnoidea известны только из позднего эоцена—олигоцена, и, по-видимому, в олигоцене они были уже многочисленны (Родендорф, 1980; Нарчук, 1987). В семействе Chloropidae представители Oscinellinae эволюционировали в большей мере как осваивавшие разные среды обитания, а Chloropinae — как комменсалы с последующим переходом к полной фитофагии (Нарчук, 1970). Поэтому из 60 родов Chloropinae 2/3 относят к фитофагам (Нарчук, 1987). В ряде работ чрезвычайная диверсификация насекомых-фитофагов объясняется избирательными реакциями на растения-хозяев (Winkler, Mitter, 2008; Janz, 2011). Приобретение личинками хлоропид способности питаться живыми тканями растений определило широкую адаптивную радиацию с освоением разных экологических ниш, причем более других прогрессировала линия развития на однодольных. Развитие личинок внутри растительных тканей послужило предпосылкой для освоения двукрылыми фитофагами аридных ландшафтов.

В настоящее время злаковые экосистемы населены злаковыми мухами, особенно многочисленными в мезофитных условиях (Нарчук, 1987). В подсемействе Chloropinae наиболее продвинутой группа двукрылых, занимающая одно из первых мест по численности в природе и по хозяйственному значению, — это эволюционно молодой род *Meromyza* Meigen, 1830 (Федосеева, 2003). Виды этого рода образуют фоновый, а в период массового лета доминирующий комплекс двукрылых степных и луговых биоценозов. Предполагается, что род возник в миоцене в бореальной зоне и имеет три центра видового разнообразия: Западную, Восточную Палеарктику и Неарктику (Бешовски, 1986). Род состоит из 95 видов, распространенных в Северном полушарии в основном выше 40° с. ш., 1/3 из которых обитает в Западной Палеарктике, а 3 имеют голарктическое распространение (Нарчук, Федосеева, 2011). Для 25 видов, в основном европейской группы меромизы, известны их кормовые предпочтения. Меромизы — это олигофаги или монофаги, развивающиеся на злаках из пяти триб: Poeae и Triticeae (подсемейство мятликовых Pooideae, клада ВЕР), Bromaeae (ВЕР), Nardeae (ВЕР), Arundinarieae (РАСМАД), все с фотосинтезом С3. Причем на первых двух кормится большинство злаковых мух (Сафонкин и др., 2020): 11 видов развиваются на злаках трибы Poeae, 4 — трибы Triticeae, 9 — на злаках из разных триб. На представителях остальных трех триб достоверно известно питание трех и, предположительно, еще двух видов меромиз. Триба Poeae по структуре генома хлоропласта разделяется на 2 клады. На злаках клады 1 (Chloroplast group 1, тип Aveneae) развивается 12 видов, из них только на представителях этой клады — два вида. На злаках клады 2 (Chloroplast group 2, тип Poeae) — 14, только на представителях этой клады — четыре вида.

Время дивергенции эволюционных линий типа *Aveneae* и типа *Poaeae* оценено в 30.6 млн лет (Pimentel et al., 2017). Временной разрыв между началом формирования разнообразия в подсемействе *Pooidae* в среднем эоцене—раннем олигоцене и экологическое доминирование в настоящее время подтверждает гипотезу о том, что дивергенция злаков предшествовала возникновению экологических возможностей для их распространения, связанных с изменением климата в неогене (Strömberg, 2005).

Считается (Бешовски, 1986), что в роде *Meromyza* не было теплолюбивого субтропического комплекса видов в границах Лавразии. Как показано выше, важным периодом для формирования разнообразия злаков с СЗ-типом фотосинтеза является период от среднего до позднего миоцена, во время которого также повсеместно происходило формирование открытых травяных биомов холодного и теплого климата (Spriggs et al., 2014). Именно в этот период, по всей видимости, и возник род *Meromyza*. Данный род возник позже разделения на надтрибы *Triticodae* и *Poodeae*, виды которых и составляют основу питания меромиз.

