

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Устинова Елена Николаевна

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

1.5.14 Энтомология

ДИССЕРТАЦИЯ

на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:
канд. биол. наук Сергей Николаевич Лысенков

Москва – 2025

Оглавление

Введение	5
Актуальность исследования и степень разработанности темы.....	5
Цель и задачи исследования	7
Объект и предмет исследования.....	8
Теоретическая и практическая значимость	8
Научная новизна.....	8
Методология и методы исследования.....	9
Положения, выносимые на защиту	9
Личный вклад автора	9
Апробация результатов	10
Публикации.....	10
ГЛАВА 1. Обзор литературы	13
1.1. Гипотеза освобождения от фитофагов как одно из объяснений успеха инвазионных растений.....	13
1.2. Механизмы, обеспечивающие переход насекомых на новое кормовое растение.....	24
1.2.1. Морфологические адаптации.....	25
1.2.2. Физиологические адаптации.....	27
1.2.3. Поведенческие стратегии.....	36
ГЛАВА 2. Модельные системы	42
2.1. Минер <i>Phytoliriomyza melampyga</i> и растения рода <i>Impatiens</i>	43
2.2. <i>Gastrophysa viridula</i> и растения семейства Polygonaceae.....	45
2.3. <i>Altica oleracea</i> и растения семейства Onagraceae.....	46
2.4. <i>Bromius obscurus</i> и растения семейства Onagraceae	47
ГЛАВА 3. Материалы и методы.....	48
3.1. Экологические эксперименты по выявлению пищевых предпочтений жуков-листоедов.....	49
3.1.1. Сбор материала и условия содержания в лаборатории.....	49
3.1.2. Эксперименты по выявлению пищевых предпочтений листоедов	49
3.1.3. Оценка приспособленности жуков листоедов при выращивании на разных кормовых растениях	50

3.2. Полевые учеты пищевых предпочтений минера <i>Phytoliriomyza melampyga</i> по отношению к аборигенной и инвазионным видам недотрог.....	51
3.3. Молекулярные методы	53
3.3.1. Анализ внутривидовой генетической структуры в популяции минера ..	53
3.3.2. Идентификация зараженности популяции <i>A. oleracea</i> вольбахией.....	54
3.3.3. Анализ транскриптома	54
3.4. Применение нейронной сети для оценки площади повреждения листьев насекомыми-филлофагами	56
3.5. Трофическое фракционирование тяжелых изотопов	58
3.6. Математическое моделирование распространения полезной мутации в контексте взаимодействия насекомых-фитофагов с инвазионными растениями.....	59
3.7. Анализ гипотезы освобождения от врагов на примере Среднерусской флоры	67
ГЛАВА 4. Минер <i>Phytoliriomyza melampyga</i> на аборигенной и инвазионных видах недотрог	70
4.1. Внутривидовая генетическая структура в популяции минера	70
4.2. Степень пораженности минером трех видов недотрог	70
4.3. Возможные причины отрицательной корреляции между процентом повреждённых растений и площадью мин	75
ГЛАВА 5. Нейронная сеть для оценки площади повреждений листьев насекомыми-филлофагами	83
5.1. Оценка качества обучения нейронной сети	83
5.2. Возможности и перспективы использования нейронной сети для оценки площади повреждений листьев насекомыми-филлофагами	84
ГЛАВА 6. Питание <i>Gastrophysa viridula</i> на аборигенных и инвазионных растениях семейства Polygonaceae	87
6.1. Пищевые предпочтения <i>Gastrophysa viridula</i>	87
6.2. Оценка приспособленности <i>Gastrophysa viridula</i> при развитии на разных растениях.....	89
6.3. Анализ транскриптома для оценки физиологических адаптаций.....	92
6.4. Обсуждение факторов, влияющих на выбор кормового растения листоедами <i>Gastrophysa viridula</i>	98
ГЛАВА 7. Питание <i>Altica oleracea</i> на аборигенных и инвазионных растениях семейства Onagraceae	107

7.1. Идентификация заражения <i>Wolbachia</i> в популяции <i>A. oleracea</i>	107
7.2. Пищевые предпочтения <i>Altica oleracea</i>	107
7.3. Оценка приспособленности <i>Altica oleracea</i> при развитии на разных растениях.....	110
7.4. Обсуждение факторов, влияющих на выбор кормового растения листоедами <i>Altica oleracea</i>	111
ГЛАВА 8. Питание <i>Bromius obscurus</i> на аборигенных и инвазионных растениях семейства Onagraceae.....	116
8.1. Пищевые предпочтения <i>Bromius obscurus</i>	116
8.2. Обсуждение факторов, влияющих на выбор кормового растения листоедами <i>Bromius obscurus</i>	117
ГЛАВА 9. Математическое моделирование распространения полезной мутации в контексте взаимодействия насекомых-фитофагов с инвазионными растениями.....	121
9.1. Панмиктическое скрещивание.....	121
9.2. Ассортативное скрещивание.....	124
9.3. Скорость миграции на другой вид растений.....	124
9.4. Факторы, влияющие на скорость распространения мутантного аллеля.....	126
ГЛАВА 10. Анализ гипотезы освобождения от врагов на примере Среднерусской флоры	133
10.1. Влияние числа родственных видов и естественных врагов на долю инвазионных видов.	133
10.2. Гипотезы для объяснения закономерностей влияния числа родственных видов и естественных врагов на долю инвазионных видов.	136
Заключение.....	141
Выводы.....	145
Благодарности.....	146
Список литературы.....	147
Приложение 1	189
Приложение 2	196
Приложение 3	198
Приложение 4	205
Приложение 5.....	207

Введение

Актуальность исследования и степень разработанности темы

Инвазии чужеродных видов представляют собой глобальную экологическую проблему, поскольку могут приводить к вытеснению аборигенных видов, существенным потерям биологического разнообразия, изменению структуры и функционирования экосистем, а также к серьезным экономическим потерям (Элтон, 1960; Driesche, Driesche, 2013; Hejda et al., 2009; Crystal-Ornelas, Lockwood, 2020). При натурализации инвазионные виды взаимодействуют с другими существующими в данной экосистеме видами, что приводит к образованию новых консортивных связей и изменению уже имеющихся (Mitchell et al., 2006; David et al., 2017). Растения, являясь продуцентами, особенно сильно влияют на все последующие трофические уровни и, встраиваясь в новые экосистемы, могут значительно их изменять (Harvey et al., 2010a; Bezemer et al., 2014; Jeschke et al., 2014; McCary et al., 2016).

Одним из объяснений успешного распространения инвазионных растений является гипотеза освобождения от врагов (*Enemy release hypothesis*). В естественном ареале растение поражают фитофаги и фитопатогены и оно вынуждено тратить ресурсы на химическую и механическую защиту (Blossey, 2011). Во вторичном ареале фитофаги не адаптированы к данному растению, поэтому все ресурсы можно пустить на рост, что делает данное растение более конкурентоспособным (Keane, Crawley, 2002; Heger et al., 2024). Но со временем (после некоторой лаг-фазы) местные фитофаги адаптируются к потреблению инвазионного вида (Carroll et al., 2005; Siemann et al., 2006; Brändle et al., 2008).

Чужеродные растения могут стать новым кормовым ресурсом для аборигенных фитофагов, который ещё не освоен другими видами, создавая таким образом пространство, свободное от конкурентов и естественных врагов (Murphy, 2004; Schlaepfer et al., 2011; Zhang et al., 2019). Однако у насекомых-фитофагов могут отсутствовать физиологические возможности детоксицировать защитные вещества и эффективно переваривать растительные ткани чужеродных растений, что приводит к снижению приспособленности при развитии на новом для него растении (Tallamy et al., 2010; Wu et al., 2023). В этом случае для перехода на новое

кормовое растение необходимы физиологические адаптации, позволяющие насекомым синтезировать ферменты для расщепления новых токсинов и усвоения питательных веществ из чужеродных растений.

Другим препятствием при переходе на новое кормовое растение может быть отсутствие поведенческих адаптаций и предпочтений к новому кормовому растению. Даже обладая способностью эффективно питаться на чужеродных растениях, местные фитофаги могут быть не способны находить его и отказываться от питания на новом виде (Thomas et al., 1987; Устинова, 2019). У насекомых сложная система распознавания своих кормовых растений, которая может быть неэффективна по отношению к ранее неизвестным потенциальным кормовым растениям (Thompson, Pellmyr, 1991; Jones et al., 2019).

С другой стороны, недостаточная точность в распознавании кормовых растений может привести к тому, что насекомые выбирают инвазионные растения, не обладая необходимыми физиологическими адаптациями для питания на них (Keeler, Chew, 2008; Schlaepfer et al., 2005). Это приводит к снижению приспособленности, замедленному развитию, снижению плодовитости и повышенной смертности насекомых. Такое явление, когда насекомые выбирают неподходящие для развития растения, называется эволюционной ловушкой и может привести к сокращению популяций местных насекомых (Battin, 2004; Schlaepfer et al., 2002; Schlaepfer et al., 2005).

Возможности перехода на новое кормовое растение сильно зависят от уровня трофической специализации насекомого-фитофага (Cornell, Hawkins, 2003; Zhang et al., 2018). Высоко специализированные виды, как правило, обладают узкими пищевыми предпочтениями и специфическими адаптациями к конкретным видам растений, что может затруднять их переход на новые чужеродные виды (Harvey et al., 2010b; Horne et al., 2023). Виды-генералисты, напротив, обладают более широкими пищевыми предпочтениями и могут легче переключаться на питание чужеродными растениями, демонстрируя более высокую пластичность в своих адаптациях (Huang et al., 2010; Fielding, Conn, 2011; Wang et al., 2012). Для изучения процессов адаптации насекомых-фитофагов к инвазионным растениям необходимо

правильно подобрать объекты исследования, которые демонстрируют потенциальные возможности перехода на новые кормовые растения.

Учитывая длительные сроки, необходимые для перехода насекомых на новое кормовое растение, ограниченные знания об истории интродукции многих видов, часто упускаемое из виду изучение фитофагов на ранних этапах колонизации, сложность оценки истинного распространения инвазионных растений, исследования изменений популяций фитофагов во времени и процесса их адаптации к инвазионным растениям могут вызывать сложности. Важным инструментом для изучения динамики популяций фитофагов, оценки вероятности закрепления новых адаптаций и распространения полезных мутаций может быть математическое моделирование. Оно позволяет глубже понять механизмы коэволюции и адаптации насекомых-фитофагов к инвазионным растениям в долгосрочной перспективе и прогнозировать возможные сценарии развития их взаимодействий.

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.

Теоретическая и практическая значимость

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).

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.

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.

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. Личный вклад автора в публикации по теме исследования отражен в списке публикаций на стр. 11.

Апробация результатов

Основные результаты исследования были представлены на международных и российских конференциях:

1) Международная научная конференция «Изучение чужеродной флоры России и стран ближнего зарубежья: итоги, проблемы, перспективы». Москва, 18–21 марта 2024 г.; 2) Восьмая национальная научная конференция с международным участием «Математическое моделирование в экологии» (ЭкоМатМод-2023). Пущино, 9-11 ноября 2023 г.; 3) Ежегодная общеуниверситетская научная конференция «Ломоносовские чтения». Москва, 4-12 апреля 2023 г.; 4) IV-я международная конференция «Современные проблемы биологической эволюции». Москва, 17-20 октября 2022 г.; 5) XVI съезд Русского энтомологического общества. Москва, 22-26 августа 2022 г.; 6) Шестой международный симпозиум «Чужеродные виды в Голарктике. Борок-VI». Углич, 11-15 октября 2021 г.; 7) Ежегодная общеуниверситетская научная конференция «Ломоносовские чтения». Москва, 21 апреля 2021 г.

Публикации

Статьи в рецензируемых журналах, индексируемых в 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.

Статьи в сборниках и тезисы международных и всероссийских конференций:

1. **Устинова Е. Н.**, Лысенков С. Н. Пищевые предпочтения *Bromius obscurus* Linnaeus, 1758 (Coleoptera: Chrysomelidae) по отношению к аборигенному и инвазионному растениям семейства Onagraceae // *Промышленная ботаника*. — 2024. — Т. 1. — С. 188–191.

2. **Устинова Е. Н.**, Лысенков С. Н. Математическое моделирование распространения полезной мутации в контексте взаимодействия насекомых-фитофагов с инвазивными растениями // *Материалы Восьмой Национальной научной конференции с международным участием, 9–11 ноября 2023 г.* — Пущино: ФИЦ ПНЦБИ РАН, 2023. — С. 102–103.

3. **Устинова Е. Н.**, Лысенков С. Н. Математическая модель адаптации фитофагов к инвазивным растениям // *Современные проблемы биологической эволюции: материалы IV Международной конференции к 875-летию Москвы и 115-летию со дня основания Государственного Дарвиновского музея*. — Москва: ГДМ, 2022. — С. 144–146.

4. Устинова Е. Н. Пищевые предпочтения личинок *Altica oleracea* L. (Coleoptera: Chrysomelidae) // XVI съезд Русского энтомологического общества.

Москва, 22–26 августа 2022 г. Тезисы докладов. — Москва: Общество с ограниченной ответственностью Товарищество научных изданий КМК, 2022. — С. 73.

5. **Ustinova E. N.** Which *impatiens* is eaten more? Comparison of leaf damage area of two invasive *Impatiens* (*Impatiens glandulifera* and *I. parviflora*) by leaf miners // Invasion of Alien Species in Holarctic. Borok-VI: Sixth International Symposium. Book of abstracts / Russian Academy of Sciences (RAS) [et al.]; Ed. Yu. Yu. Dgebuadze, A.V. Krylov, V. G. Petrosyan, D. P. Karabanov. — Kazan: Buk, 2021. — P. 234–235.

ГЛАВА 1. Обзор литературы

1.1. Гипотеза освобождения от фитофагов как одно из объяснений успеха инвазионных растений

Одним из объяснений успешности инвазионных видов во вторичном ареале считается гипотеза освобождения от врагов (Enemy Release Hypothesis). В неявном виде эта гипотеза впервые была упомянута в работе швейцарского ботаника Альберта Теллунга (Thellung, 1915). Более подробно данное явление было описано Чарльзом Элтоном в 1958 году (Elton, 1958), хотя термин появился только в 2000 (Blossey, 2011). Гипотеза освобождения от врагов теоретически хорошо обоснована и часто служит для объяснения причин распространения того или иного вида. Действительно, интродуцированный вид во вторичном ареале оказывается избавлен от пресса фитофагов/хищников, что позволяет ему вкладывать меньше ресурсов в защиту, а использовать их на рост и распространение (Keane, Crawley, 2002; Heger et al., 2024). Однако несмотря на теоретическую ясность, мы до сих пор не имеем четких эмпирических доказательств (Blossey, 2011). Несмотря на то, что данная гипотеза может быть применима как для растений, так и для животных, наиболее популярна она для объяснения успешности распространения инвазионных растений (Jeschke et al., 2012), поскольку растения, являясь продуцентами, поддерживают большое число специализированных фитофагов и патогенов, для защиты от которых вынуждены инвестировать значительные ресурсы на выработку токсинов или морфологических приспособлений.

Прежде всего, для оценки важности избавления от врагов в успехе распространения инвазионных растений необходимо понять, насколько критична роль фитофагов в регуляции численности растений в их естественном ареале. С одной стороны предполагается, что насекомые и растения оказывают сильное влияние друг на друга как в эволюционном, так и в экологическом плане (McEvoy, 2002), при этом фитофаги играют ключевую роль в распределении и численности растений в современных экосистемах, а химическое разнообразие растений обусловлено коэволюцией с травоядными насекомыми (Ehrlich, Raven, 1964; Arora, 2012). Экспериментальные исследования по удалению из сообщества насекомых-фитофагов показывают, что их отсутствие может приводить к увеличению

численности растений и их приспособленности (Carson, Root, 2000; Kim et al., 2015), изменяет направление экологической сукцессии и модифицирует состав сообщества (Bach, 2001; Agrawal, Maron, 2022), влияет на естественный отбор, изменяя генетическое разнообразие защитных признаков растений (Maurício, Rausher, 1997; Agrawal et al., 2012). Примеры успешных программ биологического контроля подтверждают значительное воздействие насекомых на растения, демонстрируя возможность значительного снижения численности растительных популяций за счет фитофагов (McFadyen, 2000; Witt et al., 2020).

Согласно другой точке зрения, хотя растения значительно влияют на насекомых, насекомые редко оказывают значимое воздействие на эволюцию и динамику популяций растений (Jermu, 1976; McEvoy, 2002). В этом случае распространение и разнообразие растений объясняется другими факторами, и растения сначала обзаводятся новыми химическими веществами, которые изначально не имеют защитного значения, а потом насекомые к ним адаптируются, не оказывая при этом сильного давления отбора (Jermu, 1976, 1984; Futuyma, Agrawal, 2009). Яркие примеры успешного биологического контроля с помощью насекомых-фитофагов не отражают среднего результата данных программ, многие из которых не достигают значительного эффекта (Klein, 2011; Schwarzländer et al., 2018). Кроме того, в реальных сообществах насекомые редко наносят заметный ущерб растениям из-за ограничений, налагаемых хищниками, паразитами и инфекциями, которые поддерживают численность популяций насекомых на низком уровне (Hairston et al., 1960; Legarrea et al., 2022). Таким образом, несмотря на то, что почти все зеленые растения имеют своих вредителей, регуляция растительных популяций естественными врагами не универсальна. Вариабельность в степени влияния фитофагов на разные виды растений может пролить свет на важный вопрос о том, почему одни чужеродные виды становятся инвазионными, а другие нет. Можно предположить, что более инвазионными становятся те виды, которые имели много врагов в своем естественном ареале (Blossey, 1996).

Многие работы демонстрируют, что во вторичном ареале богатство насекомых-фитофагов на растениях намного ниже, чем в их естественном ареале

(Colautti et al., 2004; Heger, Jeschke, 2014). Так, метаанализ данных по 15 видам растений показал, что разнообразие ассоциированных насекомых-фитофагов в естественных ареалах значительно выше, чем во вторичных ареалах (Liu, Stiling, 2006). В 2016 году в метаанализ (Meijer et al., 2016) было включено 25 видов растений из 11 работ, для всех этих растений число видов насекомых было выше в естественных ареалах по сравнению со вторичными ареалами.

При этом, однако, не всегда удастся показать более высокий уровень повреждений в естественном ареале. В метаанализе Лю и Стайлинга (Liu, Stiling, 2006) различия в степени повреждений растений или численности насекомых-фитофагов между естественными и вторичными ареалами оказались незначимы, что может быть связано с тем, что в 2006 году было найдено всего шесть работ, которые включали количественную оценку пресса фитофагов у растений в естественных и вторичных ареалах. В 2016 году информация о численности насекомых-фитофагов в естественном и вторичном ареале была доступна уже для 29 видов растений (Meijer et al., 2016), и в ходе метаанализа было выявлено, что численность особей насекомых была значительно выше на растениях, растущих в их естественном, чем в интродуцированном ареале. Данные по степени повреждения растений также показывают, что во вторичном ареале уровень повреждений, как правило, ниже (Heger, Jeschke, 2014; Meijer et al., 2016). Например, вероятность повреждения фитофагами *Silene latifolia* (Caryophyllaceae) в естественном ареале в Европе в 17 раз выше, чем в Северной Америке, где данный вид является чужеродным (Wolfe, 2002). Более высокий уровень повреждений в естественном ареале был характерен также для европейских популяций *Hypericum perforatum* (Hypericaceae) (Vilà et al., 2005), *Verbascum thapsus* (Scrophulariaceae) (Alba, Hufbauer, 2012), *Acer platanoides* (Sapindaceae) (Adams et al., 2009) по сравнению с интродуцированными североамериканскими популяциями. Метаанализ, включающий в себя 32 вида растений, показал, что в интродуцированном ареале листья были на 37 % менее повреждены по сравнению с естественным ареалом (Xu et al., 2020). На самом деле важно учитывать не столько степень поражения, сколько влияние этого воздействия фитофагов на растение и популяцию. Только 16 из 85 (19 %) исследований, посвященных

сравнению растений в естественном и вторичном ареале для проверки гипотезы освобождения от врагов, учитывали влияние фитофагов на состояние растения и/или популяции и только 7 из них (44 %) поддерживают эту гипотезу (Jeschke, Heger, 2018).

Стоит отметить, что имеется смещение выборки в пользу насекомых-фитофагов, преимущественно филлофагов, а вред, наносимый лимфофагами, фитопатогенными грибами, бактериями и вирусами оценивается гораздо реже, хотя они также могут оказывать значительное влияние на успешность инвазионных видов (Mitchell, Power, 2003; Patejuk et al., 2024). Тем не менее, используя базы данных фитопатогенов и их растений-хозяев, Митчелл и Пауэр (Mitchell, Power, 2003) на 473 европейских видах растений, натурализовавшихся в Северной Америке, показали, что в среднем на 84 % меньше грибов и на 24 % меньше видов вирусов заражают каждый вид растений в их вторичном ареале, чем в естественном ареале. В то же время, на примере 140 североамериканских видов, натурализовавшихся в Европе, было показано, что хотя в новом ареале для этих видов известно меньшее число фитопатогенных грибов, однако географическое распространение чужеродных растений в Европе было отрицательно связано с их освобождением от грибковых патогенов (van Kleunen, Fisher, 2009).

Уход от вредителей во вторичном ареале не обязательно обеспечивает преимущество чужеродного вида перед местными растениями, если последние обладают таким же невысоким уровнем фитофагии, поэтому помимо биогеографического подхода, при котором сравниваются одни и те же виды в естественном и вторичном ареале, для проверки гипотезы освобождения от врагов сравнивают вредителей чужеродных и аборигенных видов в том же сообществе (Colautti et al., 2004). Исследования по этому вопросу достаточно противоречивы: некоторые метаанализы показывают, что чужеродные виды поддерживают меньшее разнообразие вредителей и обладают меньшим количеством повреждений по сравнению с аборигенными видами в том же сообществе (Liu, Stiling, 2006; Parker et al., 2006), в то время как другие не обнаруживают значимой разницы (Colautti et al., 2004; Chun et al., 2010). В метаанализе Мейера с соавторами (Meijer et al., 2016) на 162 чужеродных и 256 аборигенных видах показано, что с

аборигенными видами ассоциировано значимо большее число насекомых-фитофагов, однако не удалось найти значимых различий в численности насекомых и уровне повреждений между чужеродными и аборигенными видами, несмотря на наличие данных по более 90 видам инвазионных растений и такого же числа совместно произрастающих аборигенных видов. Метаанализ (Xu et al., 2020) данных из 33 исследований (328 видов) показал, что листья чужеродных видов растений в среднем страдают от фитофагов меньше, чем местных видов, правда всего на 8 %.

В целом, несмотря на то, что результаты многих исследований можно интерпретировать как подтверждающие гипотезу освобождения от врагов, существует множество примеров и спорных результатов, которые не вписываются в эту концепцию. Из 176 работ, посвященных проверке различных аспектов гипотезы, 36,0 % можно интерпретировать как поддерживающие гипотезу, 43,1 % ставят ее под сомнение, и в 20,9 % случаев нельзя дать однозначного ответа (Heger, Jeschke, 2014). Такое отсутствие единодушия в результатах необязательно говорит о несостоятельности гипотезы, но указывает на необходимость учета множества факторов, влияющих на ее проверку.

Одной из причин, почему многие работы не способны продемонстрировать освобождение чужеродных растений от вредителей, может быть то, что в исследования включены все чужеродные виды, тогда как только около 1 % интродуцированных растений становится инвазионными (Williamson, Fitter, 1996). Остальные встречают достаточное биотическое или абиотическое сопротивление, то есть не обязательно освобождаются от своих врагов. Новые для данного сообщества механизмы защиты могут быть неэффективны (Lind, Parker, 2010), поскольку они эволюционировали для защиты от фитофагов в старом, но не в новом ареале, тогда как аборигенные растения могут быть лучше защищены, так как долгое время подвергались естественному отбору со стороны своих сопутствующих местных врагов. В исследованиях, где учитывалась степень инвазионности, удастся показать, что высоко инвазионные виды действительно обладают большей резистентностью по сравнению с аборигенными и чужеродными неинвазионными видами. Например, для 39 чужеродных видов было

показано, что относительная площадь повреждения листьев отрицательно коррелирует с инвазионностью, оцененной как число размещенных на сайтах государственных, провинциальных и региональных правительственных организаций списков, в которых встречается каждый вид, и средний ранг каждого вида в этих списках (Carpenter, Carruccino, 2005). Сравнение девяти высоко инвазионных и девяти чужеродных неинвазионных видов показало, что у инвазионных растений в среднем на 96 % меньше повреждений листьев, чем у неинвазионных видов (Carruccino, Carpenter, 2005). Аналогично, инвазионные виды имеют меньшую патогенную нагрузку по сравнению с растениями, которые интродуцированы, но не инвазионны (Mitchell, Power, 2003). Эксперименты демонстрируют, что высоко инвазионные виды растений из семейств Asteraceae и Brassicaceae менее приемлемы для насекомых-полифагов, таких как саранча, чем менее инвазионные виды (Jogesh et al., 2008). Также лабораторные и полевые эксперименты с четырьмя чужеродными неинвазионными и тремя инвазионными растениями рода *Centaurea* (Asteraceae) показали, что инвазионные виды растений подвергались значительно меньшему повреждению со стороны саранчи и других насекомых-фитофагов, чем неинвазионные виды (Jogesh et al., 2008).

С другой стороны, было показано, что, хотя чужеродные виды рода *Eugenia* (Myrtaceae) сильнее поражаются фитофагами, чем аборигенный вид этого же рода, но разница в степени повреждения чужеродного неинвазионного и инвазионного видов не значима (Liu et al., 2007) или даже выше у инвазионного вида (Stricker, Stiling, 2014), что говорит о том, что освобождение от вредителей является не единственной причиной успешного распространения этого инвазионного вида. Более сильные повреждения листьев инвазионного вида по сравнению с аборигенными и чужеродными неинвазионными видами от насекомых и млекопитающих были также обнаружены при изучении 12 видов вьющихся растений из четырех семейств (Ashton, Lerdau, 2008). Исследование на 18 видах клевера показало, что инвазионные виды поддерживают не только более высокую численность фитофагов по сравнению с неинвазионными интродуцентами, но и сильнее подвержены грибным патогенам (Parker, Gilbert, 2007).

Помимо инвазионного статуса, необходимо учитывать время интродукции и время активной инвазии вида, так как естественно, что постепенно инвазионный вид обретает своих врагов во вторичном ареале. Так, в эксперименте в общественных садах с 61 видом растений было показано, что инвазионные виды сильнее всего поражаются насекомыми и травоядными млекопитающими по сравнению с аборигенными и чужеродными неинвазионными, при этом ущерб увеличивается с увеличением времени интродукции и увеличением размеров ареала распространения (Schultheis et al., 2015). Видовое богатство личинок *Lepidoptera* (филлофагов) и *Auchenorrhyncha* (лимфофагов), ассоциированных с 103 чужеродными древесными растениями в центральной Европе, увеличивается с течением времени с момента интродукции растения-хозяина (Brändle et al., 2008). Эксперименты с высаживанием чужеродного дерева *Triadica sebifera* (Euphorbiaceae) в четырех штатах США показали, что в тех штатах, где дерево было интродуцировано раньше, наблюдается наибольшая поврежденность фитофагами и наихудшие показатели роста (Siemann et al., 2006). Более старые популяции инвазионного растения *Impatiens glandulifera* (Balsaminaceae) в пределах вторичного ареала подвергаются большему нападению местных насекомых-фитофагов по сравнению с недавно образовавшимися популяциями (Gruntman et al., 2017). В метаанализе, охватывающем 124 вида растений, было показано, что разнообразие грибных и вирусных патогенов во вторичном североамериканском ареале положительно коррелировало с распространенностью растения-хозяина и временем с момента интродукции. При этом растения, интродуцированные 400 лет назад, поддерживали в шесть раз больше патогенов, чем те, которые были интродуцированы 40 лет назад (Mitchell et al., 2010).

Некоторые интродуцированные виды растений могут быстро интегрироваться в новую среду и начать испытывать более высокие уровни повреждения фитофагами, в то время как другие могут испытывать меньшее давление в течение многих лет. Например, интродуцированные менее 50 лет назад виды *Piper aduncum* и *P. umbellatum* (Piperaceae) в Папуа-Новой Гвинее имели такое же видовое богатство и численность гусениц, как и аборигенный *P. micropiper* (Novotny et al., 2003). С другой стороны, интродуцированная в Северную Америку

в XVIII веке *Reynoutria japonica* (Polygonaceae) испытывала меньшее давление фитофагов и патогенов, чем аборигенная *R. scandens* (Williams, Sahli, 2016). Метаанализ показал, что время с момента интродукции вида является значимым предиктором освобождения от фитофагов: недавно интродуцированные виды испытывают меньшее давление травоядных, но этот эффект ослабевает через 50–200 лет (Hawkes, 2007).

Однако не все исследования подтверждают связь между временем интродукции и уровнем фитофагии (Carpenter, Carruccino, 2005). Скорость развития взаимных взаимодействий между интродуцированными растениями и местными фитофагами может зависеть от нескольких факторов. Например, адаптация травоядных к интродуцированному растению облегчается при наличии местных растений с похожими химическими профилями. Сравнение химических профилей всех растений в сообществе может быть трудной задачей, хотя филогенетическое родство может в некоторой мере отражать эту схожесть и вид будет быстрее обретать врагов, если у него во вторичном ареале есть близкородственные виды (Connor et al., 1980). На девяти чужеродных в Северной Америке видах было показано, что инвазионные растения более таксономически изолированы, чем неинвазионные, и принадлежат к семействам, в которых на 75 % меньше аборигенных североамериканских родов, хотя связь между уровнем фитофагии и таксономической изолированностью на уровне семейства была слабой (Carruccino, Carpenter, 2005).

Также скорость, с которой чужеродные растения привлекают фитофагов, и вероятность освобождения от врагов, зависит от состава местной энтомофауны и баланса между специалистами и генералистами в сообществе (Cornell, Hawkins, 2003). Согласно гипотезе освобождения от врагов, чужеродные растения должны получать больше преимуществ при избавлении от специализированных фитофагов, чем от генералистов, которые адаптированы к питанию широким спектром растений и могут легко перейти на инвазионный вид, расширяя круг своих хозяев. Если интродуцированный вид защищен достаточно широко распространенными вторичными метаболитами, местные полифаги, вероятно, будут обладать способностью питаться им (Cornell, Hawkins, 2003). Так, в эксперименте с

популяциями *Triadica sebifera* (Euphorbiaceae) из вторичного и естественного ареала показано, что специализированный вид *Gadirtha inexacta* (Lepidoptera: Nolidae) потреблял большую биомассу растений из естественного ареала, чем из местных инвазионных популяций, в то время как генералист *Cnidocampa flavescens* (Lepidoptera: Limacodidae) не продемонстрировал предпочтений между ними (Huang et al., 2010).

С другой стороны, было показано, что такие генералисты, как тли *Aphis fabae* и *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae), хотя могли питаться инвазионным *Rhododendron ponticum* (Ericaceae), их выживаемость и размножение на этом новом для них растении были низкими (Ameline et al., 2024). Это может быть связано с быстрой эволюцией инвазионных растений в сторону снижения уровня защитных веществ против специализированных фитофагов и повышения против генералистов (Müller-Schärer et al., 2004; Joshi, Vrieling, 2005). В экспериментах в общих садах с инвазионным *Senecio jacobaea* (Asteraceae) показано, что растения из вторичного ареала производили в среднем на 90 % больше пирролизидиновых алкалоидов (основных защитных веществ), чем растения из естественных популяций (Joshi, Vrieling, 2005). Это приводило к большему предпочтению и значительно меньшей выживаемости насекомых-генералистов на растениях из инвазионного ареала по сравнению с растениями из естественного ареала, которые меньше повреждались этими фитофагами. В отличие от генералистов, специализированные фитофаги, отсутствующие во вторичном ареале, предпочитали инвазионные растения, демонстрируя на них лучшую выживаемость и более высокую массу личинок и куколок (Joshi, Vrieling, 2005). Метаболомный анализ популяций *Lythrum salicaria* (Lythraceae) выявил значительные изменения в химическом составе между популяциями из естественного и вторичного ареала, включая различия в таких защитных соединениях, как алкалоиды и флавоноиды (Shi et al., 2023). При этом инвазионные популяции меньше повреждались насекомым-генералистом (Orthoptera: Acrididae: *Locusta migratoria*), но сильнее страдали от специализированного фитофага (Coleoptera: Brentidae: *Nanophyes marmoratus*) из естественного ареала (Shi et al., 2023). В дендрариях Швейцарии, Сибири и Дальнего Востока России минирующие моли и галлообразователи были

более многочисленны и демонстрировали более высокое видовое богатство на местных древесных растениях, чем на родственных чужеродных растениях, в то же время менее видоспецифичные открытоживущие фитофаги наносили не больше вреда местным растениям, чем чужеродным (Kirichenko et al., 2013). В целом, метаанализ 61 исследования в общественных садах, включающих 32 вида инвазионных растений, показал, что интродуцированные популяции имеют сниженную устойчивость к специализированным фитофагам и повышенную устойчивость к генералистам по сравнению с популяциями в естественных ареалах (Zhang et al., 2018).

Специализированные насекомые со временем также адаптируются к инвазионным растениям, но этот процесс требует генетических изменений и занимает больше времени по сравнению с генералистами, которые могут быстро приспособиться к инвазионным растениям благодаря физиологическим изменениям. Например, в Японии показано, что доля специалистов на уровне семейства в сообществах членистоногих, связанных с однолетними культурными растениями, увеличивается с течением времени после интродукции (Andow, Imura, 1994).

Необходимо также отметить, что для обеспечения успеха инвазионных растений освобождение от специализированных фитофагов должно приводить к возникновению конкурентного преимущества. Растения, интродуцированные в новые области, при отсутствии врагов могут эволюционировать в сторону снижения затрат на защиту и перераспределения ресурсов на рост и распространение. Согласно гипотезе эволюции повышенной конкурентоспособности (EICA – Evolution of Increased Competitive Ability), если существует компромисс между распределением ресурсов на рост и защиту, естественный отбор должен благоприятствовать менее защищенным, но более конкурентоспособным генотипам в интродуцированных ареалах (Blossey, Nötzold, 1995).

Инвазионные растения часто более конкурентоспособны, имеют более быстрые темпы роста и распространения (Parker et al., 2013). В некоторых исследованиях также была продемонстрирована потеря защитных механизмов у

растений из интродуцированных популяций (Siemann, Rogers, 2001; Gruntman et al., 2017), но существует мало доказательств того, что уменьшение затрат на защиту ведет к перераспределению ресурсов на рост и размножение, и, в конечном итоге, экспансии популяций в интродуцированном ареале. Так, в обзоре, посвященном проверке гипотезы эволюции увеличенной конкурентоспособности (Bossdorf et al., 2005), повышенные темпы роста у интродуцированных растений были обнаружены в 56 % рассмотренных случаев (9 из 20 видов), а снижение резистентности к вредителям было обнаружено в 55 % рассмотренных случаев (7 из 14 видов). Однако из 17 исследований, которые тестировали одновременно какие-либо аспекты как роста, так и защиты, только семь показали и повышение роста, и снижение устойчивости, в остальных случаях, либо повышение роста было не за счет снижения затрат на защиту, либо, наоборот, наблюдаемое снижение резистентности к вредителям не вело к повышению параметров роста (Bossdorf et al., 2005). В метаанализе, включающем в себя 30 исследований, измерявших как рост, так и защитные признаки, не было обнаружено каких-либо прямых trade-off эффектов между защитными механизмами и приспособленностью, однако был обнаружен компромисс между пригодностью для фитофагов и средней приспособленностью растений (Rotter, Holeski, 2018).

На trade-off между защитными признаками и эффективностью роста может влиять доступность ресурсов: поскольку в богатых условиях преимущество получают быстрорастущие, плохо защищенные растения, в то время как в условиях ограниченных ресурсов обычно выигрывают медленнорастущие, хорошо защищенные растения, то при высокой доступности ресурсов затраты на рост увеличиваются за счет защиты (Blumenthal, 2006). Так, в исследованиях многолетнего травянистого растения *Monarda fistulosa* (Lamiaceae) в части популяций наблюдались отрицательные корреляции между биомассой растений (ростом) и производством терпенов (защитой), в то время, как в популяциях из регионов с высокой обеспеченностью ресурсами эти признаки коррелировали положительно (Hahn et al., 2021). Поэтому если чужеродные виды испытывают снижение доступности ресурсов во вторичных ареалах и не могут больше использовать рост для компенсации высокого ущерба от врагов, они должны

эволюционировать в направлении увеличения вклада в защиту и снижения затрат на рост (Blumenthal, 2006). Анализ разнообразия патогенов 243 европейских видов растений, натурализованных в Соединенных Штатах, показал, что виды со стратегией конкурентов и виды из местообитаний умеренной влажности и богатой азотом среды были освобождены от многих видов патогенов, в то время как стресс-толеранты и виды из засушливых местообитаний и бедной азотом среды были освобождены от относительно небольшого числа видов патогенов (Blumenthal et al., 2009).

Таким образом, для корректной интерпретации результатов и выявлению общих закономерностей в роли освобождения от врагов на успешность чужеродных видов необходимо учитывать многие факторы. Брайан и Кэтфорд (Brian, Catford, 2023) выделили семь факторов, которые влияют на силу эффекта освобождения от врагов на успешность чужеродных видов: время с момента интродукции, доступность ресурсов, филогенетическая близость между чужеродными и аборигенными видами, асинхронность взаимодействий между хозяином и врагами, число событий интродукции, тип врагов и trade-off между ростом и защитой.

1.2. Механизмы, обеспечивающие переход насекомых на новое кормовое растение

Внедряясь в экосистему, инвазионные растения оказывают влияние на различные компоненты экосистемы, ее структуру и функционирование (Walker, Smith, 1997; Mitchell et al., 2006). Для аборигенных насекомых-фитофагов чужеродный вид может служить потенциальным кормовым объектом, хотя на ранних этапах инвазии они могут быть не адаптированы к питанию на нем (Liu, Stiling, 2006; Meijer et al., 2016). За 400 миллионов лет совместной эволюции с растениями насекомые-фитофаги выработали разнообразные механизмы, позволяющие справиться с механической и химической защитой растений (Feeny, 1973; Arora, 2012; Kariñho-Betancourt, 2020). Внедрение нового вида, однако, создает новый вектор отбора, и насекомые фитофаги сталкиваются с уникальными химическими веществами, к которым они вынуждены адаптироваться (Carrussino, Arnason, 2006; Lind, Parker, 2010). В процессе освоения нового кормового объекта

у насекомых могут происходить морфологические, физиологические и поведенческие изменения, которые могут быть опосредованы фенотипической пластичностью или вызваны мутациями и зафиксированы генетически.

1.2.1. Морфологические адаптации

Чужеродные растения могут отличаться от аборигенных по своим физическим характеристикам, что требует от насекомых изменений в морфологии. Например, переход клопов *Jadera haematoloma* (Hemiptera: Rhopalidae) на питание интродуцированными в Северную Америку растениями с разным размером плодов привел к быстрому (20–50 лет) адаптивному изменению длины хоботка в популяциях этих насекомых (Carroll, Boyd, 1992; Carroll, Fox, 2007). Увеличение длины хоботка, а также изменение соотношения длины хоботка к длине тела наблюдалось также в Австралии у другого вида клопов из семейства булавников *Leptocoris tagalicus* (Hemiptera: Rhopalidae) при переходе на питание инвазионным *Cardiospermum halicacabum* (Sapindaceae) с большим размером плодов по сравнению с основным кормовым растением *Alectryon tomentosus* (Sapindaceae) (Carroll et al., 2005). Другим примером является моль *Prodoxus quinquepunctellus* (Lepidoptera: Prodoxidae), у которой популяции, откладывающие яйца на интродуцированную *Yucca aloifolia* (Asparagaceae), имеют более тонкий яйцеклад с меньшим числом зубцов по сравнению с популяциями на аборигенной *Y. filamentosa*, имеющей более жесткие цветоносы (Groman, Pellmyr, 2000). Тонкий яйцеклад в популяциях с *Y. aloifolia* может облегчать откладывание яиц или быть результатом ослабленного отбора на утолщение яйцеклада.

Помимо изменений в строении яйцеклада, имаго *P. quinquepunctellus*, ассоциированные с интродуцированным видом юкки, имеют меньший размер тела (Groman, Pellmyr, 2000). В целом, изменение размеров тела у насекомых может быть связано с размером нового кормового растения. Например, личинки *Tetraopes tetraphthalmus* (Coleoptera: Cerambycidae), питавшиеся на корневищах дополнительного кормового растения *Asclepias verticillata* (Aprocynaceae) имели меньший размер по сравнению с личинками, развивавшимися на основном кормовом растении *A. syriaca* с более крупным диаметром стебля, что коррелировало с сокращением продолжительности жизни, уменьшением числа

овариол, размера яиц и снижением вероятности спаривания с крупными жуками (Price, Willson, 1976). При этом скорость развития на *A. syriaca* была ниже, что авторы связывают с произрастанием этого растения в более холодной почве (Price, Willson, 1976).

Однако в некоторых случаях увеличение размера кормового растения может привести к обратному эффекту. Эксперимент по выращиванию жуков *Callosobruchus maculatus* (Coleoptera: Bruchidae) на новом кормовом растении *Vigna unguiculata* (Fabaceae) с более крупными семенами показал, что за 40 поколений их масса тела значительно уменьшилась по сравнению с жуками на исходном растении *V. radiata* (Messina, 2004). Смена хозяина способствовала снижению конкуренции между личинками, улучшению выживаемости и сокращению времени развития на новом кормовом растении (Messina, 2004).

Уменьшение размеров тела часто является проявлением не генетических изменений, а фенотипической пластичности и связано с худшим качеством нового кормового растения. Качество кормового растения, определяемое содержанием углерода, азота и защитных метаболитов, является ключевым фактором, влияющим на плодовитость фитофагов и их репродуктивные стратегии, включая размер и качество яиц, а также распределение ресурсов на их развитие (Awmack, Leather, 2002).

С другой стороны, увеличенный размера яиц может служить буфером для нейтрализации токсичных эффектов нового кормового растения. В Аризоне (США) у жуков *Stator limbatus* (Coleoptera: Chrysomelidae) имеется пластичность в размере яиц в зависимости от встреченных растений-хозяев: на мелкие семена *Acacia greggii* (Fabaceae) они откладывают маленькие яйца, а на крупные семена *Cercidium floridum* (Fabaceae) — большие. Личинки, вылупившиеся из крупных яиц, имеют в 10 раз больше шансов на выживание на семенах интродуцированного *Chloroleucon ebanum* (Fabaceae), чем личинки из маленьких яиц, что указывает на важность пластичности размера яиц для успешного колонизирования новых растений (Fox, Savalli, 2000). Материнский эффект, по-видимому, играет важную роль и для расширения ареала питания у бабочки *Euphydryas phaeton* (Lepidoptera: Nymphalidae) с аборигенного растения *Chelone glabra* (Scrophulariaceae) на

интродуцированный *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) в США. Личинки на *P. lanceolata* медленнее росли и имели более низкие показатели эффективности пищеварения, но сразу после вылупления весили больше (Bowers et al., 1992). Увеличение размера яиц *Drosophila sechellia* (Drosophilidae) на плодах *Morinda citrifolia* (Rubiaceae), токсичного для других видов группы *melanogaster*, повышает раннюю выживаемость потомства за счет присутствия в плодах *M. citrifolia* l-DOPA (Lavista-Llanos et al., 2014).

1.2.2. Физиологические адаптации

У растений существует множество морфологических и биохимических механизмов защиты от фитофагов (Fürstenberg-Hägg et al., 2013; Belete, 2018), среди которых особое место занимают вторичные метаболиты, такие как серосодержащие соединения (например, терпены и флавоноиды) и азотсодержащие соединения (например, алкалоиды, цианогенные гликозиды и небелковые аминокислоты). Эти соединения играют ключевую роль в защите от насекомых-фитофагов благодаря своему разнообразию и пластичности (Mazid et al., 2011; War et al., 2020). Они могут присутствовать в растениях конститутивно или индуцироваться в ответ на поедание насекомыми, оказывая на них разнообразное воздействие: разрушая мембраны, ингибируя метаболизм и транспорт питательных веществ и ионов, препятствуя передаче сигналов и нарушая гормональный контроль физиологических процессов (Mithöfer, Boland, 2012; War et al., 2018).

У насекомых, в свою очередь, имеется целый арсенал механизмов, чтобы обходить или нейтрализовать эту защиту, включая выведение, метаболическую детоксикацию, секвестрацию токсинов, а также мутацию целевого сайта фитотоксина (Panini et al., 2016; Dowd, 2018). Среди ферментов детоксикации наиболее известны три основных суперсемейства: монооксигеназы цитохрома P450 (CYP), глутатион-S-трансферазы (GST) и карбоксилэстеразы (CarE) (Després et al., 2007).

Многие исследования посвящены анализу разнообразия защитных веществ растений и механизмов детоксикации у насекомых (Heckel, 2014; Sharma et al., 2022). Считается, что такое разнообразие является результатом эволюционной

гонки вооружений между растениями и фитофагами (Ehrlich, Raven, 1964; Bescerra et al., 2009). Однако непосредственные наблюдения эволюционных изменений встречаются редко. Распространение инвазионных растений и использование молекулярных методов исследования открывают новые возможности для изучения того, как насекомые адаптируются к новым фитохимическим веществам (Simon et al., 2015; Vertanchik, Linnen, 2017).

В первую очередь, некоторые из существующих механизмов универсальны и могут подходить для детоксикации непривычной химии чужеродных растений. Еще в 1980 году Джанзен (Janzen, 1980) в своем известном эссе обратил внимание на то, что адаптированность фитофага к растению не является свидетельством их коэволюции. Паразит питается теми видами, чью защиту способен обойти благодаря уже имеющимся у него способностям, что без знания эволюционной истории невозможно отличить от развития способности обходить защиту, находясь в трофическом контакте со своим хозяином (Janzen, 1980). Явление кросс-резистентности, когда защитные механизмы против одного токсина также обеспечивают устойчивость к другим химическим веществам, даже если насекомое ранее не подвергалось воздействию этих соединений, часто обнаруживают по отношению к инсектицидам (Liu, Yue, 2000; Dunley et al., 2006). Этот феномен может быть обусловлен неспецифическими ферментами, атакующими функциональные группы токсинов, а не конкретные молекулы (Panini et al., 2016). Так, широкий спектр субстратов предполагается для некоторых цитохромов. Например, CYP6A1 метаболизирует плоские стероиды и объемные циклодиеновые инсектициды, а также различные сесквитерпеноиды (Feyereisen, 2012). У полифагов *Papilio glaucus* и *Papilio canadensis* (Lepidoptera: Papilionidae) CYP6B4 и CYP6B17 катализируют более широкий спектр фуранокумаринов с меньшей эффективностью, чем CYP6B1 *Papilio polyxenes*, который питается исключительно растениями с фуранокумарином (Li et al., 2003).

Хотя у успешных инвазионных видов растений в среднем большее общее количество метаболитов и больше уникальных видов метаболитов по сравнению с их местными родственниками (Macel et al., 2014; Carruccino, Arnason, 2006), они не обязательно обладают принципиально новой для данного сообщества химией

(Lind, Parker, 2010). Защитные соединения у инвазионных растений могут быть аналогичны таковым у близкородственных аборигенных видов, но встречаться в других пропорциях. При столкновении с новыми биохимическими профилями инвазионных растений может быть достаточно изменить экспрессию генов, ответственных за синтез различных защитных соединений. У личинок *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) при выращивании на искусственной диете с добавлением танина увеличивается активность детоксицирующих ферментов GST, CYP, CarE, но снижается активность ацетилхолинэстеразы (AChE) (Yuan et al., 2020). Активность этих ферментов у *H. cunea* также значительно варьировала при выращивании на восьми различных растениях (Li, 2018).

При этом активность детоксицирующих ферментов, как правило, выше на менее пригодных для развития растениях. Так, у *Helopeltis theivora* (Heteroptera: Miridae) активность общих эстераз (GE), GST и CYP значительно повышалась при питании на альтернативных хозяевах *Mikania micrantha* (Asteraceae) и *Psidium guajava* (Myrtaceae) по сравнению с основным кормовым растением *Camellia sinensis* (Theaceae), которое является предпочитаемым и обеспечивает наилучшее развитие (Saha et al., 2012). В Каталонии, личинки *Leptidea sinapis* (Lepidoptera: Pieridae) на *Lotus dorycnium* (Fabaceae) развиваются дольше, имеют меньший размер тела во взрослом состоянии и обладают более высокой экспрессией многих генов по сравнению с развитием на *Lotus corniculatus* (Näsvall et al., 2020). Интересно, что в шведской популяции эти бабочки избегают откладывать яйца на *L. dorycnium*, и у них разница в экспрессии генов между личинками, выращенными на этих двух растениях, менее выражена, что указывает на развитие механизмов идентификации вместо физиологической адаптации (Näsvall et al., 2020). В соответствии с гипотезой о более высокой защищенности инвазионных растений по сравнению с чужеродными неинвазионными видами, *Spodoptera litura* (Lepidoptera: Noctuidae) в Китае при откладке яиц отдает предпочтение чужеродному неинвазионному растению *Phytolacca icosandra* (Phytolaccaceae) перед инвазионным *P. americana*, а скорость развития личинок на последнем ниже. При этом активность AChE и GST у *S. litura*, питающихся на *P. americana*, была

выше, чем у тех, кто питался искусственными диетами или *P. icosandra* (Wu et al., 2023).

С другой стороны, у желтой рисовой огневки *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Crambidae) наблюдается повышение экспрессии генов в ответ на новый кормовой вид *Zizania latifolia* (Poaceae), хотя на этом растении у них наблюдается более высокий уровень роста и выживаемости по сравнению с рисом (Zhong et al., 2017). У *Heliconius melpomene* (Lepidoptera: Nymphalidae) при питании на не основном кормовом растении *Passiflora biflora* (Passifloraceae), обладающим значительно более низким содержанием цианогенов по сравнению с основным кормовым растением *P. menispermifolia*, уровень экспрессии большинства *GST* и генов, кодирующих перитрофные белки и хитинсинтазу, повышался (Yu et al., 2016). Однако из экспрессирующихся дифференциально почти все гены *CYP* и *CarE*, транспортеров и гомологов фермента β -глюкозидазы (катализирует деградацию цианогенов) имели повышенную активность у личинок, выращенных на *P. menispermifolia*. Такие различные транскрипционные реакции на двух растениях могут отражать различные механизмы детоксикации защитных соединений этих растений, так как эти два вида растений различаются не только концентрацией, но и основными классами цианогенных соединений (Yu et al., 2016).

Оверэкспрессия детоксицирующих ферментов может быть вызвана мутацией и быть конститутивной, а может отражать фенотипическую пластичность и индуцироваться при контакте с токсичными веществами. Так, например, у тлей *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae), адаптированных к развитию на табаке, оверэкспрессия гена *CYP6CY3*, позволяющая эффективно детоксицировать никотин, является конститутивной и вызвана расширением динуклеотидного микросателлита в промоторной области гена и амплификацией самого гена *CYP6CY3* (Bass et al., 2013). С другой стороны, у полифагов кормовое растение может влиять на индукцию определенного пути. Например, у белокрылки *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) перенос взрослых особей с одного сорта хлопка на другой повышал активность *CarE*, *GST*, протеиназ и амилаз, но снижал активность полифенолоксидазы и пероксидазы, а перенос с хлопка на предпочитаемое кормовое растение *Abutilon theophrasti* (Malvaceae) был связан с повышенной

активностью CYP и амилазы и сниженной активностью полифенолоксидазы и пероксидазы (Deng et al., 2013). У тли *Acyrtosiphon pisum* (Hemiptera: Aphididae) различные расы, специализирующиеся на различных растениях семейства бобовых (Fabaceae), имеют разную экспрессию генов, причем различия в экспрессии между дивергентными расами затрагивают большее число генов, чем изменения экспрессии генов в ответ на смену кормового растения (Eyres et al., 2016). Это говорит о том, что несмотря на наличие фенотипической пластичности, в разных расах идет и генетическая адаптация к своему кормовому растению.

Насекомые-фитофаги получают из растительных тканей азот, натрий и другие необходимые питательные вещества, соотношение которых в разных растениях может быть различным (Vogel et al., 2014). Даже справившись с токсичными веществами чужеродных растений, насекомые могут испытывать снижение приспособленности на инвазионных растениях из-за недостатка каких-либо веществ, поэтому при переходе на новое кормовое растение часто наблюдается изменение активности пищеварительных ферментов (Deng et al., 2013). Гусеницы *Helicoverpa zea* (Lepidoptera: Noctuidae), питавшиеся на обработанных жасмонатом растениях, показали значительное повышение уровня транскрипции не только для детоксицирующих генов, таких как CYP и GST, но и генов пищеварительных ферментов, таких как α -амилаза и аминопептидаза, протеаза, липаза (Moody, 2010 цит. по Vogel et al., 2014). Изменение активности ферментов может быть также необходимо при наличии в кормовом растении ингибиторов протеиназ (Fan, Guo-jiang, 2005; Habib, Fazili, 2007).

Помимо увеличения экспрессии детоксицирующих ферментов, насекомые могут повышать устойчивость к фитотоксинам через мутации, которые увеличивают аффинность ферментов к определённым токсинам и повышают эффективность метаболизма. Например, у *Depressaria pastinacella* (Lepidoptera: Elachistidae) и *Papilio polyxenes* (Lepidoptera: Papilionidae) мутации в генах CYP6B обеспечивают высокую специфичность и эффективность ферментов в метаболизме специфичных для их кормовых растений фуранокумаринов по сравнению с соответствующими CYP6B-ферментами у полифагов, которые метаболизируют более широкий спектр фуранокумаринов, но с низкой эффективностью (Mao et al.,

2006; Wen et al., 2006). Эффективные ортологи генов *CYP6B* в *P. polyxenes* и *D. pastinacella*, вероятно, возникли в результате дупликации и последующей субфункционализации (Wen et al., 2006).

Дупликация генов детоксикации вторичных метаболитов широко распространена у насекомых-фитофагов (Heidel-Fischer, Vogel, 2015). Анализ геномов двух видов долгоносиков *Eucryptorrhynchus scrobiculatus* и *E. brandti* (Coleoptera: Curculionidae), живущих на высокотоксичном растении *Ailanthus altissima* (Simaroubaceae), показал у обоих видов увеличенное число копий генов *GST* (Wei et al., 2024). Путем дупликации с последующей неофункционализацией возникли белки-нитрилоспецификаторы, которые перенаправляют гидролиз глюкозинолатов растений на менее токсичные продукты распада, у бабочек семейства Pieridae (Fischer et al., 2008). У бабочки *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) аналогичный процесс привёл к развитию глюкозинолат-сульфатазы, предотвращающей образование токсичных продуктов гидролиза глюкозинолатов (Chen et al., 2023). У *Tyria jacobaeae* (Lepidoptera: Erebidae) в результате дупликации и неофункционализации флавин-зависимой монооксигеназы возникла пирролизидин-алкалоид-N-оксигеназа – фермент, предотвращающий биоактивацию пирролизидиновых алкалоидов (Sehlmeyer et al., 2010).

Альтернативным механизмом приобретения новых ферментативных функций для детоксикации ксенобиотиков является горизонтальный перенос генов (Wybouw et al., 2016; Xing et al., 2023). Например, филогенетический анализ показал, что у паутиных клещей и некоторых видов бабочек от бактерий был приобретен фермент β-цианоаланин-синтаза, который эффективно детоксицирует цианиды, повышая устойчивость этих членистоногих к растительным токсинам (Wybouw et al., 2014). Происхождение путем горизонтального переноса генов от бактерий или грибов имеют также различные ферменты деградации клеточной стенки растений (Pauchet, Heckel, 2013; Kirsch et al., 2014). Множественные случаи горизонтального переноса генов были выявлены у *Bombyx mori* (Lepidoptera: Bombycidae), *Danaus plexippus* и *Heliconius melpomene* (Lepidoptera: Nymphalidae), что привело к появлению не менее 20 генов у каждого вида (некоторые из них

образовались в результате дупликации после переноса), которые в основном участвуют в метаболизме сахаров и аминокислот (Sun et al., 2013).

Другой способ повышения устойчивости к токсинам растений – мутации в целевых белках, которые делают их нечувствительными к определённым химическим соединениям. Например, насекомые из шести отрядов, разделенных более чем 300 миллионами лет эволюции, устойчивы к карденолидам — специфическим ингибиторам Na^+/K^+ -АТФазы, благодаря одной или нескольким аминокислотным заменам в этом ферменте, обеспечивающим нечувствительность целевого сайта и высокую устойчивость к токсинам (Dobler et al., 2015). Некоторые насекомые также способны секвестрировать карденолиды и использовать их в качестве защиты от хищников. Молочайные клопы (Hemiptera: Lygaeidae) секвестрируют карденолиды для защиты от хищников из кормовых растений семейства Аросунасеае, но существующие механизмы устойчивости и секвестрации позволили трем видам освоить и другие растения со сходной биохимией (Petschenka et al., 2022). При этом употребление токсичных семян не улучшало рост или скорость развития у трех исследованных видов молочайных клопов, однако эксперименты показали, что секвестрирование защитных соединений обеспечивало защиту от естественных хищников: личинок златоглазок и больших синиц (Petschenka et al., 2022). Механизмы хранения, выделения и транспортировки токсинов могут служить физиологической преадаптацией, способствующей секвестрации новых неродственных токсических соединений. Например, клоп *Neacoryphus bicrucis* (Hemiptera: Lygaeidae) секвестрирует пирролизидиновые алкалоиды, класс соединений, не связанных с карденолидами (McLain, Shure, 1985). Другой вид, *Spilostethus saxatilis* (Hemiptera: Lygaeidae), адаптировался к новым источникам токсинов, перенося и секвестрируя алкалоиды из *Colchicum autumnale* (Colchicaceae), которые высоко токсичны из-за производства колхицина и алкалоидов, которые ингибируют полимеризацию тубулина (Petschenka et al., 2022).

Другим примером секвестрации, которая способствует включению в диету дополнительных кормовых растений, является предпочтение гусениц *Estigmene acrea* (Lepidoptera: Arctiidae) к смешанной диете с включением *Senecio longilobus*

(Asteraceae), из которого они секвестрируют пирролизидиновые алкалоиды для защиты от паразитоидов (Singer et al., 2004). Развитие на основном кормовом растении *Viguiera dentata* (Asteraceae) обеспечивает лучший рост по сравнению с чистой или смешанной диетой из *S. longilobus* в отсутствие паразитизма, однако при умеренном риске паразитизма смешанная диета обеспечивает преимущество в выживаемости (Singer et al., 2004). Можно предположить, что новая химия чужеродных растений также может быть использована насекомыми-фитофагами для защиты от хищников и паразитоидов.

Важную роль в адаптации насекомых к новым кормовым растениям может играть кишечная микробиота, помогая переваривать пищу, метаболизировать пестициды, патогены и вторичные метаболиты растений (Adams et al., 2013; Welte et al., 2016; Berasategui et al., 2017; Zhang et al., 2020). Изменение состава микробиоты может происходить за счет изменения кишечной среды, конкуренции и аккумуляции в кишечнике насекомого ассоциированных с кормовым растением бактерий из внешней среды. Например, у белокрылки *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) при переходе с арбуза на перец наблюдалось значительное увеличение количества некоторых родов бактерий, в основном *Mycobacterium*, а также повышение метаболического потенциала, связанного с разложением ксенобиотиков и вторичных метаболитов, что коррелировало со значительным увеличением выживаемости на перце (Santos-Garcia et al., 2020). У мухи *Bactrocera cucurbitae* (Diptera: Tephritidae), в экспериментах по пересаживанию между четырьмя видами растений, было выявлено, что кишечные микроорганизмы существенно зависели от кормового растения, и изменения в микробиоме после смены хозяина предполагали важную роль микроорганизмов в разложении вторичных метаболитов (Tian et al., 2023). Аналогично, у бабочки *Plutella xylostella* (Lepidoptera: Plutellidae) смена хозяина привела к значительным изменениям в микробиоме и метаболизме, что способствовало адаптации к новому кормовому растению *Pisum sativum* (Fabaceae). У насекомых в течение 17 поколений, живущих на *P. sativum*, усилились функции энергетического метаболизма, передачи сигналов и биodeградации ксенобиотиков, что коррелировало с составом микробиоты (Yang et al., 2020). С другой стороны, сильная зависимость от

узкоспециализированной микробиоты может затруднять переход на новые кормовые растения из-за отсутствия необходимых симбионтов, создавая "эволюционный тупик" для насекомых с сильными симбиотическими связями (Bennett, Moran, 2015).

Разнообразие адаптаций насекомых-фитофагов к их кормовым растениям велико, но механизмы возникновения этих черт не всегда удастся выявить. Часть из этих адаптаций являются комплексными и затрагивают множество генов, что замедляет адаптацию к новому кормовому растению (Orr, 2000). Однако популяции могут быть преадаптированы к новому растению, обладая значительной генетической изменчивостью (Hermisson, Pennings, 2005; Barrett, Schluter, 2008), которая может быть нейтральной (или псевдонейтральной), но проявляться при изменении векторов отбора (Креславский-Смирнов, 1988), например, за счет внедрения чужеродного вида. У *Rhagoletis pomonella* (Diptera: Tephritidae) вариации во времени диапаузы, вызванные древними инверсиями, способствовали образованию "яблочной расы", адаптированной к более раннему времени плодоношения чужеродного кормового растения – яблони. При этом хотя североамериканская яблочная раса существует только 150 лет, филогенетический анализ показывает, что инверсии возникли как минимум 1,5 миллиона лет назад в Мексике, то есть долгое время присутствовали в популяции (Feder et al., 2003). Существование изменчивости по приспособленности к новым кормовым растениям в естественных популяциях было проверено с помощью экспериментов по переносу жуков-листоедов на ранее не использовавшиеся ими в качестве кормовых растений (Креславский-Смирнов, 1988). Эксперимент с массовым переносом личинок *Lochmaea caprea* (Coleoptera: Chrysomelidae) на листья рябины показал, что из 4,5 тысяч личинок 50 начали питаться, 12 дошли до стадии куколки, и три вылупились во взрослых жуков. При переносе на ольху личинок *Gonioctena viminalis* (Coleoptera: Chrysomelidae) из 2000 личинок удалось получить одного взрослого жука. С другой стороны, ни одна из 50 тысяч личинок *Agelastica alni* (Coleoptera: Chrysomelidae) не смогла перейти на питание орешником, для которого характерно высокое содержание ювенильного гормона. Интересно, что причиной гибели большинства личинок *L. caprea* на рябине были не какие-то токсические

вещества этого растения, а отказ от питания: если смочить листья рябины экстрактом из листьев ивы (основного кормового растения), то все личинки приступали к питанию и до имаго удалось довести 18 из 100 личинок (Креславский-Смирнов, 1988). Таким образом, в популяциях жуков-листоедов существует генетическая изменчивость, влияющая на способность перехода на новые кормовые растения, которая может быть связана не только с физиологическими преадаптациями, но и поведенческими стратегиями.

1.2.3. Поведенческие стратегии

Выбор кормового растения во многом зависит от развития системы распознавания специфических аттрактантов, которая формируется в процессе длительной коэволюции с этим видом растений и позволяет оценить химический состав и качество кормовых растений (Thompson, Pellmyr, 1991). Однако в случае чужеродных растений насекомые могут не иметь соответствующих механизмов различения подходящих и неподходящих растений для питания или откладки яиц (Thompson, 1988; Jones et al., 2019). Метаанализ 43 работ с аборигенными растениями показал, что 77 % насекомых откладывали яйца на растения, которые обеспечивали наилучшие условия для развития потомства. В то же время, в выборке из 22 исследований с инвазионными растениями только 64 % насекомых смогли сделать оптимальный выбор (Jones, 2022).

В зависимости от соотношения скорости развития физиологических и поведенческих адаптаций в популяции фитофага возможны различные сценарии при внедрении чужеродного растения (табл. 1).

Если аборигенный фитофаг способен использовать чужеродное растение в пищу и при этом может выбирать его в качестве кормового, то он может перейти на новое растение. В таком случае может произойти либо смена кормового растения и дивергенция популяций (Filchak et al., 2000; Carroll, Fox, 2007), либо появляется возможность питаться на еще одном виде, что приводит к расширению трофической ниши (Branco et al., 2015). Например, во Флориде у *Jadera haematoloma* (Hemiptera: Rhopalidae), адаптированных к чужеродному виду *Koelreuteria elegans* (Sapindaceae), при выращивании на этом новом кормовом растении по сравнению с аборигенным видом *Cardiospermum corindum*

(Sapindaceae), насекомые развиваются на 25 % быстрее, у них на 20 % выше вероятность выживания и они откладывают почти в два раза больше яиц, то есть потеряли приспособленность на аборигенном растении (Carroll, 2007). При этом происходит потеря не всех компонентов приспособленности: плодовитость у насекомых, адаптированных к чужеродному виду, в два раза выше, чем у насекомых исходного типа, выращенных на любом из хозяев, хотя яйца на 20 % меньше (Carroll, 2007). С другой стороны, многие насекомые расширяют свою трофическую нишу, используя интродуцированные виды деревьев в качестве новых кормовых растений. В общей сложности 372 вида насекомых, аборигенных для Европы, расширили свой диапазон хозяев на один или несколько чужеродных видов деревьев, интродуцированных в Европу (Branco et al., 2015).

Таблица 1. Возможные сценарии при переходе насекомых-фитофагов на чужеродное кормовое растение в зависимости от наличия в популяции фитофага физиологических и поведенческих адаптаций к данному растению.

		Физиологические адаптации	
		+	–
Поведенческие адаптации	+	Переход на новое кормовое растение, расширение трофической ниши	Эволюционная ловушка – вымирание популяции фитофага
	–	Фитофаг имеет возможность питаться на инвазионном растении, но остается на аборигенном кормовом растении	Фитофаг остается на аборигенном кормовом растении

Если фитофаг не имеет необходимых физиологических адаптаций для питания на чужеродном виде, но не способен распознать его как неподходящее для питания, инвазионные растения могут играть роль «эволюционных ловушек», привлекая насекомых-фитофагов, приспособленность которых снижается по сравнению с теми, кто питается аборигенными растениями (Keeler, Chew, 2008; Schlaepfer et al., 2005; Yoon, Read, 2016). Особенно опасный сценарий возникает,

когда взрослые насекомые используют интродуцированное растение и откладывают яйца, но растение оказывается токсичным для их личинок (Graves, Shapiro, 2003; Nakajima et al., 2013; Steward et al., 2019). Например, бабочки *Laelia coenosa* (Lepidoptera: Erebididae) предпочитают откладывать яйца на инвазионное растение *Spartina alterniflora* (Poaceae), однако их потомство на этом растении развивается хуже, чем на аборигенном *Phragmites australis* (Poaceae) (Sun et al., 2020). Самки бабочек рода *Pieris* (Lepidoptera: Pieridae) откладывают яйца на инвазионном *Alliaria petiolata* (Brassicaceae), однако их личинки не могут завершить развитие, питаясь этим растением (Keeler, Chew, 2008; Davis, Cipollini, 2014). Аналогично, самки *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae), когда им предоставляется выбор между аборигенным растением *Asclepias syriaca* (Aporocynaceae) и интродуцированным *Vincetoxicum nigrum* (Aporocynaceae), откладывают около 25 % своих яиц на последний вид (Casagrande, Dacey, 2014), хотя их личинки не могут развиваться на *V. nigrum*. Из 76 исследований по развитию личинок, выживанию, предпочтению мест откладки яиц, обилию и видовому разнообразию чешуекрылых на аборигенных и экзотических растениях 37,5 % выявили возможность функционирования чужеродных растений как эволюционных ловушек для насекомых (Yoon, Read, 2016).

Однако если первоначально физиологические адаптации отсутствовали, то они могут развиваться со временем. Например, в исследовании по изучению предпочитаемых мест откладки яиц самками *Pieris oleracea* (Lepidoptera: Pieridae) и развития их потомства, показало, что в районах, где горчица хорошо закрепилась, *P. oleracea* адаптируется к этому растению как путем повышения приспособленности личинок, так и усилением предпочтений взрослых самок откладывать яйца на этом растении (Keeler, Chew, 2008).

Насекомые могут не распознавать химические сигналы, указывающие на питательную ценность или токсичность растения из-за отсутствия коэволюционной истории с этими растениями, что приводит к ошибкам при выборе кормовых объектов. Однако наличие пищевых предпочтений к инвазионным растениям, не обязательно является ошибкой, а может просто сформироваться в процессе адаптации к новому кормовому растению раньше, чем физиологические

адаптации: например, у *Ophraella notulata* (Coleoptera: Chrysomelidae) смена кормового растения на *Iva frutescens* (Asteraceae) происходила за счет изменения поведения без увеличения физиологической способности использовать *I. frutescens*, хотя этот вид менее эффективно переваривается, чем исходное кормовое растение *Ambrosia artemisiifolia* (Asteraceae) (Gassmann et al., 2006).

В случаях, когда выбор фитофагов в пользу чужеродного вида не оптимален, но его выживаемость на этом растении не нулевая, инвазионные растения могут служить в качестве альтернативного местообитания, когда основное кормовое растение временно недоступно или перенаселено (Schlaepfer et al., 2011; Laska et al., 2021). Например, *Bromus inermis* (Poaceae) может служить временным дополнительным источником питания, которое позволяет популяциям клеща *Aceria tosichella* (Trombidiformes: Eriophyidae) сохраняться, когда основное кормовое растение *Triticum aestivum* (Poaceae) недоступно, хотя скорость прироста популяции на этом растении отрицательна (Laska et al., 2021).

Стоит отметить, что важно оценивать приспособленность на всех стадиях жизненного цикла. Например, вопреки предыдущим исследованиям, предполагающим, что *Plantago lanceolata* (Plantaginaceae) может быть эволюционной ловушкой для бабочки *Euphydryas phaeton* (Lepidoptera: Nymphalidae), исследование на популяционном уровне показало более высокие темпы роста популяции на интродуцированном растении по сравнению с аборигенным, несмотря на то, что некоторые компоненты приспособленности были выше на аборигенном растении (Brown et al., 2017). К тому же, фитофаги могут выбирать более токсичные или менее питательные чужеродные растения, так как они могут обеспечивать пространство, свободное от хищников и паразитов (Jeffries, Lawton, 1984; Mulatu et al., 2004; Murphy, 2004). Например, в Китае плотность личинок *Laelia coenosa* (Lepidoptera: Erebidae) была значительно выше в монокультурах инвазионного растения *Spartina alterniflora* (Poaceae) по сравнению с аборигенным *Phragmites australis* (Poaceae), несмотря на то, что лабораторные эксперименты показали снижение темпов роста личинок, веса куколок, продолжительности жизни взрослых особей и плодовитости самок на инвазионном растении (Zhang et al., 2019). Однако полевые наблюдения показали, что в природе

смертность личинок и частота заражений специализированным паразитоидом *Telenomus laelia* (Hymenoptera: Scelionidae) были ниже в монокультурах *S. alterniflora*, которая таким образом обеспечивает пространство, свободное от врагов (Zhang et al., 2019).

В случае, если фитофаг имеет возможность питаться на инвазионном растении, но предпочитает аборигенное, он может остаться на прежнем кормовом растении, несмотря на доступность нового. В некоторых исследованиях личинки выживают и развиваются одинаково хорошо на различных видах растений, но взрослые насекомые откладывают значительное количество яиц только на одном или нескольких из них (Jones et al., 2019; Ladner, Altizer, 2005). Например, самки бабочек *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) при выборе из четырех различных видов *Asclepias* (Aporocynaceae) откладывали больше всего яиц на *A. incarnata*, а меньше всего на *A. fascicularis*, хотя личинки из обеих популяций имели наиболее высокую выживаемость и темпы роста на обоих этих растениях (Ladner, Altizer, 2005). Из 83 видов насекомых, протестированных на растениях из их аборигенных ареалов, 19 видов (22,9 %) откладывали меньше яиц на растениях с высокой выживаемостью, а 14 видов (16,9 %) – много яиц на растениях с низкой выживаемостью (Jones et al., 2019). Для инвазионных растений из 96 видов насекомых 42 вида (43,8 %) откладывали много яиц на растениях с низкой выживаемостью, но только 8 (0,08 %) откладывали меньше яиц на растениях с высокой выживаемостью (Jones et al., 2019). Таким образом, ошибка такого рода (отказ от подходящего для развития растения), по-видимому, редко происходит по отношению к инвазионным растениям. Без выработки соответствующих поведенческих адаптаций, переход на инвазионное растение произойдет, если инвазионное растение вытеснит аборигенное.

Если отсутствуют как физиологические, так и поведенческие адаптации к новому растению, фитофаг остается на аборигенном кормовом растении. Если инвазионное растение будет активно распространяться и вытеснять аборигенное, то и популяция фитофага придет в упадок.

Полная неспособность переваривать незнакомое растение будет более характерна для высокоспециализированных фитофагов. Насекомые-генералисты,

однако, скорее всего, смогут завершить развитие на неоптимальном кормовом растении за счет их более гибкой пищеварительной системы и способности детоксицировать широкий спектр растительных химических веществ (Huang et al., 2010; Wang et al., 2017). При этом насекомые с широким пищевым спектром даже при отсутствии предпочтений будут чаще попадать на чужеродные растения, так как они медленнее и менее точно способны идентифицировать кормовые растения по сравнению со специализированными насекомыми (Bernays, 1998). При сравнении самок *Polygonia c-album* (Lepidoptera: Nymphalidae) из двух популяций (Швеция и Англия), различающихся по степени специализации к основному кормовому растению *Urtica dioica* (Urticaceae), было выявлено, что самки из шведской популяции с более низким уровнем специализации чаще ошибочно откладывали яйца на некормовое, но визуально сходное растение *Lamium album* (Lamiaceae) (Nylin et al., 2000).

ГЛАВА 2. Модельные системы

Модельная система для изучения питания насекомых на инвазионных растениях должна включать: 1) аборигенного насекомого-фитофага, не являющегося широким полифагом, но при этом, как минимум потенциально, способного питаться на близкородственных кормовых растениях; 2) его основное кормовое растение из числа аборигенных видов; 3) близкородственные растения с разным инвазионным статусом, включая широко распространенные инвазионные виды.

Для данной работы были использованы четыре модельные системы, состоящие из насекомого-фитофага и его основных и потенциальных кормовых растений, как аборигенных, так и инвазионных (рис. 1). Потенциальную способность фитофага переходить на новое кормовое растение оценивали по предварительным наблюдениям или литературным данным.

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, чем у минирующей мухи. 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 инвазионных вида *E. adenocaulon* Hausskn., *Oenothera biennis* L., *Oe. rubricaulis* Klebahn.

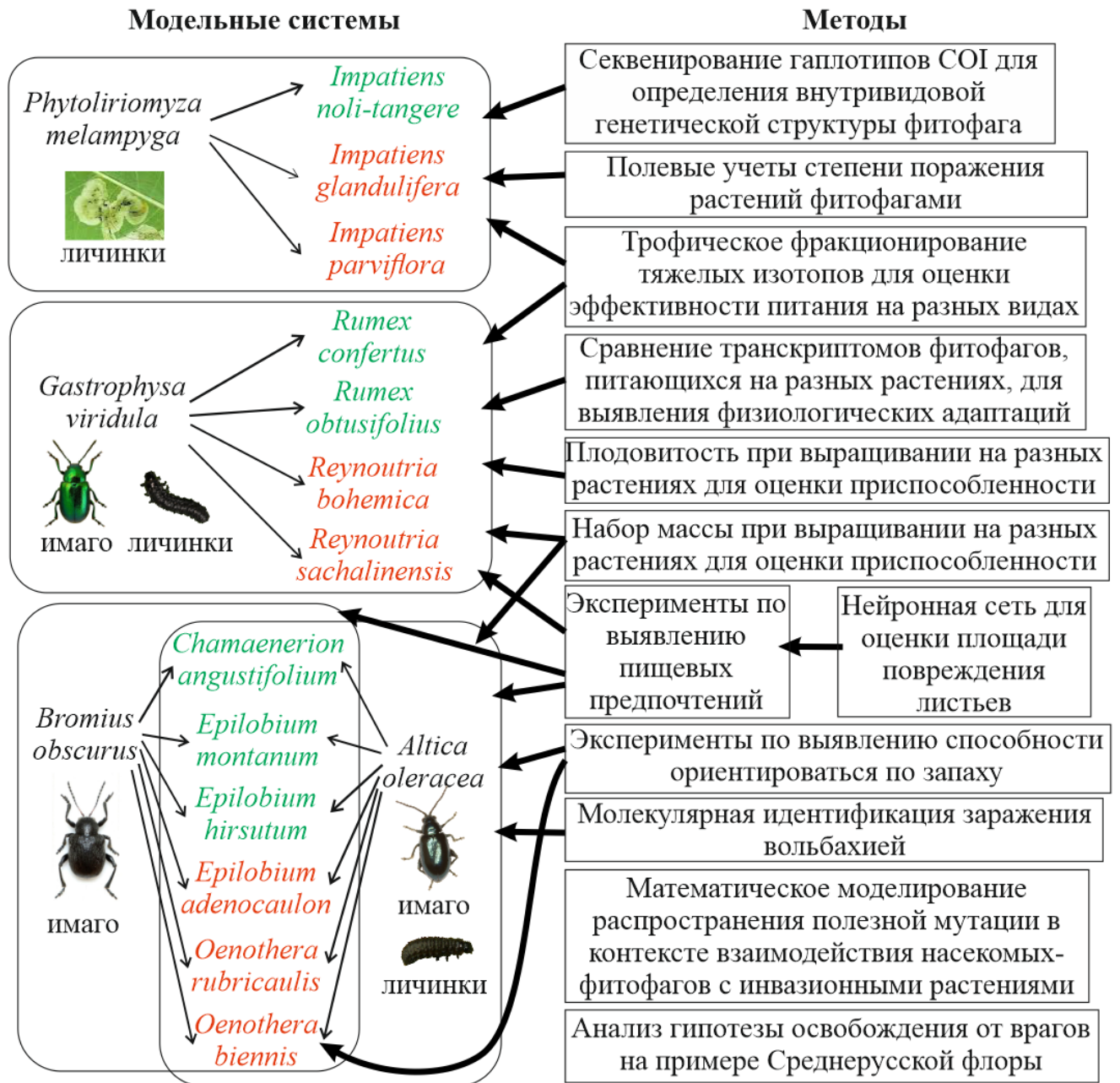


Рисунок 1. Модельные системы и основные методы, используемые в работе. Зеленым цветом обозначены аборигенные растения, а красным – инвазионные.

2.1. Минер *Phytoliriomyza melampyga* и растения рода *Impatiens*

На территории Средней России встречается три вида недотрог, два из которых являются инвазионными, а один – аборигенным:

1) Обыкновенная недотрога *Impatiens noli-tangere* L. – однолетнее травянистое растение, неморально-бореальный евразийский вид, широко распространенный по всей Европе, за исключением Крайнего Севера и некоторых южных регионов (Марков и др., 1997).

2) Мелкоцветковая недотрога *Impatiens parviflora* DC. – однолетнее травянистое растение, центрально-азиатский вид, впервые зарегистрированный в Европе около 1830 года. В Российскую империю мелкоцветковая недотрога была завезена в конце 19 века и начала активно распространяться в России в 1960–1970-х годах (Марков и др., 1997). Продолжая расширять свой ареал в широколиственных лесах Европы, постепенно вытесняет аборигенную *I. noli-tangere* (Vervoort, Jacquemart, 2012).

3) Железконосная недотрога *Impatiens glandulifera* Royle – однолетнее травянистое растение, естественный ареал находится в Гималаях и Индии, а вторичный ареал охватывает Северную Америку и Евразию. Впервые появилась в Англии в 1838 году как декоративное растение (Виноградова и др., 2010). В Россию была завезена в конце 19 века, и в 1960–1970-х годах начала активно распространяться в европейской части России (Марков и др., 1997).

В ранних работах о роде *Impatiens* сообщается о невысоком разнообразии преимущественно специализированных насекомых на *I. noli-tangere* (Hatcher, 2003) и ограниченном разнообразии фитофагов на *I. glandulifera* и *I. parviflora*, относительно устойчивых к атакам членистоногих в Европе (Coombe, 1956; Beerling, Perrins, 1993). Тем не менее, согласно более поздним исследованиям, число вредителей на всех трех видах недотрог достаточно велико (Najberek et al., 2017). Преобладающий тип поражения – ржавчина и пятна, а наиболее многочисленной группой вредителей являются тли (Najberek et al., 2017).

В последние десятилетия стали появляться сообщения о поражении листьев инвазионных недотрог минерами (Meijer et al., 2012; Silfverberg, 2004; Zaemdjikova et al., 2021), которые по форме мин были идентифицированы как *Phytoliriomyza melampyga* Loew (Diptera: Agromyzidae). Мы подтвердили идентификацию вида с помощью COI (Ustinova et al., 2023). Этот фитофаг является широко распространенным голарктическим видом и типичен для *I. noli-tangere* (Ellis, Koster, 2003). Другим видом минеро, отмеченных на *I. glandulifera* и *I. parviflora*, является *Phytomyza atricornis* (Diptera: Agromyzidae), обнаруженная в некоторых популяциях Московской области (Куклина и др., 2024).

2.2. *Gastrophysa viridula* и растения семейства Polygonaceae

Щавелевый листоед *Gastrophysa viridula* (De Geer) (Coleoptera: Chrysomelidae) – широко распространенный по всей Европе вид жуков-листоедов, обитает преимущественно во влажных местообитаниях, где распространены его кормовые растения. Данный вид является олигофагом, имаго и личинки питаются видами растений родов *Rumex*, *Polygonum* и *Rheum*, принадлежащими к семейству Polygonaceae (Voigt et al., 2011). Имеются сообщения о возможности питания данных жуков на инвазионных рейнутриях (Beerling et al., 1994; Krebs et al., 2011), поэтому в качестве объектов исследования выбрали два аборигенных вида рода *Rumex* и два инвазионных вида рода *Reynoutria*:

1) Щавель конский *Rumex confertus* Willd. – многолетнее корневищное растение, аборигенный повсеместно распространенный в европейской части России вид, типичный луговой сорняк.

2) Щавель туполистный *Rumex obtusifolius* L. – многолетнее корневищное растение, аборигенный для Западной и Центральной Европы вид, широко распространенный во всем мире. Произрастает в лесах и на опушках, часто селится как рудеральное и сорное растение у жилья человека.

3) Рейнутрия сахалинская *Reynoutria sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai – многолетнее травянистое растение, инвазионный вид с естественным ареалом в Японии и Сахалине, первые на территории центральной России экземпляры этого вида были завезены 1850–1860 годах в ботанический сад Санкт-Петербурга (Bailey, Conolly, 2000). В настоящее время рейнутрия сахалинская распространена возле дачных участков, где выращивается как декоративное растение. Это растение с очень большими листьями, нижняя сторона которых покрыта длинными многоклеточными волосками (Vinogradova et al., 2021).

4) Рейнутрия богемская *Reynoutria ×bohemica* Chrtek et Chrtkova – многолетнее травянистое растение, культигенный гибрид *R. sachalinensis* и *R. japonica* центрально-европейского происхождения, описанный в 1983 году. В средней полосе Европейской России впервые обнаружен в 2002 году. Обладает высоким инвазионным потенциалом, выше, чем у родительских видов (Buhk,

Thielschb, 2015), в настоящее время широко распространён в Западной, Центральной и Северной Европе (Виноградова и др., 2010).

2.3. *Altica oleracea* и растения семейства *Onagraceae*

Altica oleracea L. (Coleoptera: Chrysomelidae) – транспалеарктический вид жуков-листоедов. Является олигофагом, способным питаться на растениях из различных семейств, однако проявляет предпочтение к семейству *Onagraceae* (Furth, 1980; Aslan et al., 2009), включающему как аборигенные, так и чужеродные виды с различной степенью инвазионности. И взрослые жуки, и их личинки питаются листьями одних и тех же видов растений. Род *Altica* известен своим сильно смещенным в сторону самок половым соотношением из-за заражения *Wolbachia* (Jäckel et al., 2013; Rohlfing et al., 2023).

В качестве изучаемых кормовых растений использовали аборигенные и инвазионные растения из семейства *Onagraceae*:

1) Иван-чай узколистый *Chamaenerion angustifolium* (L.) Holub – аборигенный вид, широко распространенное многолетнее травянистое растение, часто занимающее обширные территории.

2) Кипрей железистостебельный *Epilobium adenocaulon* Hausskn. – интродуцированный североамериканский вид, многолетнее травянистое растение, быстро распространившееся в Европе. Первая находка в Подмосковье относится к 1909 г., однако активное распространение началось с середины 1960-х годов. В настоящее время вид распространен по всей территории Восточной Европы, за исключением Крайнего Севера (Виноградова и др., 2010).

3) Кипрей горный *Epilobium montanum* L. – аборигенный вид, многолетнее травянистое растение, произрастающее в лесах, на лесных опушках и вырубках.

4) Кипрей волосистый *Epilobium hirsutum* L. – аборигенный вид, многолетнее травянистое растение, произрастает по болотистым местам, по берегам водоёмов, на влажных лугах. Листья с обеих сторон покрыты длинным оттопыренным опушением.

5) Ослиник двулетний *Oenothera biennis* L. – инвазионный вид североамериканского происхождения, двулетник. *Oe. biennis* занимает

наибольшую площадь в Европе по сравнению с другими чужеродными видами этого рода (Mihulka, Ryšek, 2001; Tokhtar, Groshenko, 2013). Распространен во всех типах растительности (Tokhtar, Groshenko, 2013). Первые зарегистрированные находки в Московской области относятся к 1824–1826 годам, а в настоящее время встречается по всей Центральной России (Виноградова и др., 2010). Листья с обеих сторон покрыты мелкими, плотно прилегающими волосками. В изучаемом районе в основном встречается возле садов и дач.

6) Ослинник красностебельный *Oenothera rubricaulis* Klebahn – интродуцированный вид североамериканского происхождения, растущий вдоль дорог, на насыпях и на заросших участках. По степени инвазионности занимает второе место после *Oe. biennis* в Восточной Европе (Tokhtar, Groshenko, 2013).

2.4. *Bromius obscurus* и растения семейства Onagraceae

Падучка черная *Bromius obscurus* L. (Coleoptera: Chrysomelidae) – широко распространённый голарктический вид жуков-листоедов, встречается повсеместно, кроме крайнего севера и степей (Bieńkowski, 2004). В Северной Америке *B. obscurus* имеет обычные двуполые популяции, тогда как в Евразии он представлена преимущественно триплоидными самками, которые размножаются партеногенетически, а самцы практически не встречаются (Lokki et al., 1976). Основными кормовыми растениями этого жука являются иван-чай и кипрей *Epilobium* spp. (Onagraceae), на которых жуки оставляют продолговатые сквозные погрызы. Личинки живут в почве и питаются на корнях (Зайцев, Медведев, 2009), поэтому для данной модельной системы проводили эксперименты только с имаго.

В качестве изучаемых кормовых растений использовали аборигенные и инвазионные растения из семейства Onagraceae, подробно описанные в предыдущем разделе.

ГЛАВА 3. Материалы и методы

Для изучения описанных модельных систем были использованы разнообразные методы (рис. 1). 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 минера, 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, изучая влияние числа родственных видов и естественных врагов (фитофагов и фитопатогенов) на долю инвазионных видов от общего числа чужеродных видов.

3.1. Экологические эксперименты по выявлению пищевых предпочтений жуков-листоедов

3.1.1. Сбор материала и условия содержания в лаборатории

Сбор жуков-листоедов *Gastrophysa viridula*, *Altica oleracea* и *Bromius obscurus* и листьев кормовых растений для экспериментов проводили в летние сезоны 2021–2024 годов в окрестностях Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского (Московская область, Одинцовский г.о.). Жуков собирали в пластиковые емкости и доставляли в лабораторию без подмаривания. Для *G. viridula* и *A. oleracea* в природных условиях собирали не только имаго, но также личинок и кладки яиц.

До начала экспериментов и в промежутках между экспериментами взрослых жуков содержали в стеклянных террариумах, а личинок в чашках Петри. Для питания им в избытке были предоставлены листья кормовых растений: для *G. viridula* – листья *Rumex confertus*, для *A. oleracea* и *B. obscurus* – листья *Chamaenerion angustifolium*. Листья обновляли не реже, чем раз в сутки.

3.1.2. Эксперименты по выявлению пищевых предпочтений жуков-листоедов

Для оценки пищевых предпочтений жуков-листоедов на краях чашек Петри диаметром 10 см размещали листья (или вырезанные кусочки листьев одинакового размера) двух кормовых растений и помещали по 5 взрослых жуков или по 10 личинок (рис. 2А). Каждые шесть часов листья обновляли, а поврежденные листья сканировали с разрешением 300 dpi для последующего определения площади повреждения. Для личинок также подсчитывали число особей, сидящих на каждом кормовом растении и на стенках чашки Петри, после 6 часов эксперимента. Объемы выборок для каждого из видов жуков на каждой паре растений указаны в результатах и в приложениях (Приложения 2, 4, 5).

Для выявления способности листоедов ориентироваться по запаху проводили эксперимент с ловушками (рис. 2Б). В стеклянный аквариум помещали 20–40 имаго жуков-листоедов и две ловушки. В качестве ловушки использовали стеклянные банки с бумажными воронками, установленными так, чтобы листоеды могли проникнуть в банку, но не могли выбраться. В банки клали листья изучаемых

видов растений, каждые шесть часов проверяли, сколько листоедов находится в банке с каждым из растений, извлекали их из банок и обновляли листья.

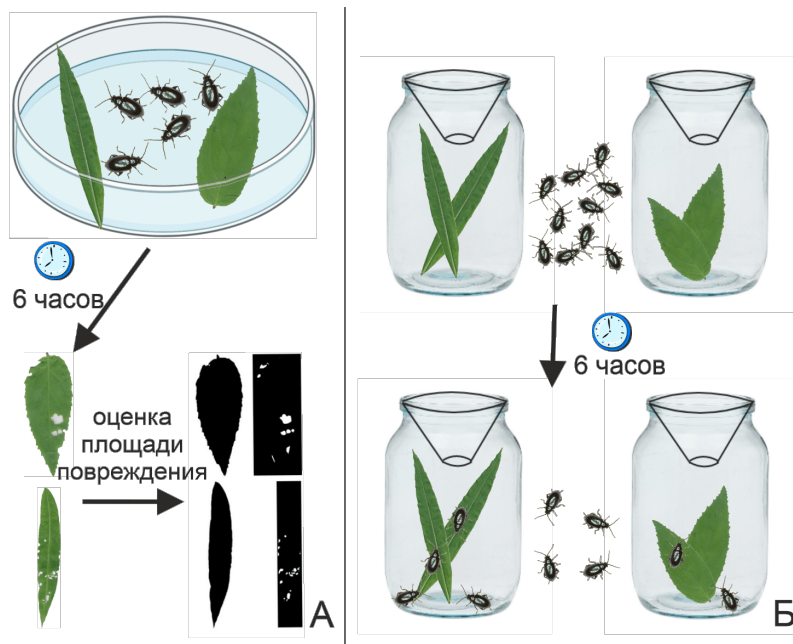


Рисунок 2. А – схема эксперимента по выявлению пищевых предпочтений: в чашку Петри помещали листья двух изучаемых видов растений и имаго или личинки жуков-листоедов, через шесть часов определена площадь повреждения листьев. Б – схема эксперимента по ольфакторной ориентации: в стеклянные банки с бумажными воронками помещали изучаемые кормовые растения, через шесть часов отмечали число листоедов внутри каждой банки с листьями соответствующего растения.

3.1.3. Оценка приспособленности жуков листоедов при выращивании на разных кормовых растениях

В качестве индикаторов приспособленности использовали выживаемость, скорость развития и эффективность набора массы личинками при развитии на разных кормовых растениях, а также плодовитость имаго.

Кладки яиц жуков-листоедов *A. oleracea* и *G. viridula* разделяли на несколько частей и помещали в чашки Петри на соответствующие аборигенные и инвазионные кормовые растения (изучаемые растения из семейств *Onagraceae* и *Polygonaceae*, соответственно). Вылупившихся личинок выращивали на этих кормовых растениях, обновляя листья не реже, чем раз в сутки (при необходимости чаще). Отмечали процент доживших до стадии куколки личинок, длительность

развития до куколки в днях, а также взвешивали полученные куколки на аналитических весах с точностью до 0,0001 г.

Куколки жуков *G. viridula*, личинки которых были выращены на основном кормовом растении *Rum. confertus*, были помещены в чашки Петри на разные кормовые растения по 5–7 штук. После выхода имаго из куколок на протяжении 2–5 дней они жили все вместе, где могли свободно питаться и спариваться, затем оплодотворенных самок отсаживали в отдельные чашки Петри на то же кормовое растение и подсчитывали число оставленных кладок и число яиц в каждой кладке вплоть до самой смерти жука.

3.2. Полевые учеты пищевых предпочтений минера *Phytoliriomyza melampyga* по отношению к аборигенной и инвазионным видам недотрог

Мы изучили степень пораженности минером трех видов недотрог: инвазионных *Impatiens glandulifera* и *I. parviflora*, а также аборигенной *I. noli-tangere*. При этом мы учитывали частоту поражений каждого из трех видов, а также площадь заминированной части листа.

Данные о встречаемости мин на недотрогах собирали в 2020 и 2021 годах в конце августа – начале сентября, когда минеры уже покинули листья, на территории Терлецкого (N 55°45.931' E 37°49.008') и Измайловского (N 55°46.140' E 37°48.065') лесопарков на востоке Москвы. Популяции *I. noli-tangere* и *I. parviflora* присутствовали в Измайловском парке, а *I. glandulifera* и *I. parviflora* – в Терлецком парке.

Кроме того, данные о числе листьев, общей площади листа и массе одного квадратного сантиметра листа растения (LMA – leaf mass per area) для трех видов недотрог были собраны в 2022–2023 годах в рамках упомянутых популяций и на территории Звенигородской биологической станции имени им. С.Н. Скадовского (Московская область, Одинцовский г.о.), где были представлены все три вида. Минеров для определения внутривидовой генетической структуры собирали в июле – августе 2022 года в Терлецком и Измайловском лесопарках, а также в нескольких популяциях Московской области, чтобы проверить, связано ли распределение гаплотипов с географическим положением популяций.

Случайным образом выбирали растения одного из трех видов недотрог и подсчитывали число листьев, поврежденных минером. Чтобы исключить влияние наличия или отсутствия мин на случайность выбора, выбор растений *I. glandulifera* и *I. parviflora* производили с расстояния не менее трех метров, а в случае с *I. noli-tangere* осматривались все растения в популяции на площади 2000 м², за исключением сильно поврежденных другими фитофагами или грибами. Всего было осмотрено 116 растений *I. noli-tangere* и 117 растений *I. glandulifera*. Для *I. parviflora* наблюдения проводили в двух популяциях: растущей вместе с *I. noli-tangere* (81 растение) и растущей вместе с *I. glandulifera* (119 растений). Мы сравнили две популяции *I. parviflora*, чтобы учесть, есть ли связь между частотой повреждений и биотопом.