ДИВЕРГЕНЦИЯ ЗЛАКОВЫХ МУХ

Для реконструкции филогении и определения времени дивергенции различных видов широко используется ген *COI* мтДНК. Скорость дивергенции последовательности данного гена у насекомых варьирует от 1.5 до 4% в 1 млн лет (Brower, 1994; Jamnongluk et al., 2003; Papadopoulou et al., 2010). Время дивергенции с учетом скорости мутации может быть определено только на основании сопоставления полученных данных с известными фактами истории Земли или видами насекомых с известным временем возникновения. Время дивергенции 8 видов дрозофил, в том числе 4 гавайских видов, для которых ранее было установлено время их происхождения на основании данных о времени возникновения Гавайских о-ов (Rowan, Hunt, 1991; Tamura et al., 2004), оценено в 5.1 млн лет (Rowan, Hunt, 1991). Следовательно, скорость дивергенции гена *COI* мтДНК у гавайских видов дрозофил — 2.62% (0.0131 замен на сайт за 1 млн лет). Этот коэффициент близок к среднему значению скорости дивергенции последовательности гена *COI* мтДНК у насекомых — 2.75% (Papadopoulou et al., 2010). Ряд ключевых особенностей биологии и эволюции дрозофил и меромиз близок. Поэтому, экстраполируя полученную информацию о скорости эволюции последовательности данного гена, время существования ближайшего общего предка меромиз определяют от 15.8 до 4.02 млн лет (Сафонкин и др., 2020). В пользу того, что скорость эволюции последовательности могла быть у меромиз, скорее, невысокой и может быть близка к нижнему, а не

к верхнему значению, говорит тот факт, что смена поколений у меромиз идет гораздо медленнее, чем у дрозофил, и составляет всего 1–2 поколения в год. Известно, что виды с более быстрой сменой поколений имеют обычно более высокую скорость эволюции последовательностей (Thomas et al., 2010).

Результаты генетического анализа позволили разделить род *Meromyza* на 8 кластеров (Сафонкин и др., 2016). В одном из кластеров, *variegata*, выделяют 3 эволюционные линии: 1) близкие к предковому гаплотипу *M. variegata* и *M. laeta*; 2) линия *M. mosquensis*; 3) более молодая группа видов *M. femorata*, *M. rufa* и *M. bohémica*. Максимальное время расхождения предков близких кластеров *inornata* и *variegata* и возникновения вида *M. variegata* можно оценить в 6.58 млн лет. Время отхождения линий *M. mosquensis* — 2.27, *M. femorata* — 1.57 млн лет (Triseleva et al., 2021). Данная схема группировки видов ставит вопрос о факторах, способствующих их диверсификации. Известно, что корреляционные отношения между эволюцией растений-хозяев и смена растения-хозяина важны для видообразования фитофагов (Forbes et al., 2017). Предположение, что кормовое растение может быть важным фактором в эволюции группы, позволяет проанализировать виды, входящие в кластер *variegata*, широко распространенные на территории Европы и для которых известны все кормовые злаки (Нарчук, Федосеева, 2011; Safonkin et al., 2020). Количество используемых для завершения развития видов злаков максимально у *M. variegata* (6) и *M. mosquensis* (6–7), меньше у *M. laeta*, *M. femorata*, *M. rufa* (по 3), *M. bohémica* (1) (табл. 1).

Следовательно, близкие к предковым гаплотипам виды злаковых мух *M. mosquensis* и *M. variegata* относятся к олигофагам, то есть узким полифагам. Дальнейшее видообразование в кластере шло по направлению не только разделения пищевых ниш между близкородственными видами путем перехода к питанию злаками других триб (*M. variegata*—*M. laeta*, *M. femorata*—*M. rufa*, *M. bohémica*), но и к переходу на узкую олигофагию и монофагию. Эволюция группы может быть объяснена гипотезой колебаний с переходом от универсальной к специализированной фитофагии. Универсальные диеты должны быть временными и неоднократно исчезать в пользу специализации на ограниченном наборе родственных растений (Nylin et al., 2014). Однако эти результаты не противоречат и аллопатрической гипотезе видообразования, предполагающей, что, если адаптация к различным ареалам растений-хозяев приводит к репродуктивной изоляции и видообразованию, то родственные виды насекомых не должны использовать одинаковые виды растений (Nyman et al., 2010).