Листья трех видов недотрог, поврежденные минером, собирали, сканировали, и определяли площадь листа и общую площадь мин в Adobe Photoshop. Также собирали неповрежденные листья, которые затем сканировали, сушили при 80°C в течение восьми часов и взвешивали для расчета соотношения массы листа к его площади (Leaf Mass per Area, LMA) как интегрального показателя толщины и плотности листа. Для оценки числа листьев, доступных у каждого вида в период минирования листьев (вторая половина июля), были собраны 79 особей *I. glandulifera*, 129 особей *I. parviflora* и 59 особей *I. noli-tangere*. На каждом экземпляре подсчитывали число листьев длиной более трех сантиметров. Маленькие листья (меньше 3 см) были исключены из анализа, так как по нашим наблюдениям их никогда не поражали минеры. Все эти листья сканировали, и определяли общую площадь листьев на растение.

Для определения приблизительного времени первого появления минеров на инвазионных недотрогах мы изучали гербарные образцы из Цифрового гербария Московского университета (Серегин, 2024) на предмет наличия мин на листьях различных видов недотрог.

3.3. Молекулярные методы

3.3.1. Анализ внутривидовой генетической структуры в популяции минера

Минеры для определения внутривидовой генетической структуры были собраны в июле – августе 2022 года в Терлецком и Измайловском лесопарках, а также в нескольких популяциях Московской области для проверки, связано ли распределение гаплотипов с географическим положением популяций. Из каждого из трех видов недотрог было собрано 40–50 листьев с личинками минеров внутри. Собранные личинки фиксировали в 96 % спирте для последующего секвенирования.

ДНК извлекали из целой личинки с использованием плашек с 96 лунками PALL™ AcroPrep компании PALL Corp. (Ivanova et al., 2006). Фрагмент мтДНК гена COI длиной ~658 пар оснований амплифицировали стандартным набором праймеров COI Фолмера LCO1490 и HCO2198 (Folmer et al., 1994). Профиль температурной реакции: первоначальная денатурация в течение 1 мин при 95°C, затем 35 циклов по 15 сек при 95°C (денатурация), 30 сек при 45°C (аннелирование) и 45 сек при 72°C (элонгация) с окончательной элонгацией в течение 7 мин при 72°C. Очистку полученного ПЦР-продукта проводили спиртовым осаждением фрагментов ДНК. Очищенные фрагменты секвенировали с использованием тех же праймеров, что и для ПЦР, с обеих цепей с использованием набора Applied Biosystems BigDye Terminator v3.1 (Applied Biosystems, Foster City, CA, США) на капиллярном днк-секвенаторе ABI3500 Genetic Analyzer.

Всего было получено 27 последовательностей ДНК из участка COI личинок минеров, собранных с *I. glandulifera*, 22 – с *I. noli-tangere* и 35 – с *I. parviflora*. Все полученные прямые последовательности были исключены из анализа из-за плохого качества. Полученные обратные последовательности выравнивались методом MUSCLE в программе MEGA7 (Kumar et al., 2016). Для анализа генетической структуры популяций была построена медианная сеть гаплотипов COI с использованием алгоритма Median Joining в PopART (Leigh, Bryant, 2015).

3.3.2. Идентификация зараженности популяции *A. oleracea* вольбахией

Поскольку все собранные особи жуков *A. oleracea* оказались самками, мы проверили наличие заражения жуков в изучаемой популяции бактериями *Wolbachia*. Для этого мы провели секвенирование ДНК шести собранных особей. Для выделения ДНК использовали набор DNA-Extran-2 (Синтол) в соответствии с инструкциями производителя. Участки гена поверхностного белка *Wolbachia* (*wsp*) были амплифицированы с использованием специфичных праймеров *wsp* 81F (5'TGGTCCAATAAGTGATGAAGAAAC) и *wsp* 691R (5'AAAAATTAACGCTACTCCA) (Zhou et al., 1998). Профиль температурной реакции: первоначальная денатурация в течение 1 мин при 95°C, затем 35 циклов по 15 сек при 95°C (денатурация), 30 сек при 45°C (аннелирование) и 45 сек при 72°C (элонгация) с окончательной элонгацией в течение 7 мин при 72°C. Очистку полученного ПЦР-продукта проводили спиртовым осаждением фрагментов ДНК. Очищенные фрагменты секвенировали с использованием тех же *wsp* праймеров, что и для ПЦР, с обеих цепей с использованием набора Applied Biosystems BigDye Terminator v3.1 (Applied Biosystems, Foster City, CA, США) на капиллярном днк-секвенаторе ABI3500 Genetic Analyzer.

3.3.3. Анализ транскриптома

Выделение РНК. Для данного анализа использовали девять жуков, выращенных в лаборатории из одной кладки. Жуков кормили листьями *Rum. confertus* с момента вылупления из яйца до окукливания и в течение первых трех дней после вылупления из куколки. На третий день после вылупления имаго из куколок, жуков разделили на три группы по три особи в каждой. Каждую группу кормили разными видами растений в течение суток: первую группу – *Rum. confertus*, вторую – *Rum. obtusifolius*, и третью – *Rey. ×bohémica*. Затем жуков замораживали при температуре –80°C. Замороженных целых жуков измельчали пестиком и выделяли РНК, используя набор “РНК-Экстрэн” от компании Синтол, следуя инструкции производителя.

Подготовка библиотек и секвенирование. Дальнейшая подготовка библиотек и секвенирование было проведено компанией "Геноаналитика". После проверки качества и количества РНК с использованием прибора BioAnalyser и

набора RNA 6000 Nano Kit от Agilent, провели подготовку библиотек для секвенирования. Для получения полиА фракции РНК использовали олигоТ магнитные шарики из набора Dynabeads® mRNA Purification Kit от Ambion. Из этой фракции РНК сформировали библиотеки для массового параллельного секвенирования с помощью набора NEBNext® Ultra™ II RNA Library Prep от NEB, следуя прилагаемой инструкции. Концентрацию готовых библиотек определяли при помощи набора Qubit dsDNA HS Assay Kit от Thermo Fisher Scientific на приборе Qbit 2.0. Распределение длин фрагментов библиотеки измеряли, используя набор Agilent High Sensitivity DNA Kit от Agilent. Готовые библиотеки секвенировали на платформе Illumina с генерацией не менее 40 млн. чтений для каждого образца.

Биоинформатическая обработка. Биоинформатическая обработка полученных прочтений была выполнена на веб-платформе Galaxy (Afgan et al., 2016) в соответствии с руководством по сборке транскриптома de novo, аннотации и анализа дифференциальной экспрессии (Bretaudeau et al., 2024). Провели оценку качества исходных данных с помощью инструмента FastQC (Andrews, 2010), а затем, используя инструмент Trimmomatic (Bolger et al., 2014), удалили последовательности адаптеров, обрезали с конца каждого прочтения нуклеотиды с качеством ниже 25, отфильтровали прочтения длиной меньше 50 нуклеотидов. После очистки проводили повторную оценку качества, чтобы убедиться в эффективности очистки.

Для первичной сборки транскриптома использовали Trinity (Grabherr et al., 2011). Следующим шагом было картирование отфильтрованных прочтений на полученный сырой транскриптом. Для подсчета числа транскриптов был использован метод Salmon. Нормализация размера библиотеки для каждого образца была выполнена методом ТММ. Для оценки качества сборки использовали статистику контигов Ex90N50 и подсчет транскриптов Ex90. Транскрипты с низким уровнем экспрессии были отфильтрованы (минимальный уровень экспрессии для каждого образца был установлен равным 1,0, сохраняли все изоформы выше одного процента доминантной экспрессии).

Для идентификации дифференциально экспрессируемых генов было выполнено повторное картирование отфильтрованного транскриптома, после чего таблицы картирования были объединены и применена нормализация TMM. Идентифицированные дифференциально экспрессированные транскрипты были сгруппированы для выявления кластеров экспрессии. Для извлечения и кластеризации дифференциально экспрессируемых транскриптов пороговое значение P для частоты ложного обнаружения (FDR) было установлено равным 0,001. Была построена тепловая карта для визуализации уровня экспрессии в изученных пробах.

Выполняли гомологичный поиск с использованием DIAMOND (Buchfink et al., 2021) в режиме BLASTX против базы данных NCBI Non-Redundant Protein Database (NR). Порог значимости E -значение $\leq 1e-3$. Функциональную аннотацию выполняли с помощью Blast2GO (Götz et al., 2008). Для каждого транскрипта назначались GO-термины, соответствующие его предполагаемой функции, с разделением на категории биологических процессов (BP), молекулярных функций (MF) и клеточных компонентов (CC). Аннотация метаболических путей проводилась на основе базы данных KEGG (Kyoto Encyclopedia of Genes and Genomes). Анализ обогащения GO-терминов среди дифференциально экспрессируемых генов проводился с использованием пакета goseq (Young et al., 2010). Для учета возможных искажений, связанных с длиной транскриптов, применялся метод Валлениуса (Wallenius method).

Выявили транскрипты, которые встречаются во всех трех пробах жуков с одного растения, но не встречаются у жуков, которые питались другими видами растений. Данные транскрипты сравнивали с базой данных аминокислотных последовательностей белков Национального центра биотехнологической информации США (NCBI; Sayers et al., 2022) с помощью инструмента blastx.

3.4. Применение нейронной сети для оценки площади повреждения листьев насекомыми-филлофагами

Для упрощения процесса количественной оценки повреждений, оставленных филлофагами, была разработана и обучена нейронная сеть для измерения площади съеденной части листа. Для подсчета площади использовали модель Unet++ (Zhou

et al., 2018) из библиотеки Segmentation models pytorch, предобученную на датасете ImageNet с энкодером EfficientNet-B0 (Tan, Le, 2019).

Для обучения модели был сгенерирован датасет с искусственными повреждениями. Были отобраны листья без повреждений, объем выборки таких неповрежденных листьев был увеличен за счет поворотов на 90, 180 и 270 градусов. Затем генерировали повреждения на этих листьях двумя способами: 1) генерируется случайное количество групп погрызов, для каждой группы выбирается случайная точка и радиус, а затем рисуется несколько кругов с меньшим радиусом в пределах этого радиуса; 2) генерируется случайное количество групп погрызов, для каждой группы выбирается случайная точка и рисуется круг со случайным радиусом, далее выбирается случайное число точек на окружности этого первого круга и рисуется случайное число новых кругов со случайными радиусами. Варьируя диапазон выбора случайных чисел для генерации числа групп погрызов, числа кругов и их радиусов для каждого из способов были созданы варианты с разной степенью погрызенности: большая, средняя, маленькая. Таким образом, объем тренировочного датасета состоит из 648 пар изображений (27 исходных изображений * 4 поворота * 2 способа генерации погрызов * 3 степени погрызенности и соответствующие им исходные изображения или их маски). Также в тренировочный датасет были включены изображения без повреждений.

Для валидационного датасета было отобрано по 10 случайных изображений для каждого из двух способов генерации и для каждой из трех степеней погрызенности. После обучения проводили тест на естественных погрызах (сделанных жуками).

На вход модели подаются изображения с погрызами, цель – получить восстановленные (без погрызов) изображения в бинаризованном виде, поэтому для обучения нейросети были использованы в качестве выхода не исходные изображения, а их маски. Далее вычитанием из результата исходных изображений получали погрызы и высчитывали их площадь.

Изображения на входе были сжаты до размера 224 x 224 пикселя. Поскольку в конечном итоге нужно получить абсолютное значение площади в пикселях

(которые легко перевести в см², учитывая одинаковое разрешение сканов), при сжатии изображений сохраняли информацию об исходных размерах изображения, чтобы после работы модели можно было бы восстановить размер.

Также были протестированы разные функции потерь: MSELoss, DiceLoss, FocalLoss (Lin et al., 2017), а также комбинация двух последних функций потерь. Результаты работы разных моделей оценивали, рассчитывая среднеквадратичную ошибку между площадью повреждения, полученную с помощью нейронной сети и площадью повреждения, вычисленную вручную путем подсчета числа пикселей в программе Photoshop. Для визуализации различий в измерениях между этими двумя методами измерения мы использовали график Бленда – Альтмана.

Обученная модель, а также код для генерации искусственных погрызов и обучения модели на листьях других видов растений выложены на https://github.com/lenust/neuronet_holes_in_leaves

3.5. Трофическое фракционирование тяжелых изотопов

Мы измеряли трофическое обогащение фитофагов тяжелыми изотопами при их выращивании на разных кормовых растениях, то есть разницу в соотношениях стабильных изотопов азота и углерода (значения $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) между тканями фитофага и его кормовым растением.

Данный анализ проводили на двух модельных системах: 1) личинки минера *Phytoliriomyza melampyga* (Diptera: Agromyzidae) и три вида недотрог (аборигенная *Impatiens noli-tangere* и инвазионные *I. glandulifera* и *I. parviflora*), на которых проходит их развитие; 2) имаго и личинки жуков-листоедов *Gastrophysa viridula* (Coleoptera: Chrysomelidae) и их кормовые растения аборигенные *Rumex confertus*, *Rumex obtusifolius*, а также инвазионная *Reynoutria ×bohemica*. Листья трех видов недотрог и живущие в них минеры были собраны в августе 2022 года в окрестностях Звенигородской биологической станции имени им. С.Н. Скадовского (Московская область, Одинцовский г.о.). Жуки-листоеды *G. viridula* были выращены на соответствующих растениях в лабораторных условиях.

Жуков-листоедов, минеров и листья растений высушивали при 50 °C в течение 24 часов. Образцы личинок листоедов и минеров после сушки анализировали целиком, без деления на части тела, в то время как у взрослых

жуков изотопный состав груди и надкрыльев измеряли отдельно. Листья кормовых растений перед анализом измельчали с помощью шаровой мельницы Retsch MM200 (Retsch GMBH, Германия). Вес образцов находился в пределах от 250 до 500 мкг для животных образцов и от 1000 до 1500 мкг для листьев растений.

Изотопный состав углерода и азота (соотношения $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ и $^{15}\text{N}/^{14}\text{N}$) был измерен с использованием элементного анализатора Flash 1112 и изотопного масс-спектрометра Thermo Delta V Plus (Thermo Scientific, США) в Центре Совместного Использования Института Проблем Экологии и Эволюции Российской Академии Наук. Изотопный состав азота и углерода выражался в промилле (δ , ‰) отклонений от международного стандарта (атмосферный N_2 и VPDB). Аналитическая точность определения изотопного состава составляла $<0,15\%$ для обоих $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$. Вместе с определением изотопного состава также было определено общее содержание углерода и азота (% N, % C) во всех образцах. Трофическое фракционирование (Δ) определялось как разница между значениями δ минеров и листьев, из которых они были извлечены.

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

Математическая основа для анализа распространения полезных мутаций в популяции была разработана Рональдом Фишером в его работе "The Genetical Theory of Natural Selection" (Fisher, 1930). Мы использовали эту концепцию, чтобы ответить на вопрос, в каких случаях в популяции фитофага может закрепиться и распространиться полезная мутация, позволяющая более эффективно потреблять инвазионное растение. При этом нашей основной целью было определение факторов, влияющих на распространение этой мутации, вместо прямой оценки адаптивной ценности мутации в традиционном смысле. Симуляции были выполнены с использованием программной среды R (R Core Team, 2020).

Мы рассмотрели детерминированную модель взаимодействий между фитофагами и их кормовыми растениями, которые представлены двумя видами: аборигенное кормовое растение и филогенетически родственное инвазионное (рис. 3). 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.

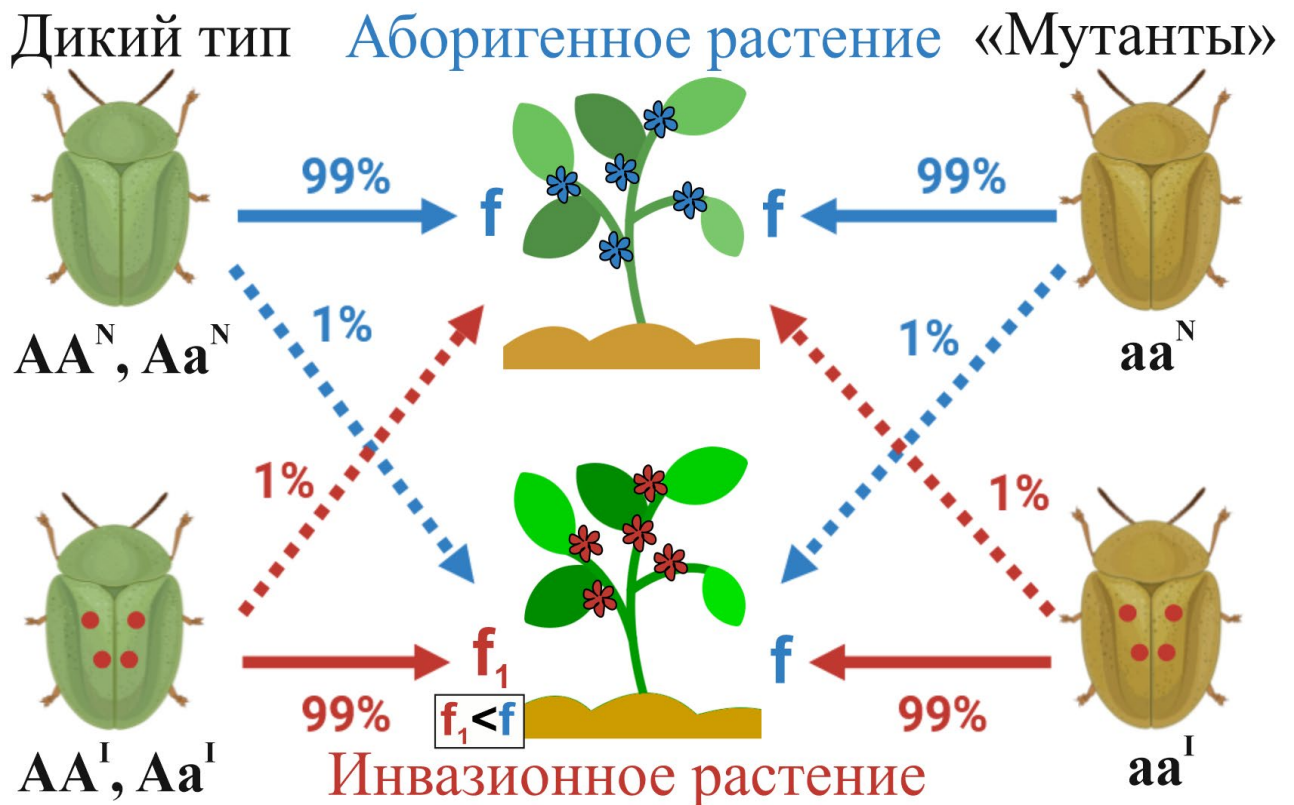


Рисунок 3. Схема модели взаимодействий между фитофагами и их кормовыми растениями. Есть два вида растений – аборигенное (N) и инвазионное (I), а также две экологические расы фитофага – дикого типа (AA, Aa, обозначены жуками зеленого цвета) и мутанты (aa, обозначены жуками желтого цвета). Каждая экологическая раса представлена двумя популяциями, одна из которых питается на аборигенном растении, а другая – на инвазионном (жуки из данных популяции отмечены красными точками на надкрыльях). 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 (сплошные стрелки), а 1 % популяции мигрирует на альтернативное растение (пунктирные стрелки).

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. Питание фитофагов и прирост биомассы зависят от обилия растения-хозяина. Размер популяции каждого генотипа на местных и инвазионных растениях моделируется отдельным уравнением, в результате чего получается шесть уравнений для каждой стадии.

Скрещивание в модели либо панмиктическое (1.1–1.6), либо полностью ассортативное (1a.1–1a.6).

$$(1.1.) \quad AA_{t+1}^N = X\left(G(AA_t^N), G(Aa_t^N), G(aa_t^N)\right),$$

$$(1.2.) \quad Aa_{t+1}^N = X_1\left(G(AA_t^N), G(Aa_t^N), G(aa_t^N)\right),$$

$$(1.3.) \quad aa_{t+1}^N = X\left(G(aa_t^N), G(Aa_t^N), G(AA_t^N)\right),$$

$$(1.4.) \quad AA_{t+1}^I = X\left(G(AA_t^I), G(Aa_t^I), G(aa_t^I)\right),$$

$$(1.5.) \quad Aa_{t+1}^I = X_1\left(G(AA_t^I), G(Aa_t^I), G(aa_t^I)\right),$$

$$(1.6.) \quad aa_{t+1}^I = X\left(G(aa_t^I), G(Aa_t^I), G(AA_t^I)\right),$$

где

$$X(x, y, z) = \frac{(2 \cdot x + y)^2}{4 \cdot (x + y + z)},$$

$$X_1(x, y, z) = \frac{(2 \cdot x + y) \cdot (2 \cdot z + y)}{2 \cdot (x + y + z)}.$$

Ассортативное скрещивание моделируется в соответствии с Ли (Li, 1976).

$$AA_{t+1}^N = F_1\left(G(AA_t^N), G(Aa_t^N), G(aa_t^N)\right),$$

$$Aa_{t+1}^N = F_2\left(G(AA_t^N), G(Aa_t^N), G(aa_t^N)\right),$$

$$aa_{t+1}^N = F_3\left(G\left(AA_t^N\right), G\left(Aa_t^N\right), G\left(aa_t^N\right)\right),$$

$$AA_{t+1}^I = F_1\left(G\left(AA_t^I\right), G\left(Aa_t^I\right), G\left(aa_t^I\right)\right),$$

$$Aa_{t+1}^I = F_2\left(G\left(AA_t^I\right), G\left(Aa_t^I\right), G\left(aa_t^I\right)\right),$$

$$aa_{(t+1)}^I = F_3\left(G\left(AA_t^I\right), G\left(Aa_t^I\right), G\left(aa_t^I\right)\right),$$

где

$$F_1(x, y, z) = \frac{\frac{\left(\frac{2 \cdot x + y}{2 \cdot (x + y + z)}\right)^2}{1 - \frac{z}{(x + y + z)}} \cdot (x + y + z)}{\frac{\left(\frac{2 \cdot x + y}{2 \cdot (x + y + z)}\right)^2}{1 - \frac{z}{(x + y + z)}} + 2 \cdot \frac{\frac{y^2 + 2 \cdot x \cdot y}{4 \cdot (x + y + z)^2}}{1 - \frac{z}{(x + y + z)}} + \frac{\frac{4 \cdot y^2}{(x + y + z)^2}}{1 - \frac{z}{(x + y + z)}} + \frac{z}{(x + y + z)}},$$

$$F_2(x, y, z) = \frac{2 \cdot \frac{\frac{y^2 + 2 \cdot x \cdot y}{4 \cdot (x + y + z)^2}}{1 - \frac{z}{(x + y + z)}} \cdot (x + y + z)}{\frac{\left(\frac{2 \cdot x + y}{2 \cdot (x + y + z)}\right)^2}{1 - \frac{z}{(x + y + z)}} + 2 \cdot \frac{\frac{y^2 + 2 \cdot x \cdot y}{4 \cdot (x + y + z)^2}}{1 - \frac{z}{(x + y + z)}} + \frac{\frac{4 \cdot y^2}{(x + y + z)^2}}{1 - \frac{z}{(x + y + z)}} + \frac{z}{(x + y + z)}},$$

$$F_3(x, y, z) = \frac{\left(\frac{\frac{4 \cdot y^2}{(x + y + z)^2}}{1 - \frac{z}{(x + y + z)}} + \frac{z}{(x + y + z)}\right) \cdot (x + y + z)}{\frac{\left(\frac{2 \cdot x + y}{2 \cdot (x + y + z)}\right)^2}{1 - \frac{z}{(x + y + z)}} + 2 \cdot \frac{\frac{y^2 + 2 \cdot x \cdot y}{4 \cdot (x + y + z)^2}}{1 - \frac{z}{(x + y + z)}} + \frac{\frac{4 \cdot y^2}{(x + y + z)^2}}{1 - \frac{z}{(x + y + z)}} + \frac{z}{(x + y + z)}}.$$

На вход функции скрещивания подаются результаты работы логистической функции роста, основанной на модифицированном уравнении Рикера (Ricker, 1954), где скорость роста определяется эффективностью питания. Эта функция роста моделирует изменения относительной приспособленности данного генотипа,

которая зависит от обилия растений, эффективности питания насекомых на растении и обилия других генотипов на том же растении. Логистический рост можно интерпретировать двумя способами: 1) прирост массы особей текущего поколения, который коррелирует с их плодовитостью на этапе скрещивания, то есть более крупные особи производят больше потомства; 2) партеногенетическое размножение на хозяйском растении, за которым следует раунд полового размножения (как у тлей). Уравнение Рикера было выбрано, поскольку это простая, но эффективная функция, которая позволяет нам учитывать необходимые параметры: обилие растений, эффективность питания насекомых на растении и конкуренцию между генотипами, предполагая, что поддерживающая емкость среды определяется обилием растений.

$$G(AA_t^N) = AA_t^N \cdot R(N, D(AA_t^N), D(Aa_t^N), D(aa_t^N)),$$

$$G(Aa_t^N) = Aa_t^N \cdot R(N, D(AA_t^N), D(Aa_t^N), D(aa_t^N)),$$

$$G(aa_t^N) = aa_t^N \cdot R(N, D(AA_t^N), D(Aa_t^N), D(aa_t^N)),$$

$$G(AA_t^I) = AA_t^I \cdot R_1(I, D(AA_t^I), D(Aa_t^I), D(aa_t^I)),$$

$$G(Aa_t^I) = Aa_t^I \cdot R_1(I, D(AA_t^I), D(Aa_t^I), D(aa_t^I)),$$

$$G(aa_t^I) = aa_t^I \cdot R_1(I, D(AA_t^I), D(Aa_t^I), D(aa_t^I)),$$

где

$$R(w, x, y, z) = \exp\left(f \cdot w - \frac{x + y + z}{w}\right),$$

$$R_1(w, x, y, z) = \exp\left(f_1 \cdot w - \frac{x + y + z}{w}\right).$$

$$AA_t^N, Aa_t^N, aa_t^N$$

популяции соответствующих фитофагов; AA'_t, Aa'_t, aa'_t – численность популяции фитофагов с генотипами гомозигот дикого типа, гетерозигот и мутантных гомозигот, соответственно, на инвазионных растениях; I – численность популяции инвазионных растений (фиксированная величина), которая также определяет потенциальную численность популяции соответствующих фитофагов; f – коэффициент, отражающий эффективность питания фитофага на растении, для дикого типа на инвазионном растении используется коэффициент f_1 , который ниже чем f .

В качестве аргументов для функции роста мы использовали численность генотипов на кормовом растении, которая определяется распространением после спаривания. Во время этой фазы распространения небольшая часть фитофагов, как дикого типа, так и мутантных, покидает свое кормовое растение и мигрирует на другой вид (3.1–3.6).

$$D(AA_t^N) = M(AA_t^N, AA_t'),$$

$$D(Aa_t^N) = M(Aa_t^N, Aa_t'),$$

$$D(aa_t^N) = M(aa_t^N, aa_t'),$$

$$D(AA_t') = M(AA_t', AA_t^N),$$

$$D(Aa_t') = M(Aa_t', Aa_t^N),$$

$$D(aa_t') = M(aa_t', aa_t^N),$$

где

$$M(x, y) = (1 - m) \cdot x + m \cdot y,$$

m – доля популяции фитофагов, мигрирующих к другому виду растений.

Мы не вводим в модель регуляцию численности растений фитофагами, поскольку часто эти насекомые не оказывают значительного влияния на динамику популяции растений (Crawley, 1989). Тем не менее, используя уравнение Рикера, мы предполагаем, что вместимость среды определяется обилием растений, поэтому

мы запускали нашу модель с различной относительной численностью инвазионных растений. Изначально мы также моделировали увеличение численности инвазионного растения за счет вытеснения аборигенного вида, но при всех использованных значениях параметров результаты были такими же, как если бы мы исходно рассматривали только низкую относительную численность аборигенных растений. Поэтому мы решили использовать фиксированные соотношения кормовых видов растений, чтобы исследовать влияние относительной доли инвазионных растений на динамику фитофагов.

Таким образом, в модели есть три параметра: 1) разница в экспоненциальном росте между диким типом и мутантом на инвазионном растении; 2) доля мигрирующих к альтернативному виду растений особей популяции; 3) относительная доля инвазионных растений.

Для моделирования исходной частоты мутантного аллеля на аборигенном растении было использовано два варианта: а) новая мутация появлялась только с низкой частотой у гетерозигот; б) накопившийся в популяции нейтральный аллель, который достиг равновесия Харди-Вайнберга, поскольку не влиял на приспособленность в отсутствие инвазионного растения. Начальные частоты всех генотипов на инвазионном растении считались равными нулю, что соответствует отсутствию фитофага на инвазионном растении в начальный момент времени.

Мы запускали модель при разных исходных параметрах и смотрели соотношение аллелей дикого типа и мутантного в популяциях, живущих на аборигенном и инвазионном растениях. В каждой из популяций может происходить один из трех вариантов: элиминация аллеля дикого типа (таковой считали ситуацию, когда его частота в популяции была меньше 0,05), элиминация мутантного аллеля, сосуществование двух морф (частоты обоих аллелей больше 0,05).

Чтобы исследовать влияние относительной численности инвазионных и аборигенных видов на распространение мутантного аллеля, мы постепенно увеличивали эту относительную численность на 0,01 от 0 до 1. Кроме того, мы манипулировали эффективностью роста фитофагов с диким фенотипом на инвазионных растениях, сохраняя постоянными и равными 1,7 эффективности

потребления фитофагов с мутантным фенотипом аборигенных и инвазионных растений (коэффициент f). Мы изменяли приспособленность фитофагов дикого фенотипа при питании на инвазионных растениях (коэффициент f_1), отражающую, насколько менее эффективно они преобразуют биомассу инвазионных растений в собственную биомассу по сравнению с фитофагами-мутантами. Мы варьировали приспособленность фитофагов дикого фенотипа на инвазионных растениях от 0 до 1,7 с шагом 0,01, что соответствовало изменению их приспособленности относительно мутантного фенотипа от 0 % до 100 %.

Чтобы исследовать влияние миграции фитофагов из одной популяции в другую, мы меняли ее интенсивность в каждом направлении, используя три набора значений параметров. В нашей основной модели мы использовали симметричную интенсивность миграции: 1 % фитофагов перемещается с аборигенного на инвазионное растение, так же и наоборот (рис. 3). Также мы симулировали увеличенную симметричную интенсивность миграции (10 % в обоих направлениях) и предпочтение мутантного фенотипа инвазионного вида (3а.1.–3а.6.): 10 % популяции мутантов мигрирует с аборигенного на инвазионное растение и 1 % с инвазионного растения на аборигенное, в то время как фитофаги дикого фенотипа мигрируют в обоих направлениях с интенсивностью 1 %.

$$D(AA_t^N) = M(G(AA_t^N), G(AA_t^I)),$$

$$D(Aa_t^N) = M(G(Aa_t^N), G(Aa_t^I)),$$

$$D(aa_t^N) = M_1(G(aa_t^N), G(aa_t^I)),$$

$$D(AA_t^I) = M(G(AA_t^I), G(AA_t^N)),$$

$$D(Aa_t^I) = M(G(Aa_t^I), G(Aa_t^N)),$$

$$D(aa_t^I) = M_2(G(aa_t^I), G(aa_t^N)),$$

где

$$M(x, y) = (1 - m) \cdot x + m \cdot y,$$

$$M_1(x, y) = (1 - m_1) \cdot x + m \cdot y,$$

$$M_2(x, y) = (1 - m) \cdot x + m_1 \cdot y,$$

m_1 больше, чем m и отражает более высокую скорость миграции мутантного фенотипа к инвазионному растению.

Мы построили диаграммы для визуализации зависимости результатов симуляции от относительного количества аборигенных и инвазионных растений, а также от приспособленности дикого типа фитофагов при питании на инвазионных растениях.

В нашей модели невозможно исчезновение популяции фитофагов на одном из растений, поскольку они пополняются за счет миграции. Однако успешная колонизация инвазионного вида зависит от распространения мутантного аллеля. Без распространения мутантного аллеля естественный отбор будет способствовать механизмам, препятствующим переходу фитофагов дикого типа на инвазионные растения. Именно поэтому мы рассматривали вероятность закрепления мутантного аллеля после различных промежутков времени в популяциях при разных параметрах.

3.7. Анализ гипотезы освобождения от врагов на примере Среднерусской флоры

Если верна гипотеза освобождения от врагов, то для чужеродного вида вероятность стать инвазионным увеличивается, если в новом ареале у него мало родственников со сходной биохимией и мало фитофагов и фитопатогенов. Мы проверяли выполнение данных закономерностей на материале флоры средней полосы России.

По определителю «Флора средней полосы европейской части России» (Маевский, 2014) составили список всех видов покрытосеменных растений с указанием адвентивных и аборигенных видов. Отметим те из них, которые являются инвазионными, согласно «Черной книге флоры средней России» (Виноградова и др., 2010).

Число видов в семействах и родах в мировой флоре было получено из базы данных World Flora Online (WFO) с использованием пакета “WorldFlora” в R, с учетом синхронизации номенклатуры. В случае расхождений в названии семейств/родов выбирали синоним, указанный основным в WFO.

Далее экспортировали данные по фитофагам и фитопатогенам с сайта Plant Parasites of Europe (Ellis, 2001–2025; <https://bladminceorders.nl/>) для всех доступных родов растений. Мы использовали информацию на уровне рода, а не вида, так как для большинства паразитов редко известен весь спектр растений-хозяев на видовом уровне. Для этого проводили парсинг сайта в Python с помощью библиотек Selenium, BeautifulSoup и Pandas. Selenium управляет браузером для взаимодействия с веб-страницами, загружая динамический контент. BeautifulSoup анализирует полученный HTML-код страницы для поиска и извлечения данных из таблиц. Полученные данные сохраняли в объектах DataFrame библиотеки Pandas, которые затем объединяли в один файл и экспортировали в формате CSV. Программа включает обработку ошибок для устойчивости к исключениям и использует задержки между запросами для соблюдения политик веб-серверов. При расхождении названий рода выбирали синоним, используемый в базе данных паразитов растений Европы, где роды растений часто понимаются в более широком смысле.

Удалили сомнительные и редкие наблюдения (с пометкой *doubtful*, *rarely*), а также включенных в базу данных хищных членистоногих. Всех паразитов разбили на три группы: членистоногие, грибы, другие (нематоды, бактерии, протисты – наблюдения по этим группам в базе данных явно неполные, поэтому мы не проводили по ним отдельного анализа).

Из «Флоры средней полосы европейской части России» мы взяли информацию по 2606 видам из 785 родов, однако из них для 44 родов (56 видов) не нашлось информации в базе данных паразитов растений Европы. Среди этих 56 видов 19 являются очень редкими или имеющими распространение только в восточной части ареала, 18 – культивируемые, для 19 нет данных. Все эти 56 видов были исключены из анализа.

Мы применили критерий Манна – Уитни для сравнения количества фитопатогенов и фитофагов между аборигенными и адвентивными видами, а также между адвентивными и инвазионными.

Строили обобщенные линейные модели для выявления факторов, которые влияют на число адвентивных видов в семействе/роде, а также на долю

инвазионных видов от числа адвентивных видов в семействе/роде. В качестве исследуемых факторов в модель включали общее число видов в семействе/роде во флоре средней России, число видов в семействе/роде в мировой флоре и взаимодействие этих факторов, а также число фитофагов на род/семейство нормированное на число видов в семействе/роде. Отбор наилучшей модели проводили по информационному критерию Акаике.

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

4.1. Внутривидовая генетическая структура в популяции минера

Всего было получено 27 последовательностей ДНК из участка COI личинок минеров, собранных с *I. glandulifera*, 22 – с *I. noli-tangere* и 35 – с *I. parviflora*. Все они наилучшим образом (Е-значение = 0) выравниваются на последовательности *Agromyzidae*, *Phytoliriomyza* sp. и *Phytoliriomyza melampyga*. Среди 84 последовательностей было выявлено 12 гаплотипов COI, которые отличались на 1–3 нуклеотида (Рис. 4). Однако распределение этих гаплотипов не было связано ни с видами недотрог (Рис. 4), ни с географическим расположением популяции.

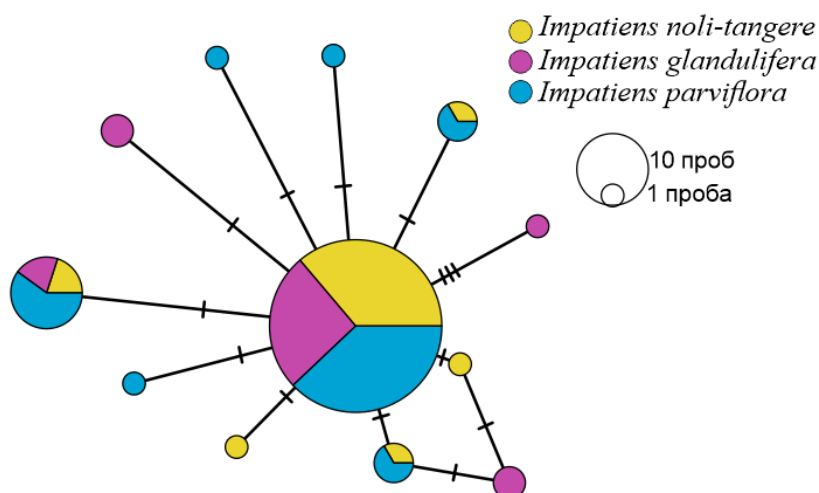


Рисунок 4. Сеть гаплотипов COI *Phytoliriomyza melampyga*, полученная методом срединного соединения в PopART. Разные цвета отражают вид недотроги, с которой была собрана личинка минера с данным гаплотипом. Размеры кругов отражают относительную частоту гаплотипов. Каждая черточка на ребрах сети обозначает различие между гаплотипами в один нуклеотид.

4.2. Степень пораженности минером трех видов недотрог

Для *I. glandulifera* доля растений с минированными листьями составила всего 4,3 % (рис. 5). При этом из 117 осмотренных растений желёзконосной недотроги не было обнаружено растений, у которых повреждено более одного листа.

Частота поражения минером *I. parviflora* была значимо выше по сравнению с *I. glandulifera* ($p < 0,001$ в точном тесте Фишера) и составила 19,8 % и 21,0 % для двух популяций (рис. 5). Среди пораженных растений встречались особи с двумя и

тремя поврежденными минером листьями. При этом не было обнаружено значимых различий по частоте повреждения мелкоцветковой недотроги, произрастающей совместно с обыкновенной и произрастающей совместно с желёзконосной недотрогами ($p = 0,860$).

Частота поражения аборигенной *I. noli-tangere* составила 43,1 % (рис. 5), что превышает частоту поражения *I. glandulifera* более чем в 10 раз ($p < 0,001$), а *I. parviflora* – более чем в два раза ($p < 0,001$). Среди пораженных растений 40 % имели более одного пораженного листа, были обнаружены особи с пятью и семью пораженными минером листьями.

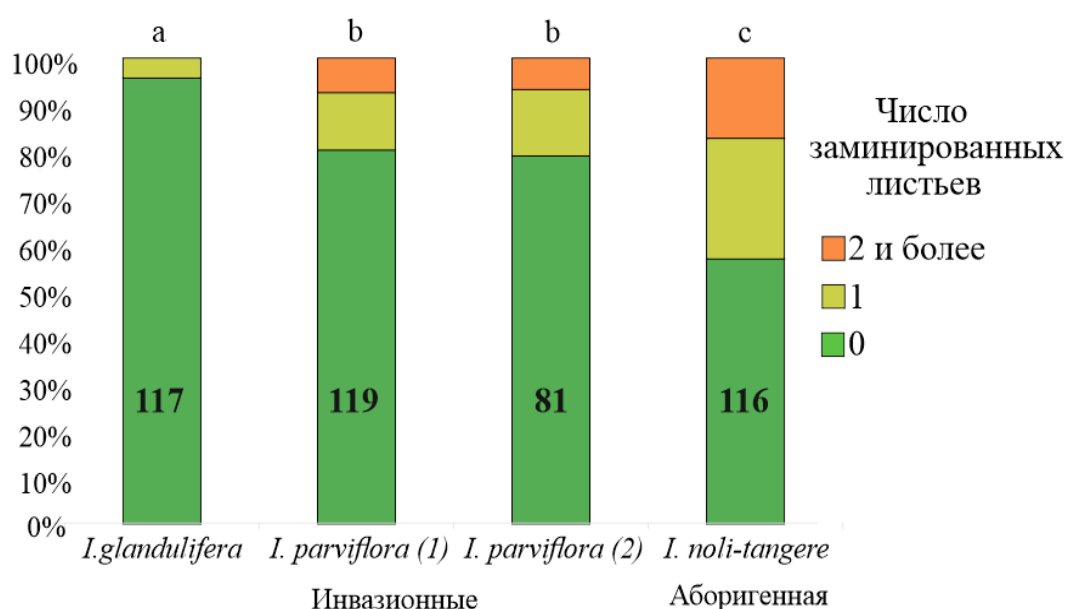


Рисунок 5. Доли растений, поврежденных минером *Phytoliriomyza melampyga*, у трех видов недотрог (*Impatiens glandulifera*, *I. parviflora*, *I. noli-tangere*). *I. parviflora* представлена двумя популяциями: (1) растет вместе с *I. glandulifera* и (2) растет с *I. noli-tangere*. Указаны объемы выборок. Разные буквы указывают на статистически значимые различия в частоте встречаемости заминированных листьев ($p < 0,01$ в точном тесте Фишера).

Все три вида недотрог значимо различались по общей площади листовых мин (табл. 2): площадь мин была наибольшей на листьях *I. glandulifera* и наименьшей на листьях *I. noli-tangere* (Рис. 6). Кроме того, у *I. noli-tangere* масса одного квадратного сантиметра листа (LMA) была минимальной среди всех трех видов (табл. 2), что означает, что масса съеденного минерами листа для этого вида была совсем небольшой.

Таблица 2. Сравнение площади листовых мин и характеристик листьев среди трех видов недотрог (инвазионные *I. glandulifera*, *I. parviflora* и аборигенная *I. noli-tangere*). Показаны медианы (Q1; Q3) и размеры выборки. Разные буквы указывают на значимые различия в тесте Данн на уровне значимости 0,05.

	<i>Impatiens glandulifera</i>	<i>Impatiens parviflora</i>	<i>Impatiens noli-tangere</i>	<i>p</i> -значение в критерии Краскела – Уоллиса
Число листьев длиннее 3 см	12,0 (11,5; 15,5) ^a <i>N</i> = 79	10,0 (7,0; 19,0) ^b <i>N</i> = 129	11,0 (7,0; 15,0) ^b <i>N</i> = 59	0,031
Общая площадь листьев на растение, см ²	351,7 (263,0; 572,4) ^a <i>N</i> = 64	228,0 (123,6; 498,6) ^b <i>N</i> = 97	134,8 (63,3; 269,4) ^c <i>N</i> = 42	< 0,001
Площадь мин на одном листе, см ²	2,2 (1,6; 2,6) ^a <i>N</i> = 84	1,3 (0,7; 2,6) ^b <i>N</i> = 69	0,4 (0,2; 0,7) ^c <i>N</i> = 46	< 0,001
Отношение площади мины к площади листа	0,08 (0,06; 0,14) ^a <i>N</i> = 84	0,03 (0,02; 0,05) ^b <i>N</i> = 69	0,06 (0,03; 0,12) ^c <i>N</i> = 46	< 0,001
Масса одного квадратного сантиметра листа (г/см ²)	192,4 (165,2; 222,2) ^a <i>N</i> = 44	135,8 (114,3; 181,3) ^b <i>N</i> = 36	80,1 (66,2; 110,8) ^c <i>N</i> = 37	< 0,001
Соотношение C/N	9,6 (9,1; 10,8) ^a <i>N</i> = 10	13,0 (11,2; 14,9) ^b <i>N</i> = 10	10,7 (10,2; 11,2) ^{ab} <i>N</i> = 9	0,028
$\delta^{13}\text{C}$	-35,0 (-35,4; -34,3) ^a <i>N</i> = 10	-34,5 (-34,8; -34,1) ^a <i>N</i> = 10	-33,6 (-34,2; -33,4) ^b <i>N</i> = 9	0,005
$\delta^{15}\text{N}$	-0,9 (-1,7; -0,2) <i>N</i> = 10	-2,4 (-2,8; -1,1) <i>N</i> = 10	-0,9 (-1,2; 0,7) <i>N</i> = 9	0,088

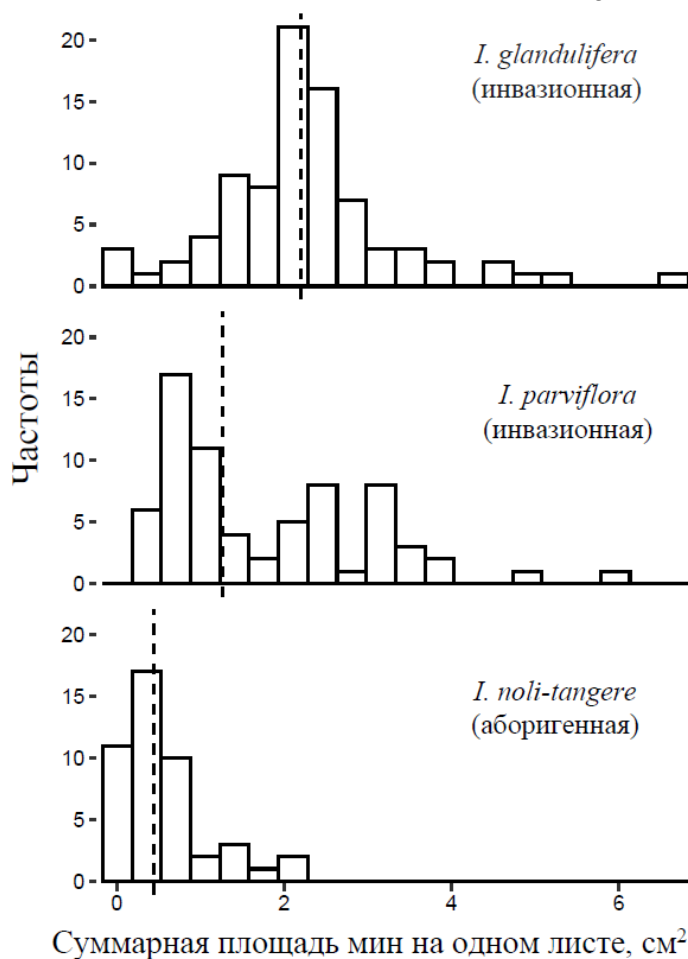


Рисунок 6. Распределение суммарной площади мин на одном листе для трех видов недотрог. Пунктирная линия отражает медианное значение для каждого вида.

Не обнаружено значимых корреляций между размером листа и размером следа минера ни для желёзноносной ($R_s = -0,04$; $p = 0,749$), ни для мелкоцветковой ($R_s = 0,09$; $p = 0,445$), ни для обыкновенной недотроги ($R_s = 0,06$; $p = 0,682$). *I. noli-tangere* обладала наименьшей суммарной площадью листьев, а у *I. glandulifera* число листьев и их суммарная площадь были максимальными среди всех трех видов (табл. 2).

Между тремя видами недотрог не было значимой разницы в изотопном составе азота ($\delta^{15}\text{N}$) листьев (табл. 2), так же как и в трофическом обогащении ^{15}N ($\Delta^{15}\text{N}$) минеров, питающихся этими растениями ($p = 0,584$ в тесте Краскела-Уоллиса; рис. 7А). Хотя у *I. noli-tangere* были более высокие значения $\delta^{13}\text{C}$ (табл. 2), минеры с трех видов недотрог не отличались по значениям $\Delta^{13}\text{C}$ ($p = 0,850$; рис. 7В). Между тремя видами недотрог были незначительные различия в соотношении

C/N (табл. 2); однако минеры, питающиеся разными видами, не отличались по соотношению C/N ($p = 0,285$).

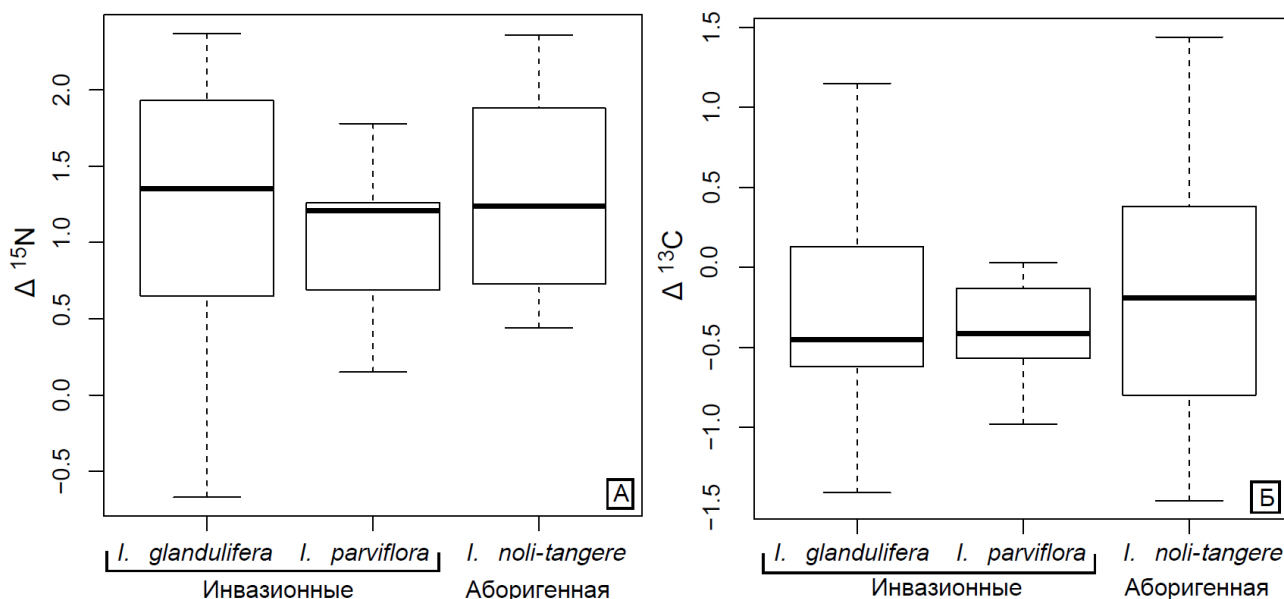


Рисунок 7. Трофическое фракционирование углерода (А) и азота (Б) у минера *Phytoliriomyza melampyga*, питающихся разными видами недотрог. Показаны медианные значения, интерквартильные размахи и размахи, $n = 10, 10$ и 9 для *I. glandulifera*, *I. parviflora* и *I. noli-tangere* соответственно.

Всего в Цифровом гербарии Московского университета (Серегин, 2024) насчитывается 140 экземпляров *I. glandulifera*, самый ранний из которых датируется 1955 годом. Из них только два растения (1,43 %) имели типичные для *P. melampyga* мины на листьях (образцы 2008 и 2013 годов; Приложение 1). Для *I. parviflora* из 206 гербарных образцов 13 (6,31 %) имели мины на листьях. Гербарий содержит экземпляры, собранные с 1840 года, но самый ранний образец с минами на листьях относится к 1936 году, причем данное растение было собрано в Центральной Азии – естественном ареале *I. parviflora*. Во вторичном ареале самый ранний из имеющихся в данном гербарии образец *I. parviflora*, поврежденный минером, был собран в 1956 году в Московской области. В Гербарии насчитывается 549 образцов *I. noli-tangere*, собранных с 1813 года. Самые ранние мины на листьях были найдены на образцах 1835 года (Приложение 1), и всего было 22 образца, поврежденных минерами (4,01 %).

4.3. Возможные причины отрицательной корреляции между процентом повреждённых растений и площадью мин

Аборигенная *Impatiens noli-tangere* чаще повреждается листовым минером, чем инвазионные виды недотрог. Среди инвазионных видов также наблюдаются различия в частоте поражений: *I. parviflora* атакуется чаще, чем *I. glandulifera*. При этом на листьях *I. glandulifera* площадь мин максимальная, а на *I. noli-tangere* — минимальная. Таким образом, наблюдается отрицательная корреляция между процентом повреждённых растений и площадью мин.

Взаимосвязь между предпочтениями самок при откладке яиц и приспособленностью потомства значительно варьируется у разных видов (Thompson, 1988; Gripenberg et al., 2010). Например, у листового минёра *Liriomyza huidobrensis* (Diptera: Agromyzidae) на предпочитаемом кормовом растении *Vicia faba* (Fabaceae) была максимальная выживаемость, самая короткая продолжительность развития и наибольший размер тела (Videla et al., 2006). С другой стороны, для листового минера *Phytomyza ilicis* (Diptera: Agromyzidae) не было корреляции между предпочтениями взрослыми самками кормовых растений *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae), оцененным по плотности мин на одном растении, и приспособленностью личинок, измеренной по размеру мин, скорости роста личинок и размеру взрослых самок при вылуплении (Valladares, Lawton, 1991).

Отрицательную корреляцию между предпочтениями откладки яиц и площадью мин у *P. melampyga* на трёх видах *Impatiens* 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.

Защитные соединения. Согласно гипотезе освобождения от врагов (Blossey, 2011; Heger, Jeschke, 2014), инвазионные виды часто имеют меньше естественных врагов, чем местные родственные им виды, потому что местные фитофаги могут не быть адаптированы к качественному или количественному составу защитных соединений инвазионных видов (Liu, Stiling, 2006; Meijer et al., 2016; Cappuccino, Carpenter, 2005). Мета-анализ 68 наборов данных (Meijer et al., 2016) показал, что

как разнообразие насекомых, так и их обилие (число особей) было выше на местных растениях, чем на чужеродных. Тем не менее, существуют и контрпримеры: например, инвазионные виды *Piper aduncum* и *P. umbellatum* (Piperaceae), интродуцированные в Папуа-Новой Гвинее менее 50 лет назад, испытывают большее давление фитофагов от гусениц (Lepidoptera), чем аборигенный *P. micropiper* (Novotny et al., 2003).

Можно ожидать, что инвазионные виды рода *Impatiens* более устойчивы к насекомым-фитофагам, чем аборигенная *I. noli-tangere*. Согласно обзору Шевчик (Szewczyk, 2018), в надземных частях *I. glandulifera* обнаружено 33 фитохимических соединения, в *I. parviflora* и *I. noli-tangere* — по 21 соединению. Однако многие исследования были посвящены только одному из видов, поэтому различия в химическом составе могут быть результатом публикационного смещения. Еще одна проблема заключается в отсутствии данных о влиянии большинства из этих соединений на насекомых.

Одно из соединений, обнаруженное в некоторых видах недотрог, 2-метокси-1,4-нафтохинон (2-MNQ) (Szewczyk, 2018) обладает зарегистрированным эффектом против насекомых-фитофагов (Reed et al., 1981; Mitchell et al., 2007). В 1974 году оно было обнаружено в листьях *I. glandulifera*, но не в *I. parviflora* и *I. noli-tangere* (Chapelle, 1974). Позже 2-MNQ и 2-гидрокси-1,4-нафтохинон (лавсон) все же был обнаружен в *I. parviflora* и *I. noli-tangere*, но содержание лавсона в этих видах было соответственно в 3,6 и 37 раз ниже, чем в *I. glandulifera* (Lobstein et al., 2001). Таким образом, можно предположить, что высокое содержание лавсона и его 2-метилованного производного (или какие-то другие защитные вещества) является "новым оружием", к которому местные фитофаги не адаптированы. Согласно гипотезе освобождения от врагов, можно ожидать, что производство защитных соединений у инвазионных недотрог будет увеличиваться с течением времени с момента инвазии. И действительно, у аборигенных популяций *I. glandulifera* в естественном ареале или давно интродуцированных популяций во вторичном ареале было выше содержание защитного соединения 2-метокси-1,4-нафтохинон гликозида (Gruntman et al., 2017) и они были более устойчивы к фитофагу-генералисту *Deilephila elpenor* (Lepidoptera: Sphingidae).

С другой стороны, площадь мин была больше у инвазионных видов недотрог с более высоким содержанием защитных веществ. Более того, если учитывать удельную массу листьев (сухую массу листа на единицу площади), повреждения сухой массы листьев *I. noli-tangere* были еще меньше. Следует отметить, что самые низкие значения сухой массы листьев на единицу площади (самые толстые листья) у аборигенного вида были неожиданными, поскольку инвазионные виды обычно имеют более высокую удельную листовую поверхность (обратная величина к удельной массе листьев, то есть более тонкие листья), чем аборигенные виды (Baruch, Goldstein, 1999; Leishman et al., 2007). Вообще влияние удельной массы листьев на размер мин может быть неоднозначным: личинки *Stigmella lapponica* (Lepidoptera: Nepticulidae) делали более длинные мины в тонких листьях *Betula pubescens* (как в наших данных), но достигали большего веса в толстых листьях (Kozlov et al., 2022).

Большие мины можно объяснить большими объемами растительных тканей, необходимыми для успешного развития. Высокая защита от фитофагов замедляет развитие личинок или заставляет их тратить больше энергии на обработку пищи, что приводит к увеличению потребления. Например, с помощью более высоких уровней химической защиты у вечнозеленых дубов можно объяснить тот факт, что виды *Cameraria* (Lepidoptera: Gracillariidae) в Калифорнии, питающиеся вечнозелеными Fagaceae, крупнее, имеют более длительные периоды кормления личинок и более узкую специализацию по хозяевам по сравнению с теми, что питаются листопадными Fagaceae (Opler, Davis, 1981). Высокое содержание защитных веществ в инвазионных недотрогах может быть причиной того, что *P. melampyga* реже их выбирают, а также может вызвать более длительное развитие личинок на этих видах и, следовательно, большие размеры мин на листьях.

Низкая питательная ценность. Выбор растения-хозяина фитофагами может определяться не присутствием отпугивающих токсичных веществ, а недостатком питательных веществ. Одним из ограничивающих питательных веществ для многих фитофагов является азот (Mattson, 1980). Например, плотность мин *Hydrellia valida* (Diptera: Ephydriidae) была положительно скоррелирована с общим содержанием азота в листьях *Spartina alterniflora* (Poaceae) (Stiling et al.,

1982). Минеры листьев *Stilbosis quadripustulatus* (Lepidoptera: Cosmopterigidae) и *Brachys tessellatus* (Coleoptera: Buprestidae) во Флориде предпочитают асимметричные листья *Quercus geminata* (Fagaceae), которые содержат как более низкие концентрации танинов, так и более высокие концентрации азота по сравнению с симметричными листьями (Cornelissen, Stiling, 2005). Удобрение почвы азотом уменьшает размеры мин *Acrocercops albinatella* (Lepidoptera: Gracillariidae) и *Brachys tessellatus* (Coleoptera: Buprestidae) на листьях *Quercus laevis* (Cornelissen, Stiling, 2006). Минёр листьев *Stilbosis quadricustatella* (Lepidoptera: Cosmopterigidae) имел более длительный личиночный период на *Quercus geminata* с пониженным содержанием азота в листьях (Mopper et al., 1984).

Высокую частоту поражения и маленькую площадь мин на *I. noli-tangere* можно было бы объяснить, если бы это растение имело более высокое содержание питательных веществ, необходимых для развития насекомых, чем инвазионные недотроги. Тогда минёры должны были бы выбирать аборигенную недотрогу и им было бы надо меньше растительных тканей для завершения развития (Lavoie, Oberhauser, 2014). Однако нет оснований полагать, что аборигенный вид более питателен. Расширением гипотезы освобождения от врагов является гипотеза эволюции повышенной конкурентоспособности (EICA) (Blossey, Nötzold, 1995): освобождение от естественных врагов позволяет снизить инвестиции в защиту от травоядных и перераспределить ресурсы на рост или другие признаки, повышающие приспособленность (Zou et al., 2008). Согласно этой гипотезе, инвазионные недотроги должны иметь листья с более высоким качеством для фитофагов. Тем не менее, наши данные показывают, что у *I. noli-tangere* значение соотношения C/N находится на промежуточном уровне между инвазионными видами.

Индикатором качества рациона может служить фракционирование изотопов, т. е. разница в соотношениях стабильных изотопов (значения $\delta^{15}\text{N}$ и $\delta^{13}\text{C}$) между тканями потребителя и его рационом (Vanderklift, Ponsard, 2003; Montoro et al., 2020). Обогащение ^{15}N составляет в среднем $2,30 \pm 0,18$ ‰ на каждом трофическом уровне (McCutchan et al., 2003). При голодании или пищевом стрессе могут использоваться внутренние запасы азота, что приводит к увеличению значений

$\delta^{15}\text{N}$ (Scrimgeour et al., 1995; Adams, Sterner, 2000). Увеличение содержания ^{15}N при обедненном азотом рационе было отмечено для нескольких организмов (Hobson et al., 1993; Oelbermann, Scheu, 2002; Semenina, Tiunov, 2011), включая травоядных насекомых, таких как *Locusta migratoria* (Acrididae, Orthoptera) (Webb et al., 1998) и *Byturus tomentosus* (Byturidae, Coleoptera) (Scrimgeour et al., 1995). Однако мы не наблюдали различий в обогащении ^{15}N между минёрами, собранными с разных видов недотрог. Следует отметить, что трофическое фракционирование азота было достаточно низким, хотя всё ещё находилось в нормальном диапазоне вариаций (McCutchan et al., 2003).

Таким образом, мы не нашли подтверждения предположению о том, что минеры не выказывают предпочтений по отношению к инвазионным недотрогам из-за низкого содержания азота. Однако вполне возможно, что отсутствие некоторых других необходимых питательных веществ, помимо азота, в инвазионных недотрогах заставляет минёров потреблять больше растительных тканей.

Поведенческие адаптации. Различные предпочтения трех видов *Impatiens* со сходным качеством листьев могут объясняться тем, что для смены хозяина необходимы поведенческие, а не физиологические адаптации (Bernays, Chapman, 1994). Например, переход *Ophraella notulata* (Coleoptera: Chrysomelidae) на новое кормовое растение *Iva frutescens* (Asteraceae) был обусловлен изменениями в поведении без увеличения физиологической способности использовать *I. frutescens*, хотя это растение хуже усваивается по сравнению с предковым хозяином *Ambrosia artemisiifolia* (Gassmann et al., 2006). Может существовать расхождение в скорости эволюции между предпочтениями и приспособленностью на кормовом растении (Thompson, 1988). У *Euphydryas editha* (Lepidoptera: Nymphalidae) только популяция, включившая в свой рацион чужеродный *Plantago lanceolata* (в дополнение к аборигенной *Collinsia parviflora*), показала предпочтение к новому кормовому растению, но приспособленность личинок не различалась между популяциями (Thomas et al., 1987).

Поведенческие адаптации могут объяснить не только предпочтение к аборигенной *I. noli-tangere*, но и различную частоту мин на инвазионных

недотрогах из-за разного времени взаимодействия с *P. melampyga*. Хотя оба вида недотрог были интродуцированы примерно в одно и то же время – в Европе впервые в 1830-х годах и в России в конце 19 века (Виноградова и др., 2010), первые записи о *P. melampyga* на *I. parviflora* появились раньше, чем на *I. glandulifera* (Coombe, 1956; Beerling, Perrins, 1993), что также подтверждается нашими данными по материалам гербария. Это может быть связано с пересечением биотопов *I. parviflora* и *I. noli-tangere* (Vervoort, Jacquemart, 2012), что увеличивает шансы минёра, живущего на *I. noli-tangere*, перейти на растущую рядом *I. parviflora* (однако в нашем исследовании две популяции *I. parviflora*, растущие вместе с *I. noli-tangere* и растущие вместе с *I. glandulifera*, не различались по частоте атак минёра).

Наличие поведенческих адаптаций может привести к видообразованию или дивергенции на расы, специализирующиеся на различных кормовых растениях. Мы выявили 12 различных гаплотипов по COI у *P. melampyga*, но их распределение не было связано с видами недотрог, что можно трактовать как отсутствие дивергенции между популяциями, живущими на разных растениях. Однако это слабое доказательство, так как последовательности митохондриальных генов COI мало различаются среди особей одного вида и поэтому используются для идентификации видов животных, а не для анализа популяций (Hebert et al., 2003). Дивергенция митохондриальных последовательностей происходит за относительно долгие периоды времени по сравнению с более полиморфными участками, такими как микросателлитные локусы (Jarne, Lagoda, 1996; Galinskaya et al., 2019). В исследовании листовых минёров *Phytomyza glabricola* (Diptera: Agromyzidae), питающихся на *Ilex glabra* и *I. coriacea* (Aquifoliaceae) в Каролине, США, частоты амплифицированных фрагментов ДНК (AFLP) показали значительные различия между расами, питающимися двумя кормовыми растениями, тогда как полиморфизмы митохондриального COI не были связаны с кормовыми растениями (Scheffer, Hawthorne, 2007). Тем не менее, в упомянутом исследовании только два из восьми общих гаплотипов были специфичны для кормовых растений, тогда как в наших данных все три гаплотипа, найденные у более чем одной особи, не были специфичны для различных кормовых растений.

Стоит отметить, что наиболее распространенные гаплотипы *P. melampyga* были обнаружены как на местных, так и на инвазионных недотрогах. Учитывая короткий период с первых упоминаний о минёрах на инвазионных недотрогах, этот факт указывает на свободные переходы минёров с одного вида на другой или, по крайней мере, на многократные смены кормовых растений.

Избегание паразитизма. Еще одно возможное объяснение наблюдаемых результатов о частоте встречаемости мин и их размере заключается в том, что маленькая площадь мин на местных недотрогах обусловлена высокой смертностью личинок из-за заражения паразитами, тогда как инвазионные недотроги являются безопасными для минеров пространствами (Jeffries, Lawton, 1984). Действительно, новое кормовое растение может быть предпочтительно из-за отсутствия хищников или паразитов (Murphy, 2004; New, 2016). Agromyzidae имеют сложный комплекс паразитоидов, главным образом из семейств Hymenoptera: Eulophidae, Braconidae и Pteromalidae, которые атакуют личинки и куколки мух (Musundire et al., 2011; Çikman, 2012; Mujica, Kroschel, 2011). Однако, если бы паразитоиды имели значительное влияние на размер мин на аборигенной *I. noli-tangere*, можно было бы ожидать бимодальное или асимметричное распределение площадей мин, где маленькие мины соответствовали бы личинкам, погибшим из-за паразитоидов. Наши данные это не подтверждают (см рис. 6), так как все размеры мин на аборигенной *I. noli-tangere* были небольшими, а предположение, что все личинки, оставившие эти мины, погибли от паразитов, неправдоподобно.

Третий трофический уровень является одним из возможных объяснений отсутствия корреляции между предпочтениями для откладки яиц и пригодностью кормового растения для личинок (Price et al., 1980; Thompson, 1988). Например, *Estigmene acrea* (Lepidoptera: Arctiidae) предпочитает более химически защищенный *Senecio longilobus* (или смешанную диету) по сравнению с наиболее подходящим для роста *Viguiera dentata* (Singer et al., 2004). Однако в нашем случае трудно предположить, что предпочитаемая аборигенная *I. noli-tangere* может служить для минеров пространством, свободным от врагов.

Листовые минеры очень уязвимы для паразитоидов на стадии личинок. Маленький размер мин на *I. noli-tangere* может быть связан с ускоренным

развитием, чтобы уменьшить вероятность заражения паразитоидами (Clancy, Price, 1987). В мета-анализе, 28 из 67 исследований (42 %) подтверждали, что медленно растущие фитофаги более уязвимы для хищников или паразитоидов, чем быстро растущие фитофаги (Williams, 1999). Можно предположить, что отсутствие давления со стороны хищников и паразитоидов на инвазионные недотроги позволяет увеличить время развития.

С другой стороны, одним из вариантов адаптации растения против воздействия фитофагов является уменьшение размера листьев (Brown, Lawton, 1991). Это могло бы объяснить меньший размер мин на местных недотрогах, однако мы не нашли связи между площадью мины и листа ни у одного из трех видов. Стоит отметить, что в нашем исследовании общая площадь заминированных листьев *I. parviflora* была значительно больше, чем у *I. glandulifera*, что удивительно, поскольку обе недотроги имеют сопоставимые размеры листьев. Возможно, что на *I. glandulifera* минёры выбирают только молодые, меньшие по площади листья, которые обычно имеют более высокое содержание азота (Kursar, Coley, 1991; Reich et al., 1991), но также и защитных соединений (McCall, Fordyce, 2010). Цветы и молодые листья *I. glandulifera* особенно богаты нафтохинонами (Lobstein et al., 2001).

Таким образом, три вида недотрог кажутся перспективной модельной системой для изучения коэволюции фитофагов и аборигенных и инвазионных растений. Мы показали, что аборигенная *I. noli-tangere* более подвержена атакам минёра *P. melampyga*, чем оба инвазионных вида, и что *I. glandulifera* повреждается реже всего, а размер мины отрицательно коррелирует с частотой встречаемости. Мы обсудили 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* начали 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

5.1. Оценка качества обучения нейронной сети

Обученная нейронная сеть на базе архитектуры UNet++ хорошо восстанавливает маску листа, даже в случаях со сложными краями листа (рис. 8). 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 на 24 листьях *Chamaenerion/Epilobium/Oenothera* составила 0,03 см² (рис. 9). График Блэнда – Альтмана указывает на то, что модель менее эффективна в восстановлении края листа, когда площадь повреждения велика (рис. 9).



Рисунок 8. Результаты модели на основе архитектуры UNet++ на данных с естественными повреждениями. Верхний ряд – входные изображения поврежденных листьев в бинаризованной форме, предоставленные модели. Средний ряд – результаты масок, предсказанные моделью. Нижний ряд – поврежденная площадь: разница между средним и верхним рядом.

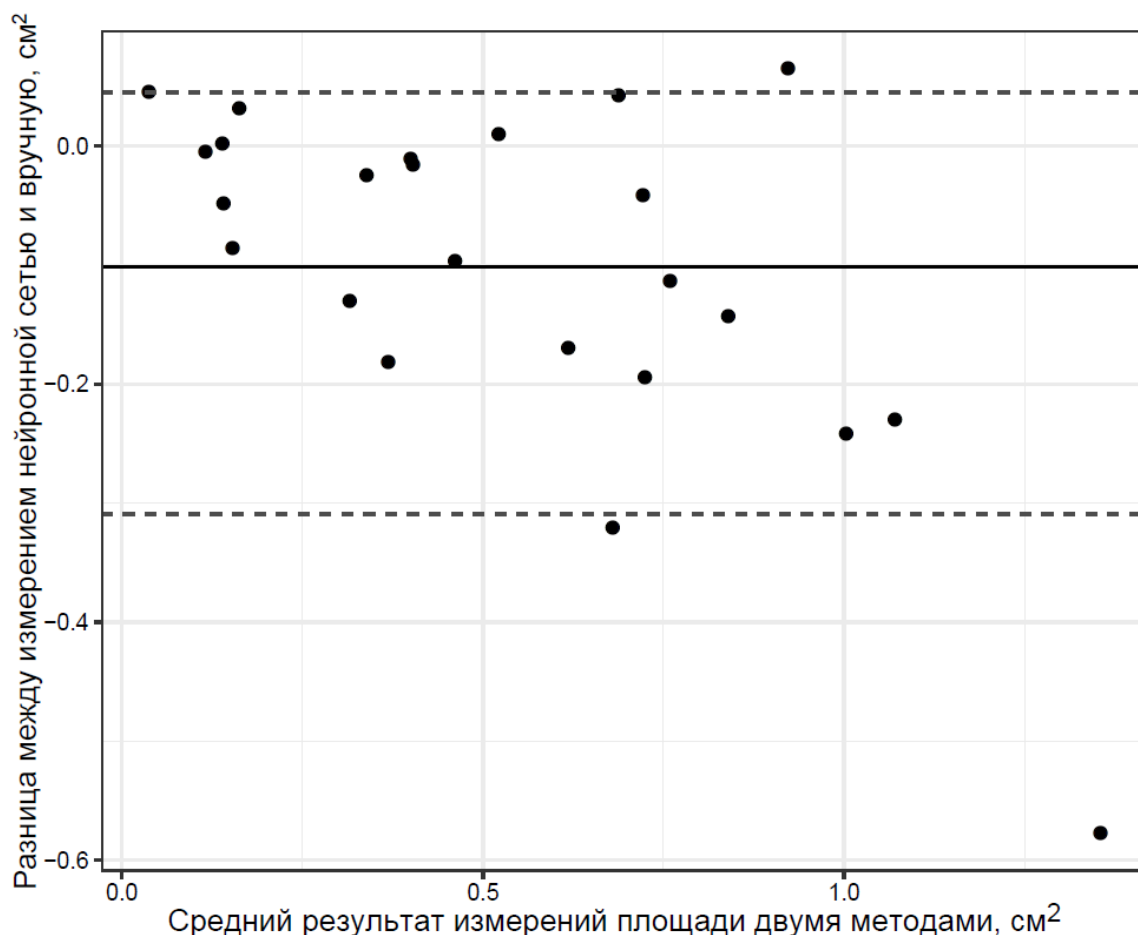


Рисунок 9. График Блэнда – Альтмана для сравнения результатов измерения площади повреждения нейронной сетью и вручную в Photoshop. По оси X показано среднее значение измерений двух методов, а по оси Y – разница в измерениях между ними. Черная сплошная линия представляет среднюю разницу в измерениях между двумя методами, а две серые пунктирные линии представляют границы 95 % доверительного интервала для средней разницы.

5.2. Возможности и перспективы использования нейронной сети для оценки площади повреждений листьев насекомыми-филлофагами

При изучении взаимодействий растений и фитофагов часто возникает задача оценки степени повреждения листьев. Выполнение этих измерений вручную (например, выделение нужной области и подсчет числа пикселей в программах Photoshop или ImageJ) – это очень трудоемкий процесс, однако в связи с тем, что повреждения зачастую находятся не в центре листа, а затрагивают его край, который может иметь сложную форму, то автоматизация данного процесса нетривиальна, хотя попытки предпринимались уже неоднократно. Так, в 2016 году было выпущено мобильное приложение BioLeaf, которое оценивает уровень

дефолиации с помощью кривых Безье для восстановления исходной границы листьев (Machado et al., 2016). Хотя этот метод повышает надежность и скорость, он не полностью автоматизирован и дотраивать край листа необходимо вручную. Автоматический метод оценки уровня дефолиации основан на обнаружении углов поврежденных участков и их соединении (Nazare-Jr et al., 2010). Однако метод не подходит для сильно поврежденных листьев, когда требуемые методом углы отсутствуют на изображении. Задача реконструкции края листа возникает и для оптимизации методов идентификации растений по изображению, поэтому имеется также несколько работ по данной теме без последующей оценки площади реконструируемого участка (Vieira et al., 2021; Hussein et al., 2021).

Для обучения нейронной сети необходим большой объем размеченных данных, получение которых может быть очень трудоемко. Для решения этой проблемы в работе по оценке повреждений листьев сои с использованием сверточных нейронных сетей в качестве тренировочного датасета были использованы листья с искусственно созданными на них повреждениями, при этом впоследствии модель показала хорошие результаты на реальных данных (da Silva et al., 2019).

В нашей работе мы применили метод генерации искусственных повреждений (da Silva et al., 2019), который позволил обучать нейронную сеть на листьях различной формы без необходимости в ручной, трудоемкой разметке классов. Обученная нами нейронная сеть автоматически оценивает площади повреждений листьев, значительно упрощая и ускоряя процесс изучения взаимодействий между растениями и фитофагами. В отличие от других нейронных сетей с аналогичными функциями (Machado et al., 2016; Getman-Pickering et al., 2020), наша нейронная сеть не требует вмешательства человека для определения края листа, что существенно упрощает и ускоряет обработку. Этот метод может быть полезен для исследователей в области агроэкологии, зоологии и селекции растений, изучающих взаимодействия между растениями и фитофагами, а также для разработки методов контроля и защиты растений от вредителей.

Наша нейронная сеть справляется с задачей даже при повреждениях на краю листа. Однако при сильных повреждениях она не всегда способна полностью

восстановить исходную площадь листа, что приводит к недооценке площади повреждений по сравнению с подсчетом числа пикселей в Photoshop. Стоит отметить, что восстановление исходной площади листа может быть сложным и для человека, результаты могут различаться как среди разных людей, так и при различных измерениях одним и тем же человеком.

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

6.1. Пищевые предпочтения *Gastrophysa viridula*

Парный тест Уилкоксона не выявил различий в площади повреждения имаго *G. viridula* между двумя видами щавеля *Rumex confertus* и *Rumex obtusifolius* (рис. 10; Приложение 2). Однако жуки сильнее повреждали *Rum. confertus* по сравнению с обоими видами рейнутрий и сильнее повреждали *Rum. obtusifolius* по сравнению с *Reynoutria sachalinensis* (рис. 10). Не было выявлено различий в площади повреждений *Rum. obtusifolius* и *Reynoutria ×bohemica*, а также между двумя видами рейнутрий (рис. 10).

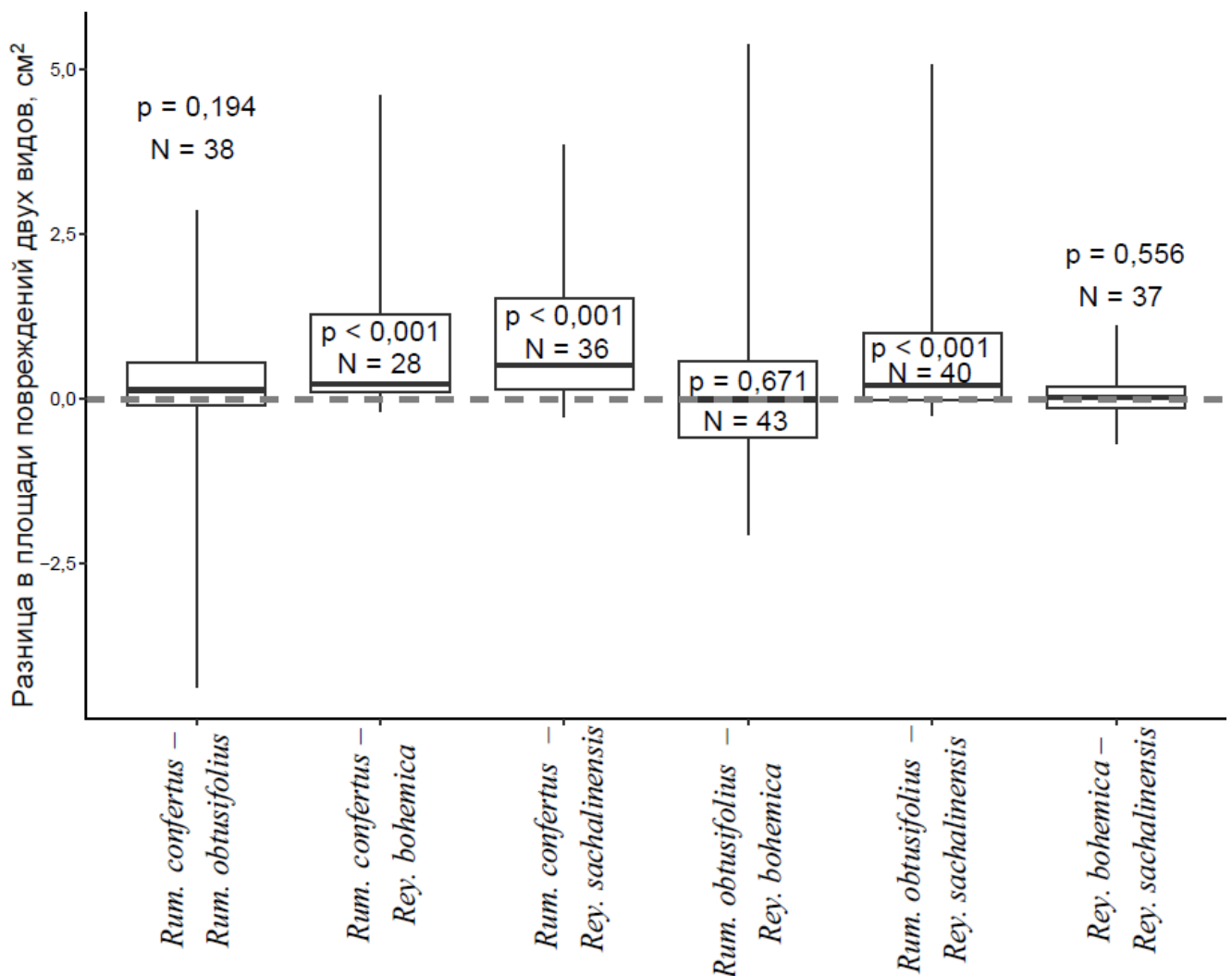


Рисунок 10. Разница в площади повреждений, оставленных имаго *Gastrophysa viridula* на шести парах растений в эксперименте по выявлению пищевых предпочтений. В каждом эксперименте участвовало пять жуков и он длился шесть часов. Показаны р-значения в парном тесте Уилкоксона и размеры выборки.

Для личинок значимые различия в площади повреждений были обнаружены только между *Rum. confertus* и *Rum. obtusifolius*, причем предпочтения личинок были противоположны предпочтениям взрослых особей – они сильнее повреждали *Rum. obtusifolius* (рис. 11; Приложение 2).

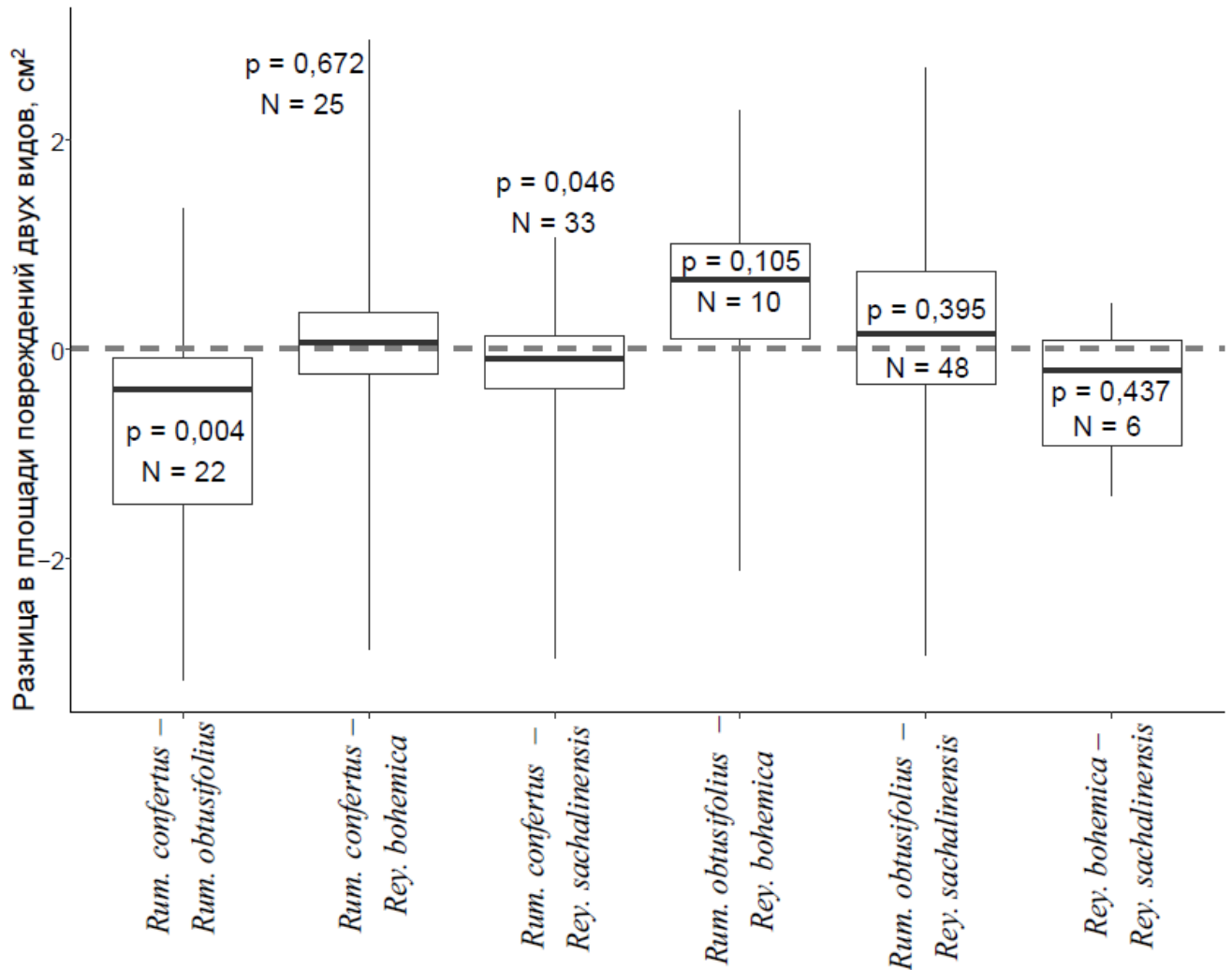


Рисунок 11. Разница в площади повреждений, оставленных личинками *Gastrophysa viridula* на шести парах растений в эксперименте по выявлению пищевых предпочтений. В каждом эксперименте участвовало десять личинок и он длился шесть часов. Показаны p-значения в парном тесте Уилкоксона и размеры выборки.

При этом значимую разницу в доле личинок, выбравших то или иное растение, удалось обнаружить только между *Rum. confertus* и *Rey. ×bohémica* (рис. 12).

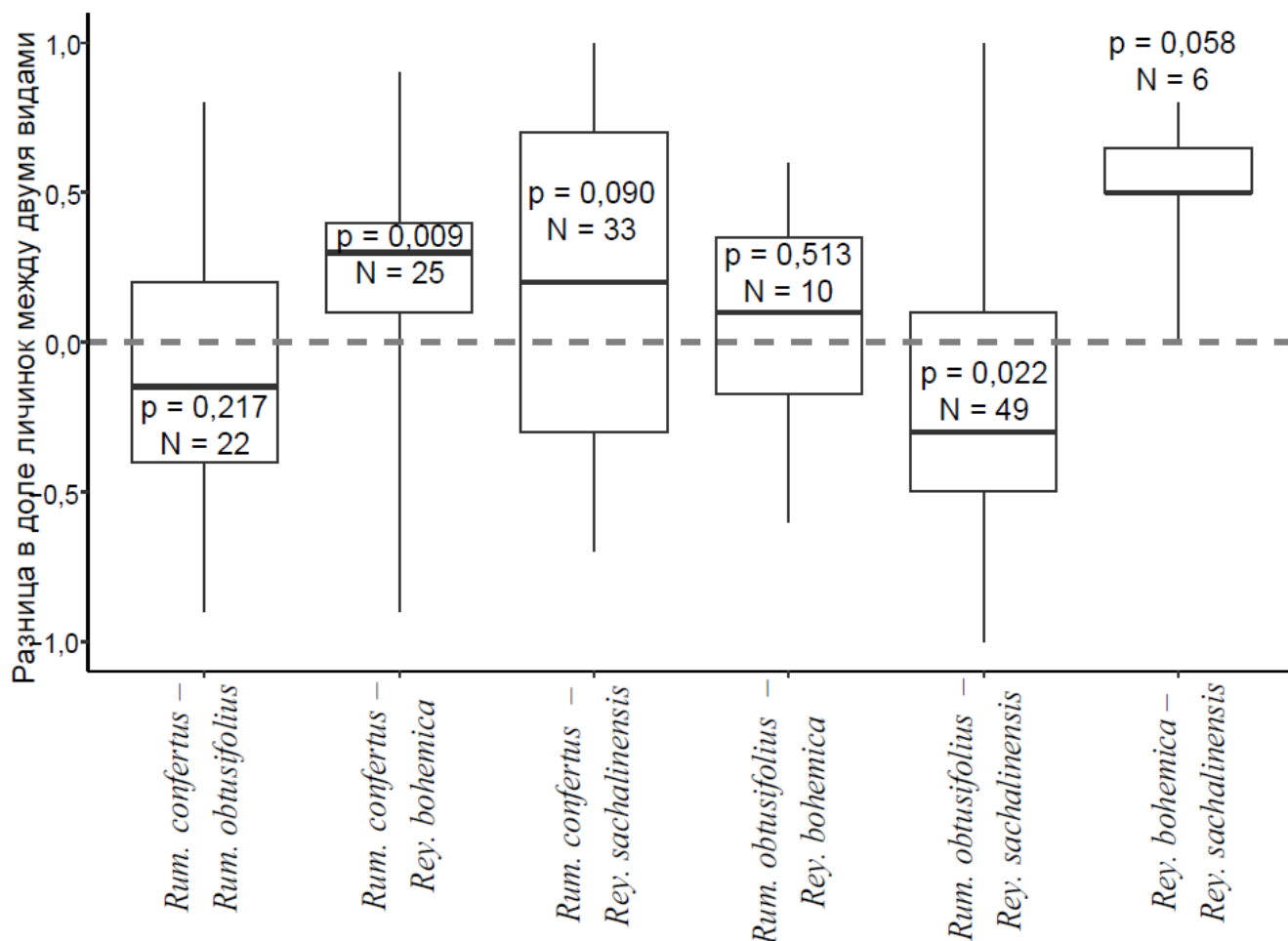


Рисунок 12. Разница в доле личинок *Gastrophysa viridula*, расположенных на листьях одного из двух предоставленных на выбор растений в эксперименте по выявлению пищевых предпочтений. В каждом эксперименте участвовало десять личинок и он длился шесть часов. Показаны р-значения в парном тесте Уилкоксона и размеры выборки.

6.2. Оценка приспособленности *Gastrophysa viridula* при развитии на разных растениях

На *Rey. sachalinensis* вылупившиеся из яиц личинки *G. viridula* первоначально приступали к питанию, но уже через шесть часов покидали предложенные листья в поисках другой пищи. Ни одна из более 500 личинок на этом растении не дожила до первой линьки. На *Rey. ×bohemica* личинки *G. viridula* могли питаться только молодыми, недавно развернувшимися листочками. При этом смертность личинок первого и второго возраста все равно оставалась очень высокой и была значимо выше, чем при развитии яиц из той же кладки на *Rum. confertus* и *Rum. obtusifolius*, на которых наибольшая смертность была непосредственно перед окукливанием (табл. 3). Длительность развития от

вылупления из яйца до окукливания на двух видах щавеля при температуре 20–22°C составляла 10–12 дней, в то время как личинки из тех же кладок на *Reu. ×bohemica* окукливались на 5–6 дней позже. Анализ общих моделей с учетом номера кладки как случайного фактора показал, что масса куколок при развитии личинок на *Reu. ×bohemica* значимо меньше по сравнению с массой куколок, при развитии на *Rum. confertus* и *Rum. obtusifolius* (табл. 3). Масса куколок при развитии на *Rum. confertus* также значимо выше, чем на *Rum. obtusifolius*, однако различия в средних значениях составляют всего 0,4 г.

Таблица 3. Сравнение компонентов приспособленности жуков-листоедов *G. viridula* при развитии на разных растениях. Разные буквы указывают на значимые различия на уровне 0,05 по критерию Тьюки. Для анализа массы куколок использовали обобщённую линейную модель (GLM) с номером кладки в качестве случайного фактора, а для сравнения числа яиц в кладке — обобщённую линейную модель со сквозным номером самки в качестве случайного фактора, во всех остальных случаях — однофакторный дисперсионный анализ.

Растение	Средняя (± SD) доля яиц, доживших до куколки (5 повторностей по 10–15 яиц)	Средняя (± SD) масса куколки, мг	Среднее число дней развития	Среднее (± SD) число кладок за жизнь на одну самку	Среднее (± SD) число яиц в кладке	Среднее (± SD) число яиц за жизнь на одну самку
<i>Rumex confertus</i>	0,72 ± 0,27 ^a (n = 11)	13,4 ± 1,7 (n = 89) ^a	10–12	9,2 ± 6,8 (n = 7) ^{ab}	41,9 ± 8,4 (n = 65) ^a	389,1 ± 289,6 (n = 7) ^a
<i>Rumex obtusifolius</i>	0,81 ± 0,14 ^a (n = 11)	13,0 ± 1,5 (n = 112) ^b	10–12	11,8 ± 4,8 (n = 5) ^a	41,1 ± 9,6 (n = 58) ^a	477,2 ± 163,4 (n = 5) ^a
<i>Reynoutria bohemica</i>	0,03 ± 0,06 ^b (n = 11)	10,2 ± 1,7 (n = 38) ^c	15–17	0,7 ± 0,6 (n = 3) ^b	10,3 ± 10,0 (n = 3) ^b	10,3 ± 10,0 (n = 3) ^b
<i>Reynoutria sachalinensis</i>	0	-	-	0	0	0

Самки, питавшиеся на *Rum. confertus*, имели очень большой разброс по числу кладок, оставленных за жизнь, – от 5 до 24 кладок. На *Rum. obtusifolius* этот разброс составил от 7 до 19 кладок, а на *Rey. ×bohemica* самки могли оставить за жизнь максимум одну кладку. При этом число яиц в этой единственной кладке было значительно меньше, чем в кладках самок, питавшихся *Rum. confertus* и *Rum. obtusifolius* (табл. 3).

Массовое соотношение C/N в листьях инвазионной *Rey. ×bohemica* составило в среднем ($\pm$ стандартное отклонение) $18,3 \pm 5,7$, что практически в два раза выше, чем в листьях *Rumex confertus* и *Rumex obtusifolius*, где данное соотношение было $9,3 \pm 1,5$ ($p = 0,019$ в тесте Данн) и $9,2 \pm 2,2$ ($p = 0,021$), соответственно.

Вид растения, на котором питались жуки-листоеды, влиял на трофическое фракционирование тяжелых изотопов азота и углерода этими жуками. Так, личинки *G. viridula*, питавшиеся инвазионной *Rey. ×bohemica*, имели более низкие значения $\Delta^{15}\text{N}$, но более высокие значения $\Delta^{13}\text{C}$ по сравнению с личинками, питавшимися *Rum. confertus* или *Rum. obtusifolius* (рис. 13).

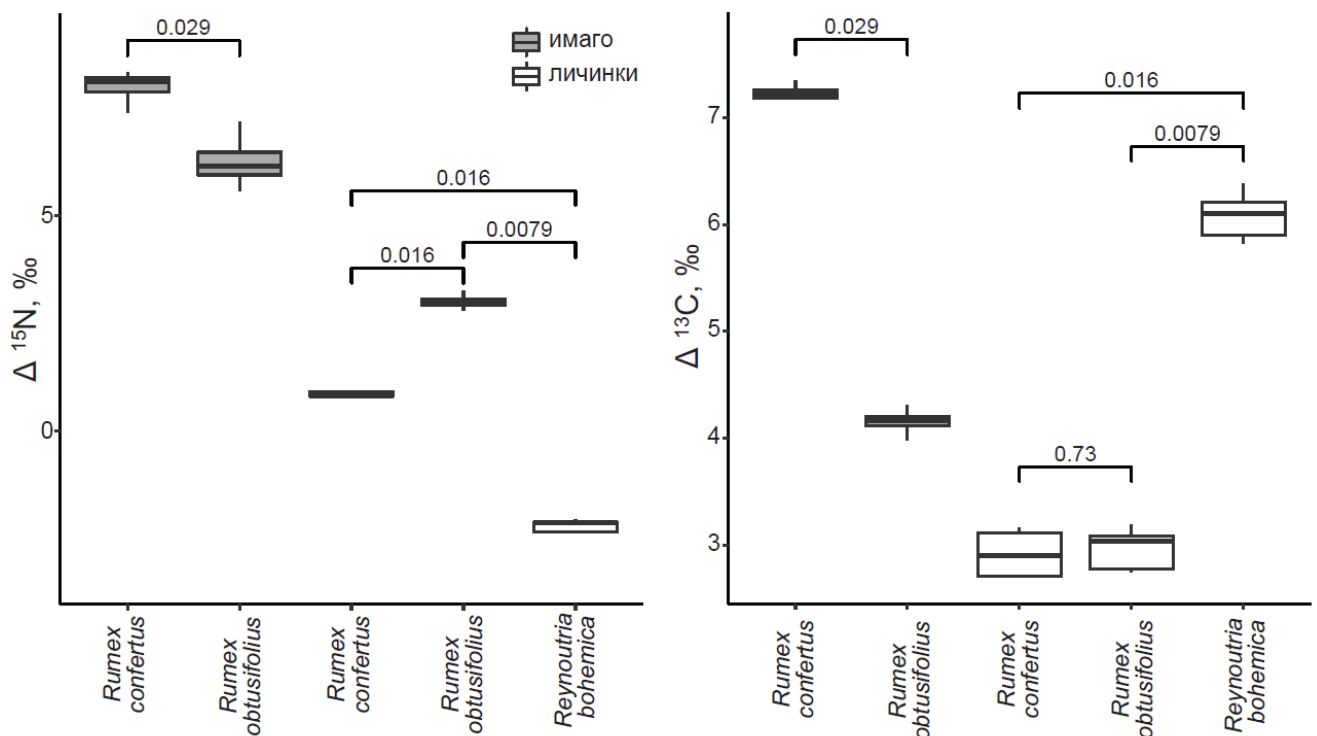


Рисунок 13. Трофическое фракционирование азота ($\Delta^{15}\text{N}$) и углерода ($\Delta^{13}\text{C}$) у личинок и имаго *Gastrophysa viridula*, выращенных на разных видах растений. Показаны медианные значения, интерквартильные размахи и диапазоны; указаны р-значения в тесте Манна – Уитни.