Переход к фитофагии для ряда двукрылых насекомых связан с изменением климата в неогене

Таблица 1. Кормовые злаки злаковых мух кластера *variegata* и время происхождения злаков (по: Pimentel et al., 2017)

Триба	Млн лет	Подтриба	Млн лет	Виды злаков	Млн лет	Виды злаковых мух
Poeae	33.5*	Agrostidinae	22*	<i>Agrostis capillaris</i> L.	8.8	<i>M. femorata</i> , <i>M. laeta</i> , <i>M. mosquensis</i>
				Aveninae	<i>Koeleria cristata</i> (L.) Pers.	7.2
		<i>Avena sativa</i> L.	9.1		<i>M. variegata</i>	
		Poinae	27*	<i>Phleum pratense</i> L., <i>Ph. phleoides</i> (L.) H. Karst.	—	<i>M. rufa</i> , <i>M. variegata</i>
				<i>Alopecurus pratensis</i> L.	9.2	<i>M. mosquensis</i> , <i>M. variegata</i>
				<i>Poa</i> sp., <i>Poa pratensis</i> L.	9.4	<i>M. mosquensis</i>
		Loliinae	27*	<i>Festuca ovina</i> L.	3.6	<i>M. mosquensis</i>
				<i>Festuca rubra</i> L.	1.8–3.3	<i>M. femorata</i> , <i>M. laeta</i> , <i>M. mosquensis</i>
				<i>Festuca pratensis</i> Huds.	—	<i>M. variegata</i>
				<i>Lolium perenne</i> L.	2.9	<i>M. bohémica</i>
Dactylidinae	8	<i>Dactylis glomerata</i> L.	4.3	<i>M. femorata</i> , <i>M. variegata</i>		
Triticeae	Hordeinae	16	<i>Elymus repens</i> (L.) Gould	8	<i>M. mosquensis</i> ?, <i>M. variegata</i>	
			<i>Elymus hispidus</i> (Opiz) Melderis	8	<i>M. mosquensis</i>	

Примечание: * – время расхождения линий; “—” – данных нет; “?” – предположительно.

и с возможностью формирования новых пищевых связей. На другой группе двукрылых – дрозофилах – показано, что их эволюция коррелирует с понижением температуры палеоклимата и фрагментацией среды обитания в кайнозой (Tamura et al., 2004). Предположительно, эксплуатация дрозофилами новых разнообразных плодов покрытосеменных способствовала их специализации и, следовательно, экологическому разнообразию группы (Russo et al., 2013). Аналогичные закономерности видообразования, по нашему мнению, прослеживаются у злаковых мух в связи с иссушением климата в конце миоцена и не столько с появлением, сколько с увеличением обилия новых потенциальных кормовых видов злаков в условиях неоднородности ландшафта.

Цикличность смен растительности во время теплых и холодных периодов климатических колебаний и сохранение популяций в рефугиумах также могли быть триггером для перехода меромиз на питание новым кормовым растением.

Смена растения-хозяина была важна для видообразования некоторых двукрылых из Tephritidae: *Eurosta solidagines* Fitch, 1855 (Craig et al., 1993; Stireman et al., 2005) и *Rhagoletis pomonella* Walsh,

1867 (Forbes et al., 2005). В кластере *variegata* *M. bohémica* отошел от *M. rufa* не ранее 250 тыс. л. н. (Triseleva et al., 2021). *M. bohémica* использует злаки из подсемейства Loliinae, а *M. rufa* – из Aveninae и Poinae. Время возникновения злака *Lolium perenne* десятикратно превышает время возникновения наиболее молодого вида кластера – *M. bohémica*. Можно предположить более раннее происхождение вида *M. rufa* в эволюционной линии *M. femorata*–*M. rufa*–*M. bohémica* из-за более раннего формирования рода тонконога *Koeleria* sp. – около 7 млн лет, в отличие от райграса пастбищного *Lolium perenne* – 2.5 млн лет. Недавно разошедшиеся виды *M. laeta* и *M. variegata* питаются разными видами злаков из рода *Festuca* и группы *Avena*-типа. Кормовые злаки для *M. femorata* частично совпадают с таковыми для *M. variegata*, *M. laeta*, *M. mosquensis*, но не включают растения надтрибы Triticeae. Развитие на эволюционно более древних и изменчивых видах злаков предполагает наличие у злаковых мух комплекса морфологических, физиологических, поведенческих и других признаков, близких к признакам предкового вида кластера – широкого олигофага.

Этому критерию соответствуют два вида-олигофага: *M. variegata* и *M. mosquensis* (Triseleva et al., 2021).

Анализ эволюции меромиз не позволяет точно указать, какому варианту видообразования фитофага (Forbes et al., 2017) соответствует эволюция группы. Однако ясно, что именно неоднородность территории способствовала симпатрическому, или экологическому, видообразованию меромиз. Поскольку источником степной флоры были луга, приуроченные к лесостепи, такие станции по составу кормовых злаков могли быть местом возникновения предковых форм меромиз.

Взаимодействия между насекомыми и их растением-хозяином в конечном счете опосредуются защитой растений-хозяев и способностью обходить эту защиту (Викторов, 2017), а также сигналами растений-хозяев и умением фитофагов обнаруживать эти сигналы (Jousselin, Elias, 2019).

Кормовые растения меромиз отличаются по ряду экологических особенностей. *M. rufa* питается на плотнокустовом виде злаков. *M. laeta* питается на низовом типе злака, а *M. variegata* — на злаках верхового и полуверхового типов. Верховые травы, в том числе *Elytrigia repens*, в отличие от низовых, характеризуются большой высотой побегов, крупными и грубыми стеблями и листьями, малой кустистостью. В целом экологические особенности злаков мало влияют на приоритеты питания злаковыми мухами, что свидетельствует о большей зависимости меромиз от зональных климатических факторов. Большой ксерофильностью обладают *M. variegata* и *M. mosquensis*, что также косвенно характеризует экологические условия обитания предковых видов меромиз.

Оценка скорости эволюции гена *COI* мтДНК показала, что расхождение трав произошло до видообразования злаковых мух *Meromyza*. Распространение, увеличение разнообразия, переход к узкой олигофагии данной группы двукрылых шли вслед за увеличением обилия потенциальных кормовых злаков. Более того, основной период формирования видового разнообразия меромиз (от конца миоцена до середины плейстоцена) имеет тенденцию к запаздыванию по отношению к моменту интенсивного формирования разнообразия злаков Triticodae и Poodeae и приходится на время, когда открытые травяные биомы с доминированием данной группы злаков уже были широко распространены.

Таким образом, можно предположить связь древности происхождения растений, их видового разнообразия и распространения в фитоценозах с формированием исходного комплекса видов злаковых мух. При изменении климатических и экологических условий, дивергенция злаковых мух происходила при переходе на питание эволюционно более молодыми злаками при расширении их ареалов, то есть при увеличении их доступности.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представленный сценарий эволюции растения-хозяина и группы близкородственных видов меромиз согласуется с данными, полученными для других насекомых-фитофагов. Диверсификация насекомых должна отставать от диверсификации их растений-хозяев, что называется последовательной эволюцией (Jermu, 1976), или отслеживанием хозяина. Последовательное видообразование насекомых происходит с учетом уже диверсифицированной линии растений (Janz, 2011; Suchan, Alvarez, 2015).

Таким образом, возникновение степных ландшафтов началось не раньше палеоцена, хотя основные компоненты растительности степной зоны — злаки — возникли уже в раннем мелу. В высоких широтах доминируют злакиклады ВЕР, преимущественно с СЗ-типом фотосинтеза, максимально используемые меромизами в качестве кормовых. Неоднородность ландшафта и формирование рефугиумов — один из ключевых факторов диверсификации как растительности, так и связанных с ней животных. У близкородственных видов злаковых мух рода *Meromyza*, входящих в кластер *variegata*, диверсификация шла последовательной эволюцией (отслеживанием хозяина) вслед за распространением и увеличением обилия потенциальных кормовых видов злаков от полифага к олиго- и монофагам. Следовательно, из гипотез, описывающих процессы видообразования у насекомых-фитофагов, их эволюции наиболее соответствует гипотеза видообразования, названная гипотезой колебаний (the oscillation hypothesis).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Настоящая статья не содержит результатов исследований с участием людей и животных в качестве объектов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Авдеев В.И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. 1. Общие аспекты проблемы // Изв. Оренбург. гос. аграрн. ун-та. 2008. Т. 2. № 18. С. 38–42.
- Авдеев В.И. Этапы формирования степных ландшафтов в Евразии. Геофлорогенетические аспекты // Изв. Оренбург. гос. аграрн. ун-та. 2009. Т. 1. № 21. С. 252–256.
- Багачанова А.К., Нарчук Э.П. Двукрылые насекомые (Diptera) как индикаторы динамичности экосистем луговых аласов Центральной Якутии // Энтомолог. обозр. 2003. Т. 82. № 2. С. 300–309.