6.3. Анализ транскриптома для оценки физиологических адаптаций

Качество прочтений и сборки транскриптома. Среднее ($\pm$ стандартное отклонение) число прочтений на пробу составило $25,5 \pm 2,8$ млн (табл. 4), в результате фильтрации по длине качеству суммарно было удалено 1,4 млн прочтений (0,61 %).

Таблица 4. Число прочтений на пробу до и после фильтрации, а также доля удачно картированных транскриптов. 1–3 пробы представляют транскриптом жуков, питавшихся на *Rumex confertus*, 4–6 пробы – на *Rumex obtusifolius*, 6–9 – на *Reynoutria bohemica*.

Номер пробы	Число парных прочтений до фильтрации	Число сохранившихся прочтений после фильтрации	Доля картированных транскриптов
1	22778449	22649530 (99,43 %)	56,12 %
2	26558464	26408759 (99,44 %)	54,97 %
3	24954614	24778567 (99,29 %)	51,66 %
4	23547764	23427527 (99,49 %)	53,10 %
5	32259408	32028817 (99,29 %)	50,20 %
6	25300667	25158586 (99,44 %)	51,06 %
7	24032757	23869444 (99,32 %)	50,89 %
8	25076410	24921988 (99,38 %)	51,63 %
9	25367848	25227787 (99,45 %)	53,84 %

После сборки в сыром транскриптом было выделено 159891 условных "генов" и 223111 транскриптов (табл. 5). Статистика сборки для всех транскриптных контигов показала, что средняя длина контига составляет 876,3 п.о., а медианная длина контига составляла 389 п.о.

Таблица 5. Качество сборки транскриптома до и после удаления транскриптов с низкой экспрессией

Характеристика	Сырой транскриптом (в скобках указаны значения только для самой длинной изоформы на "ген")	После удаления транскриптов с низкой экспрессией (в скобках указаны значения только для самой длинной изоформы на "ген")
Общее число условных "генов"	159891	23424
Общее число транскриптов	223111	38415
Процент GC, %	40,97	41,45
Контиг N10	6580 (5309)	7309 (7260)
Контиг N20	4739 (3342)	5589 (5498)
Контиг N30	3590 (2072)	4589 (4428)
Контиг N40	2637 (1279)	3820 (3617)
Контиг N50	1884 (804)	3158 (2892)
Медианная длина контига, п.о.	389 (335)	872 (561)
Средняя длина контига, п.о.	876,3 (601,3)	1623,52 (1366,04)
Общее число п.о.	195512803 (96148062)	62367363 (31998056)

После проведения картирования на сырой транскриптом, процент успешного картирования в девяти пробах варьировал от 50,2 % до 56,12 % (табл. 4). После удаление транскриптов с низкой экспрессией было сохранено 17,22 % от общего числа транскриптов, а число "генов" сократилось до 23424. После фильтрации медианная длина контига увеличилась до 872 п.н., а средняя длина – до 1623,52 п.н.

Значение N50 достигает своего пика при уровне экспрессии 98 % и составляет 3147 п.о., что показывает достаточно высокую глубину секвенирования (рис. 14)

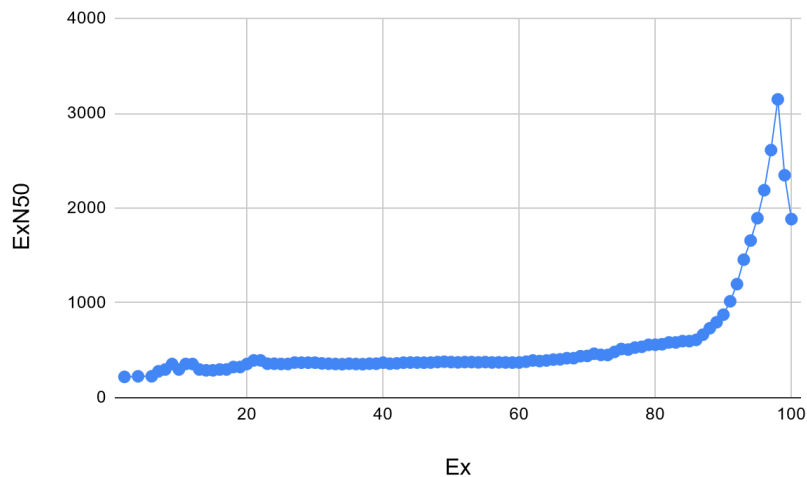


Рисунок 14. Зависимость N50 от экспрессии.

Выявление и идентификация последовательностей, различающихся между вариантами эксперимента. Между пробами жуков, в течение последних суток питавшихся на *Rum. confertus*, наблюдается высокая корреляция по распределению уровней экспрессии генов (рис. 15). Однако транскриптомы жуков, питавшихся *Rey. ×bohemica*, хуже соответствуют друг другу и кластеризуются с пробами с других растений (рис. 15).

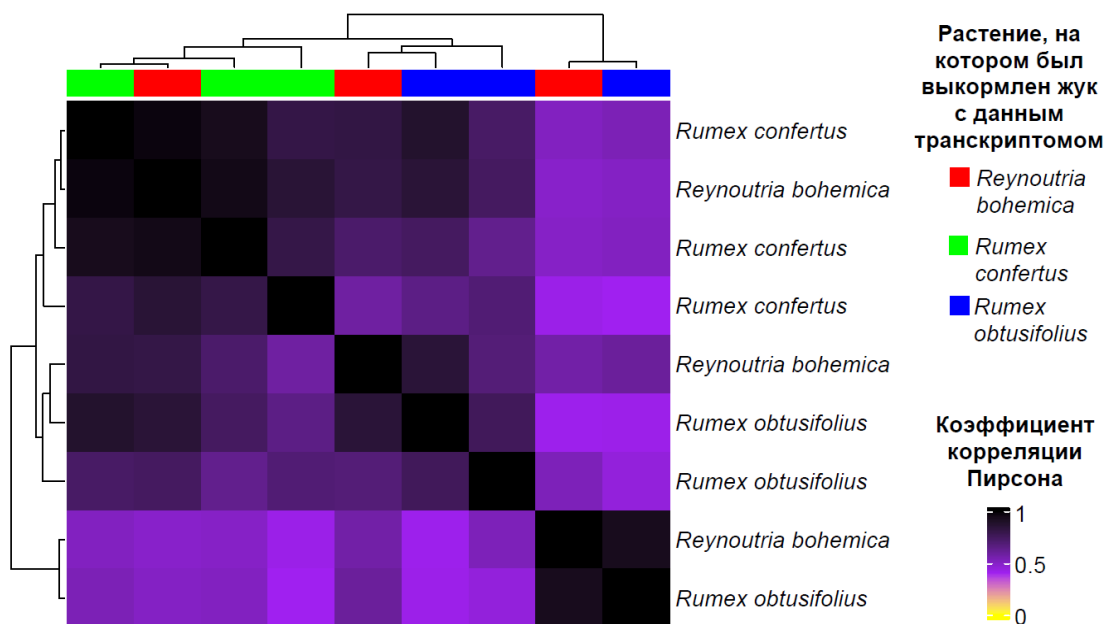


Рисунок 15. Корреляционная матрица соответствий между экспрессией генов в разных пробах. Для построения кластерной дендрограммы использовано евклидово расстояние и метод полной связи.

Анализ дифференциальной экспрессии генов с помощью DeSeq2 позволил выделить 92 условных гена, уровень экспрессии которых был значимо (на уровне значимости $p < 0,001$) выше у жуков, питавшихся на *Rey. ×bohemica*, по сравнению с жуками, питавшимися на *Rum. confertus* (рис. 16). В то же время было обнаружено 112 генов, которые обладали значимо меньшим уровнем экспрессии у жуков на *Rey. ×bohemica* по сравнению с жуками на *Rum. confertus*. При сравнении жуков, питавшихся на *Rey. ×bohemica* и *Rum. obtusifolius*, было выявлено 88 генов с более высокой экспрессией на *Rey. ×bohemica* и 100 генов с более высокой экспрессией на *Rum. obtusifolius*. Питание на двух видах щавеля также приводило к дифференциальной экспрессии: для 191 гена она была значимо выше на *Rum. confertus*, а для 115 генов – на *Rum. obtusifolius*.

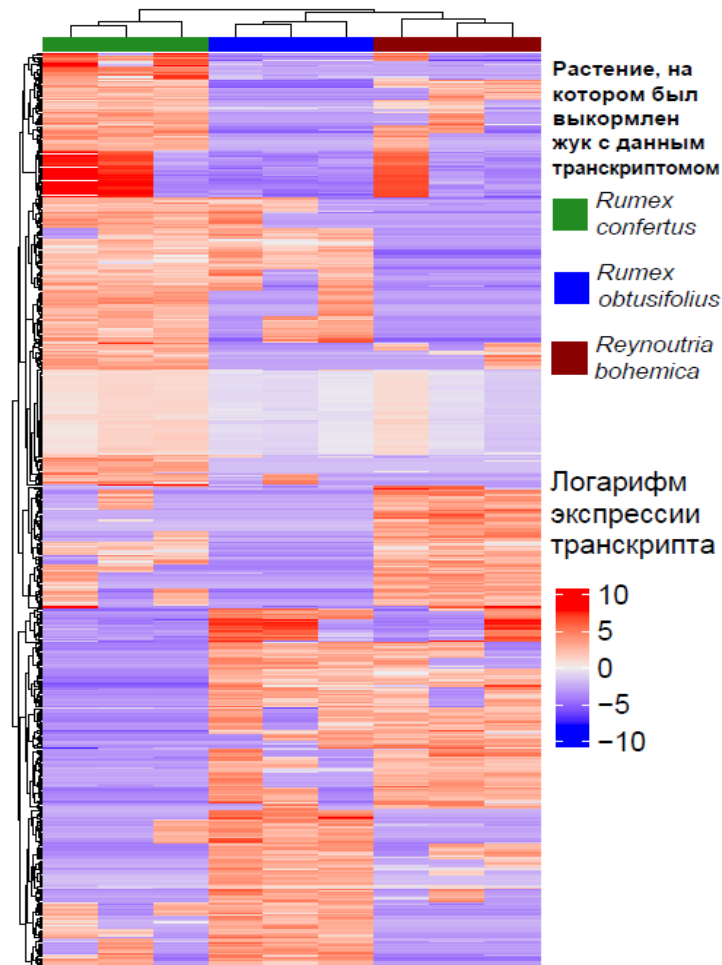


Рисунок 16. Тепловая карта уровня экспрессии генов у девяти жуков-листоедов, которые питались на разных растениях. По оси x показаны девять проб, кластеризующихся по уровню экспрессии генов в соответствии с растением, на котором питался жук; по оси y отражены дифференциально экспрессирующиеся условные “гены”, выделяемые программой TRINITY при сборке транскриптома.

Дифференциально экспрессирующиеся гены были распределены по функциональным подклассам генных онтологий: биологическим процессам (BP), клеточным компонентам (CC) и молекулярным функциям (MF).

Для жуков, питавшихся на *Rey. ×bohemica* и *Rum. confertus*, большинство дифференциально экспрессирующихся генов среди функциональных подклассов биологических процессов было связано с трансмембранным транспортом и передачей сигнала; среди клеточных компонентов — с ядром и плазматической мембраной; среди молекулярных функций — со связыванием РНК, активностью гидролаз, активностью транспортеров и связыванием ДНК.

Для жуков с *Rey. ×bohemica* и *Rum. obtusifolius* основная часть дифференциально экспрессирующихся генов среди биологических процессов также была связана с трансмембранным транспортом; среди клеточных компонентов — с митохондриями и плазматической мембраной; среди молекулярных функций — со связыванием РНК, активностью гидролаз, активностью транспортеров, каталитической активностью, действующей на белки, и связыванием ДНК.

Для вариантов опыта с *Rum. confertus* и *Rum. obtusifolius* дифференциально экспрессирующиеся гены среди биологических процессов относились к синтезу ДНК, генерации предшественников метаболитов и энергии, липидному метаболизму, передаче сигнала и регуляции транскрипции на матрице ДНК; среди клеточных компонентов — к ядру и плазматической мембране; среди молекулярных функций — к каталитической активности, АТФ-зависимой активности, активности гидролаз, каталитической активности, действующей на белки, активности оксидоредуктаз и активности трансфераз. При этом статистически значимого обогащения ни по одной категории генных онтологий выявлено не было (p -значение $> 0,05$ для всех категорий; рис. 17).

При этом часть генов имеет более высокую экспрессию у жуков на одном из растений по сравнению с жуками на двух других видах. Такие случаи представляют наибольший интерес, так как позволяют выявить гены, связанные с предпочтением определенного вида растения-хозяина. Мы идентифицировали эти последовательности по базе данных NCBI (Приложение 3).

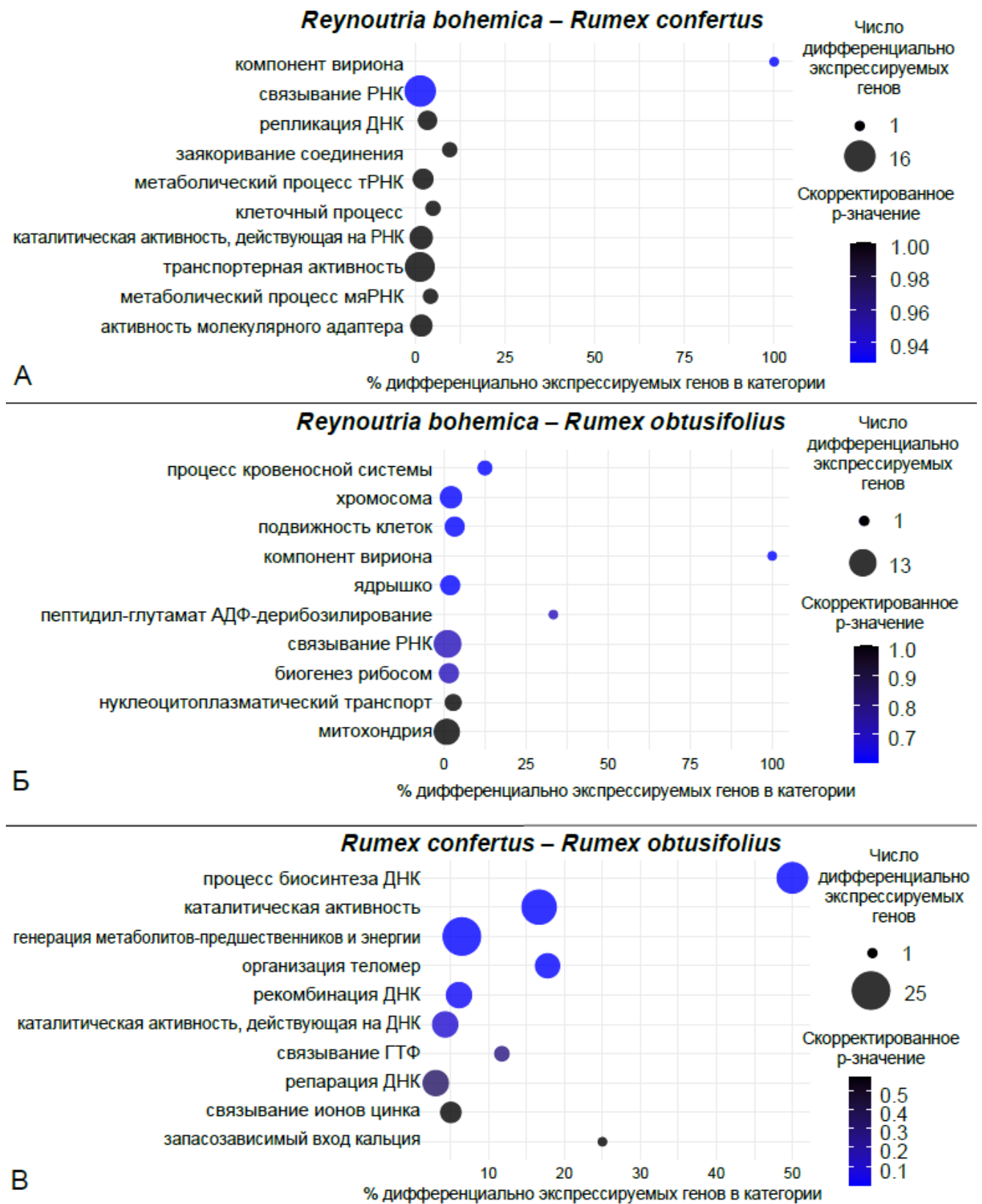


Рисунок 17. Топ 10 перепредставленных категорий дифференциально экспрессируемых генов между жуками, питавшимися на (А) *Rey. ×bohemica* и *Rum. confertus*; (Б) *Rey. ×bohemica* и *Rum. obtusifolius*; (В) *Rum. obtusifolius* и *Rum. confertus*.

6.4. Обсуждение факторов, влияющих на выбор кормового растения листоедами *Gastrophysa viridula*

Gastrophysa viridula — олигофаг, предпочитаемыми кормовыми растениями которого являются щавели (*Rumex* spp.), но также он может потреблять листья других родов растений преимущественно из семейства гречишных (Polygonaceae) (Martinková, Honěk, 2004; Voigt et al., 2011). Кроме того, обнаружено несколько видов из десяти других семейств, которые жуки *G. viridula* способны употреблять в пищу (Martinková, Honěk, 2004), при этом на некоторых из них *G. viridula* только питается, не размножаясь, тогда как на других может завершать полный цикл развития.

На исследуемой территории наиболее распространены два вида щавеля: *Rum. obtusifolius* и *Rum. confertus*. В природе *G. viridula* в нашем исследовании встречались в основном на *Rum. confertus* (мы нашли всего два растения *Rum. obtusifolius* с жуками *G. viridula*), хотя обычно *Rum. obtusifolius* считается основным кормовым растением (Smith, Whittaker, 1980a; Schindek, Hilker, 1996; Martinková, Honěk, 2004). Возможно, в разных частях своего ареала *G. viridula* имеет различные предпочтения, тем более что в Центральной Европе *Rum. confertus* является инвазионным растением, активно распространяющимся последние 100 лет (Kołodziejek, 2019), в то время как на территории Восточной Европы это аборигенное распространенное растение (Работнов, Былова, 1974). В лабораторных экспериментах при выборе между двумя этими видами щавеля имаго не выражают предпочтений, а личинки повреждают большие площади на *Rum. obtusifolius*, хотя это может быть связано с разной толщиной листьев, поскольку мы не выявили разницы в распределении личинок между двумя видами щавеля. Из изученных компонентов приспособленности только масса куколки была значимо меньше при развитии на *Rum. obtusifolius*, однако размер эффекта был очень небольшим — различия составили всего 3 %. При этом различия в экспрессии генов у жуков, питавшихся на двух видах щавеля были даже выше, чем при сравнении каждого из этих видов щавеля с питанием на рейнутрии.

Возможно, на распределение жуков в природе влияют биотопические различия между разными видами растений. Например, в Подмоскowie *Lochmaea*

capreae (Coleoptera: Chrysomelidae) способна к нормальному развитию как на иве, так и на тополе и даже предпочитает последний в условиях эксперимента, но в природе никогда не встречается на тополе, который в Подмоскowie связан с сухими грунтами, а яйца *L. capreae* очень чувствительны к влажности (Креславский-Смирнов, 1988). Вероятно, что какие-то биотические условия влияют и на распределение *G. viridula*, поскольку *Rum. confertus* растет в местах с высоким увлажнением, способен выносить затопление полыми водами, встречается преимущественно на лугах, редко встречается в осветленных лесах в поймах рек (Работнов, Былова, 1974), а *Rum. obtusifolius* предпочитает хорошо дренированные почвы, хорошо выносит затенение и тяготеет к лесам, оврагам, зарослям кустарников (Лозина-Лозинская, 1936; Работнов, 1951). Было показано, что успешность популяции *G. viridula* зависит от местообитания при том, что кормовым растением во всех местообитаниях был *Rum. obtusifolius*. Наилучшая выживаемость наблюдалась на участках с монокультурой, тогда как на более поздних сукцессионных стадиях сообществ с разнообразной растительностью она снижалась (Smith, Whittaker, 1980b). Даже при намеренной интродукции нескольких самок на *Rum. obtusifolius* в неподходящем местообитании они не смогли образовать новую колонию (Kwon, 2006).

Удаленность потенциальных кормовых объектов *G. viridula* друг от друга может быть проблемой для распространения этого вида, поскольку значительная часть взрослых особей *G. viridula* перемещается только между ближайшими растениями, а миграция на расстояния более семи метров редка (Whittaker et al., 1979). Даже при вымирании локальной популяции (например, из-за наводнения или скашивания), повторное заселение может занять длительное время (Whittaker et al., 1979).

Переход на инвазионное растение также может быть затруднен, так как биотопы *Rum. confertus* и *Reynoutria* мало пересекаются. Тем не менее, в Великобритании было зарегистрировано повреждение листьев *Rey. japonica* жуками *G. viridula* после сильного скелетирования соседних растений *Rum. obtusifolius* (Shaw, Seiger, 2002). В другом исследовании было выявлено, что популяции *G. viridula* на *Reynoutria* могли поддерживаться только за счет

постоянной иммиграции с соседних участков, засаженных щавелем, так как жуки выживали только на гибриде *Rey. ×bohemica*, и уровень фитофагии составлял всего около 15 % по сравнению с *Rum. obtusifolius* (Zimmermann, Topp, 1991 цит. по Martinková, Honěk, 2004).

В нашем исследовании также было установлено, что, хотя *G. viridula* может использовать рейнутрию в пищу, но приспособленность при этом сильно падает и не всегда удается завершить жизненный цикл. На *Rey. sachalinensis* выживаемость была нулевой: личинки погибали до первой линьки, а имаго не могли размножаться. 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. Кроме того, имаго при наличии выбора никогда не предпочитали рейнутрию, хотя выбор личинок (в эксперименте использовались личинки второго и третьего возраста) был случайным.

Возможной причиной такой низкой приспособленности может быть морфологическая непригодность рейнутрии в качестве кормового растения, так как у *Rey. sachalinensis* и *Rey. ×bohemica* более жесткие листья, ниже удельная листовая поверхность, выше содержание сухого вещества в листе и соотношение C/N по сравнению с *Rum. obtusifolius* (Krebs, 2009). Вероятно, именно из-за высокой жесткости листьев личинки младших возрастов не могли питаться на рейнутрии, успешное развитие могло происходить только на молодых более нежных листьях *Rey. × bohemica*. Листья *Rey. sachalinensis* в добавок ко всему имеют опушение, которое может служить защитой от фитофагов (Levin, 1973). Гистологические исследования показали, что листья *Rey. sachalinensis* и *Rey. × bohemica* незначимо отличались по толщине и размерам кристаллов оксалата кальция (Békési-Kallenberger et al., 2016).

Если морфологические характеристики листьев могут быть препятствием для ротовых аппаратов личинок, то для личинок старших возрастов и имаго они представляют меньшую проблему, поскольку те могут успешно повреждать листья, хотя это не всегда приводит к успешному развитию. Важную роль, вероятно, играет также фитохимический состав растений. В листьях *Rey.*

sachalinensis и *Rey. japonica* очень высокое содержание полифенолов и тритерпеноидов (Lachowicz et al., 2019; Lachowicz, Oszmiański, 2019). У *Rum. confertus* и *Rum. obtusifolius* содержание полифенолов тоже высокое, но биохимические профили щавеля и рейнутрии значительно различаются (Feduraev et al., 2022; Li et al., 2022), что может влиять на способность специализированных на щавеле фитофагов переходить на питание рейнутрией. В Японии также было показано наличие у *Rey. sachalinensis* механизма индуцированной защиты: в ответ на повреждения жуком *Popillia japonica* синтезируется фенилацетонитрил (Yamaguchi T. et al., 2016).

С другой стороны, возможно, рейнутрия не содержит каких-то веществ, необходимых для развития. На это может указывать более высокое соотношение C/N в листьях *Rey. ×bohemica* по сравнению с двумя видами щавеля (то есть низкое содержание азота). Однако в большинстве опубликованных исследований питание пищей с низким содержанием азота или неподходящей пищей, и особенно голодание, приводили к повышению значений $\Delta^{15}\text{N}$ (Scrimgeour et al., 1995; Adams, Sterner, 2000), тогда как в нашем случае у личинок *G. viridula*, питавшихся *Rey. ×bohemica*, наблюдались очень низкие, отрицательные значения $\Delta^{15}\text{N}$.

Помимо содержания азота в пище могут быть важны и какие-то специфические компоненты, например, для щавеля характерно высокое содержание щавелевой и аскорбиновой кислоты (Работнов, 1951; Vasas et al., 2015). В рейнутрии эти вещества также присутствуют, хотя и в меньших количествах: в *Rum. confertus* содержание витамина С составило 203–330 мг% (Работнов, 1951), а у *Rey. sachalinensis* и *Rey. ×bohemica* максимальные показатели, наблюдавшиеся летом, составили $46,1 \pm 0,01$ мг% и $41,34 \pm 0,01$ мг%, соответственно (Куклина, Цыбулько, 2019). Аскорбиновая кислота является незаменимым питательным веществом для роста и развития насекомых (Vanderzant et al., 1962; Kramer, Seib, 1982). Недостаток аскорбиновой кислоты в пище может снижать число яиц и их выживаемость, приводить к смерти личинок (Vanderzant et al., 1962). Для некоторых насекомых щавелевая кислота служит отпугивающим веществом, например, подавляя пищевое поведение *Nilaparvata lugens* посредством связывания с вкусовым рецептором Gr23a (Kang et al., 2023). Однако для личинок

Zizeeria maha (Lepidoptera: Lycaenidae), адаптированных к питанию на *Oxalis corniculata* (Oxalidaceae), который накапливает щавелевую кислоту, она являлась основным стимулятором питания (Yamaguchi M. et al., 2016).

Личинки *G. viridula* в экспериментах не проявили способности выбирать для питания растение, на котором их приспособленность выше, однако учитывая их невысокую способность к расселению (в среднем несколько десятков сантиметров за всю личиночную стадию – Martinková, Honěk, 2004), за выбор кормового растения для своего потомства отвечает самка. Выбор взрослых насекомых в основном соответствовал их приспособленности к растениям, за исключением отсутствия предпочтений между *Rum. obtusifolius* и *Rey. ×bohemica*, а также между двумя видами рейнутрий. Известно, что при повреждении листьев *Rum. confertus* выделяются летучие вещества, влияющие на поведение насекомых (Piesik et al., 2012; Piesik et al., 2023). В частности, самки и самцы *G. viridula* привлекаются (Z)-3-гексеналом и (Z)-3-гексенил ацетатом в концентрациях, аналогичных тем, что испускаются поврежденными листьями *Rum. confertus*. Однако при более высоких концентрациях этих веществ или при их небольших концентрациях в составе смеси, насекомые избегали этих летучих органических соединений (Piesik et al., 2011; Piesik et al., 2020). В ответ на повреждение листьев у рейнутрий также индуцируется выработка летучих веществ, таких как (Z)-3-гексенил ацетат и (Z)-3-гексенол, а также (E)-4,8-диметил-1,3,7-нонatriен, являющийся аттрактантом для паразитоидов (Kawano et al., 1999). Возможно, их концентрация оказывается отпугивающей для *G. viridula* (имеющиеся в статье данные не позволяют корректно провести сравнение концентраций в двух исследованиях) или влияют другие соединения, вырабатываемые рейнутрией. Отсутствие предпочтений между *Rum. obtusifolius* и *Rey. ×bohemica*. может быть связано с промежуточными концентрациями летучих веществ, которые не позволяют насекомым четко ориентироваться между этими растениями, однако, к сожалению, у нас нет данных про летучие соединения *Rum. obtusifolius*.

Аналогично нашему исследованию, в Швейцарии было показано, что для личинок *G. viridula* характерна более высокая площадь съедаемого листа в день и скорость роста на *Rum. obtusifolius* по сравнению с *Rey. ×bohemica*,

Rey. sachalinensis и *Rey. japonica* (Krebs et al., 2011). Однако наши результаты по сравнению разных видов рейнутрий отличаются: в Швейцарии личинки *G. viridula* потребляли больше листовой площади в день и росли быстрее на *Rey. sachalinensis* по сравнению с *Rey. ×bohemica*, тогда как в нашем исследовании развитие личинок *G. viridula* на *Rey. sachalinensis* оказалось невозможным.

Это можно объяснить тем, что в наших исследованиях были использованы растения с разными генотипами. Устойчивость к трём из четырёх протестированных фитофагов, включая *G. viridula*, значительно варьировала среди генотипов *Rey. ×bohemica* и *Rey. sachalinensis* (Krebs et al., 2011). Качество растения для насекомых может варьировать между генотипами кормовых растений, что приводит к различиям в подверженности фитофагии (Craig et al., 2000; Underwood, Rausher, 2000; McGuire, Johnson, 2006). На предпочтения фитофагов может влиять и уровень плоидности, поскольку полиплоиды часто имеют более низкие темпы роста и более высокую устойчивость к фитофагам по сравнению с диплоидами, что связано с увеличенным содержанием алкалоидов, терпенов и других вторичных соединений (Levin, 1983). И для *Rey. sachalinensis* и для *Rey. ×bohemica* известны тетраплоидные, гексаплоидные и октаплоидные формы (Drazan et al., 2021). В Швейцарии было показано, что повреждения листьев уменьшаются с увеличением уровня плоидности у видов *Reynoutria*: наибольшая устойчивость к европейским фитофагам была у октаплоидной *Rey. japonica*, а наименьшая – у диплоидной *Rey. baldschuanica* (Krebs, 2009). Однако мы не можем с уверенностью сказать, какие цитотипы были у использованных нами растений.

Высокая корреляция профилей экспрессии генов между пробами жуков, питавшихся *Rum. confertus*, указывает на стабильность и воспроизводимость транскриптомного ответа на данный кормовой ресурс. В то время как транскриптомы жуков, питавшихся *Rey. ×bohemica*, слабо коррелируют между собой, 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 большему разбросу транскриптомных профилей.

Адаптивная регуляция экспрессии генов может играть ключевую роль в способности насекомых справляться с различными химическими соединениями растений (Vogel et al., 2014). Различия в экспрессии генов на разных растениях были показаны для популяции паутинных клещей *Tetranychus urticae*, которые проявляют зависимую от кормового растения экспрессию генов, связанных с ферментами слюны, пищеварением и детоксикацией (Huo et al., 2021). В другом исследовании на паутинных клещах было продемонстрировано, что у клещей, перенесенных с фасоли на томат и выращенных на нём в течение 30 поколений, происходят как конститутивные, так и индуктивные изменения в экспрессии генов, особенно тех, которые кодируют детоксицирующие ферменты и транспортеры ксенобиотиков (Wybouw et al., 2015). Различия в экспрессии генов часто связаны с активацией детоксицирующих путей, изменениями в метаболизме питательных веществ или другими механизмами адаптации, которые позволяют насекомым оптимизировать свое физиологическое состояние в зависимости от доступного источника пищи. Например, у гусениц *Heliconius melpomene* (Lepidoptera: Nymphalidae) было выявлено 326 дифференциально экспрессируемых генов при питании на двух видах растений: более токсичном *Passiflora menispermifolia* (Passifloraceae) и менее токсичном *Passiflora biflora*. Большая часть этих генов была связана с детоксикацией, транспортом веществ и структурными компонентами пищеварительного тракта, причем наиболее значительными были глутатион S-трансферазы и UDP-глюкуронозилтрансферазы (Yu et al., 2016).

Однако в нашем случае не удалось найти явных биологических процессов, молекулярных функций или клеточных компонентов, которые бы сильно ассоциировались с дифференциально экспрессируемыми генами, что может указывать на комплексный характер адаптивных изменений, не ограниченных отдельными функциональными группами генов. Также, возможно, отсутствие четко обогащенных функциональных категорий может быть связано с тем, что жуки были экспонированы на соответствующих кормовых растениях в течение суток. Листоеды могли не успеть активировать характерные механизмы детоксикации и адаптации к растительным вторичным метаболитам, что могло бы привести к более выраженному изменению экспрессии определенных групп генов.

Вместо этого у них наблюдается повышенная экспрессия генов, связанных с передачей сигнала, внутриклеточным транспортом и мембранными переносчиками. В обсуждаемых выше примерах сроки пребывания жуков на тестируемых кормовых растениях составили от двух суток в случае паутинных клещей (Huo et al., 2021) до всей жизни в случае гусениц *H. melpomene* (Yu et al., 2016).

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. Другие исследования по анализу транскриптомов насекомых, выращенных на разных растениях, показывают, что различные кормовые растения вызывают специфические изменения в экспрессии генов, связанных с метаболизмом и детоксикацией. Например, у саранчи *Oedaleous asiaticus* (Orthoptera: Acrididae) транскриптомный ответ кишечника значительно различается при питании разными видами растений, что указывает на индукцию различных детоксикационных путей в зависимости от состава корма (Huang et al., 2017). Анализ изменения транскрипции у *T. urticae*, питавшихся на своем исходном хозяине (фасоли), а затем переведенных на другие растения (хлопок, огурец, баклажан), показал, что экспрессия генов, связанных с секрецией слюны, пищеварением и детоксикацией, зависела от конкретного кормового растения (Huo et al., 2021). При этом различные группы фитофагов могут демонстрировать разные стратегии регуляции транскрипции в ответ на кормовые растения. Так, было показано, что у специализированного фитофага *Manduca sexta* (Lepidoptera: Sphingidae) изменение транскриптома происходит в зависимости от конкретного

типа пищи, тогда как у полифага *Heliothis virescens* (Lepidoptera: Noctuidae) экспрессия регулируется единым набором генов, независимо от состава диеты (Govind et al., 2010).

Было выявлено 13 генов, которые экспрессируются во всех трех жуках, которые последние сутки питались *Rey. ×bohemica*, но не встречаются ни в одном из жуков, питавшихся на одном из видов щавеля. Среди них наибольший интерес представляют активация убиквитин-карбоксильной гидролазы, которая также увеличивала свою экспрессию при остром воздействии аналога ювенильного гормона метопрена в гепатопанкреасе *Homarus americanus* (Horst et al., 2007), и гуанин-связывающего белка, уровень мРНК которого изменялся в ответ на тепловой шок, ультрафиолетовое излучение и воздействие борной кислоты у рабочих особей *Solenopsis invicta* (Zhao et al., 2012).

Интерес вызывает и активация гена металлотранспортера CNNM4 у жуков, питавшихся на *Rey. ×bohemica*. Этот белок может играть важную роль в ответ на повышенную концентрацию металлов в кормовом растении. Во Франции было показано, что *Rey. ×bohemica* обладает высокой толерантностью к стрессу от металлов, способна накапливать их в корневищах, однако в надземные части транспортировался только цинк (Barberis et al., 2020). С другой стороны, в Сербии не было обнаружено накопления металлов *Rey. ×bohemica*, кроме запасов Fe и Mn в корнях (Širka et al., 2016). У *Rey. japonica* в Румынии перенос металлов из почвы в ткани растения был высокоэффективным, все четыре изученных тяжелых металла (Cd, Cu, Pb, Zn) превысили нормальный порог концентрации металлов в растении (Vidican et al., 2023). В Польше *Rey. japonica* также была способна накапливать высокие уровни тяжелых металлов, в особенности цинка (Rahmonov et al., 2014; Rahmonov et al., 2019).

Не менее важно отметить, что не только активация, но и выключение генов наблюдалось у жуков, питавшихся на *Rey. ×bohemica*. Так, 10 транскриптов присутствовали во всех пробах с двух видов щавелей, но не были обнаружены у жуков с *Reynoutria*. Интересно, что между двумя видами щавеля также была выявлена явная разница в экспрессии генов, хотя оба вида активно потребляются жуками *G. viridula* и обеспечивают их нормальное развитие.

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

7.1. Идентификация заражения бактериями *Wolbachia* в популяции *A. oleracea*

Участки гена *wsp* были успешно амплифицированы и секвенированы из всех шести образцов *A. oleracea*. Эти последовательности показали наиболее точное совпадение с последовательностями *Wolbachia* (Е-значение равно нулю), что подтверждает наличие заражения вольбахией в популяции.

Более того, все 111 собранных особей *A. oleracea*, встреченных в их естественной среде обитания или выращенных из яиц, были самками, так что 95 % доверительный интервал для доли самцов в популяции составляет 0,0–3,27 %. Жуки, выращенные в лаборатории из яиц или из собранных в природе личинок, не размножались в лабораторных условиях, но некоторые взрослые самки, собранные в природе, откладывали яйца в лабораторных условиях.

7.2. Пищевые предпочтения *Altica oleracea*

Парный тест Уилкоксона показал, что имаго *A. oleracea* на листьях *C. angustifolium* повреждает значимо большие площади по сравнению с другими растениями семейства Onagraceae (Рис. 18, рис. 21Б), включая как аборигенные (*E. montanum*), так и инвазионные 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* (Приложение 4).

Аналогичные предпочтения наблюдаются у личинок: они также оставляют значимо большие по площади повреждения на *C. angustifolium* по сравнению с другими растениями семейства Onagraceae (Рис. 19, Рис. 21Б), 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* (Приложение 4). Тем не менее, когда в эксперименте в качестве альтернативного варианта используются листья иван-чая, они неизменно выбирают их.

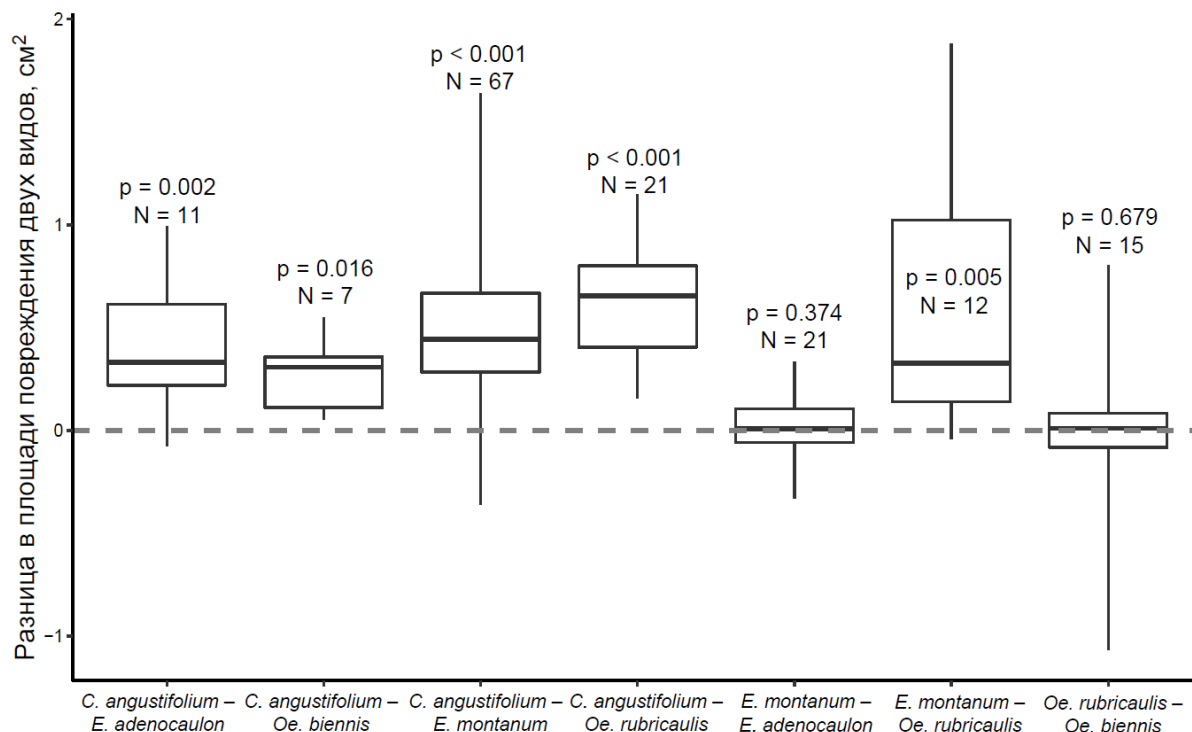


Рисунок 18. Разница в площади повреждений, оставленных имаго *Altica oleracea* на семи парах растений в эксперименте по выявлению пищевых предпочтений. В каждом эксперименте участвовало пять жуков и он длился шесть часов. Показаны р-значения в парном тесте Уилкоксона и размеры выборки.

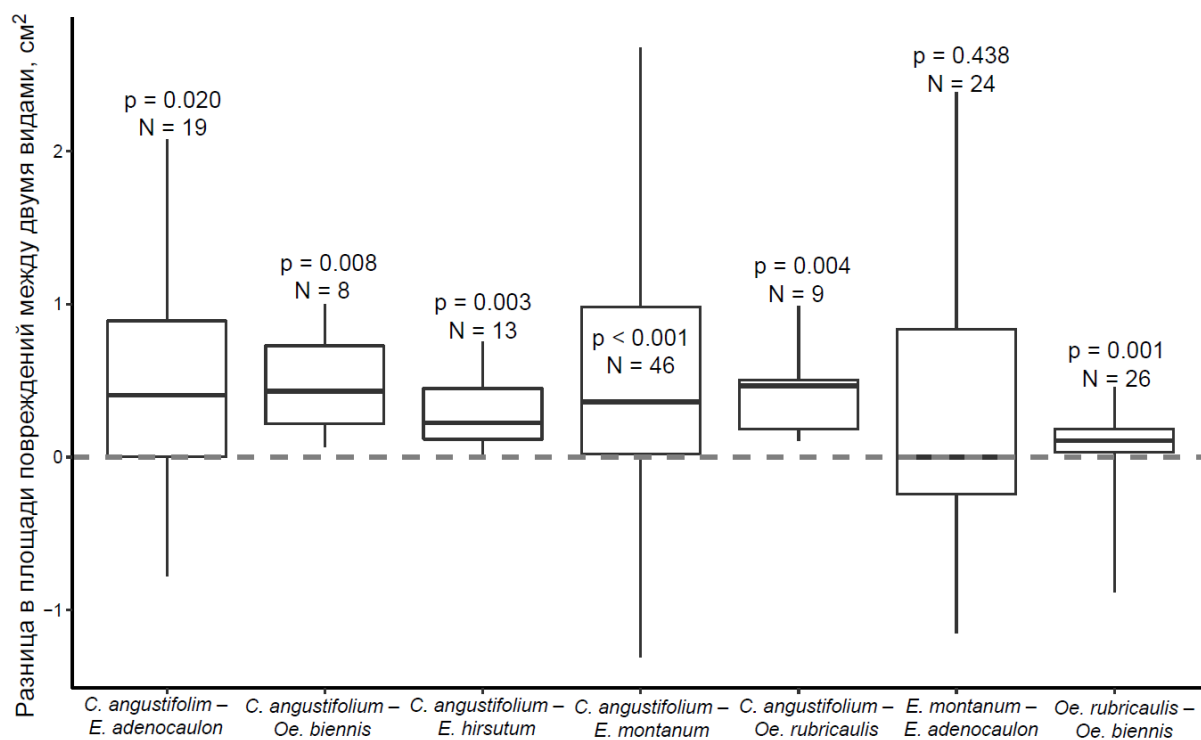


Рисунок 19. Разница в площади повреждений, оставленных личинками *Altica oleracea* на семи парах растений в эксперименте по выявлению пищевых предпочтений. В каждом эксперименте участвовало десять личинок и он длился шесть часов. Показаны р-значения в парном тесте Уилкоксона и размеры выборки.

Те же самые закономерности выявляются при анализе распределения личинок на листьях разных растений спустя шесть часов с начала эксперимента (Рис. 20, Рис. 21Б). Однако 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.

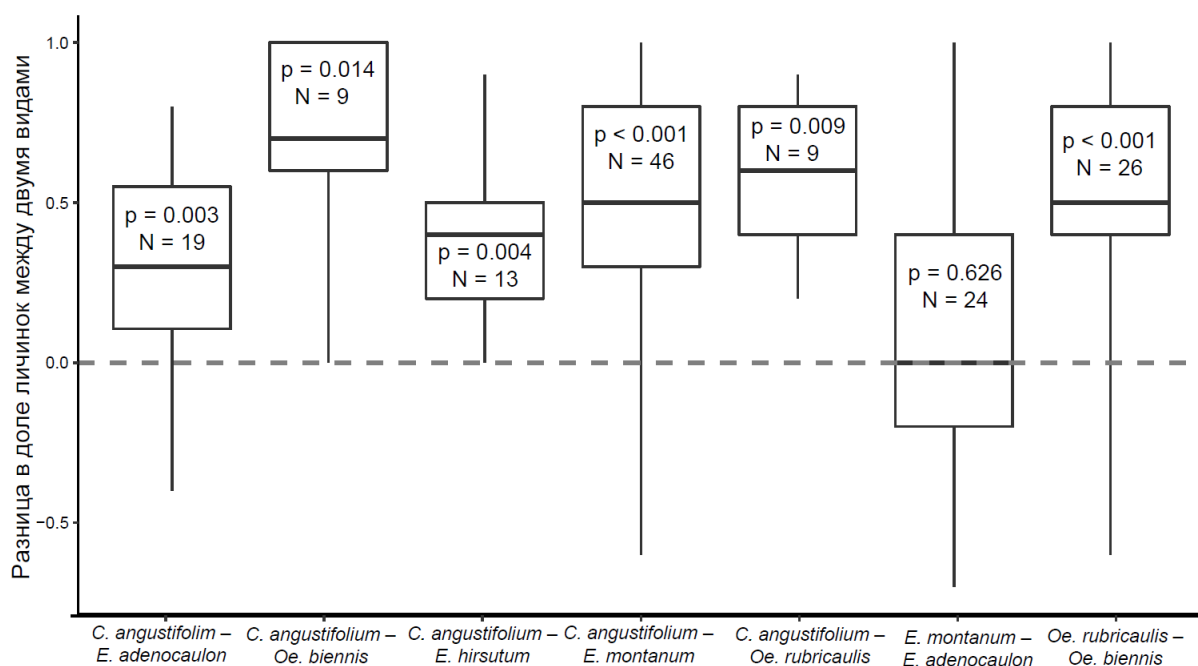


Рисунок 20. Разница в доле личинок *Altica oleracea*, расположенных на листьях одного из двух предоставленных на выбор растений в эксперименте по выявлению пищевых предпочтений. В каждом эксперименте участвовало десять личинок и он длился шесть часов. Показаны p-значения в парном тесте Уилкоксона и размеры выборки.

В эксперименте с ориентацией по запаху листоеды *A. oleracea* продемонстрировали способность находить иван-чай по запаху ($p = 0,001$ в парном тесте Уилкоксона). В среднем в банки с *C. angustifolium* было поймано $4,8 \pm 2,8$ (среднее $\pm$ стандартное отклонение) жуков, в то время как в банках с *E. montanum* средний улов был значительно ниже, среднее ($\pm$ стандартное отклонение) составило $1,6 \pm 2,3$ жуков.