- Бешовски В.* Рецентный ареал на род *Meromyza* Mg. (Diptera, Chloropidae) и неговото историко-географско значение // Acta Zool. Bulgar. 1986. V. 32. P. 11–18.
- Быков Б.А.* Очерки истории растительного мира Казахстана и Средней Азии. Алма-Ата: Наука, 1979. 108 с.
- Величко А.А.* Общие особенности изменений ландшафтов и климата Северной Евразии в кайнозое // Изменение климата и ландшафтов за последние 65 миллионов лет (кайнозой: от палеоцена до голоцена) / Ред. А.А. Величко, В.П. Нечаев. М.: ГЕОС, 1999. С. 219–233.
- Викторов А.Г.* Эколого-физиологические особенности Вт-растений, приводящие к вспышкам численности вторичных вредителей // Физиол. раст. 2017. Т. 64. № 4. С. 243–250.
- Грошева О.А.* Эволюционное развитие черноземов и степей Евразии в исторической ретроспективе // Междунар. журн. прикл. фонд. иссл. 2020. № 12. С. 31–35.
- Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И.* Степи Евразии / Ред. Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1991. 146 с.
- Нарчук Э.П.* Фитофагия у злаковых мух (Diptera, Chloropidae) и пути ее развития // Чтения памяти Н.А. Холодковского / Ред. Г.Я. Бей-Биенко. Л.: Наука, 1970. С. 3–49.
- Нарчук Э.П.* Злаковые мухи (Diptera: Chloropidae), их система, эволюция и связи с растениями / Тр. ЗИН АН СССР. Т. 136. Л.: Наука, 1987. 280 с.
- Нарчук Э.П., Федосеева Л.И.* Обзор злаковых мух рода *Meromyza* Meigen, 1830 (Diptera, Chloropidae) фауны Палеарктики с определительной таблицей, анализом синонимии, пищевой специализации и географического распространения. Ч. 2 // Энтомолог. обозр. 2011. Т. 90. № 2. С. 442–463.
- Пономаренко А.Г.* Зооиндикация эволюции травяных биомов // Палеопочвы и индикаторы континентального выветривания в истории биосферы / Ред. С.В. Рожнов, В.А. Демкин. М.: ПИН РАН, 2010. С. 120–131.
- Проханов Я.И.* Травянистые равнины и новейшие пустыни, их природа и происхождение // Проблемы филогении растений. Труды МОИП. Отдел биологический. Секция ботаники. Т. 13 / Ред. А.В. Благовещенский. М.: Наука, 1965. С. 124–154.
- Родендорф Б.Б.* Отряд Muscida Laicharting, 1781. Двукрылые // Историческое развитие класса насекомых / Тр. Палеонтологического ин-та. Т. 178 / Ред. Б.Б. Родендорф, А.П. Расницын. М.: Наука, 1980. С. 112–122.
- Сафонкин А.Ф., Триселева Т.А., Яцук А.А., Акентьева Н.А.* Эволюция постгонитов у злаковых мух рода *Meromyza* (Diptera, Chloropidae) // Зоол. журн. 2016. Т. 95. № 11. С. 1334–1342.
- Сафонкин А.Ф., Горюнова С.В., Горюнов Д.В., Триселева Т.А.* Злаковые мухи рода *Meromyza* (Diptera, Chloropidae) и злаки (Poaceae): эволюция пищевых приоритетов // Экол. генет. 2020. Т. 18. № 4. С. 433–444.
<https://doi.org/10.17816/ecogen42539>
- Ткаченко В.С.* Фитоценотический мониторинг резервных сукцесий в Українському степовому природному заповіднику. Київ: Фітосоціоцентр, 2004. 184 с.
- Федосеева Л.И.* Определитель злаковых мух рода *Meromyza* Meigen, 1830 (Diptera, Chloropidae) фауны России и сопредельных стран // Евразийск. энтомолог. журн. 2003. Т. 2. № 2. С. 145–154.
- Цвелев Н.Н.* Система злаков (Poaceae) и их эволюция. Л.: Наука, 1987. 73 с.
- Чибилев А.А.* Экологическая оптимизация степных ландшафтов. Свердловск: УрО АН СССР, 1992. 172 с.
- Becerra J.X., Venable D.L.* Macroevolution of insect-plant associations: the relevance of host biogeography to host affiliation // PNAS USA. 1999. V. 96. P. 12626–12631.
- Brower A.V.Z.* Rapid morphological radiation and convergence among races of the butterfly *Heliconius erato* inferred from patterns of mitochondrial DNA evolution // PNAS USA. 1994. V. 91. P. 6491–6495.
<https://doi.org/10.1073/pnas.91.14.6491>
- Bruzzese D.J., Wagner D.L., Harrison T. et al.* Phylogeny, host use, and diversification in the moth family Momphidae (Lepidoptera: Gelechioidea) // PLoS One. 2019. V. 14. № 6. P. e0207833.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0207833>
- Christin P.-A., Besnard G., Samaritani E. et al.* Oligocene CO₂ decline promoted C4 photosynthesis in grasses // Curr. Biol. 2008. V. 18. № 1. P. 37–43.
<https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.11.058>
- Craig T.P., Itami J.K., Abrahamson W.G., Horner J.D.* Behavioral evidence for host race formation in *Eurosta solidagines* // Evolution. 1993. V. 47. № 6. P. 1696–1710.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1993.tb01262.x>
- Drès M., Mallet J.* Host races in plant-feeding insects and their importance in sympatric speciation // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B. 2002. V. 357. № 1420. P. 471–492.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2002.1059>
- Elias M., Faria R., Gompert Z., Hendry A.* Factors influencing progress toward ecological speciation // Int. J. Ecol. 2012. V. 2012. № 6. Art. 235010.
<https://doi.org/10.1155/2012/235010>
- Forbes A.A., Fisher J., Feder J.L.* Habitat avoidance: overlooking an important aspect of host-specific mating and sympatric speciation? // Evolution. 2005. V. 59. № 7. P. 1552–1559.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb01804.x>
- Forbes A.A., Devin S.N., Hippee A.C. et al.* Revisiting the particular role of host shifts in initiating insect speciation // Evolution. 2017. V. 71. № 5. P. 1126–1137.
<https://doi.org/10.1111/evo.13164>
- Funk D.J., Filchak K.E., Feder J.L.* Herbivorous insects: model systems for the comparative study of speciation ecology // Genetica. 2002. V. 116. № 2–3. P. 251–267.
https://doi.org/10.1007/978-94-010-0265-3_10
- Gaujour E., Amiaud B., Mignolet C., Plantureux C.* Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review // Agron. Sustain. Dev. 2012. V. 32. № 1. P. 133–160.
<https://doi.org/10.1007/s13593-011-0015-3>
- Gibson D.J.* Grasses and grassland ecology. N.Y.: Oxford Univ. Press, 2009. 305 p.
- Hewitt G.M.* Molecular genetics in animal ecology // Biol. J. Linn. Soc. 1999. V. 68. P. 87–112.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.1999.tb01160.x>
- Homburg K., Drees C., Gossner M.M. et al.* Multiple glacial refugia of the low-dispersal ground beetle *Carabus ir-*

- regularis*: molecular data support predictions of species distribution models // PLoS One. 2013. V. 8. № 4. P. e61185.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0061185
- Hurka H., Friesen N., Bernhardt K.-G. et al. The Eurasian steppe belt: *status quo*, origin and evolutionary history // Turczaninowia. 2019. V. 22. № 3. P. 5–71.
- Hylander K., Ehrlén J., Luoto M., Meineri E. Microrefugia: not for everyone // Ambio. 2015. V. 44. P. S60–S68.
https://doi.org/10.1007/s13280-014-0599-3
- Jamnongluk W., Baimai V., Kittayapong P. Molecular phylogeny of tephritid fruit flies in the *Bactrocera tau* complex using the mitochondrial *COI* sequences // Genome. 2003. V. 19. P. 19–25.
https://doi.org/10.1023/A:1024481032579
- Janz N. Ehrlich and Raven revisited: mechanisms underlying codiversification of plants and enemies // Annu. Rev. Ecol. 2011. V. 42. P. 71–89.
https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145024
- Janz N., Nylin S. The oscillation hypothesis of host-plant range and speciation // The evolutionary biology of herbivorous insects: specialization, speciation and radiation / Ed. K.J. Tilman. CA: Univ. California Press, 2008. P. 203–215.
https://doi.org/10.1525/california/9780520251328.003.0015
- Jermy T. Insect–host-plant relationship – co-evolution or sequential evolution? // The host-plant in relation to insect behaviour and reproduction / Ed. T. Jermy. N.Y.: Springer, 1976. P. 109–113.
- Jousselin E., Elias M. Testing host-plant driven speciation in phytophagous insects: a phylogenetic perspective // BioArXiv. 2019.
https://doi.org/10.20944/preprints201902.0215.v1
- Kellogg E.A. Flowering plants. Monocots, Poaceae // The families and genera of vascular plants. V. 13 / Ed. K. Kubitzki. Heidelberg: Springer, 2015. P. 725.
- Kergoat G.J., Condamine F.L., Toussaint E.F.A. et al. Opposite macroevolutionary responses to environmental changes in grasses and insects during the Neogene grassland expansion // Nat. Commun. 2018. V. 9. P. 5089.
https://doi.org/10.1038/s41467-018-07537-8
- Kovar-Eder J., Jechorek H., Kvaček Z., Parashiv V. The integrated plant record: an essential tool for reconstructing Neogene zonal vegetation in Europe // Palaios. 2008. V. 23. P. 97–111.
- Matsubayashi K.W., Ohshima I., Nosil P. Ecological speciation in phytophagous insects // Entomol. Exp. Appl. 2010. V. 134. № 1. P. 1–27.
https://doi.org/10.1111/j.1570-7458.2009.00916.x
- Nosil P. Ecological speciation. Oxford: Oxford Univ. Press, 2012. 279 p.
- Nylin S., Janz N. Butterfly host plant range: an example of plasticity as a promoter of speciation? // Evol. Ecol. 2009. V. 23. № 1. P. 137–146.
- Nylin S., Slove J., Janz N. Host plant utilization, host range oscillations and diversification in nymphalid butterflies: a phylogenetic investigation // Evolution. 2014. V. 68. P. 105–124.
- Nyman T., Vikberg V., Smith D.R., Boeve J.L. How common is ecological speciation in plant-feeding insects? A “Higher” Nematinae perspective // BMC Evol. Biol. 2010. V. 10. № 1. P. 266.
https://doi.org/10.1186/1471-2148-10-266
- Nyman T., Linder H.P., Pena C. et al. Climate-driven diversity dynamics in plants and plant-feeding insects // Ecol. Lett. 2012. V. 15. P. 889–898.
- Papadopoulou A., Anastasiou I., Vogler A.P. Revisiting the insect mitochondrial molecular clock: the Mid-Aegean trench calibration // Mol. Biol. Evol. 2010. V. 27. № 7. P. 1659–1672.
https://doi.org/10.1093/molbev/msq051
- Parmesan C. Ecological and evolutionary responses to recent climate change // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. 2006. V. 37. P. 637–669.
https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.37.091305.110100
- Pimentel M., Escudero M., Sahuquillo E. et al. Are diversification rates and chromosome evolution in the temperate grasses (Pooideae) associated with major environmental changes in the Oligocene-Miocene? // PeerJ. 2017. V. 5. P. e3815.
https://doi.org/10.7717/peerj.3815
- Pitteloud C., Arrigo N., Suchan T. et al. Climatic niche evolution is faster in sympatric than allopatric lineages of the butterfly genus *Pyrgus* // Proc. Biol. Sci. 2017. V. 284. № 1852. P. 20170208.
https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0208
- Rowan R.G., Hunt J.A. Rates of DNA change and phylogeny from the DNA sequences of the alcohol dehydrogenase gene for five closely related species of Hawaiian *Drosophila* // Mol. Biol. Evol. 1991. V. 8. № 1. P. 49–70.
https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.molbev.a040636
- Rundle H.D., Nosil P. Ecological speciation // Ecol. Lett. 2005. V. 8. P. 336–352.
https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00715.x
- Russo C., Mello B., Frazão A., Voloch C. Phylogenetic analysis and a time tree for a large drosophilid data set (Diptera: Drosophilidae) // Zool. J. Linn. Soc. 2013. V. 169. № 4. P. 765–775.
https://doi.org/10.1111/zoj.12062
- Safonkin A.F., Yatsuk A.A., Triseleva T.A. Variability of the key features and revision of a group of closely related species of grassflies (Diptera, Chloropidae, *Meromyza*) // ZooKeys. 2020. V. 942. P. 65–75.
https://doi.org/10.3897/zookeys.942.49644
- Sahoo R.K., Warren A.D., Collins S.C., Kodandaramaiah U. Hostplant change and paleoclimatic events explain diversification shifts in skipper butterflies (family: Hesperiidae) // BMC Evol. Biol. 2017. V. 17. № 1. P. 174.
https://doi.org/10.1186/s12862-017-1016-x
- Schluter D. Ecological causes of speciation // Endless forms: species and speciation / Eds D.J. Howard, S.H. Berlocher. Oxford: Oxford Univ. Press, 1998. P. 114–129.
- Schluter D. Evidence for ecological speciation and its alternative // Science. 2009. V. 323. № 5915. P. 737–741.
https://doi.org/10.1126/science.1160006
- Slove J., Janz N. The relationship between diet breadth and geographic range size in the butterfly subfamily Nymphalinae – a study of global scale // PLoS One. 2011. V. 6. № 1. P. e16057.
https://doi.org/10.1371/journal.pone.0016057
- Spriggs E.L., Christin P.-A., Edwards E.J. C4 photosynthesis promoted species diversification during the Miocene grassland expansion // PLoS One. 2014. V. 9. № 5.