7.3. Оценка приспособленности *Altica oleracea* при развитии на разных растениях

Масса куколок, личинки которых питались на *Oe. biennis*, значительно меньше, чем масса куколок, личинки которых питались на *C. angustifolium*, *E. montanum*, *Oe. rubricaulis* (Рис. 21В). К сожалению, высокая смертность личинок на *E. hirsutum* не позволила собрать достаточную выборку для этого вида растений.

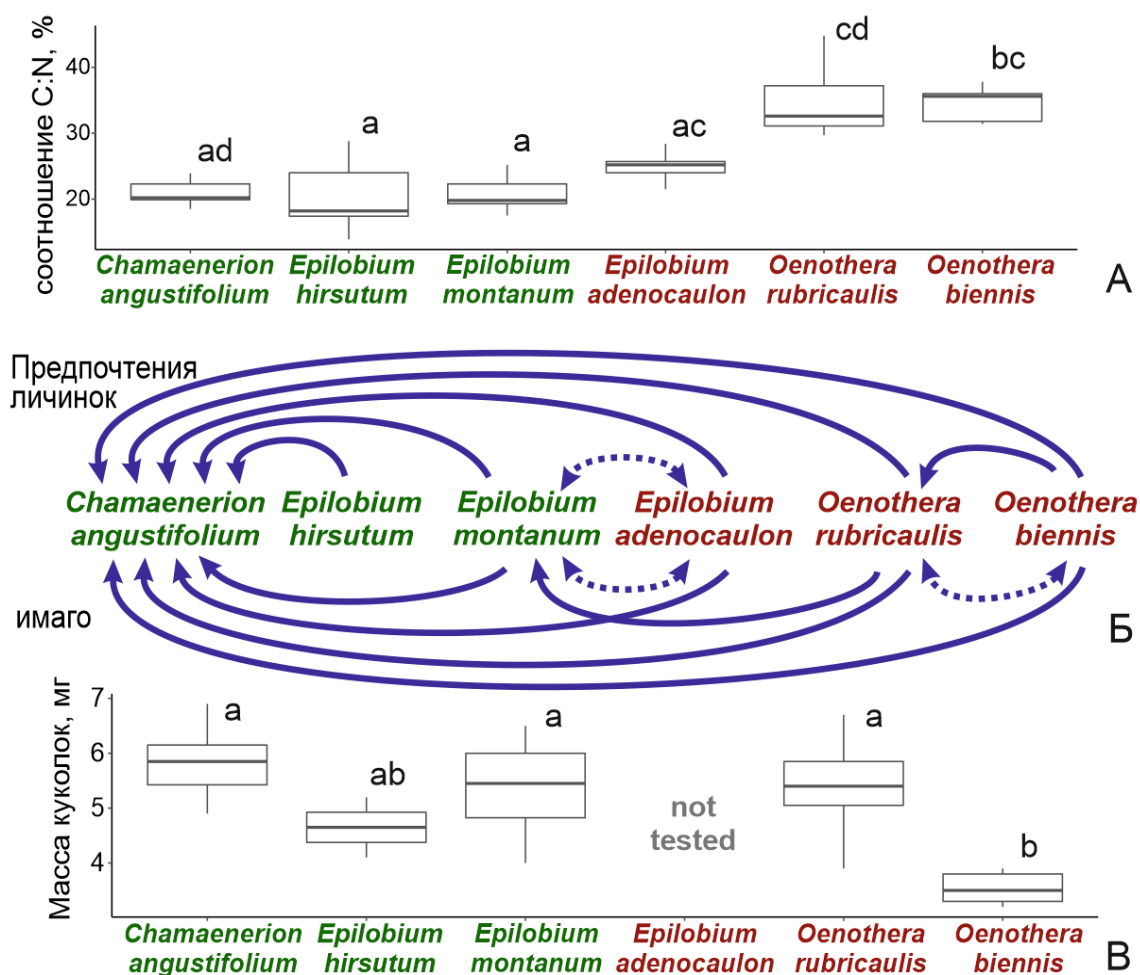


Рисунок 21. А. Сравнение соотношения C:N в изученных аборигенных и инвазионных видах растений. N = 5 образцов для каждого вида. Показаны медианные значения, интерквартильные размахи и размахи. Разные буквы указывают на статистически значимые различия ($p \leq 0,05$ с поправкой Бонферрони) в тесте Данн. Б. 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. В. 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.

Между исследуемыми растениями есть значимые различия в массовом соотношении C:N ($p = 0,001$ в тесте Краскела – Уоллиса). Последующий пост-хок анализ критерием Данн показал, что как *Oe. rubricaulis*, так и *Oe. biennis* имели более высокие значения C:N по сравнению с местными видами (рис. 21А).

7.4. Обсуждение факторов, влияющих на выбор кормового растения листоедами *Altica oleracea*

Эксперименты по выявлению пищевых предпочтений жуков-листоедов *Altica oleracea* показали, что как имаго, так и личинки предпочитают *Chamaenerion angustifolium* среди всех остальных растений, независимо от их инвазионного статуса. Взрослые жуки не проявили предпочтений между местным и инвазионным кипреем или между двумя видами энотеры, один из которых является высокоинвазионным (*Oenothera biennis*), а второй (*Oe. rubricaulis*) — менее инвазионным (Mihulka, Ryšek, 2001; Tokhtar, Groshenko, 2013). Этот результат противоречит предположениям гипотезы освобождения от врагов (ERH), согласно которой менее инвазионные виды растений чаще сталкиваются с патогенами (Mitchell, Power, 2003) или испытывают большее повреждение фитофагами по сравнению с более инвазионными видами (Cappuccino, Carpenter, 2005; Carpenter, Cappuccino, 2005).

Наши результаты согласуются с исследованием, сравнивающим уровень фитофагии у аборигенных, инвазионных и неинвазионных видов *Eugenia* (Myrtaceae) в Южной Флориде, где и инвазионные, и неинвазионные интродуцированные виды *Eugenia* испытывали меньше повреждений от насекомых, чем местные виды, без значительных различий между инвазионными и неинвазионными интродуцированными видами (Liu et al., 2007). В нашем исследовании мы использовали не только высокоинвазионные и менее инвазионные интродуцированные виды, между которыми не было обнаружено различий, но также три аборигенных вида, между которыми различия по предпочитаемости насекомыми были значимы.

Хотя жуки явно предпочитают иван-чай, прирост массы личинок на нем не отличается значительно от прироста на *Epilobium montanum* и *Oe. rubricaulis*. Можно предположить, что развитие на этих растениях не приводит к снижению

приспособленности листоедов, а их выбор может быть связан с различной распространенностью растений в сообществе. Насекомые могут обучаться предпочитать более распространенные кормовые растения, что потенциально повышает приспособленность потомства за счет выбора наиболее подходящих и доступных растений (Courtney, Kibota, 1990; Cunningham et al., 2001). Другое объяснение может заключаться в том, что питание на *E. montanum* и *Oe. rubricaulis* может приводить к снижению других компонентов приспособленности. Для более точной оценки приспособленности на разных видах растений важно рассматривать весь жизненный цикл, желательно в природных условиях, чтобы определить, как состояние на каждом этапе развития влияет на общие темпы роста популяции (Brown et al., 2017).

В регионе исследования иван-чай является наиболее распространенным растением из исследуемых и образует значительные заросли, в которых жуки-листоеды *A. oleracea* встречаются чаще всего. Между тем, в других регионах предпочтения этого вида могут отличаться. Например, исследования этих жуков в Израиле, где *C. angustifolium* не растет (Danin, Fragman-Sapir, 2016; Raab-Straube, 2018; WFO, 2023), показывают, что они встречаются на *E. hirsutum* (Furth, 1980), который в наших исследованиях оказался непривлекательным и привел к высокой смертности личинок. Другие исследования сообщают, что *A. oleracea* питается представителями семейства Onagraceae, и этих жуков также находили на таких растениях, как *Lythrum*, *Polygonum*, *Cirsium*, *Epilobium*, *Vitis*, *Sanguisorba*, *Potentilla*, *Veronica*, *Acanthus*, которые также могут быть потенциальными источниками пищи (Gruev, Tomov, 1986; Aslan, Gök, 2006; Aslan et al., 2009). Однако отмечается, что некоторые из этих растений жуки-листоеды потребляют в пищу только в случаях голодового стресса (Furth, 1980).

Важно отметить, что несмотря на явные предпочтения в пользу иван-чая, в почти всех наших экспериментах небольшая часть жуков выбирала альтернативное растение. Это нельзя объяснить нехваткой иван-чая, так как в течение эксперимента (6 часов) в большинстве случаев была повреждена только небольшая часть доступного листа (менее 10 %). 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).

Хотя имаго *A. oleracea* не проявляют предпочтений между *Oe. rubricaulis* и *Oe. biennis*, личинки более избирательны и избегают *Oe. biennis*, развитие на которой обеспечивает меньший набор массы. Этот меньший набор массы личинками *A. oleracea* на *Oe. biennis* может быть обусловлен физическими характеристиками растения, так как оно имеет относительно толстые и густо опушенные листья. Для *Altica deserticola* было показано, что личинки из-за маленьких размеров ротового аппарата, не могут питаться жесткими листьями с толстой кутикулой *Glycyrrhiza inflata* (Fabaceae), в отличие от имаго (Chen et al., 2021). Однако в нашем исследовании и *Oe. biennis*, и *Oe. rubricaulis* имеют сильную опушенность листьев, что не объясняет различия в предпочтениях личинок между этими видами. Кроме физических характеристик, *Oe. biennis* также может обладать неподходящими биохимическими свойствами. Так, в её естественном ареале в Северной Америке было показано, что преобладающие олигомерные эллагитаннины *Oe. biennis* негативно влияют на фитофагов (Anstett et al., 2019). Однако эти соединения также присутствуют в других видах Onagraceae, и эллагитаннины идентичны и взаимозаменяемы между *C. angustifolium* и *Oe. biennis* (Baert et al., 2015, 2016; Karonen et al., 2010). Возможно, дело в других фитохимических веществах: всесторонний обзор показал, что различные виды Onagraceae содержат широкий спектр фитохимических веществ, включая флавоноиды, танины, феноловые кислоты, тритерпеноиды, сапонины и эфирные масла (Shawky et al., 2021). Примечательно, что для кипрея было зарегистрировано 50 различных веществ, а для *Oe. biennis* — 22, из которых только 4 общие для обоих (Таблица 2 в Shawky et al., 2021).

Еще одной причиной меньшего прироста массы на *Oe. biennis* может быть низкое содержание азота (высокое соотношение C:N), что указывает на низкую питательную ценность этого растения (Dorgelo, Leonards, 2001). Однако, несмотря на то, что *Oe. rubricaulis* имеет соотношение азота к углероду сходное с *Oe. biennis*, она обеспечивает прирост массы личинок не отличающийся от *C. angustifolium*. Высокое соотношение C:N у этих двух инвазионных видов удивительно, так как

гипотеза эволюции повышенной конкурентоспособности (EICA) (Blossey, Nötzold, 1995) предполагает, что освобождение от природных врагов позволяет снизить вклад в защиту от фитофагов и направить ресурсы на рост или другие признаки, повышающие приспособленность (Zou et al., 2008), поэтому листья инвазионных видов обычно имеют более высокую питательную ценность для фитофагов.

Неспособность взрослых насекомых выбрать наиболее подходящее растение предполагает, что гипотеза о связи между предпочтениями имаго и успешностью потомства, или принцип «мама знает лучше», может не работать с новыми интродуцированными растениями (Davis, Cipollini, 2014; Jones et al., 2019; см. также Jones, 2022). Выбор кормовых растений в значительной степени зависит от эволюционно сложившихся систем распознавания, которые позволяют идентифицировать и оценить химический состав и качество кормовых растений (Thompson, Pellmyr, 1991). В поисках пищи насекомые используют все свои чувства, причем доминирует ольфакторный анализатор (Павлов, 2016). Наши эксперименты подтверждают, что первоначальный выбор кормового растения *Altica oleracea* может основываться на обонятельных стимулах. В случае инвазионных растений невозможность корректного распознавания кормовых растений насекомыми из-за отсутствия необходимых адаптаций может приводить к ошибочной откладке яиц на неподходящие для развития растения (Jones et al., 2019). Это может привести к низкой выживаемости на новых растениях, феномену, известному как «эволюционная ловушка» (Yoon, Read, 2016; Singer, Parmesan, 2018). *Oe. biennis*, являясь широко распространенным растением, может стать такой эволюционной ловушкой.

В популяциях *Altica oleracea* наблюдается значительное смещение в сторону самок, вызванное инфекцией *Wolbachia* (Phillips, 1979; наши данные). В Западной Европе среди 221 особи из 44 популяций только 9,0 % были самцами (Jäckel et al., 2013). Несмотря на это, самцы, по-видимому, необходимы для размножения, так как у *A. oleracea* не обнаружено способности к партеногенезу. Для другого вида из того же рода, *A. lythri*, было показано, что один из трех гаплотипов производит только дочерей, при этом мужское потомство отсутствует уже на стадии яйца (Jäckel et al., 2013; Rohlfing et al., 2023). Однако для производства потомства

требуется спаривание, так как ни одно из неоплодотворенных яиц, отложенных самками этого гаплотипа, не развилось.

Такое значительное смещение в сторону самок существенно 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

8.1. Пищевые предпочтения *Bromius obscurus*

Площадь повреждения жуками-листоедами *B. obscurus* листьев *C. angustifolium* была выше всех остальных видов растений, как аборигенных, так и инвазионных (рис. 22; Приложение 5). Аборигенный *E. montanum* повреждали чаще, чем *E. hirsutum*, *Oe. rubricaulis*, *Oe. biennis*, однако не было разницы в площади повреждений между *E. montanum* и *E. adenocaulon* (рис. 22).

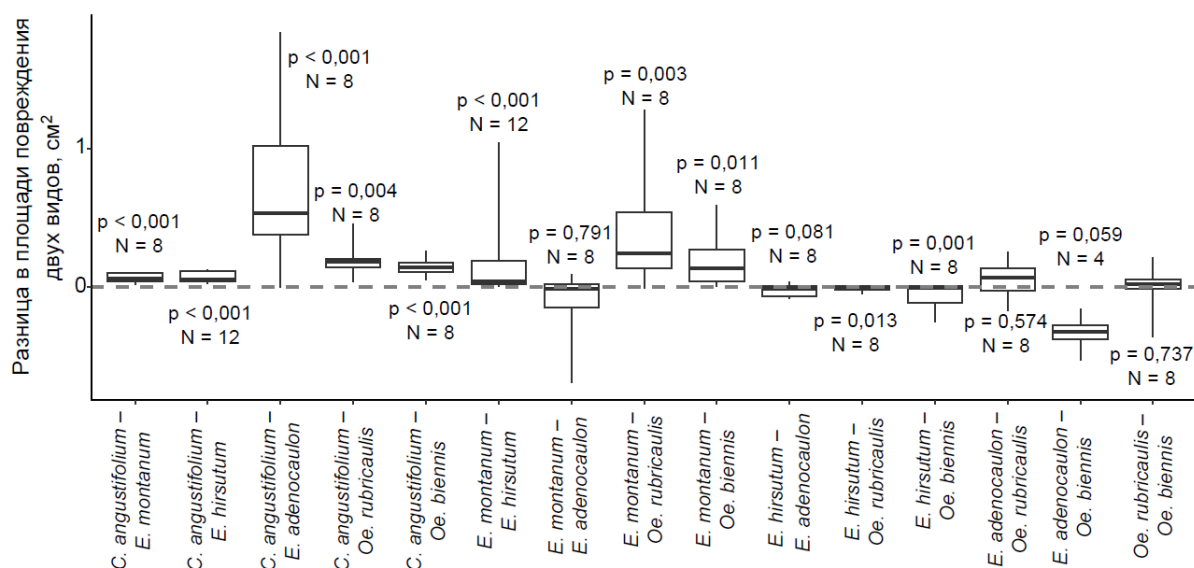


Рисунок 22. Разница в площади повреждений, оставленных имаго *Bromius obscurus* на различных парах растений в эксперименте по выявлению пищевых предпочтений. В каждом эксперименте участвовало пять жуков и он длился шесть часов. Показаны р-значения в парном тесте Уилкоксона и размеры выборки.

В эксперименте с ориентацией по запаху листоеды *B. obscurus* продемонстрировали способность находить иван-чай по запаху ($p < 0,001$ в парном тесте Уилкоксона): в среднем ($\pm$ SD) $10,6 \pm 5,6$ жуков за эксперимент попадали в банку-ловушку с *C. angustifolium* по сравнению с $4,0 \pm 3,4$ в банках с *E. adenocaulon*. Важно отметить, что, несмотря на явные предпочтения к иван-чаю, небольшая часть жуков оказывалась в банках с железистостебельным кипреем.

8.2. Обсуждение факторов, влияющих на выбор кормового растения листоедами *Bromius obscurus*

Эксперименты по выявлению пищевых предпочтений жуков-листоедов *Bromius obscurus* показывают, что они, как и *Altica oleracea*, при наличии выбора предпочитают *Chamaenerion angustifolium* среди всех остальных растений, независимо от их инвазионного статуса. Различия в пищевых предпочтениях могут быть объяснены рядом факторов, включая механические свойства листьев, химический состав и высокую распространенность иван-чая.

Очень малая доля повреждений жуками *B. obscurus* листьев аборигенного *E. hirsutum* и инвазионных *Oe. rubricaulis* и *Oe. biennis*, можно объяснить сильной опушенностью и толщиной листьев этих видов. Жуки в наших экспериментах всегда выбирали виды с менее опушенными листьями. На нескольких видах растений было показано, что плотность трихом на новых листьях увеличивается после повреждений фитофагами (Dalin et al., 2008; Tian et al., 2012), что может указывать на то, что трихомы на листьях могут служить защитой от фитофагов. В исследовании, по оценке роли плотности трихом листьев в устойчивости к фитофагам в шести популяциях *Datura stramonium* (Solanaceae), плотность трихом листьев положительно коррелировала с устойчивостью среди популяций и внутри пяти из шести популяций (Valverde et al., 2001).

Однако это не объясняет предпочтения *C. angustifolium* перед *E. montanum* и *E. adenocaulon*, так как все эти растения имеют достаточно тонкие, практически не опушенные листья. В данном случае, вероятно, играет роль различный химический состав растений (Shawky et al., 2021). Жуки-листоеды могут выбирать растения с более высокими питательными качествами или с меньшим количеством защитных соединений. В связи с тем, что личинки *B. obscurus* развиваются в почве, оценить их предпочтения и приспособленность этого вида на разных кормовых растениях оказалось затруднительно. Можно предположить, что более подходящими для питания личинок являются многолетние корневищные виды, образующие монодоминантные заросли, *C. angustifolium* и *E. hirsutum* по сравнению с однолетними кипреями или двулетними энотерами. С другой стороны питание на корневищах *E. hirsutum* может быть осложнено тем, что данный вид произрастает

в местообитаниях с повышенной влажностью – по болотистым местам, по берегам водоёмов, на влажных лугах (Штейнберг, 1949), что может требовать от личинок дополнительных адаптаций. Однако сведений о возможностях питания личинок на различных видах у нас нет.

Выбор листоедов может быть также связан с поведенческими адаптациями, которые позволяют выбирать иван-чай по химическим аттрактантам. В экспериментах по ориентации по запаху листоеды *B. obscurus* демонстрировали способность находить *C. angustifolium* по запаху, что говорит о том, что они могут воспринимать данные химические вещества на расстоянии. Насекомые обладают сложной обонятельной системой, которая отвечает за обнаружение и дифференциацию разнообразных запаховых стимулов (Binyameen et al., 2021) и позволяет им различать летучие соединения, выделяемые растениями-хозяевами и растениями-нехозяевами. Эти запаховые стимулы позволяют находить подходящие кормовые растения и избегать среды обитания с летучими органическими соединениями, выделяемыми растениями-нехозяевами (Schlyter, 2012; Binyameen et al., 2013).

Следует отметить, что выбор кормовых растений не может быть связан с их инвазионным статусом, так как различия в степени повреждения между аборигенным *E. montanum* и инвазионным *E. adenocaulon* не были статистически значимыми.

Как и в случае с *A. oleracea* пищевые предпочтения *B. obscurus* могли быть выработаны по отношению к наиболее распространенному кормовому растению (Courtney, Kibota, 1990; Cunningham et al., 2001). В регионе исследования иван-чай является наиболее распространенным растением из исследуемых и образует значительные заросли, в которых жуки-листоеды *B. obscurus* встречаются чаще всего. Другие исследования также показывают, что *C. angustifolium* является основным кормовым растением *B. obscurus*, также сообщается, что во Франции они изредка встречаются на *Vitis vinifera* (Vitaceae) и *Epilobium hirsutum* (Stammer, 1936; An et al., 2014; Fukumori et al., 2017).

Многие насекомые связаны с симбиотическими микроорганизмами, которые влияют на переваривание пищи (Brune, 2014; Ohkuma, 2003) и детоксикацию

вредных химических веществ (Bosch, Welte, 2016; Kikuchi et al., 2012). Переход на новое кормовое растение может быть осложнён отсутствием необходимой микробиоты. Было показано, что насекомые-генералисты содержат более разнообразную микробиоту, чем специализированные виды (Brunetti et al., 2021). Более высокое разнообразие микробиоты при широком спектре растений-хозяев можно рассматривать как адаптивный признак, полезный для расширения пищевых привычек, с другой стороны, это может быть просто следствием разнообразной диеты, приводящей к расширению спектра микробиоты (Brunetti et al., 2021).

У *B. obscurus* известны два разных бактериальных симбионта. Первый из них содержится в слепых мешках, связанных с соединением передней и средней кишки, и связан с гениталиями самок (Fukumori et al., 2017). Второй симбионт обитает в небольших криптах соединения средней и задней кишок, а также в женских гениталиях, что указывает на вертикальную передачу (Brunetti et al., 2021). Хотя их функция не ясна, можно предположить, что эта симбиотическая микробиота играет роль в пищевых привычках и будет влиять на возможность перехода на новое кормовое растение.

Другой особенностью *B. obscurus* является то, что они представлены триплоидными партеногенетическими самками (Lokki et al., 1976). Партеногенез может затруднять переход на новое кормовое растение, так как приводит к уменьшению генетической изменчивости, и делает популяции более генетически однородными (Fisher, 1930; Jaron et al., 2021). Новые полезные мутации медленнее распространяются в партеногенетических популяциях, чем в сопоставимых бисексуальных популяциях (Crow, Kimura, 1965), что снижает вероятность появления генотипов, способных эффективно адаптироваться к новым условиям питания. Полиплоидность также затрудняет проявление новых рецессивных мутаций.

Более того, в Скандинавии *B. obscurus* показал высокую степень мономорфности по сравнению с другими партеногенетическими насекомыми (Lokki et al., 1976). Авторы объясняют это тем, что *B. obscurus*, в отличие от других партеногенетических насекомых в их исследовании, — активно летающий жук с

непостоянной средой обитания. Благодаря этому происходит эффективная миграция высоко приспособленных генотипов и замещение менее адаптированных генотипов при их локальном вымирании (Lokki et al., 1976; Saura et al., 1977). Важно отметить, что авторы изучали жуков, собранных только с *C. angustifolium*, и пока нет сведений о генетической однородности популяций с разных кормовых растений. Можно предположить, что при возникновении мутантного фенотипа, обеспечивающего питание на новых кормовых растениях, может сформироваться новая партеногенетическая популяция. Так, партеногенетическая форма *Alsophila pometaria* (Lepidoptera: Geometridae) состоит из множества электрофоретически различимых генотипов, которые тесно ассоциированы с насаждениями разных кормовых деревьев (Mitter et al., 1979). В то же время, у размножающихся половым путем популяций не удалось выявить генетических различий между разными локалитетами из-за отсутствия ограничения генного потока между популяциями (Mitter et al., 1979).

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

9.1. Панмиктическое скрещивание

Динамика частот генотипов показывает, что распространение мутантного аллеля в популяции фитофагов в большинстве случаев происходит быстрее на инвазионном растении, чем на аборигенном (рис. 23А). Например, при наборе параметров, отраженных на рисунке 23А (соотношение численности инвазионного и аборигенного растений составляет 1:1; приспособленность дикого фенотипа на инвазионном растении на 15 % ниже, чем на местном растении; первоначальное равновесие Харди – Вайнберга в популяции с частотой мутантного аллеля 0,1), наблюдается сосуществование мутантного и дикого фенотипов в обеих популяциях фитофага в течение первых 150 поколений. Однако после 200 поколений аллель дикого типа элиминировался в популяции, живущей на инвазионном растении, в то время как в популяции, живущей на местном растении, сосуществовали оба аллеля. При этом после 500 поколений мутантный аллель стал фиксированным в обеих популяциях, что отражает его преимущество перед аллелем дикого типа.

В случае *de novo* возникшей мутации (начальная частота мутантных гомозигот равна нулю, а частота гетерозигот крайне низка), наши симуляции показывают, что после 200 поколений мутантный аллель может достичь частоты более 0,05 только в популяции фитофагов, обитающей на инвазионном виде (рис. 23Б, третья строка). При этом для достижения такого результата относительная численность инвазионного растения должна быть очень высока, а дикий фенотип должен испытывать значительную потерю приспособленности при питании на инвазионных растениях. Однако после 500 поколений частота мутантного аллеля может стать достаточно высокой не только на инвазионном растении, но и на аборигенном, что потенциально может приводить к вытеснению дикого аллеля с обоих видов растений. Стоит отметить, что для достижения этого состояния все равно необходима высокая численность инвазионного растения и значительные различия в приспособленности двух фенотипов. Когда существуют очень большие различия в приспособленности между мутантным и диким аллелями, а

распространенность инвазионного растения недостаточно высока, распространение мутантного аллеля замедляется, по-видимому, из-за ограниченной емкости окружающей среды, которая сдерживает быстрый рост популяции.

Если изначальные частоты генотипов в популяции фитофагов находятся в равновесии Харди – Вайнберга, возможны три сценария (рис. 23Б первая и вторая строка). Когда разница в приспособленности фенотипов минимальна или когда доля инвазионных растений низка, оба аллеля сосуществуют на обоих видах растений. Только в узком диапазоне почти равного соотношения обоих видов растений аллель дикого типа элиминируется на инвазионном растении, в то время как на аборигенном растении сосуществуют оба аллеля. Наконец, когда доля инвазионного растения превышает 50 %, практически при любой разнице в приспособленности происходит элиминация аллеля дикого типа на обоих видах растений. Вероятность третьего сценария увеличивается с числом поколений.

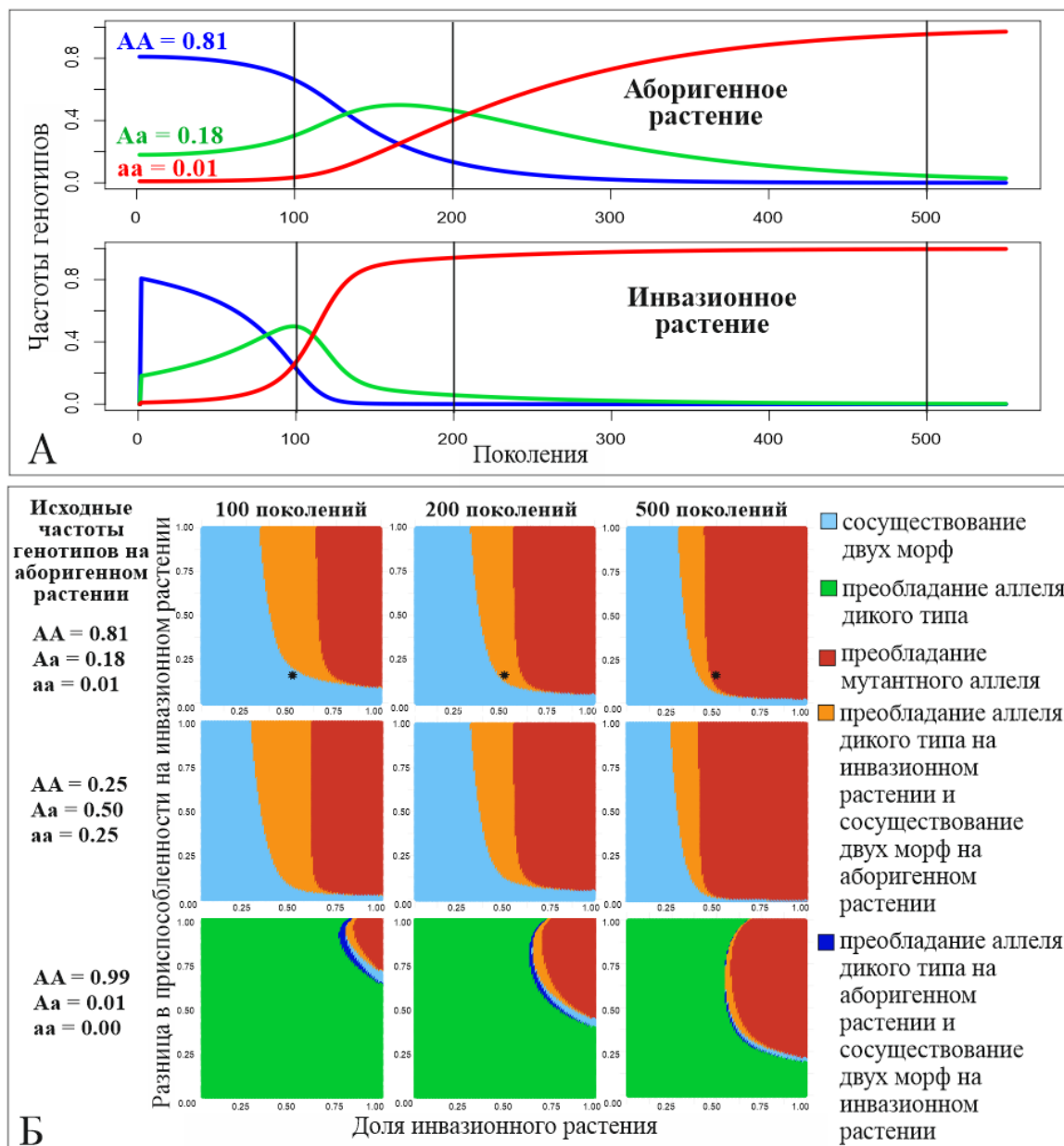


Рисунок 23. А. Динамика частот генотипов за 500 поколений. Доля инвазионного растения составляет 0,5. Приспособленность дикого фенотипа на инвазионном растении составляет 1,45 (потеря приспособленности на 15 %), приспособленность мутанта на инвазионном и аборигенном растении, а также приспособленность дикого фенотипа на аборигенном растении составляют 1,7. На инвазионном растении начальные частоты генотипов равны нулю. Б. Влияние доли инвазионного растения и разницы в приспособленности мутантного и дикого фенотипов на инвазионном растении на соотношение частот аллелей после 100, 200 и 500 поколений при различных начальных частотах генотипов (первые две строки соответствуют различным вариантам равновесия Харди – Вайнберга, третья строка соответствует редкой мутации в гетерозиготе). На инвазионном растении начальные частоты генотипов равны нулю. Приспособленность мутанта на инвазионном и аборигенном растении, а также приспособленность дикого фенотипа на аборигенном растении составляют 1,7. Звездочками отмечены параметры, отраженные на рисунке А.

9.2. Ассортативное скрещивание

В случае полного ассортативного скрещивания при исходно равновесных частотах генотипов фиксация мутантного аллеля происходит во всем рассматриваемом диапазоне через 50 поколений (Рис. 24, первая строка). Ассортативность играет решающую роль в ускорении появления мутантных гомозигот и их распространения в обеих популяциях в случае *de novo* возникшей мутации (Рис. 24, вторая строка). Поведение модели при ассортативном скрещивании становится независимым от начального состояния популяций уже через 20 поколений — начальные равновесные частоты и вновь возникшая мутация приводят к идентичным результатам.

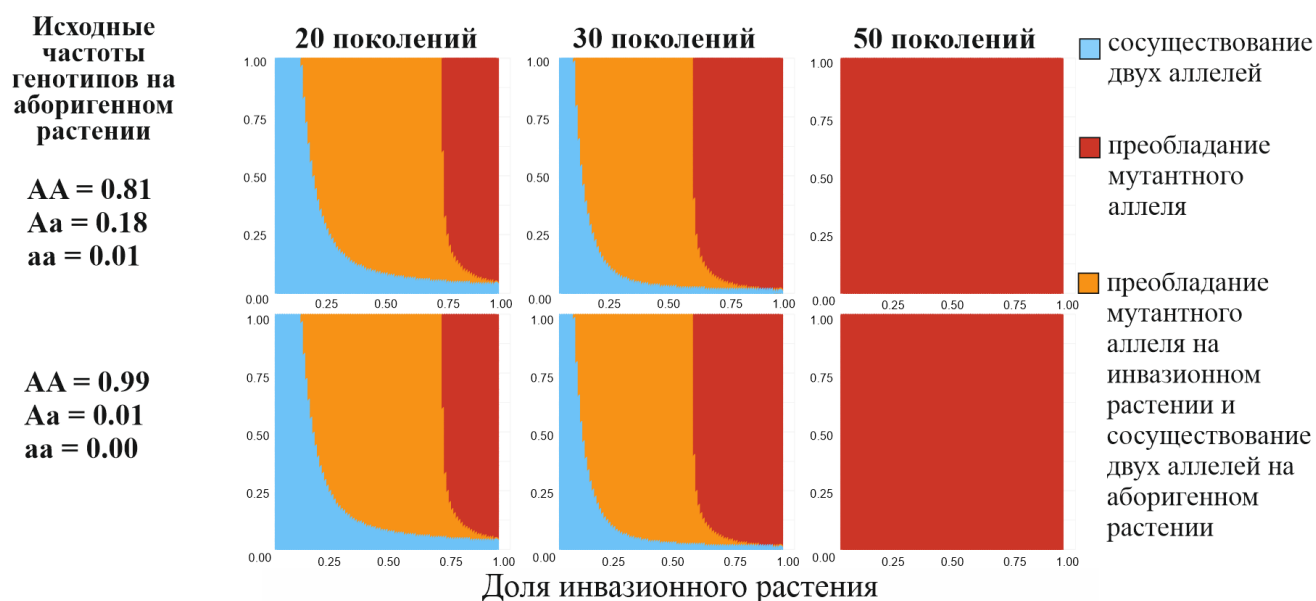


Рисунок 24. Влияние доли инвазивного растения и разницы в приспособленности мутантного и дикого фенотипов на инвазивном растении на соотношение частот аллелей для модели с ассортативным скрещиванием после 20, 30 и 50 поколений при различных начальных частотах генотипов (первая строка соответствует равновесию Харди-Вайнберга, вторая строка соответствует редкой мутации в гетерозиготе). На инвазивном растении начальные частоты генотипов равны нулю. Приспособленность мутанта на инвазивном и аборигенном растении, а также приспособленность дикого фенотипа на аборигенном растении составляет 1,7.

9.3. Скорость миграции на другой вид растений

Распространение мутантного аллеля ускоряется с увеличением генного потока между двумя популяциями, то есть с более высокой скоростью миграции между двумя видами растений (Рис. 25, первая строка). Это почти исключает сценарий, в котором аллель дикого типа элиминируется на инвазивном растении,

в то время как оба фенотипа все еще сосуществуют на местном растении. Другими словами, если мутантный аллель закрепляется в популяции на инвазионном растении, он благодаря потоку генов быстро закрепляется и в популяции на аборигенном растении.

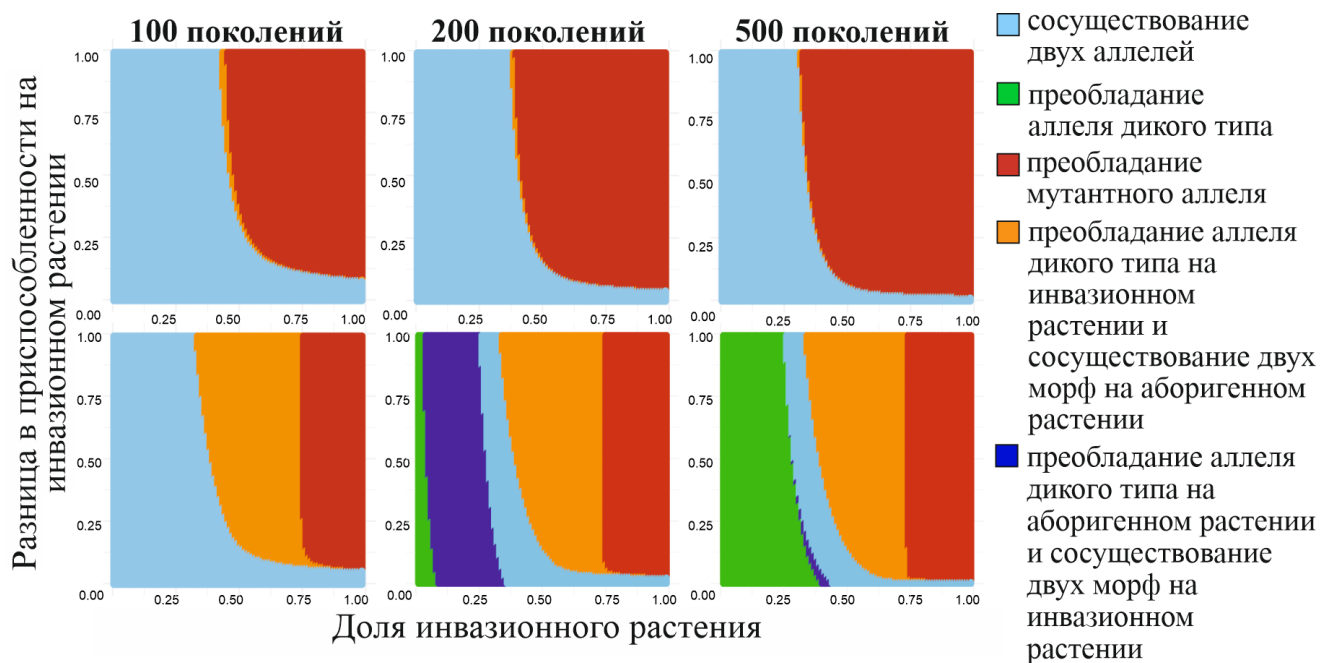


Рисунок 25. Влияние доли инвазионного растения и разницы в приспособленности мутантного и дикого фенотипов на инвазионном растении на соотношение частот аллелей для модели с панмиктическим скрещиванием после 100, 200 и 500 поколений при различных начальных частотах генотипов с разными режимами миграции мутантов (первая строка соответствует миграции в каждом поколении 10 % мутантной популяции с инвазионного на аборигенный и с аборигенного на инвазионный вид растений, вторая строка соответствует симметричной миграции 10 % мутантной популяции на инвазионный вид с аборигенного, и 1 % с инвазионного на аборигенный). Начальные частоты генотипов на аборигенном растении: $AA = 0,81$, $Aa = 0,18$, $aa = 0,01$. На инвазионном растении начальные частоты генотипов равны нулю. Приспособленность мутанта на инвазионном и аборигенном, а также приспособленность дикого фенотипа на аборигенном составляет 1,7.

В случае асимметричной миграции, когда мутантные фитофаги предпочтительно выбирают инвазионные растения, можно наблюдать различные результаты в зависимости от относительной численности инвазионного растения (Рис. 25, вторая строка). При высокой доле инвазионного растения мутантный аллель достигает фиксации на обоих видах растений. В случаях, когда соотношение

численности инвазионных и аборигенных растений сопоставимо, мутантный аллель преобладает в популяции фитофагов на инвазионном растении, а на аборигенном растении сосуществуют оба аллеля. Если доля инвазионного растения низка, после 100 поколений оба аллеля сосуществуют в обеих популяциях. Однако со временем дикий аллель начинает преобладать сначала в популяции фитофагов на аборигенном растении, в то время как оба аллеля сосуществуют в популяции фитофагов на инвазионном растении, а затем и в обеих популяциях фитофагов.

9.4. Факторы, влияющие на скорость распространения мутантного аллеля

Согласно гипотезе освобождения от врагов (ERH), инвазионные растения во вторичном ареале избавлены от пресса фитофагов (Blossey, 2011; Heger, Jeschke, 2014), но со временем местные фитофаги могут адаптироваться к питанию инвазионными видами (Carroll et al., 2005; Siemann et al., 2006; Brändle et al., 2008). Однако продолжительность этого периода сильно варьируется и предсказать её невозможно.

Некоторые инвазионные виды растений быстро приобретают вредителей и подвергаются значительному воздействию фитофагов и заболеваний, в то время как другие в течение многих лет избавлены от негативного влияния членистоногих и фитопатогенов. Мета-анализ показал, что время с момента интродукции инвазионного вида является значимым предиктором освобождения от врагов, и недавно интродуцированные виды обычно испытывают меньшее давление фитофагов, но этот эффект снижается в течение 50–200 лет (Hawkes, 2007).

Изучение процесса адаптации местных фитофагов к инвазионным растениям затрудняется тем, что на ранних стадиях колонизации фитофаги не привлекают должного внимания и могут быть упущены из виду, а знания об истории интродукции многих видов и их истинном распространении могут быть ограничены. Для решения этой проблемы можно использовать математическое моделирование для изучения динамики популяций фитофагов. Мы построили математическую модель для определения условий, при которых мутация, позволяющая более эффективно потреблять инвазионное растение, может

распространяться в популяции специализированных фитофагов и сколько времени это займет.

В нашей модели наличие мутантного аллеля не снижает приспособленность фитофагов на аборигенном растении, а наоборот, способствует расширению трофической ниши, являясь условно полезной мутацией. Однако скорость распространения этого мутантного аллеля зависит от нескольких факторов, роль которых мы оценили с помощью математического моделирования.

Время. Прежде всего, в большинстве смоделированных условий процесс фиксации мутации обычно требует большого числа поколений. Даже 500 поколений может быть недостаточно для фиксации новой мутации в панмиктической популяции. Число поколений в год у насекомых значительно варьируется среди видов, и многие из них имеют одногодичные или двухгодичные жизненные циклы (Numata, Shintani, 2023), то есть время генерации составляет один год или даже меньше. Даже у многократно размножающихся видов, в умеренном климате среднее число поколений в год обычно ограничено максимум пятью поколениями (Buckley et al., 2017). Учитывая эти факторы, становится очевидным, что для распространения существующей мутации может потребоваться около 100 лет, а также определенного времени требует появление такой мутации. Это помогает объяснить наблюдаемый период пониженного давления фитофагов на чужеродных растениях, который может продолжаться от 50 до 200 лет (Hawkes, 2007). Важно отметить, что за означенный временной промежуток, согласно исследованиям, происходит увеличение разнообразия или численности местных насекомых на инвазионных растениях, но это не обязательно означает, что эти насекомые уже адаптировались к этому растению (Gassmann et al., 2006).

Кроме того, следует отметить, что переход на новое растение-хозяина может влиять на число поколений в год. Например, у *Choristoneura rosaceana* (Lepidoptera: Tortricidae) может быть одно или два поколения в год в зависимости от растения-хозяина, и низкокачественная диета может способствовать индукции диапаузы, приводя к унивольтинному жизненному циклу вместо бивольтинного (Hunter, McNeil, 1997). Это, очевидно, может повлиять на скорость

распространения мутации, способствующей использованию инвазионного растения.

Высокая относительная численность инвазионного растения. Несмотря на то, что в нашей модели мутация, улучшающая способность питаться на инвазионном виде, не снижает приспособленность на аборигенном растении, распространение мутантной формы происходит медленно при низкой относительной численности инвазионного растения, особенно в популяции аборигенного растения. Смоделированные нами сценарии демонстрируют, что вытеснение аллеля дикого типа происходит, когда инвазионное растение как минимум так же многочисленно, как и аборигенное. Наша модель предполагает постоянные численности аборигенных и инвазионных видов, но в реальности инвазионные виды могут значительно распространяться со временем (Petrosyan et al., 2023), что потенциально может привести к полному замещению аборигенных видов (Vasilyeva, Papchenkov 2011; Vervoort, Jacquemart, 2012). Результаты моделирования позволяют предположить, что переход фитофагов на инвазионные виды будет активно происходить только после того, как они значительно увеличат свою численность, вытесняя аборигенный вид.

Различия в приспособленности между мутантными и аллелями дикого типа. В нашей модели мы предполагаем, что насекомые с диким фенотипом хуже способны потреблять инвазионные виды, что является правдоподобным, учитывая, что аборигенные насекомые обычно не адаптированы к незнакомым химическим веществам чужеродных растений (Carruccino, Arnason, 2006; Lind, Parker, 2010). Большинство лесных насекомых хуже питаются на новых кормовых деревьях (Bertheau et al., 2010). Однако в нашей модели мы специально фокусируемся на появлении и/или распространении мутантного фенотипа, который способен одинаково эффективно потреблять как инвазионные, так и аборигенные виды. Мы рассматриваем эффективность потребления как показатель приспособленности, так как это напрямую влияет на скорость роста популяции. Снижение приспособленности при переходе на новое растение может проявляться как повышение смертности (Faccoli, 2007; Kirichenko et al., 2008), снижение скорости размножения (Roininen, Tahvanainen, 1989) или проблемы развития (Keena, 2003).

Коэффициент 'f', используемый в нашей модели, может включать в себя все эти эффекты приспособленности. Таким образом, разница в эффективности потребления между инвазионными видами и диким фенотипом определяет полезность мутации и, следовательно, влияет на скорость ее распространения.

Согласно нашим результатам моделирования, разница в приспособленности имеет меньшее влияние на распространение мутантного аллеля по сравнению с относительной численностью инвазионного вида. Однако следует отметить, что когда разница в эффективности потребления инвазионного вида минимальна, распространение мутации обычно затруднено.

Такие незначительные снижения приспособленности более характерны для полифагов, тогда как специализированные насекомые могут испытывать более значительные изменения в приспособленности при переходе на новое растение. В мета-анализе приспособленности лесных насекомых на новых и исходных кормовых деревьях было установлено, что разница в приспособленности между исходными и новыми деревьями-хозяевами была значительной для монофагов, умеренной для олигофагов и незначительной для полифагов (Bertheau et al., 2010). С другой стороны, маловероятно, что одна мутация сможет полностью восстановить приспособленность на инвазионном растении до уровня, наблюдаемого на аборигенном растении, особенно в случаях с существенными различиями в приспособленности при питании на исходном и новом кормовом растении. Однако в природе существуют примеры, когда одна мутация приводила к значительным изменениям приспособленности. Например, замена одной аминокислоты в Na^+ , K^+ -АТФазе бабочки монарха (*Danaus plexippus*) обеспечивает нечувствительность к карденолиду убаину, содержащемуся в одном из ее растений-хозяев (Holzinger, Wink, 1996). Другой пример — адаптация полифаговой тли *Myzus persicae* (Hemiptera: Aphididae) к табаку за счет сверхэкспрессии *CYP6CY3*, вызванной недавним единичным эволюционным событием — расширением динуклеотидного микросателлита в промоторной области и недавней амплификацией гена (Bass et al., 2013).

Исходные частоты генотипов. Исходное распределение частот генотипов оказывает наибольшее влияние на результаты моделирования. В нашей модели

быстрое и успешное распространение мутантного аллеля возможно только в том случае, если он уже достиг значительной численности в исходной популяции и соответствующий локус находится в равновесии Харди-Вайнберга, что возможно, если мутантный аллель не влияет на приспособленность на аборигенном растении и может свободно распространяться в этой популяции.

Существуют примеры, демонстрирующие наличие псевдонейтральной изменчивости в природных популяциях, где особи несут условно вредные мутации, эффекты которых проявляются в определенной среде обитания (Креславский-Смирнов, 1987; Креславский, 1994). Одним из хорошо изученных примеров является листоед *Lochmaea capreae* (Coleoptera: Chrysomelidae), у которого определенный аллель вызывает смертность гомозигот, живущих на березе (*Betula*), но при этом они нормально развиваются на ивах (*Salix*). Этот аллель не дает никакого адаптивного преимущества на иве. С другой стороны, гомозиготы по альтернативному аллелю и гетерозиготы могут успешно развиваться как на березе, так и на иве (Креславский, 1994).

Теоретические модели предполагают, что локусы, влияющие на приспособленность в одном месте обитания, будучи нейтральными или почти нейтральными в других, могут потенциально способствовать симпатрическому видообразованию (Креславский, 1994; Kawecki, 1997). Однако в нашей модели мы не наблюдали ситуации, когда один аллель фиксировался бы на одном растении, в то время как другой аллель фиксировался бы на другом растении. Этот результат объясняется наличием потока генов между популяциями и отсутствием репродуктивных барьеров в нашей модели.

Ассортативное скрещивание. Ассортативное скрещивание может способствовать быстрому распространению мутантных аллелей в популяции (Parsons, 1962). Однако нет причин предполагать немедленное появление и ассоциацию таких аллелей с ассортативным скрещиванием (Gavrilets, 2004; см. также Servedio et al., 2011). Тем не менее ассортативное скрещивание может возникнуть в результате пространственных ограничений, таких как схожие предпочтения среды обитания, приводящие к спариванию на одном и том же кормовом растении (Edelaar et al., 2008).

В нашей модели поток генов между популяциями аборигенных и инвазионных растений был постоянным, и не возникало дивергенции, когда один фенотип широко распространен на одном растении, а другой — на другом. Однако в реальности переход на новое кормовое растение может вызывать изменение скорости развития и времени размножения, что, в свою очередь, может снизить поток генов между популяциями и потенциально привести к видообразованию (Forbes et al., 2017).

Поведенческие адаптации. Более высокие уровни миграции между двумя видами растений могут способствовать распространению мутантных аллелей. Если миграции асимметричны, с более высокой скоростью миграции мутантного фенотипа к инвазионному виду, это можно интерпретировать как поведенческую адаптацию к предпочтительному растению. Для успешного перехода на нового хозяина часто необходимы поведенческие адаптации, а не физиологические (Bernays, Chapman, 1994).

Ярким примером является переход *Ophraella notulata* (Coleoptera: Chrysomelidae) на новое кормовое растение, *Iva frutescens* (Asteraceae). Этот переход был опосредован изменениями в поведении без увеличения физиологической способности питаться на *I. frutescens*, несмотря на то, что это менее усвояемое растение по сравнению с исходным кормовым растением *Ambrosia artemisiifolia* (Gassmann et al., 2006).

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.

Скорость размножения и число поколений у насекомых в год играют значительную роль в распространении мутаций. Процесс фиксации мутации обычно требует значительного числа поколений. Относительная численность инвазионного растения является еще одним важным фактором. Смоделированные нами сценарии показывают, что вытеснение аллеля дикого типа требует, чтобы инвазионное растение было как минимум так же многочисленно, как и

аборигенный вид. Исходное распределение частот генотипов сильно влияет на результаты моделирования. 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

10.1. Влияние числа родственных видов и естественных врагов на долю инвазионных видов.

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).

Данная выборка включает 9 семейств, где присутствуют только адвентивные виды, и среди них есть семейство *Ascoraceae*, в котором единственным представителем является инвазионный вид *Acorus calamus* L. Также выявлено 36 семейств, состоящих исключительно из аборигенных видов. При этом 363 рода содержали только аборигенные виды, в то время как 135 родов состояли только из адвентивных видов, и среди последних есть 7 родов, которые включают только инвазионные виды: *Acorus*, *Echinocystis*, *Elsholtzia*, *Galinsoga*, *Hippophae*, *Iva* и *Lupinus*.

Критерий Манна – Уитни показал, что число аборигенных видов значительно выше ($p = 0,012$) в родах, включающих в себя инвазионные виды (41 род), чем в родах, включающих адвентивные виды, но без инвазионных (250 родов). Среднее число аборигенных видов в роде для родов с инвазионными видами составило $4,3 \pm 5,5$, а для родов с адвентивными видами, но без инвазионных этот показатель был $3,3 \pm 7,7$.

На уровне семейств среднее число аборигенных видов в семействе для семейств с инвазионными видами составило $53,1 \pm 69,5$ (22 семейства), что было значительно больше ($p = 0,039$) числа аборигенных видов в семействе с адвентивными видами, но без инвазионных $15,0 \pm 23,6$ (44 семейства).

Аборигенные и адвентивные виды растений не различались по числу естественных вредителей ни на уровне рода, ни на уровне семейства (табл. 6). Между адвентивными и инвазионными видами также не было значимых различий по числу паразитов (табл. 6).

Таблица 6. Сравнение числа фитопатогенов и фитофагов между аборигенными и адвентивными видами растений, а также между адвентивными и инвазионными видами. Указано среднее ($\pm$ SD) число паразитов растений на род или семейство, нормированное на число видов в роде или семействе, соответственно, а также р-значение в критерии Манна – Уитни.

	Абориген- ные	Адвентивные (включая инвазионные)	р- значе- ние	Адвентив- ные (не включая инвазионные)	Инвазив- ные	р- значе- ние
Среднее число паразитов на род, нормированное на число видов в роде ($\pm$ SD)						
Объем выборки (число родов растений)	519	291		278	41	
Всего	$36,8 \pm 89,2$	$28,7 \pm 34,4$	0,954	$28,2 \pm 33,4$	$29,7 \pm 35,1$	0,756
Членистоногие	$31,0 \pm 84,0$	$22,5 \pm 29,5$	0,873	$22,1 \pm 28,6$	$24,9 \pm 31,0$	0,459
Грибы	$5,3 \pm 6,4$	$5,6 \pm 6,4$	0,621	$5,6 \pm 6,3$	$4,3 \pm 5,3$	0,296
Среднее число паразитов на семейство, нормированное на число видов в семействе ($\pm$ SD)						
Объем выборки (число семейств растений)	93	66		63	22	
Всего	$42,9 \pm 171,9$	$25,3 \pm 33,1$	0,394	$31,7 \pm 38,0$	$33,1 \pm 32,7$	0,301
Членистоногие	$44,3 \pm 176,4$	$26,2 \pm 34,3$	0,401	$26,0 \pm 33,7$	$27,7 \pm 29,6$	0,340
Грибы	$5,4 \pm 9,0$	$5,2 \pm 5,1$	0,210	$5,2 \pm 5,2$	$4,9 \pm 3,7$	0,733

Анализ обобщенных моделей 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 (табл. 7). 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.

Таблица 7. Результаты наилучших обобщенных линейных моделей (с наименьшим значением критерия Акаике), описывающих факторы, влияющие на долю инвазионных видов в семействе от числа адвентивных видов в семействе и в роде. Приведены коэффициенты модели и их р-значения. Прочерком отмечены факторы, не вошедшие в наилучшую модель.

Зависимая переменная	Доля инвазионных видов в семействе от числа адвентивных видов в семействе	Зависимая переменная	Доля инвазионных видов в роде от числа адвентивных видов в роде
Независимые переменные	Независимые переменные	Независимые переменные	Независимые переменные
Число видов в семействе в Средней России	—	Число видов в роде в Средней России	—
Число видов в семействе в мире	—	Число видов в роде в мире	$2,6 \cdot 10^{-4}$ ($p < 0,001$)
Взаимодействие факторов число видов в семействе в Средней России и число видов в семействе в мире	—	Взаимодействие факторов число видов в роде в Средней России и число видов в роде в мире	$-4,2 \cdot 10^{-6}$ ($p = 0,005$)
Число паразитов в семействе, нормированное на число видов в семействе	—	Число паразитов в роде, нормированное на число видов в роде	—

При анализе на уровне семейств наилучшая модель включает только свободный член, то есть ни одна из изученных переменных не влияет на долю инвазионных видов в семействе от числа адвентивных видов в семействе.

10.2. Гипотезы для объяснения закономерностей влияния числа родственных видов и естественных врагов на долю инвазионных видов.

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.

Более того, гипотеза освобождения от врагов предсказывает меньшее число родственных видов для чужеродных видов, объясняя это тем, что чужеродные виды, имеющие больше аборигенных родственников, могут сталкиваться с более сильным биотическим сопротивлением (Carruccino, Carpenter, 2005). Однако анализ флоры средней полосы Европейской части России показал, что роды и семейства, включающие инвазионные виды, наоборот, имеют большее число аборигенных видов по сравнению с таксонами, содержащими только адвентивные виды.

Вообще гипотеза о том, что успешные инвазионные виды будут таксономически отличаться от аборигенных видов в сообществах вторичного ареала, была впервые сформулирована Чарльзом Дарвиным в “Происхождении видов” (Darwin, 1859) и впоследствии получила название гипотезы натурализации Дарвина (Darwin’s Naturalization Hypothesis; Daehler, 2001). Дарвин отмечал, что по данным справочника по флоре севера США из 260 натурализованных растений 162 принадлежат к 100 родам, которые не являются местными для этого региона. Это Дарвин объяснял тем, что у менее родственных видов перекрытие экологических ниш слабее и, следовательно, они испытывают пониженную конкуренцию (Darwin, 1859).

Однако Дарвин также упоминал противоположное объяснение, которое может быть применимо к нашим результатам. Он высказал предположение, что чужеродные виды, близкородственные аборигенным, могут иметь преимущество при инвазии, поскольку сходные черты позволяют им успешно адаптироваться к аналогичным условиям среды (гипотеза преадаптации, *pre-adaptation hypothesis*; Ricciardi, Mottiar, 2006; Qian, Sandel, 2017).

С тех пор множество исследований тестировали эти противоположные гипотезы, получившие в литературе название "парадокс натурализации Дарвина" (*Darwin's Naturalization Conundrum*; Diez et al., 2008). Некоторые работы подтверждают гипотезы натурализации Дарвина и освобождения от врагов, в то время как другие находят поддержку гипотезе преадаптации (Procheş et al., 2008; Cadotte et al., 2018).

Например, в поддержку гипотезы натурализации Дарвина говорят исследования на Азорских островах, где чужеродные виды растений с меньшим числом близких родственников в местной флоре чаще становятся инвазионными (Schaefer et al., 2011). В южной Африке неинвазионные чужеродные виды деревьев и кустарников чаще принадлежали к тем же филогенетическим линиям, что и местные виды, тогда как инвазионные виды значительно менее связаны с местной флорой (Bezeng et al., 2015). В Калифорнии (США) высокоинвазионные злаки, как правило, менее связаны с аборигенными видами, чем чужеродные, но неинвазионные злаки (Strauss et al., 2006). Метаанализ 49 экспериментальных исследований показал, что растения, классифицированные как инвазионные, действительно менее филогенетически близки видам в принимающем сообществе, чем неинвазионные чужеродные виды. При этом, однако, низкая степень филогенетического родства не обеспечивала уход от фитофагов-генералистов: менее родственные виды подвергались более сильному влиянию фитофагов (Parker et al., 2012).

С другой стороны, не все исследования подтверждают гипотезу натурализации Дарвина. Например, в Новой Зеландии несмотря на то, что большинство натурализованных родов не включает аборигенных видов (650 родов без аборигенных видов против 99 с ними), частота натурализации была значительно выше среди родов, содержащих аборигенные виды (45 % против 18 %) (Duncan, Williams, 2002). В травяных сообществах Чехии инвазионные виды увеличивали степень филогенетической кластеризации, поскольку они, как правило, происходили из тех же филогенетических линий, что и местные виды (Lososová et al., 2015). Молекулярно-филогенетический анализ трибы Cardueae (Asteraceae) в Калифорнийской флористической провинции показал, что

завезенные растения, более тесно связанные с аборигенными видами, имеют более высокий инвазионный потенциал. Кроме того, инвазионные представители трибы *Cardueae* были эволюционно ближе к местной флоре, чем случайно выбранные виды (Park, Potter, 2013), что свидетельствует в пользу гипотезы предварительной адаптации. Долгосрочные наблюдения в Нью-Джерси, США за динамикой инвазий на 480 участках в течение 40 лет выявили, что чужеродные виды, более тесно связанные с аборигенными, с большей вероятностью проникали, укоренялись и доминировали в сообществах (Li et al., 2015). При этом инвазии приводили к вымиранию аборигенных видов, более родственных этим успешным чужеродным видам, что может приводить к высоким филогенетическим расстояниям между аборигенными и инвазионными видами и ошибочно интерпретироваться как поддержка гипотезы натурализации Дарвина (Li et al., 2015).

На самом деле обе гипотезы не являются взаимоисключающими. Напротив, каждая из них может правильно прогнозировать успех биологических инвазий в зависимости от стадии инвазии и пространственного масштаба (Diez et al., 2008). Например, исследование флоры США, включавшее более 200 тысяч вложенных площадок от локальных до региональных масштабов, показало, что филогенетическое расстояние между аборигенными и чужеродными видами уменьшается с пространственным масштабом (Park et al., 2020). Более того, в теплых и влажных условиях чужеродные и аборигенные виды, как правило, менее филогенетически связаны (Park et al., 2020). Мета-анализ 87 результатов из 33 статей показал, что чужеродные виды, более тесно связанные с аборигенными, как правило, менее успешны на локальном уровне, что подтверждает гипотезу натурализации Дарвина. Однако на региональном уровне успех внедрения не зависел от степени родства между чужеродными и аборигенными видами. С другой стороны, чужеродные виды, оказывающие сильное воздействие на местные сообщества, на локальном уровне чаще оказывались более близкородственными аборигенным видам, тогда как на региональном уровне они, напротив, были менее родственными (Ma et al., 2016). О важности учета стадии внедрения свидетельствует и анализ базы данных растений Кентукки (США), показавший что на начальных этапах инвазии ключевую роль играют биотические взаимодействия,

особенно конкуренция, однако на поздних стадиях инвазии вероятность успеха чужеродных видов, по-видимому, определяется биогеографическим происхождением и экологическими условиями (Pellock et al., 2013).

Мы оценивали число родственных видов у инвазионных растений, то есть рассматривали поздние стадии инвазии, когда виды уже активно распространились и оказывают значительное влияние на сообщества. Полученные нами результаты согласуются с заключением о большем числе родственных видов у инвазионных растений по сравнению с адвентивными для поздних стадий инвазий на региональных масштабах (Ma et al., 2016; Park et al., 2020).

Интересным фактом является обнаруженная нами положительная связь между долей инвазионных видов в роде во флоре Средней России и общим числом видов этого рода в мировой флоре, которая ослабевает с увеличением числа видов данного рода в местной флоре. 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. Так, именно различия в функциональных признаках, а не филогенетическое родство влияли на успех инвазии на архипелаге Сан-Хуан (Северо-западная часть Тихого океана, Северная Америка). Анализ флоры 80 островов этого архипелага показал, что инвазионные виды имели высокое филогенетическое родство с аборигенными видами, при этом однако отличались от них по функциональным признакам, таким как максимальная высота и удельная листовая поверхность (Marx et al., 2016). На уровне семейств наши обобщенные линейные модели не выявили подобных закономерностей, что может объясняться очень высоким разнообразием признаков внутри семейства.

Вообще наша оценка родства, основанная на принадлежности к одному роду или семейству, достаточно наивна, так как разные роды существенно различаются по своему разнообразию, возрасту и темпам диверсификации. Однако даже использование филогенетических деревьев для оценки родства, не гарантирует

адекватной оценки экологических различий из-за слабого или неоднородного филогенетического сигнала по многим функциональным признакам, влияющим на успех инвазии (Cadotte et al., 2017; Bennett, 2019). Математическое моделирование показывает, что вероятность внедрения нового вида в сообщество может как ослабевать, так и усиливаться с увеличением филогенетической дистанции, в зависимости от рассматриваемого типа взаимодействий между видами в существующем сообществе и между новым видом и видами реципиентного сообщества (Jones et al., 2013).

Принадлежность растений к одному семейству или роду не всегда точно отражает их биохимическое сходство. В нашем исследовании численность фитофагов оценивалась на уровне рода, так как для большинства паразитов редко известен полный спектр растений-хозяев на видовом уровне. Однако фитофаги, особенно узкоспециализированные, не всегда способны переключиться на инвазионный вид (Harvey et al., 2012; Williams, Sahli, 2016), даже если он принадлежит к тому же роду, что и их привычные хозяева. В то же время фитофаги-генералисты могут оказывать биотическое сопротивление даже чужеродным растениям, филогенетически далеким от аборигенных видов реципиентного сообщества (Cornell, Hawkins, 2003; Huang et al., 2010; Wang et al., 2012). Отсутствие значимых зависимостей между долей инвазионных растений от общего числа адвентивных в роду или семействе и числом паразитов может быть связано с невозможностью учесть эти факторы.

Кроме того, на степень освобождения чужеродных растений от фитофагов могут влиять другие, не включенные в модель, факторы. Например, длительное время с момента интродукции и широкое распространение чужеродного вида повышают вероятность его освоения насекомыми-фитофагами и паразитами (Siemann et al., 2006; Mitchell et al., 2010; Harvey et al., 2013). Однако время первой интродукции бывает сложно оценить, особенно в случаях множественных интродукций, которые могут происходить в разные периоды и сильно различаться между регионами. Аналогично, текущее распространение вида и его инвазионный статус часто варьируют между регионами, что значительно усложняет анализ.

Заключение

Мы изучили возможности перехода аборигенных насекомых-фитофагов на питание инвазионными растениями на примере четырех модельных систем, каждая из которых включала насекомое-фитофага и его основные, а также потенциальные кормовые растения, как аборигенные, так и инвазионные. 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. Это указывает на то, что аборигенные насекомые плохо адаптированы к питанию на инвазионных растениях.

Эти результаты поддерживают гипотезу освобождения от врагов, согласно которой инвазионные растения в новых ареалах могут избегать давления со стороны аборигенных фитофагов, не обладающих необходимыми адаптациями для питания на чужеродных растениях. Однако важно учитывать, что отказ насекомых от питания на некоторых растениях не всегда связан с их чужеродным статусом. 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*. Таким образом, для объективной проверки гипотезы освобождения от врагов необходимо проводить сравнение не только между аборигенными и инвазионными видами, но и между различными аборигенными растениями.

Отсутствие адаптаций к потенциальным кормовым аборигенным растениям может быть связано с тем, что существующие в сообществе виды не создают достаточно сильного давления отбора. То есть, появление специфических адаптаций для питания на определенных растениях не будет давать достаточно селективного преимущества, если другие, более подходящие, источники пищи легко доступны. Однако внедрение инвазионных видов может кардинально изменить этот баланс, приводя к глобальным перестройкам в экосистемах и

созданию новых векторов отбора за счет появления новых кормовых ресурсов и изменения привычных экологических взаимодействий. В таких условиях способность насекомых фитофагов пластично реагировать на изменения и быстро адаптироваться к новым источникам пищи становится критически важной для их выживания и сохранения популяций.

Для успешного перехода на питание инвазионными растениями насекомым требуются комплексные адаптации, включающие как физиологические, так и поведенческие изменения, а также условия окружающей среды, которые способствуют таким изменениям. В первую очередь, насекомые-фитофаги должны обладать достаточной физиологической пластичностью для детоксикации новых защитных соединений и усвоения питательных веществ. Исследование транскриптома *Gastrophysa viridula* показало, что уровень экспрессии генов у этих насекомых изменяется в зависимости от кормового растения, затрагивая большое количество генных путей. Отсутствие или недостаточное развитие физиологических адаптаций приводит к снижению приспособленности насекомых на новых кормовых растениях, что не позволяет им успешно осваивать новые источники питания.

Однако наличие физиологических возможностей потреблять новое кормовое растение является необходимым, но недостаточным условием для перехода на новое кормовое растение, так как для успешной адаптации также требуется поведенческая гибкость. Насекомые должны уметь распознавать и выбирать новые растения в качестве источника пищи и места для откладки яиц, поэтому для успешного перехода на новые виды может потребоваться изменение поведенческих стереотипов. Несмотря на успешное развитие на инвазионных недотрогах, минер *Phytoliriomyza melampyga* реже поражает инвазионные виды недотрог *Impatiens parviflora* и *I. glandulifera* по сравнению с аборигенной *I. noli-tangere*, что может свидетельствовать о недостаточной сформированности предпочтений по отношению к инвазионным видам.

Для формирования поведенческих адаптаций важно, чтобы инвазионный вид встречался в тех же биотопах, что и основное кормовое растение, так как это увеличивает вероятность взаимодействия насекомых с новыми растениями и

способствует постепенному изменению их предпочтений. В противном случае необходимо время для встречи с новым кормовым растением, и могут понадобиться дополнительные физиологические адаптации к условиям среды, чтобы успешно освоить новый источник пищи. *Gastrophysa viridula*, в лабораторных условиях не проявляет значительных различий в предпочтениях и уровне приспособленности между двумя аборигенными видами — *Rumex confertus* и *Rumex obtusifolius*. Однако в природных условиях этот вид насекомых преимущественно встречается на *Rumex confertus*. Это может указывать на то, что факторы среды, такие как доступность растений, конкуренция или микроклиматические условия, играют важную роль в определении предпочтений насекомых в естественных экосистемах. В лабораторных условиях, где эти факторы исключены или минимизированы, предпочтения могут быть менее выраженными, что подчеркивает важность полевых исследований для понимания реального поведения фитофагов в природе.

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 иван-чая (*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. Наблюдения в природе подтверждают эти выводы — несмотря на то что исследуемые растения были завезены давно, фитофаги еще не выработали устойчивые предпочтения к ним, что указывает на длительность адаптационного процесса. 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. Такая изменчивость может создать основу для быстрой адаптации и закрепления новых предпочтений в условиях изменяющейся среды.

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. Практическим результатом данной работы является обучение нейронной сети, автоматизирующей трудоемкий процесс определения площади повреждений листьев фитофагами, значительно упрощая и ускоряя процесс изучения взаимодействий между растениями и фитофагами.

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 за полезные обсуждения и ценные советы в процессе подготовки к защите.

Список литературы

1. Виноградова Ю. К., Майоров С. Р., Хорун Л. В. Черная книга флоры Средней России: чужеродные виды растений в экосистемах Средней России. – М.: Изд-во ГЕОС, 2010. – 512 с.
2. Зайцев Ю. М., Медведев Л. Н. Личинки жуков-листоедов России. – М.: Т-во науч. изд. КМК, 2009. – 246 с.
3. Креславский А. Г. Симпатрическое видообразование у животных: дизруптивный отбор или экологическая сегрегация // Журнал общей биологии. – 1994. – Т. 55. – № 4–5. – С. 404.
4. Креславский-Смирнов А. Г. Эколого-генетическая структура популяций у насекомых: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М.: МГУ, 1987. – 32 с.
5. Креславский-Смирнов А. Г. Эколого-генетическая структура популяций у насекомых: дис. ... д-ра биол. наук. – М.: МГУ, 1988. – 497 с.
6. Куклина А. Г., Каштанова О. А., Ткаченко О. Б. Адаптация фитофагов и фитопатогенов к неофитам рода *Impatiens* L. (Balsaminaceae) в Московском регионе // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. – 2024. – Т. 129. – № 1. – С. 44–53.
7. Куклина А. Г., Цыбулько Н. С. Биологически активные метаболиты в растительном сырье *Reynoutria sachalinensis* (F. Schmidt) Nakai и *R. × bohemica* Chreyek & Chrtkova (Polygonaceae) // II Международная научная конференция "Роль метаболомики в совершенствовании биотехнологических средств производства" по направлению "Метаболомика и качество жизни". – 2019. – С. 118–122.
8. Лозина-Лозинская А. С. Род 390. Щавель — *Rumex* // Флора СССР = Flora URSS: в 30 т. / гл. ред. В. Л. Комаров. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936. – Т. 5. – С. 477–478.
9. Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части России. 11-е изд. — М.: Т-во науч. изданий КМК, 2014. — 635 с., ил.
10. Марков М. В., Уланова Н. Г., Чубатова Н. В. Род недотрога // Биологическая флора Московской области. – 1997. – Т. 13. – С. 128–168.

11. Павлов С. И. Стратегия трофического поведения насекомых-фитофагов (на примере жуков-листоедов Coleoptera, Chrysomelidae) // Самарский научный вестник. – 2016. – № 4 (17). – С. 48–54.
12. Работнов Т. А. Кормовые растения сенокосов и пастбищ СССР: в 3 т. / под ред. И. В. Ларина. – М.; Л.: Сельхозгиз, 1951. – Т. 2: Двудольные (Хлорантовые — Бобовые). – С. 91–92.
13. Работнов Т. А., Былова А. М. Щавель конский // Биологическая флора Московской области. – 1980. – Вып. 5. – С. 105–124.
14. Серегин А. П. (ред.) Цифровой гербарий МГУ: Электронный ресурс. – М.: МГУ, 2024. – Режим доступа: <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения 04.04.2024).
15. Устинова Е. Н. Изучение способности наземных моллюсков Московской области использовать в пищу инвазионные виды рода *Solidago* (*S. canadensis*, *S. gigantea*) // Российский журнал биологических инвазий. – 2019. – Т. 12. – № 3. – С. 117–129.
16. Штейнберг Е. И. Род 923. Кипрей — *Epilobium* L. // Флора СССР = Flora URSS: в 30 т. / начато при рук. и под гл. ред. В. Л. Комарова. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949. – Т. 15. – С. 578–580.
17. Элтон Ч. Экология нашествий животных и растений. – М.: Изд-во иностранной литературы, 1960. – 232 с.
18. Adams A. S., Aylward F. O., Adams S. M., Erbilgin N., Aukema B. H., Currie C. R., Raffa K. F. Mountain pine beetles colonizing historical and naive host trees are associated with a bacterial community highly enriched in genes contributing to terpene metabolism // Applied and Environmental Microbiology. – 2013. – V. 79. – P. 3468–3475.
19. Adams J. M., Fang W., Callaway R. M., Cipollini D., Newell E., Transatlantic *Acer platanoides* Invasion Network (TRAIN). A cross-continental test of the Enemy Release Hypothesis: leaf herbivory on *Acer platanoides* (L.) is three times lower in North America than in its native Europe // Biological Invasions. – 2009. – V. 11. – P. 1005–1016.
20. Adams T. S., Sterner R. W. The effect of dietary nitrogen content on trophic level ¹⁵N enrichment // Limnology and Oceanography. – 2000. – V. 45. – P. 601–607.

21. Afgan E., Baker D., Van den Beek M., Blankenberg D., Bouvier D., Čech M., Goecks J. The Galaxy platform for accessible, reproducible, and collaborative biomedical analyses: 2016 update // *Nucleic Acids Research*. – 2016. – V. 44. – № W1. – P. W3–W10.
22. Agrawal A. A., Hastings A. P., Johnson M. T., Maron J. L., Salminen J. P. Insect herbivores drive real-time ecological and evolutionary change in plant populations // *Science*. – 2012. – V. 338. – № 6103. – P. 113–116.
23. Agrawal A. A., Maron J. L. Long-term impacts of insect herbivores on plant populations and communities // *Journal of Ecology*. – 2022. – V. 110. – № 12. – P. 2800–2811.
24. Alba C., Hufbauer R. Exploring the potential for climatic factors, herbivory, and co-occurring vegetation to shape performance in native and introduced populations of *Verbascum thapsus* // *Biological Invasions*. – 2012. – V. 14. – P. 2505–2518.
25. Ameline A., Denoirjean T., Casati M., Dorland J., Decocq G. How generalist insect herbivores respond to alien plants? The case of *Aphis fabae* – *Myzus persicae* – *Rhododendron ponticum* // *Pest Management Science*. – 2024. – V. 80. – № 4. – P. 1795–1801.
26. An S., Hong C. K., Kim S., Lee S., Cho S. *Aoria rufotestacea* Faimaire (Coleoptera: Chrysomelidae) long been confused as *Bromius obscurus* (Linnaeus) in Korea // *Entomological Research*. – 2014. – V. 44. – № 2. – P. 80–85.
27. Andow D. A., Imura O. Specialization of phytophagous arthropod communities on introduced plants // *Ecology*. – 1994. – V. 75. – № 2. – P. 296–300.
28. Andrews S. FastQC: a quality control tool for high throughput sequence data. – 2010. – Available online at: <http://www.bioinformatics.babraham.ac.uk/projects/fastqc>.
29. Anstett D. N., Cheval I., D'Souza C., Salminen J. P., Johnson M. T. Ellagitannins from the Onagraceae decrease the performance of generalist and specialist herbivores // *Journal of Chemical Ecology*. – 2019. – V. 45. – P. 86–94.
30. Arora R. Co-evolution of insects and plants. In: Arora R., Singh B., Dhawan A. K. (Eds.). *Theory and Practice of Integrated Pest Management*. – Jodhpur: Scientific Publishers (India), 2012. – P. 49–75.

31. Ashton I. W., Lerda M. T. Tolerance to herbivory and not resistance may explain differential success of invasive naturalized and native North American temperate vines // Diversity and Distributions. – 2008. – V. 14. – № 2. – P. 169–178.
32. Aslan E. G., Gök A. Host-plant relationships of 65 flea beetles species from Turkey with new associations (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae) // Entomological News. – 2006. – V. 117. – № 3. – P. 297–308.
33. Aslan E. G., Gök A., Gürbüz M. F., Ayvaz Y. Species composition of Chrysomelidae (Coleoptera) in Saklıkent Vicinity (Antalya, Turkey) with observations on potential host plants // Journal of Entomological Research Society. – 2009. – V. 11. – № 3. – P. 7–18.
34. Awmack C. S., Leather S. R. Host plant quality and fecundity in herbivorous insects // Annual Review of Entomology. – 2002. – V. 47. – № 1. – P. 817–844.
35. Bach C. E. Long-term effects of insect herbivory and sand accretion on plant succession on sand dunes // Ecology. – 2001. – V. 82. – № 5. – P. 1401–1416.
36. Baert N., Karonen M., Salminen J.-P. Isolation, characterization, and quantification of the main oligomeric macrocyclic ellagitannins in *Epilobium angustifolium* by ultra-high performance chromatography with diode array detection and electrospray tandem mass spectrometry // Journal of Chromatography A. – 2015. – V. 1419. – P. 26–36.
37. Baert N., Pellikaan W. F., Karonen M., Salminen J.-P. A study of the structure-activity relationship of oligomeric ellagitannins on ruminal fermentation in vitro // Journal of Dairy Science. – 2016. – V. 99. – P. 8041–8052.
38. Bailey J. P., Conolly A. P. Prize-winners to pariahs – a history of *Japanese knotweed* s.l. (Polygonaceae) in the British Isles // Watsonia. – 2000. – V. 23. – № 1. – P. 93–110.
39. Barberis L., Chevalier W., Toussaint M. L., Binet P., Piola F., Michalet S. Responses of the species complex *Fallopia* × *bohemica* to single-metal contaminations to Cd, Cr or Zn: growth traits, metal accumulation and secondary metabolism // Environmental Monitoring and Assessment. – 2020. – V. 192. – P. 673.
40. Barrett R. D., Schluter D. Adaptation from standing genetic variation // Trends in Ecology & Evolution. – 2008. – V. 23. – P. 38–44.

41. Baruch Z., Goldstein G. Leaf construction cost, nutrient concentration, and net CO₂ assimilation of native and invasive species in Hawaii // *Oecologia*. – 1999. – V. 121. – P. 183–192.
42. Bass C., Zimmer C. T., Riveron J. M., Wilding C. S., Wondji C. S., Kausmann M., Nauen R. Gene amplification and microsatellite polymorphism underlie a recent insect host shift // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2013. – V. 110. – P. 19460–19465.
43. Battin J. When good animals love bad habitats: ecological traps and the conservation of animal populations // *Conservation Biology*. – 2004. – V. 18. – № 6. – P. 1482–1491.
44. Becerra J. X., Noge K., Venable D. L. Macroevolutionary chemical escalation in an ancient plant–herbivore arms race // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2009. – V. 106. – № 43. – P. 18062–18066.
45. Beerling D. J., Bailey J. P., Conolly A. P. Biological Flora of the British Isles. *Fallopia japonica* (Houtt.) Ronse Decraene (*Reynoutria japonica* Houtt.; *Polygonum cuspidatum* Sieb. & Zucc.) // *Journal of Ecology*. – 1994. – V. 82. – P. 959–979.
46. Beerling D. J., Perrins J. M. *Impatiens glandulifera* Royle (*Impatiens roylei* Walp.) // *Journal of Ecology*. – 1993. – V. 81. – № 2. – P. 367–382.
47. Békési-Kallenberger H., Horváth G., Bencsik T., Balázs V. L., Filep R., Papp N. Comparative histological and phytochemical study of *Fallopia* species // *Natural Product Communications*. – 2016. – V. 11. – № 2. – P. 129–138.
48. Belete T. Defense mechanisms of plants to insect pests: from morphological to biochemical approach // *Trends in Technical and Scientific Research*. – 2018. – V. 2. – № 2. – P. 30–38.
49. Bennett G. M., Moran N. A. Heritable symbiosis: the advantages and perils of an evolutionary rabbit hole // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. – 2015. – V. 112. – P. 10169–10176.
50. Berasategui A., Salem H., Paetz C., Santoro M., Gershenzon J., Kaltenpoth M., Schmidt A. Gut microbiota of the pine weevil degrades conifer diterpenes and increases insect fitness // *Molecular Ecology*. – 2017. – V. 26. – № 15. – P. 4099–4110.

51. Bernays E. A. The value of being a resource specialist: behavioral support for a neural hypothesis // *American Naturalist*. – 1998. – V. 151. – P. 451–464.
52. Bernays E. A., Chapman R. E. Behavior: the process of host-plant selection // In: Bernays E. A., Chapman R. E. *Host-Plant Selection by Phytophagous Insects*. – Boston, MA: Springer, 1994. – P. 95–165.
53. Bertheau C., Brockerhoff E. G., Roux-Morabito G., Lieutier F., Jactel H. Novel insect-tree associations resulting from accidental and intentional biological ‘invasions’: a meta-analysis of effects on insect fitness // *Ecology Letters*. – 2010. – V. 13. – P. 506–515.
54. Bezemer T. M., Harvey J. A., Cronin J. T. The response of native insect communities to invasive plants // *Annual Review of Entomology*. – 2014. – V. 59. – P. 119–141.
55. Bezeng S. B., Davies J. T., Yessoufou K., Maurin O., Van der Bank M. Revisiting Darwin's naturalization conundrum: explaining invasion success of non-native trees and shrubs in southern Africa // *Journal of Ecology*. – 2015. – V. 103. – № 4. – P. 871–879.
56. Bieńkowski A. Leaf-beetles (Coleoptera: Chrysomelidae) of the Eastern Europe. New Key to subfamilies, genera, and species. – Moscow: Mikron-print, 2004. – 278 p.
57. Binyameen M., Ali Q., Roy A., Schlyter F. Plant volatiles and their role in insect olfaction // *Plant-Pest Interactions: From Molecular Mechanisms to Chemical Ecology*. – 2021. – P. 127–156.
58. Binyameen M., Hussain A., Yousefi F., Birgersson G., Schlyter F. Modulation of reproductive behaviors by non-host volatiles in the polyphagous Egyptian cotton leafworm, *Spodoptera littoralis* // *Journal of Chemical Ecology*. – 2013. – V. 39. – P. 1273–1283.
59. Blossey B. Enemy release hypothesis // In: *Encyclopedia of Biological Invasions*. – Berkeley: University of California Press, 2011. – P. 193–196.
60. Blossey B. The search for patterns or what determines the increased competitive ability of invasive non-indigenous plants // In: *Symposium Proceedings, California Exotic Pest Plant Council*. – 1996. – P. 1–7.

61. Blossey B., Notzold R. Evolution of increased competitive ability in invasive non-indigenous plants: a hypothesis // *Journal of Ecology*. – 1995. – V. 83. – № 5. – P. 887–889.
62. Blumenthal D. M. Interactions between resource availability and enemy release in plant invasion // *Ecology Letters*. – 2006. – V. 9. – № 7. – P. 887–895.
63. Blumenthal D., Mitchell C. E., Pyšek P., Jarošík V. Synergy between pathogen release and resource availability in plant invasion // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2009. – V. 106. – № 19. – P. 7899–7904.
64. Bolger A. M., Lohse M., Usadel B. Trimmomatic: a flexible trimmer for Illumina sequence data // *Bioinformatics*. – 2014. – V. 30. – № 15. – P. 2114–2120.
65. Bosch T. J. M., Welte C. U. Detoxifying symbionts in agriculturally important pest insects // *Microbial Biotechnology*. – 2017. – V. 10. – № 3. – P. 531–540.
66. Bossdorf O., Auge H., Lafuma L., Rogers W. E., Siemann E., Prati D. Phenotypic and genetic differentiation between native and introduced plant populations // *Oecologia*. – 2005. – V. 144. – P. 1–11.
67. Bowers M. D., Stamp N. E., Collinge S. K. Early stage of host range expansion by a specialist herbivore, *Euphydryas phaeton* (Nymphalidae) // *Ecology*. – 1992. – V. 73. – № 2. – P. 526–536.
68. Branco M., Brockerhoff E. G., Castagneyrol B., Orazio C., Jactel H. Host range expansion of native insects to exotic trees increases with area of introduction and the presence of congeneric native trees // *Journal of Applied Ecology*. – 2015. – V. 52. – № 1. – P. 69–77.
69. Brändle M., Kühn I., Klotz S., Belle C., Brandl R. Species richness of herbivores on exotic host plants increases with time since introduction of the host // *Diversity and Distributions*. – 2008. – V. 14. – № 6. – P. 905–912.
70. Bretaudeau A., Le Corguillé G., Corre E., Liu X. De novo transcriptome assembly, annotation, and differential expression analysis (Galaxy Training Materials). Available online at: <https://training.galaxyproject.org/training-material/topics/transcriptomics/tutorials/full-de-novo/tutorial.html>. – Accessed: 05.04.2024.

71. Brian J., Catford J. A mechanistic framework of enemy release // *Ecology Letters*. – 2023. – V. 26. – № 12. – P. 2147–2166.
72. Brown L. M., Breed G. A., Severns P. M., Crone E. E. Losing a battle but winning the war: moving past preference–performance to understand native herbivore–novel host plant interactions // *Oecologia*. – 2017. – V. 183. – P. 441–453.
73. Brown V. K., Lawton J. H. Herbivory and the evolution of leaf size and shape // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 1991. – V. 333. – P. 265–272.
74. Brune A. Symbiotic digestion of lignocellulose in termite guts // *Nature Reviews Microbiology*. – 2014. – V. 12. – № 3. – P. 168–180.
75. Brunetti M., Magoga G., Gionechetti F., De Biase A., Montagna M. Does diet breadth affect the complexity of the phytophagous insect microbiota? The case study of *Chrysomelidae* // *Environmental Microbiology*. – 2021. – V. 24. – № 8. – P. 3565–3579.
76. Buchfink B., Reuter K., Drost H. G. Sensitive protein alignments at tree-of-life scale using DIAMOND // *Nature Methods*. – 2021. – V. 18. – № 4. – P. 366–368.
77. Buckley L. B., Arakaki A. J., Cannistra A. F., Kharouba H. M., Kingsolver J. G. Insect development, thermal plasticity and fitness implications in changing, seasonal environments // *Integrative and Comparative Biology*. – 2017. – V. 57. – № 5. – P. 988–998.
78. Buhk C., Thielsch A. Hybridisation boosts the invasion of an alien species complex: insights into future invasiveness // *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. – 2015. – V. 17. – № 4. – P. 274–283.
79. Caballero A. Developments in the prediction of effective population size // *Heredity*. – 1994. – V. 73. – P. 637–679.
80. Cadotte M. W., Campbell S. E., Li S. P., Sodhi D. S., Mandrak N. E. Preadaptation and naturalization of nonnative species: Darwin's two fundamental insights into species invasion // *Annual Review of Plant Biology*. – 2018. – V. 69. – № 1. – P. 661–684.
81. Cadotte M. W., Davies T. J., Peres-Neto P. R. Why phylogenies do not always predict ecological differences // *Ecological Monographs*. – 2017. – V. 87. – № 4. – P. 535–551.

82. Cappuccino N., Arnason J. T. Novel chemistry of invasive exotic plants // *Biology Letters*. – 2006. – V. 2. – № 2. – P. 189–193.
83. Cappuccino N., Carpenter D. Invasive exotic plants suffer less herbivory than non-invasive exotic plants // *Biology Letters*. – 2005. – V. 1. – № 4. – P. 435–438.
84. Carpenter D., Cappuccino N. Herbivory, time since introduction and the invasiveness of exotic plants // *Journal of Ecology*. – 2005. – V. 93. – № 2. – P. 315–321.
85. Carroll S. P. Natives adapting to invasive species: ecology, genes, and the sustainability of conservation // *Ecological Research*. – 2007. – V. 22. – P. 892–901.
86. Carroll S. P., Boyd C. Host race radiation in the soapberry bug: natural history with the history // *Evolution*. – 1992. – V. 46. – № 4. – P. 1052–1069.
87. Carroll S. P., Fox C. W. Dissecting the evolutionary impacts of plant invasions: bugs and beetles as native guides // *Global Change Biology*. – 2007. – V. 13. – P. 1644–1657.
88. Carroll S. P., Loye J. E., Dingle H., Mathieson M., Famula T. R., Zalucki M. P. And the beak shall inherit – evolution in response to invasion // *Ecology Letters*. – 2005. – V. 8. – № 9. – P. 944–951.
89. Carson W. P., Root R. B. Herbivory and plant species coexistence: community regulation by an outbreaking phytophagous insect // *Ecological Monographs*. – 2000. – V. 70. – № 1. – P. 73–99.
90. Casagrande R. A., Dacey J. E. Monarch butterfly oviposition on swallow-worts (*Vincetoxicum* spp.) // *Environmental Entomology*. – 2014. – V. 36. – № 3. – P. 631–636.
91. Chapelle J. P. 2-methoxy-1,4-naphthoquinone in *Impatiens glandulifera* and related species // *Phytochemistry*. – 1974. – V. 13. – № 3. – P. 662.
92. Chen P. Y., Chang H. L., Ma M. Feeding preference of *Altica deserticola* (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae) for leaves of *Glycyrrhiza inflata* and *G. uralensis* // *Anais da Academia Brasileira de Ciencias*. – 2021. – V. 93.
93. Chen W., Amir M. B., Liao Y., Yu H., He W., Lu Z. New insights into the *Plutella xylostella* detoxifying enzymes: sequence evolution, structural similarity, functional diversity, and application prospects of glucosinolate sulfatases // *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. – 2023. – V. 71. – № 29. – P. 10952–10969.

94. Chun Y. J., Van Kleunen M., Dawson W. The role of enemy release, tolerance and resistance in plant invasions: linking damage to performance // *Ecology Letters*. – 2010. – V. 13. – № 8. – P. 937–946.
95. Çikman E. Parasitoids of the leafminers (Diptera: Agromyzidae) from Elazığ province, Turkey // *African Journal of Agricultural Research*. – 2012. – V. 7. – P. 1937–1943.
96. Clancy K. M., Price P. W. Rapid herbivore growth enhances enemy attack: sublethal plant defenses remain a paradox // *Ecology*. – 1987. – V. 68. – № 3. – P. 733–737.
97. Colautti R. I., Ricciardi A., Grigorovich I. A., MacIsaac H. J. Is invasion success explained by the enemy release hypothesis? // *Ecology Letters*. – 2004. – V. 7. – № 8. – P. 721–733.
98. Connor E. F., Taverner M. P. The evolution and adaptive significance of the leaf-mining habit // *Oikos*. – 1997. – V. 79. – P. 6–25.
99. Coombe D. E. *Impatiens parviflora* DC. // *Journal of Ecology*. – 1956. – V. 44. – № 2. – P. 701–713.
100. Cornelissen T., Stiling P. Does low nutritional quality act as a plant defence? An experimental test of the slow-growth, high-mortality hypothesis // *Ecological Entomology*. – 2006. – V. 31. – P. 32–40.
101. Cornelissen T., Stiling P. Perfect is best: low leaf fluctuating asymmetry reduces herbivory by leaf miners // *Oecologia*. – 2005. – V. 142. – P. 46–56.
102. Cornell H. V., Hawkins B. A. Herbivore responses to plant secondary compounds: a test of phytochemical coevolution theory // *The American Naturalist*. – 2003. – V. 161. – № 4. – P. 507–522.
103. Courtney S. P., Kibota T. T. Mother doesn't know best: selection of hosts by ovipositing insects // In: Bernays E. A. (Ed.), *Insect-Plant Interactions*, Vol. II. – CRC Press, 1990. – P. 161–188.
104. Craig T. P., Itami J. K., Shantz C., Abrahamson W. G., Horner J. D., Craig J. V. The influence of host plant variation and intraspecific competition on oviposition preference and offspring performance in the host races of *Eurosta solidaginis* // *Ecological Entomology*. – 2000. – V. 25. – № 1. – P. 7–18.

105. Crawley M. J. Insect herbivores and plant population dynamics // *Annual Review of Entomology*. – 1989. – V. 34. – № 1. – P. 531–562.
106. Crow J. F., Kimura M. Evolution in sexual and asexual populations // *The American Naturalist*. – 1965. – V. 99. – № 909. – P. 439–450.
107. Crystal-Ornelas R., Lockwood J. L. Cumulative meta-analysis identifies declining but negative impacts of invasive species on richness after 20 yr // *Ecology*. – 2020. – V. 101. – № 8. – P. e03082.
108. Culliney T. W. Benefits of classical biological control for managing invasive plants // *Critical Reviews in Plant Sciences*. – 2005. – V. 24. – № 2. – P. 131–150.
109. Cunningham J. P., West S. A., Zalucki M. P. Host selection in phytophagous insects: a new explanation for learning in adults // *Oikos*. – 2001. – V. 95. – № 3. – P. 537–543.
110. da Silva L. A., Bressan P. O., Gonçalves D. N., Freitas D. M., Machado B. B., Gonçalves W. N. Estimating soybean leaf defoliation using convolutional neural networks and synthetic images // *Computers and Electronics in Agriculture*. – 2019. – V. 156. – P. 360–368.
111. Daehler C. C. Darwin's naturalization hypothesis revisited // *The American Naturalist*. – 2001. – V. 158. – № 3. – P. 324–330.
112. Dalin P., Ågren J., Björkman C., Huttunen P., Kärkkäinen K. Leaf trichome formation and plant resistance to herbivory // In: *Induced Plant Resistance to Herbivory*. – Dordrecht: Springer Netherlands, 2008. – P. 89–105.
113. Danin A. O., Fragman-Sapir. Flora of Israel and adjacent areas. – 2016. – Available online at: <https://flora.org.il/en/plants/> (accessed on 28.02.2024).
114. Darwin C. R. On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. – London: John Murray, 1859. – 502 p.
115. David P., Thebault E., Anneville O., Duyck P. F., Chapuis E., Loeuille N. Impacts of invasive species on food webs: a review of empirical data // *Advances in Ecological Research*. – 2017. – V. 56. – P. 1–60.

116. Davis S. L., Cipollini D. Do mothers always know best? Oviposition mistakes and resulting larval failure of *Pieris virginiensis* on *Alliaria petiolata*, a novel, toxic host // Biological Invasions. – 2014. – V. 16. – P. 1941–1950.
117. Deng P., Chen L. J., Zhang Z. L., Lin K. J., Ma W. H. Responses of detoxifying, antioxidant and digestive enzyme activities to host shift of *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae) // Journal of Integrative Agriculture. – 2013. – V. 12. – P. 296–304.
118. Després L., David J.-P., Gallet C. The evolutionary ecology of insect resistance to plant chemicals // Trends in Ecology & Evolution. – 2007. – V. 22. – № 6. – P. 298–307.
119. Diez J. M., Sullivan J. J., Hulme P. E., Edwards G., Duncan R. P. Darwin's naturalization conundrum: dissecting taxonomic patterns of species invasions // Ecology Letters. – 2008. – V. 11. – № 7. – P. 674–681.
120. Dobler S., Petschenka G., Wagschal V., Flacht L. Convergent adaptive evolution – how insects master the challenge of cardiac glycoside-containing host plants // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2015. – V. 157. – P. 30–39.
121. Dorgelo J., Leonards P. E. Relationship between C/N ratio of food types and growth rate in the snail *Potamopyrgus jenkinsi* (E. A. Smith) // Journal of the North American Benthological Society. – 2001. – V. 20. – № 1. – P. 60–67.
122. Dowd P. F. Detoxification of plant substances by insects // In: *Handbook of Natural Pesticides*. – CRC Press, 2018. – P. 181–225.
123. Drazan D., Smith A. G., Anderson N. O., Becker R., Clark M. History of knotweed (*Fallopia* spp.) invasiveness // Weed Science. – 2021. – V. 69. – № 6. – P. 617–623.
124. Driesche J., Driesche R. Nature Out of Place: Biological Invasions in the Global Age. – Island Press, 2013. – 369 p.
125. Duncan R. P., Williams P. A. Darwin's naturalization hypothesis challenged // Nature. – 2002. – V. 417. – № 6889. – P. 608–609.
126. Dunley J. E., Brunner J. F., Doerr M. D., Beers E. H. Resistance and cross-resistance in populations of the leafrollers, *Choristoneura rosaceana* and *Pandemis pyrusana*, in Washington apples // Journal of Insect Science. – 2006. – V. 6. – № 1. – P. 14.