- P. e97722.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0097722>
- Stireman J., Nason J., Heard S.* Host associated genetic differentiation in phytophagous insects: general phenomenon or isolated exceptions? Evidence from a goldenrod-insect community // *Evolution*. 2005. V. 59. № 12. P. 2573–2587.
<https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2005.tb00970.x>
- Strömberg C.A.E.* Decoupled taxonomic radiation and ecological expansion of open-habitat grasses in the Cenozoic of North America // *PNAS USA*. 2005. V. 102. P. 11980–11984.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0505700102>
- Strömberg C.A.E.* Evolution of grasses and grassland ecosystems // *Annu. Rev. Earth Planet. Sci.* 2011. V. 39. P. 517–544.
<https://doi.org/10.1146/annurev-earth-040809-152402>
- Suchan T., Alvarez N.* Fifty years after Ehrlich and Raven, is there support for plant-insect coevolution as a major driver of species diversification? // *Entomol. Exp. Appl.* 2015. V. 157. P. 98–112.
- Tamura K., Subramanian S., Kumar S.* Temporal patterns of fruit fly (*Drosophila*) evolution revealed by mutation clocks // *Mol. Biol. Evol.* 2004. V. 21. № 1. P. 36–44.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msg236>
- Thomas J.A., Welch J.J., Lanfear R., Bromham L.* A generation time effect on the rate of molecular evolution in invertebrates // *Mol. Biol. Evol.* 2010. V. 27. № 5. P. 1173–1180.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msq009>
- Triseleva T.A., Petrosyan V.G., Yatsuk A.A., Safonkin A.F.* The role of plants in the formation of species-specific features in grass flies (Diptera, Chloropidae, *Meromyza*) // *Biodiv. Data J.* 2021. V. 9. P. e78017.
<https://doi.org/10.3897/BDJ.9.e78017>
- Vicentini A., Barber J.C., Aliscioni S.S. et al.* The age of the grasses and clusters of origins of C4 photosynthesis // *Glob. Change Biol.* 2008. V. 14. P. 2963–2977.
- Walter H.* Die Vegetation der Erde in öko-physiologischer Betrachtung. Band II. Die gemäßigten und arktischen Zonen. Stuttgart: G. Fischer, 1968. 1001 S.
- Walter H.* Die Vegetation Osteuropas, Nord- und Zentralasiens. Stuttgart: G. Fischer, 1974. 452 S.
- Winkler I.S., Mitter C.* The phylogenetic dimension of insect/plant interactions: a review of recent evidence // *The evolutionary biology of herbivorous insects: specialization, speciation and radiation* / Ed. K.J. Tilman. CA: Univ. California Press, 2008. P. 240–263.

The Role of Grass Biomes in Diversification of Phytophagous Insects

A. F. Safonkin^{a, *}, T. A. Triseleva^a, and A. A. Yatsuk^a

^a*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

**e-mail: andrej-safonkin@yandex.ru*

Based on literature, the evolution of the steppe zone of Eurasia and the evolution patterns of grasses dominating in the steppe biocenoses were characterized. The hypothesis that the grasses divergence preceded the beginning of their dominance in the Neogene has been discussed. The factors promoting the origin of phytophagous insects were discussed. Hypotheses explaining the speciation of phytophagous insects were presented. The higher Diptera, Chloropidae, including grass flies of the genus *Meromyza* Mg., the dominant species of grass ecosystems, were characterized. The origin time of *Meromyza* using the mtDNA *COI* gene locus was estimated in comparison with *Drosophila*, for which the time of speciation was known. The time of divergence of host plants was compared with evolution of *Meromyza* flies. We described the strategy of feeding specialization in evolution of *Meromyza* flies for the closely related European species of the “variegata” cluster. It was shown that distribution, diversification, the change of polyphagy- for oligo- and monophagy followed the increase in the abundance of potential host plants, which corresponds to the hypothesis of speciation, known as “the oscillation hypothesis”.

Keywords: steppe biocenosis, insect-plant coevolution, Diptera, phytophagous