127. Edelaar P., Siepielski A. M., Clobert J. Matching habitat choice causes directed gene flow: a neglected dimension in evolution and ecology // *Evolution*. – 2008. – V. 62. – № 10. – P. 2462–2472.
128. Ehrlich P. R., Raven P. H. Butterflies and plants: a study in coevolution // *Evolution*. – 1964. – V. 18. – P. 586–608.
129. Ellis W. N. 2001–2025. Plant parasites of Europe: leafminers, galls and fungi. Available online at: <https://bladminerders.nl> (consulted February 4, 2025).
130. Ellis W. N., Koster S. *Phytoliriomyza terra incognita* (Diptera: Agromyzidae) // *Entomologische Berichten*. – 2003. – V. 63. – P. 21–23.
131. Elton C. S. *The Ecology of Invasions by Animals and Plants*. – London: T. Methuen and Co., 1958. – 261 p.
132. Eyres I., Jaquière J., Sugio A., Duvaux L., Gharbi K., Zhou J. J., Ferrari J. Differential gene expression according to race and host plant in the pea aphid // *Molecular Ecology*. – 2016. – V. 25. – № 17. – P. 4197–4215.
133. Faccoli M. Breeding performance and longevity of *Tomicus destruens* on Mediterranean and continental pine species // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 2007. – V. 123. – № 3. – P. 263–269.
134. Fan S. G., Guo-Jiang W. U. Characteristics of plant proteinase inhibitors and their applications in combating phytophagous insects // *Botanical Bulletin of Academia Sinica*. – 2005. – V. 46. – P. 273–292.
135. Feder J. L., Berlocher S. H., Roethele J. B., Dambroski H., Smith J. J., Perry W. L., Aluja M. Allopatric genetic origins for sympatric host-plant shifts and race formation in *Rhagoletis* // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2003. – V. 100. – № 18. – P. 10314–10319.
136. Feduraev P., Skrypnik L., Nebreeva S., Dzhobadze G., Vatagina A., Kalinina E., Chupakhina G. Variability of phenolic compound accumulation and antioxidant activity in wild plants of some *Rumex* species (*Polygonaceae*) // *Antioxidants*. – 2022. – V. 11. – № 2. – P. 311.
137. Feeny P. Biochemical coevolution between plants and their insect herbivores // In: Gilbert L., Raven P. (Eds.) *Coevolution of Animals and Plants: Symposium V, First*

International Congress of Systematic and Evolutionary Biology, 1973. – New York, USA: University of Texas Press, 1975. – P. 1–19.

138. Feyereisen R. Insect CYP genes and P450 enzymes // *Insect Molecular Biology and Biochemistry.* – 2012. – P. 236–316.

139. Fielding D. J., Conn J. S. Feeding preference for and impact on an invasive weed (*Crepis tectorum*) by a native, generalist insect herbivore, *Melanoplus borealis* (Orthoptera: Acrididae) // *Annals of the Entomological Society of America.* – 2011. – V. 104. – № 6. – P. 1303–1308.

140. Filchak K. E., Roethele J. B., Feder J. L. Natural selection and sympatric divergence in the apple maggot *Rhagoletis pomonella* // *Nature.* – 2000. – V. 407. – № 6805. – P. 739–742.

141. Fischer H. M., Wheat C. W., Heckel D. G., Vogel H. Evolutionary origins of a novel host plant detoxification gene in butterflies // *Molecular Biology and Evolution.* – 2008. – V. 25. – P. 809–820.

142. Fisher R. A. *The Genetical Theory of Natural Selection.* – Oxford: Clarendon Press, 1930. – 272 p.

143. Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Molecular Marine Biology and Biotechnology.* – 1994. – V. 3. – P. 294–299.

144. Forbes A. A., Devine S. N., Hippee A. C., Tvedte E. S., Ward A. K., Widmayer H. A., Wilson C. J. Revisiting the particular role of host shifts in initiating insect speciation // *Evolution.* – 2017. – V. 71. – № 5. – P. 1126–1137.

145. Fox C. W., Savalli U. M. Maternal effects mediate host expansion in a seed-feeding beetle // *Ecology.* – 2000. – V. 81. – № 1. – P. 3–7.

146. Fukumori K., Koga R., Nikoh N., Fukatsu T. Symbiotic bacteria associated with gut symbiotic organs and female genital accessory organs of the leaf beetle *Bromius obscurus* (Coleoptera: Chrysomelidae) // *Applied Entomology and Zoology.* – 2017. – V. 52. – P. 589–598.

147. Fürstenberg-Hägg J., Zagrobelny M., Bak S. Plant defense against insect herbivores // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2013. – V. 14. – № 5. – P. 10242–10297.
148. Furth D. G. *Altica* of Israel (Coleoptera: Chrysomelidae: Alticinae) // *Israel Journal of Entomology*. – 1980. – V. 14. – P. 55–46.
149. Futuyma D. J., Agrawal A. A. Macroevolution and the biological diversity of plants and herbivores // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2009. – V. 106. – № 43. – P. 18054–18061.
150. Galinskaya T. V., Schepetov D. M., Lysenkov S. N. Prejudices against microsatellite studies and how to resist them // *Russian Journal of Genetics*. – 2019. – V. 55. – P. 657–671.
151. Gassmann A. J., Levy A., Tran T., Futuyma D. J. Adaptations of an insect to a novel host plant: a phylogenetic approach // *Functional Ecology*. – 2006. – V. 20. – № 3. – P. 478–485.
152. Gavrillets S. *Fitness Landscapes and the Origin of Species*. – Princeton: Princeton University Press, 2004. – 480 p.
153. Getman-Pickering Z. L., Campbell A., Aflitto N., Grele A., Davis J. K., Ugine T. A. LeafByte: A mobile application that measures leaf area and herbivory quickly and accurately // *Methods in Ecology and Evolution*. – 2020. – V. 11. – № 2. – P. 215–221.
154. Götz S., Garcia-Gomez J. M., Terol J., Williams T. D., Nagaraj S. H., Nueda M. J., Robles M., Talon M., Dopazo J., Conesa A. High-throughput functional annotation and data mining with the Blast2GO suite // *Nucleic Acids Research*. – 2008. – V. 36. – № 10. – P. 3420–3435.
155. Govind G., Mittapalli O., Griebel T., Allmann S., Böcker S., Baldwin I. T. Unbiased transcriptional comparisons of generalist and specialist herbivores feeding on progressively defenseless *Nicotiana attenuata* plants // *PLoS ONE*. – 2010. – V. 5. – № 1. – P. e8735.
156. Grabherr M. G., Haas B. J., Yassour M., et al. Full-length transcriptome assembly from RNA-Seq data without a reference genome // *Nature Biotechnology*. – 2011. – V. 29. – № 7. – P. 644–652.

157. Graves S. D., Shapiro A. M. Exotics as host plants of the California butterfly fauna // *Biological Conservation*. – 2003. – V. 110. – № 3. – P. 413–433.
158. Gripenberg S., Mayhew P. J., Parnell M., Roslin T. A meta-analysis of preference–performance relationships in phytophagous insects // *Ecology Letters*. – 2010. – V. 13. – P. 383–393.
159. Gruev B., Tomov V. Coleoptera, Chrysomelidae: Part 2. Chrysomelinae, Galerucinae, Alticinae, Hispinae, Cassidinae. *Fauna of Bulgaria*. – Sofia: Bulgaria, 1986. – 388 p.
160. Gruntman M., Segev U., Glauser G., Tielbörger K. Evolution of plant defences along an invasion chronosequence: defence is lost due to enemy release – but not forever // *Journal of Ecology*. – 2017. – V. 105. – P. 255–264.
161. Habib H., Fazili K. M. Plant protease inhibitors: a defense strategy in plants // *Biotechnology and Molecular Biology Reviews*. – 2007. – V. 2. – № 3. – P. 68–85.
162. Hahn P. G., Keefover-Ring K., Nguyen L. M. N., Maron J. L. Intraspecific correlations between growth and defence vary with resource availability and differ within and among populations // *Functional Ecology*. – 2021. – V. 35. – № 11. – P. 2387–2396.
163. Hairston N. G., Smith F. E., Slobodkin L. B. Community structure, population control, and competition // *The American Naturalist*. – 1960. – V. 94. – № 879. – P. 421–425.
164. Harvey J. A., Biere A., Fortuna T., Vet L. E., Engelkes T., Morriën E., van der Putten W. H. Ecological fits, mis-fits and lotteries involving insect herbivores on the invasive plant, *Bunias orientalis* // *Biological Invasions*. – 2010. – V. 12. – P. 3045–3059.
165. Harvey J. A., Bukovinszky T., van der Putten W. H. Interactions between invasive plants and insect herbivores: a plea for a multitrophic perspective // *Biological Conservation*. – 2010. – V. 143. – № 10. – P. 2251–2259.
166. Hatcher P. E. *Impatiens noli-tangere* L. // *Journal of Ecology*. – 2003. – V. 91. – № 1. – P. 147–167.
167. Hawkes C. V. Are invaders moving targets? The generality and persistence of advantages in size, reproduction, and enemy release in invasive plant species with time since introduction // *The American Naturalist*. – 2007. – V. 170. – № 6. – P. 832–843.

168. Hebert P. D. N., Cywinska A., Ball S. L., deWaard J. R. Biological identifications through DNA barcodes // *Proceedings of the Royal Society B.* – 2003. – V. 270. – P. 313–321.
169. Heckel D. G. Insect detoxification and sequestration strategies // *Annual Plant Reviews: Insect-Plant Interactions.* – 2014. – V. 47. – P. 77–114.
170. Heger T., Jeschke J. M. The enemy release hypothesis as a hierarchy of hypotheses // *Oikos.* – 2014. – V. 123. – P. 741–750.
171. Heger T., Jeschke J. M., Bernard-Verdier M., Musseau C. L., Mietchen D. Hypothesis Description: Enemy Release Hypothesis // *Research Ideas and Outcomes.* – 2024. – V. 10. – P. e107393.
172. Heidel-Fischer H. M., Vogel H. Molecular mechanisms of insect adaptation to plant secondary compounds // *Current Opinion in Insect Science.* – 2015. – V. 8. – P. 8–14.
173. Hejda M., Pyšek P., Jarošík V. Impact of invasive plants on the species richness, diversity and composition of invaded communities // *Journal of Ecology.* – 2009. – V. 97. – № 3. – P. 393–403.
174. Hermisson J., Pennings P. S. Soft sweeps: molecular population genetics of adaptation from standing genetic variation // *Genetics.* – 2005. – V. 169. – № 4. – P. 2335–2352.
175. Hobson K. A., Alisauskas R. T., Clark R. G. Stable-nitrogen isotope enrichment in avian tissues due to fasting and nutritional stress: implications for isotopic analysis of diet // *Condor.* – 1993. – V. 95. – P. 388–394.
176. Holzinger F., Wink M. Mediation of cardiac glycoside insensitivity in the monarch butterfly (*Danaus plexippus*): role of an amino acid substitution in the ouabain binding site of Na⁺, K⁺-ATPase // *Journal of Chemical Ecology.* – 1996. – V. 22. – P. 1921–1937.
177. Horne G. M., Manderino R., Jaffe S. P. Specialist herbivore performance on introduced plants during native host decline // *Environmental Entomology.* – 2023. – V. 52. – № 1. – P. 88–97.
178. Horst M. N., Walker A. N., Bush P., Wilson T., Chang E. S., Miller T., Larkin P. Pesticide induced alterations in gene expression in the lobster, *Homarus americanus* //

Comparative Biochemistry and Physiology Part D: Genomics and Proteomics. – 2007. – V. 2. – № 1. – P. 44–52.

179. Huang W., Siemann E., Wheeler G. S., Zou J., Carrillo J., Ding J. Resource allocation to defence and growth are driven by different responses to generalist and specialist herbivory in an invasive plant // *Journal of Ecology*. – 2010. – V. 98. – № 5. – P. 1157–1167.

180. Huang X., McNeill M. R., Ma J., Qin X., Tu X., Cao G., Zhang Z. Gut transcriptome analysis shows different food utilization efficiency by the grasshopper *Oedaleous asiaticus* (Orthoptera: Acrididae) // *Journal of Economic Entomology*. – 2017. – V. 110. – № 4. – P. 1831–1840.

181. Hunter M. D., McNeil J. N. Host-plant quality influences diapause and voltinism in a polyphagous insect herbivore // *Ecology*. – 1997. – V. 78. – № 4. – P. 977–986.

182. Huo S. M., Yan Z. C., Zhang F., et al. Comparative genome and transcriptome analyses reveal innate differences in response to host plants by two color forms of the two-spotted spider mite *Tetranychus urticae* // *BMC Genomics*. – 2021. – V. 22. – P. 569.

183. Hussein B. R., Malik O. A., Ong W. H., Slik J. W. F. Reconstruction of damaged herbarium leaves using deep learning techniques for improving classification accuracy // *Ecological Informatics*. – 2021. – V. 61. – P. 101243.

184. Ivanova N. V., Dewaard J. R., Hebert P. D. An inexpensive, automation-friendly protocol for recovering high-quality DNA // *Molecular Ecology Notes*. – 2006. – V. 6. – P. 998–1002.

185. Jäckel R., Mora D., Dobler S. Evidence for selective sweeps by *Wolbachia* infections: phylogeny of *Altica* leaf beetles and their reproductive parasites // *Molecular Ecology*. – 2013. – V. 22. – P. 4241–4255.

186. Janzen D. H. When is it coevolution? // *Evolution*. – 1980. – V. 34. – № 3. – P. 611–612.

187. Jarne P., Lagoda P. J. Microsatellites, from molecules to populations and back // *Trends in Ecology & Evolution*. – 1996. – V. 11. – P. 424–429.

188. Jaron K. S., Bast J., Nowell R. W., Ranallo-Benavidez T. R., Robinson-Rechavi M., Schwander T. Genomic features of parthenogenetic animals // *Journal of Heredity*. – 2021. – V. 112. – № 1. – P. 19–33.

189. Jeffries M. J., Lawton J. H. Enemy free space and the structure of ecological communities // *Biological Journal of the Linnean Society*. – 1984. – V. 23. – № 4. – P. 269–286.
190. Jermy T. Evolution of insect/host plant relationships // *The American Naturalist*. – 1984. – V. 124. – № 5. – P. 609–630.
191. Jermy T. Insect-host-plant relationships: coevolution or sequential evolution? // *Symposium Biologica Hungarica*. – 1976. – V. 16. – P. 109–113.
192. Jeschke J. M., Bacher S., Blackburn T. M., Dick J. T., Essl F., Evans T., Kumschick S. Defining the impact of non-native species // *Conservation Biology*. – 2014. – V. 28. – № 5. – P. 1188–1194.
193. Jeschke J. M., Heger T. (Eds.) *Invasion Biology: Hypotheses and Evidence*. – CABI, 2018. – 187 p.
194. Jeschke J., Gómez Aparicio L., Haider S., Heger T., Lortie C., Pyšek P., et al. Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining // *NeoBiota*. – 2012. – V. 14. – P. 1–20.
195. Jogesh T., Carpenter D., Cappuccino N. Herbivory on invasive exotic plants and their non-invasive relatives // *Biological Invasions*. – 2008. – V. 10. – P. 797–804.
196. Jones E. I., Nuismer S. L., Gomulkiewicz R. Revisiting Darwin's conundrum reveals a twist on the relationship between phylogenetic distance and invasibility // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2013. – V. 110. – № 51. – P. 20627–20632.
197. Jones L. C. Insects allocate eggs adaptively according to plant age, stress, disease or damage // *Proceedings of the Royal Society B*. – 2022. – V. 289. – № 1978. – P. 20220831.
198. Jones L. C., Rafter M. A., Walter G. H. Insects allocate eggs adaptively across their native host plants // *Arthropod-Plant Interactions*. – 2019. – V. 13. – № 2. – P. 181–191.
199. Joshi J., Vrieling K. The enemy release and EICA hypothesis revisited: incorporating the fundamental difference between specialist and generalist herbivores // *Ecology Letters*. – 2005. – V. 8. – № 7. – P. 704–714.

200. Kang K., Zhang M., Yue L., Chen W., Dai Y., Lin K., Zhang W. Oxalic acid inhibits feeding behavior of the brown planthopper via binding to gustatory receptor Gr23a // *Cells*. – 2023. – V. 12. – № 5. – P. 771.
201. Kariñho-Betancourt E. Coevolution: plant-herbivore interactions and secondary metabolites of plants // In: *Co-evolution of Secondary Metabolites*. – 2020. – P. 47–76.
202. Karonen M., Parker J., Agrawal A., Salminen J. P. First evidence of hexameric and heptameric ellagitannins in plants detected by liquid chromatography/electrospray ionisation mass spectrometry // *Rapid Communications in Mass Spectrometry*. – 2010. – V. 24. – № 21. – P. 3151–3156.
203. Kawano S., Azuma H., Ito M., Suzuki K. Extrafloral nectaries and chemical signals of *Fallopia japonica* and *Fallopia sachalinensis* (Polygonaceae), and their roles as defense systems against insect herbivory // *Plant Species Biology*. – 1999. – V. 14. – P. 167–178.
204. Kawecki T. J. Sympatric speciation via habitat specialization driven by deleterious mutations // *Evolution*. – 1997. – V. 51. – № 6. – P. 1751–1763.
205. Keane R. M., Crawley M. J. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2002. – V. 17. – P. 164–170.
206. Keeler M. S., Chew F. S. Escaping an evolutionary trap: preference and performance of a native insect on an exotic invasive host // *Oecologia*. – 2008. – V. 156. – P. 559–568.
207. Keena M. A. Survival and development of *Lymantria monacha* (Lepidoptera: Lymantriidae) on North American and introduced Eurasian tree species // *Journal of Economic Entomology*. – 2003. – V. 96. – № 1. – P. 43–52.
208. Kikuchi Y., Hayatsu M., Hosokawa T., Nagayama A., Tago K., Fukatsu T. Symbiont-mediated insecticide resistance // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2012. – V. 109. – № 22. – P. 8618–8622.
209. Kim T. N., Spiesman B. J., Buchanan A. L., Hakes A. S., Halpern S. L., Inouye B. D., Underwood N. Selective manipulation of a non-dominant plant and its herbivores affects an old-field plant community // *Plant Ecology*. – 2015. – V. 216. – P. 1029–1045.
210. Kirichenko N. I., Flament J., Baranchikov Y., Grégoire J. C. Native and exotic coniferous species in Europe – possible host plants for the potentially invasive Siberian

moth, *Dendrolimus sibiricus* Tschtv. (Lepidoptera, Lasiocampidae) // EPPO Bulletin. – 2008. – V. 38. – № 2. – P. 259–263.

211. Kirichenko N., Péré C., Baranchikov Y., Schaffner U., Kenis M. Do alien plants escape from natural enemies of congeneric residents? Yes but not from all. // Biological Invasions. – 2013. – V. 15. – P. 2105–2113.

212. Kirsch R., Gramzow L., Theissen G., Siegfried B. D., Ffrench-Constant R. H., Heckel D. G., Pauchet Y. Horizontal gene transfer and functional diversification of plant cell wall degrading polygalacturonases: key events in the evolution of herbivory in beetles // Insect Biochemistry and Molecular Biology. – 2014. – V. 52. – P. 33–50.

213. Klein H. A catalogue of the insects, mites and pathogens that have been used or rejected, or are under consideration, for the biological control of invasive alien plants in South Africa // African Entomology. – 2011. – V. 19. – № 1. – P. 515–549.

214. Kołodziejek J. Growth and competitive interaction between seedlings of an invasive *Rumex confertus* and of co-occurring two native *Rumex* species in relation to nutrient availability // Scientific Reports. – 2019. – V. 9. – P. 3298.

215. Kozlov M. V., Sokolova I. V., Zverev V., Egorov A. A., Goncharov M. Y., Zvereva E. L. Biases in estimation of insect herbivory from herbarium specimens // Scientific Reports. – 2020. – V. 10. – P. 12298.

216. Kramer K. J., Seib P. A. Ascorbic acid and the growth and development of insects // Advances in Chemistry Series. – 1982. – V. 200. – P. 275–291.

217. Krebs C. Hybridization in the invasive *Fallopia* complex and its influence on sexual reproduction and herbivore resistance. Dissertation. – Marburg/Lahn, 2009. – 163 p.

218. Krebs C., Gerber E., Matthies D., Schaffner U. Herbivore resistance of invasive *Fallopia* species and their hybrids // Oecologia. – 2011. – V. 167. – P. 1041–1052.

219. Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets // Molecular Biology and Evolution. – 2016. – V. 33. – P. 1870–1874.

220. Kursar T. A., Coley P. D. Nitrogen content and expansion rate of young leaves of rain forest species: implications for herbivory // Biotropica. – 1991. – P. 141–150.

221. Kwon O. Population dynamics of insects associated with *Rumex obtusifolius* in different habitats // Entomological Research. – 2006. – V. 36. – № 2. – P. 73–78.
222. Lachowicz S., Oszmiański J. Profile of bioactive compounds in the morphological parts of wild *Fallopia japonica* (Houtt) and *Fallopia sachalinensis* (F. Schmidt) and their antioxidative activity // Molecules. – 2019. – V. 24. – № 7. – P. 1436.
223. Lachowicz S., Oszmiański J., Wojdyło A., Cebulak T., Hirnle L., Siewiński M. UPLC-PDA-Q/TOF-MS identification of bioactive compounds and on-line UPLC-ABTS assay in *Fallopia japonica* Houtt and *Fallopia sachalinensis* (F. Schmidt) leaves and rhizomes grown in Poland // European Food Research and Technology. – 2019. – V. 245. – P. 691–706.
224. Ladner D. T., Altizer S. Oviposition preference and larval performance of North American monarch butterflies on four *Asclepias* species // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2005. – V. 116. – № 1. – P. 9–20.
225. Laska A., Magalhães S., Lewandowski M., Puchalska E., Karpicka-Ignatowska K., Radwańska A., Skoracka A. A sink host allows a specialist herbivore to persist in a seasonal source // Proceedings of the Royal Society B. – 2021. – V. 288. – № 1958. – P. 20211604.
226. Lavista-Llanos S., Svatoš A., Kai M., Riemensperger T., Birman S., Stensmyr M. C., Hansson B. S. Dopamine drives *Drosophila sechellia* adaptation to its toxic host // Elife. – 2014. – V. 3. – P. e03785.
227. Lavoie B., Oberhauser K. S. Compensatory feeding in *Danaus plexippus* (Lepidoptera: Nymphalidae) in response to variation in host plant quality // Environmental Entomology. – 2004. – V. 33. – № 4. – P. 1062–1069.
228. Legarra S., Janssen A., Dong L., Glas J. J., van Houten Y. M., Scala A., Kant M. R. Enhanced top-down control of herbivore population growth on plants with impaired defences // Functional Ecology. – 2022. – V. 36. – № 11. – P. 2859–2872.
229. Leigh J. W., Bryant D. POPART: full-feature software for haplotype network construction // Methods in Ecology and Evolution. – 2015. – V. 6. – P. 1110–1116.
230. Leishman M. R., Haslehurst T., Ares A., Baruch Z. Leaf trait relationships of native and invasive plants: community- and global-scale comparisons // New Phytologist. – 2007. – V. 176. – № 3. – P. 635–643.

231. Levin D. A. Polyploidy and novelty in flowering plants // *The American Naturalist*. – 1983. – V. 122. – P. 1–25.
232. Levin D. A. The role of trichomes in plant defense // *The Quarterly Review of Biology*. – 1973. – V. 48. – № 1, Part 1. – P. 3–15.
233. Li C. C. *First course in population genetics*. – Pacific Grove, Calif. : Boxwood Press, 1976. – 631 p.
234. Li J. J., Li Y. X., Li N., Zhu H. T., Wang D., Zhang Y. J. The genus *Rumex* (Polygonaceae): an ethnobotanical, phytochemical and pharmacological review // *Natural Products and Bioprospecting*. – 2022. – V. 12. – P. 21.
235. Li L., Yuan Y., Wu L., Chen M. Effects of host plants on the feeding behavior and detoxification enzyme activities in *Hyphantria cunea* (Lepidoptera: Arctiidae) larvae // *Acta Entomologica Sinica*. – 2018. – V. 61. – № 2. – P. 232–239.
236. Li S. P., Cadotte M. W., Meiners S. J., Hua Z. S., Shu H. Y., Li J. T., Shu W. S. The effects of phylogenetic relatedness on invasion success and impact: deconstructing Darwin's naturalisation conundrum // *Ecology Letters*. – 2015. – V. 18. – № 12. – P. 1285–1292.
237. Li W., Schuler M. A., Berenbaum M. R. Diversification of furanocoumarin-metabolizing cytochrome P450 monooxygenases in two papilionids: specificity and substrate encounter rate // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2003. – V. 100. – № suppl_2. – P. 14593–14598.
238. Lin T. Y., Goyal P., Girshick R., He K., Dollár P. Focal loss for dense object detection // In: *Proceedings of the IEEE international conference on computer vision*. – 2017. – P. 2980–2988.
239. Lind E. M., Parker J. D. Novel weapons testing: are invasive plants more chemically defended than native plants? // *PLoS One*. – 2010. – V. 5. – № 5. – P. e10429.
240. Liu H., Stiling P. Testing the enemy release hypothesis: a review and meta-analysis // *Biological Invasions*. – 2006. – V. 8. – P. 1535–1545.
241. Liu H., Stiling P., Pemberton R. W. Does enemy release matter for invasive plants? Evidence from a comparison of insect herbivore damage among invasive, non-invasive and native congeners // *Biological Invasions*. – 2007. – V. 9. – P. 773–781.

242. Liu N., Yue X. Insecticide resistance and cross-resistance in the house fly (Diptera: Muscidae) // *Journal of Economic Entomology*. – 2000. – V. 93. – № 4. – P. 1269–1275.
243. Lobstein A., Brenne X., Feist E., Metz N., Weniger B., Anton R. Quantitative determination of naphthoquinones of *Impatiens* species // *Phytochemical Analysis*. – 2001. – V. 12. – P. 202–205.
244. Lokki J., Saura A., Lankinen P., Suomalainen E. Genetic polymorphism and evolution in parthenogenetic animals: V. Triploid *Adoxus obscurus* (Coleoptera: Chrysomelidae) // *Genetical Research*. – 1976. – V. 28. – P. 27–36.
245. Lososová Z., de Bello F., Chytrý M., Kühn I., Pyšek P., Sádlo J., Zelený D. Alien plants invade more phylogenetically clustered community types and cause even stronger clustering // *Global Ecology and Biogeography*. – 2015. – V. 24. – № 7. – P. 786–794.
246. Ma C., Li S. P., Pu Z., Tan J., Liu M., Zhou J., Jiang L. Different effects of invader–native phylogenetic relatedness on invasion success and impact: a meta-analysis of Darwin's naturalization hypothesis // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2016. – V. 283. – № 1838. – P. 20160663.
247. Macel M., de Vos R. C., Jansen J. J., van der Putten W. H., van Dam N. M. Novel chemistry of invasive plants: exotic species have more unique metabolomic profiles than native congeners // *Ecology and Evolution*. – 2014. – V. 4. – № 13. – P. 2777–2786.
248. Machado B. B., Orue J. P., Arruda M. S., Santos C. V., Sarath D. S., Goncalves W. N., Rodrigues-Jr J. F. BioLeaf: A professional mobile application to measure foliar damage caused by insect herbivory // *Computers and Electronics in Agriculture*. – 2016. – V. 129. – P. 44–55.
249. Mao W., Remarkable substrate-specificity of CYP6AB3 in *Depressaria pastinacella*, a highly specialized caterpillar // *Insect Molecular Biology*. – 2006. – V. 15. – P. 169–179.
250. Martinková Z., Honek A. *Gastrophysa viridula* (Coleoptera: Chrysomelidae) and biocontrol of *Rumex* – a review // *Plant Soil and Environment*. – 2004. – T. 50. – № 1. – C. 1–9.
251. Marx H. E., Giblin D. E., Dunwiddie P. W., Tank D. C. Deconstructing Darwin's Naturalization Conundrum in the San Juan Islands using community phylogenetics and functional traits // *Diversity and Distributions*. – 2016. – V. 22. – № 3. – P. 318–331.

252. Mattson Jr W. J. Herbivory in relation to plant nitrogen content // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1980. – V. 11. – P. 119–161.
253. Mauricio R., Rausher M. D. Experimental manipulation of putative selective agents provides evidence for the role of natural enemies in the evolution of plant defense // *Evolution*. – 1997. – V. 51. – № 5. – P. 1435–1444.
254. Mazid M., Khan T. A., Mohammad F. Role of secondary metabolites in defense mechanisms of plants // *Biology & Medicine*. – 2011. – V. 3. – P. 232–249.
255. McCall A. C., Fordyce J. A. Can optimal defence theory be used to predict the distribution of plant chemical defences? // *Journal of Ecology*. – 2010. – V. 98. – P. 985–992.
256. McCary M. A., Mores R., Farfan M. A., Wise D. H. Invasive plants have different effects on trophic structure of green and brown food webs in terrestrial ecosystems: A meta-analysis // *Ecology Letters*. – 2016. – V. 19. – № 3. – P. 328–335.
257. McCutchan Jr J. H., Lewis Jr W. M., Kendall C., McGrath C. C. Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur // *Oikos*. – 2003. – V. 102. – № 2. – P. 378–390.
258. McEvoy P. B. Insect-plant interactions on a planet of weeds // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 2002. – V. 104. – № 1. – P. 165–179.
259. McFadyen R. E. C. Successes in biological control of weeds // *Proceedings of the X International Symposium on Biological Control of Weeds*. – Bozeman, MT: Montana State University, 2000. – V. 3. – P. 3–14.
260. McGuire R. J., Johnson M. T. J. Plant genotype and induced responses affect resistance to herbivores on evening primrose (*Oenothera biennis*) // *Ecological Entomology*. – 2006. – V. 31. – № 1. – P. 20–31.
261. McLain D. K., Shure D. J. Host plant toxins and unpalatability of *Neacoryphus bicrucis* (Hemiptera: Lygaeidae) // *Ecological Entomology*. – 1985. – V. 10. – P. 291–298.
262. Meijer K., Schilthuizen M., Beukeboom L., Smit C. A review and meta-analysis of the enemy release hypothesis in plant–herbivorous insect systems // *PeerJ*. – 2016. – V. 4. – P. e2778.

263. Meijer K., Smit C., Beukeboom L. W., Schilthuizen M. Native insects on non-native plants in The Netherlands: curiosities or common practice? // *Entomologische Berichten*. – 2012. – V. 72. – № 6. – P. 288–293.
264. Messina F. J. Predictable modification of body size and competitive ability following a host shift by a seed beetle // *Evolution*. – 2004. – T. 58. – № 12. – C. 2788–2797.
265. Mihulka S., Pyšek P. Invasion history of *Oenothera* congeners in Europe: a comparative study of spreading rates in the last 200 years // *Journal of Biogeography*. – 2001. – V. 28. – № 5. – P. 597–609.
266. Mitchell C. E., Agrawal A. A., Bever J. D., Gilbert G. S., Hufbauer R. A., Klironomos J. N., et al. Biotic interactions and plant invasions // *Ecology Letters*. – 2006. – V. 9. – P. 726–740.
267. Mitchell C. E., Blumenthal D., Jarošík V., Puckett E. E., Pyšek P. Controls on pathogen species richness in plants' introduced and native ranges: roles of residence time, range size and host traits // *Ecology Letters*. – 2010. – V. 13. – № 12. – P. 1525–1535.
268. Mitchell C. E., Power A. G. Release of invasive plants from fungal and viral pathogens // *Nature*. – 2003. – V. 421. – № 6923. – P. 625–627.
269. Mitchell M. J., Brescia A. I., Smith S. L., Morgan E. D. Effects of the compounds 2-methoxynaphthoquinone, 2-propoxynaphthoquinone, and 2-isopropoxynaphthoquinone on ecdysone 20-monooxygenase activity // *Archives of Insect Biochemistry and Physiology*. – 2007. – V. 66. – P. 45–52.
270. Mithöfer A., Boland W. Plant defense against herbivores: chemical aspects // *Annual Review of Plant Biology*. – 2012. – V. 63. – P. 431–450.
271. Mitter C., Futuyma D. J., Schneider J. C., Hare J. D. Genetic Variation and Host Plant Relations in a Parthenogenetic Moth // *Evolution*. – 1979. – V. 33. – № 3. – P. 777.
272. Montoro M., Jensen P. M., Sigsgaard L. Stable Isotope Enrichment ($\Delta^{15}\text{N}$) in the Predatory Flower Bug (*Orius majusculus*) Predicts Fitness-Related Differences between Diets // *Insects*. – 2020. – V. 11. – P. 255.
273. Moody B. F. Tomato oligo microarray investigation of exogenous jasmonic acid induced changes in gene expression. – 2010. – Masters Thesis, Western Illinois University, USA.

274. Mopper S., Faeth S. H., Boecklen W. J., Simberloff D. S. Host-specific variation in leaf miner population dynamics: effects on density, natural enemies and behaviour of *Stilbosis quadricustatella* (Lepidoptera: Cosmopterigidae) // Ecological Entomology. – 1984. – V. 9. – № 2. – P. 169–177.
275. Mujica N., Kroschel J. Leafminer fly (Diptera: Agromyzidae) occurrence, distribution, and parasitoid associations in field and vegetable crops along the Peruvian coast // Environmental Entomology. – 2011. – V. 40. – P. 217–230.
276. Mulatu B., Applebaum S. W., Coll M. A recently acquired host plant provides an oligophagous insect herbivore with enemy-free space // Oikos. – 2004. – V. 107. – № 2. – P. 231–238.
277. Müller-Schärer H., Schaffner U., Steinger T. Evolution in invasive plants: implications for biological control // Trends in Ecology & Evolution. – 2004. – V. 19. – № 8. – P. 417–422.
278. Murphy S. M. Enemy-free space maintains swallowtail butterfly host shift // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2004. – V. 101. – № 52. – P. 18048–18052.
279. Musundire R., Chabi-Olaye A., Löhr B., Krüger K. Diversity of Agromyzidae and associated hymenopteran parasitoid species in the afrotropical region: implications for biological control // BioControl. – 2011. – V. 56. – P. 1–9.
280. Najberek K., Solarz W., Chmura D. Do local enemies attack alien and native *Impatiens* alike? // Acta Societatis Botanicorum Poloniae. – 2017. – V. 86. – № 4. – P. 3562.
281. Nakajima M., Boggs C. L., Bailey S., Reithel J., Paape T. Fitness costs of butterfly oviposition on a lethal non-native plant in a mixed native and non-native plant community // Oecologia. – 2013. – V. 172. – P. 823–832.
282. Näsvall K., Wiklund C., Mrazek V., Künstner A., Talla V., Busch H., Backström N. Host plant diet affects growth and induces altered gene expression and microbiome composition in the wood white (*Leptidea sinapis*) butterfly // Molecular Ecology. – 2020. – V. 30. – № 2. – P. 499–516.

283. Nazare-Jr A. C., Menotti D., Neves J. M. R., Sediyma T. Automatic detection of the damaged leaf area in digital images of soybean // In: International Conference on Systems, Signals and Image Processing. – 2010. – P. 1–4.
284. New T. R. The Ecological and Evolutionary Consequences of Alien Invasive Species // Alien Species and Insect Conservation. – 2016. – P. 61–98.
285. Novotny V., Miller S. E., Cizek L., Leps J., Janda M., Basset Y., Weiblen G. D., Darrow K. Colonising aliens: caterpillars (Lepidoptera) feeding on *Piper aduncum* and *P. umbellatum* in rainforests of Papua New Guinea // Ecological Entomology. – 2003. – V. 28. – P. 704–716.
286. Numata H., Shintani Y. Diapause in univoltine and semivoltine life cycles // Annual Review of Entomology. – 2023. – V. 68. – P. 257–276.
287. Nylin S., Bergström A., Janz N. Butterfly Host Plant Choice in the Face of Possible Confusion // Journal of Insect Behavior. – 2000. – V. 13. – P. 469–482.
288. Oelbermann K., Scheu S. Stable isotope enrichment ($\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$) in a generalist predator (*Pardosa lugubris*, Araneae: Lycosidae): effects of prey quality // Oecologia. – 2002. – V. 130. – P. 337–344.
289. Ohkuma M. Termite symbiotic systems: efficient bio-recycling of lignocellulose // Applied Microbiology and Biotechnology. – 2003. – V. 61. – № 1. – P. 1–9.
290. Opler P. A., Davis D. R. The Leaf Mining Moths of the genus *Cameraria* associated with Fagaceae in California (Lepidoptera: Gracillariidae) // Smithsonian Contributions to Zoology. – 1981. – № 333. – P. 58.
291. Orr H. A. Adaptation and the cost of complexity // Evolution. – 2000. – V. 54. – P. 13–20.
292. Panini M., Manicardi G. C., Moores G. D., Mazzoni E. An overview of the main pathways of metabolic resistance in insects // Invertebrate Survival Journal. – 2016. – V. 13. – № 1. – P. 326–335.
293. Park D. S., Feng X., Maitner B. S., Ernst K. C., Enquist B. J. Darwin's naturalization conundrum can be explained by spatial scale // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2020. – V. 117. – № 20. – P. 10904–10910.

294. Park D. S., Potter D. A test of Darwin's naturalization hypothesis in the thistle tribe shows that close relatives make bad neighbors // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. – 2013. – V. 110. – № 44. – P. 17915–17920.
295. Parker I. M., Gilbert G. S. When there is no escape: the effects of natural enemies on native, invasive, and noninvasive plants // *Ecology*. – 2007. – V. 88. – № 5. – P. 1210–1224.
296. Parker J. D., Burkepile D. E., Hay M. E. Opposing effects of native and exotic herbivores on plant invasions // *Science*. – 2006. – V. 311. – P. 1459–1461.
297. Parker J. D., Burkepile D. E., Lajeunesse M. J., Lind E. M. Phylogenetic isolation increases plant success despite increasing susceptibility to generalist herbivores // *Diversity and Distributions*. – 2012. – V. 18. – № 1. – P. 1–9.
298. Parker J. D., Torchin M. E., Hufbauer R. A., Lemoine N. P., Alba C., Blumenthal D. M., et al. Do invasive species perform better in their new ranges? // *Ecology*. – 2013. – V. 94. – № 5. – P. 985–994.
299. Parsons P. A. The initial increase of a new gene under positive assortative mating // *Heredity*. – 1962. – V. 17. – № 2. – P. 267–276.
300. Patejuk K., Najberek K., Pacek P., Bocianowski J., Pusz W. Fungal Phytopathogens: Their Role in the Spread and Management of Invasive Alien Plants // *Forests*. – 2024. – V. 15. – № 12. – P. 2214.
301. Pauchet Y., Heckel D. G. The genome of the mustard leaf beetle encodes two active xylanases originally acquired from bacteria through horizontal gene transfer // *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. – 2013. – V. 280. – P. 20131021.
302. Pellock S., Thompson A., He K. S., Mecklin C. J., Yang J. Validity of Darwin's naturalization hypothesis relates to the stages of invasion // *Community Ecology*. – 2013. – V. 14. – P. 172–179.
303. Petrosyan V., Osipov F., Feniova I., Dergunova N., Warshavsky A., Khlyap L., Dzialowski A. The TOP-100 most dangerous invasive alien species in Northern Eurasia: invasion trends and species distribution modelling // *NeoBiota*. – 2023. – V. 82. – P. 23–56.

304. Petschenka G., Halitschke R., Züst T., Roth A., Stiehler S., Tenbusch L., Exnerová A. Sequestration of defenses against predators drives specialized host plant associations in preadapted milkweed bugs (Heteroptera: Lygaeinae) // *The American Naturalist*. – 2022. – V. 199. – № 6. – P. E211–E228.
305. Phillips W. M. A contribution to the study of species relations within the chrysomelid genus *Altica* Müller in Britain // *Zoological Journal of the Linnean Society*. – 1979. – V. 66. – № 3. – P. 289–308.
306. Piesik D., Bocianowski J., Sendel S., Krawczyk K., Kotwica K. Beetle orientation responses of *Gastrophysa viridula* and *Gastrophysa polygoni* (Coleoptera: Chrysomelidae) to a blend of synthetic volatile organic compounds // *Environmental Entomology*. – 2020. – V. 49. – № 5. – P. 1071–1076.
307. Piesik D., Łyczko J., Krawczyk K., Gantner M., Bocianowski J., Ruzsanyi V., Mayhew C. A. Green Leaf Volatile Function in Both the Natural Defense System of *Rumex confertus* and Associated Insects' Behavior // *Applied Sciences*. – 2023. – V. 13. – № 4. – P. 2253.
308. Piesik D., Wenda-Piesik A., Kotwica K., Łyszczarz A., Delaney K. J. *Gastrophysa polygoni* herbivory on *Rumex confertus*: single leaf VOC induction and dose dependent herbivore attraction/repellence to individual compounds // *Journal of Plant Physiology*. – 2011. – V. 168. – № 17. – P. 2134–2138.
309. Piesik D., Wenda-Piesik A., Ligor M., Buszewski B., Delaney K.J. Dock leaf beetle, *Gastrophysa viridula* Deg., herbivory on the mossy sorrel, *Rumex confertus* Willd: induced plant volatiles and beetle orientation responses // *Journal of Agricultural Science*. – 2012. – V. 4. – № 1. – P. 97.
310. Price P. W., Bouton C. E., Gross P., McPherson B. A., Thompson J. N., Weis A. E. Interactions among three trophic levels: influence of plants on interactions between insect herbivores and natural enemies // *Annual Review of Ecology and Systematics*. – 1980. – V. 11. – № 1. – P. 41–65.
311. Price P. W., Willson M. F. Some consequences for a parasitic herbivore, the milkweed longhorn beetle, *Tetraopes tetraphthalmus*, of a host-plant shift from *Asclepias syriaca* to *A. verticillata* // *Oecologia*. – 1976. – T. 25. – C. 331–340.

312. Procheş Ş., Wilson J. R., Richardson D. M., Rejmánek M. Searching for phylogenetic pattern in biological invasions // *Global Ecology and Biogeography*. – 2008. – V. 17. – № 1. – P. 5–10.
313. Qian H., Sandel B. Phylogenetic relatedness of native and exotic plants along climate gradients in California, USA // *Diversity and Distributions*. – 2017. – V. 23. – P. 1323–1333.
314. R Core Team. R: a language and environment for statistical computing. – Vienna: Foundation for Statistical Computing, 2020.
315. Raab-Straube E. von. Onagraceae. – In: Euro+Med Plantbase – the information resource for Euro-Mediterranean plant diversity. Published at <https://www.europlusmed.org>, 2018+.
316. Rahmonov O., Banaszek J., Pukowiec-Kurda K. Relationships between heavy metal concentrations in Japanese knotweed (*Reynoutria japonica* Houtt.) tissues and soil in urban parks in southern Poland // *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science*. – IOP Publishing, 2019. – V. 221. – № 1. – P. 012145.
317. Rahmonov O., Czylok A., Orczewska A., Majgier L., Parusel T. Chemical composition of the leaves of *Reynoutria japonica* Houtt. and soil features in polluted areas // *Central European Journal of Biology*. – 2014. – V. 9. – P. 320–330.
318. Reed D. K., Jacobson M., Warthen J. D., Uebel E. C., Tromley N. J., Jurd L., Freedman B. Cucumber antifeedants: laboratory screening of natural products // *Technical Bulletin*. – Beltsville, MD: US Department of Agriculture, 1981. – № 1641. – P. 1–13.
319. Reich P. B., Walters M. B., Ellsworth D. S. Leaf age and season influence the relationships between leaf nitrogen, leaf mass per area and photosynthesis in maple and oak trees // *Plant, Cell & Environment*. – 1991. – V. 14. – № 3. – P. 251–259.
320. Ricciardi A., Mottiar M. Does Darwin's naturalization hypothesis explain fish invasions? // *Biological Invasions*. – 2006. – V. 8. – P. 1403–1407.
321. Ricker W. E. Stock and Recruitment // *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*. – 1954. – V. 11. – № 5. – P. 559–623.
322. Rohlfing K., Yue L., Franke S., Zeng C., Podsiadlowski L., Dobler S. When does the female bias arise? Insights from the sex determination cascade of a flea beetle with a

strongly skewed sex ratio // *Functional & Integrative Genomics*. – 2023. – V. 23. – № 2. – P. 112.

323. Roininen H., Tahvanainen J. Host selection and larval performance of two willow-feeding sawflies // *Ecology*. – 1989. – V. 70. – № 1. – P. 129–136.

324. Rotter M. C., Holeski L. M. A meta-analysis of the evolution of increased competitive ability hypothesis: genetic-based trait variation and herbivory resistance trade-offs // *Biological Invasions*. – 2018. – V. 20. – P. 2647–2660.

325. Saha D., Mukhopadhyay A., Bahadur M. Effect of host plants on fitness traits and detoxifying enzymes activity of *Helopeltis theivora*, a major sucking insect pest of tea // *Phytoparasitica*. – 2012. – V. 40. – P. 433–444.

326. Santos-Garcia D., Mestre-Rincon N., Zchori-Fein E., Morin S. Inside out: microbiota dynamics during host-plant adaptation of whiteflies // *The ISME Journal*. – 2020. – V. 14. – № 3. – P. 847–856.

327. Saura A., Lokki J., Suomalainen E. Selection and genetic differentiation in parthenogenetic populations // In: *Measuring selection in natural populations*. – Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 1977. – P. 381–402.

328. Sayers E. W., Bolton E. E., Brister J. R., Canese K., Chan J., Comeau D. C., ... Sherry S. T. Database resources of the national center for biotechnology information // *Nucleic Acids Research*. – 2022. – V. 50. – № D1. – P. D20–D26.

329. Schaefer H., Hardy O. J., Silva L., Barraclough T. G., Savolainen V. Testing Darwin's naturalization hypothesis in the Azores // *Ecology Letters*. – 2011. – V. 14. – № 4. – P. 389–396.

330. Scheffer S. J., Hawthorne D. J. Molecular evidence of host-associated genetic divergence in the holly leafminer *Phytomyza glabricola* (Diptera: Agromyzidae): apparent discordance among marker systems // *Molecular Ecology*. – 2007. – V. 16. – № 13. – P. 2627–2637.

331. Schindek R., Hilker M. Influence of larvae of *Gastrophysa viridula* on the distribution of conspecific adults in the field // *Ecological Entomology*. – 1996. – V. 21. – № 4. – P. 370–376.

332. Schlaepfer M. A., Runge M. C., Sherman P. W. Ecological and evolutionary traps // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2002. – V. 17. – № 10. – P. 474–480.

333. Schlaepfer M. A., Sax D. F., Olden J. D. The potential conservation value of non-native species // *Conservation Biology*. – 2011. – V. 25. – № 3. – P. 428–437.
334. Schlaepfer M. A., Sherman P. W., Blossey B., Rynge M. C. Introduced species as evolutionary traps // *Ecology Letters*. – 2005. – V. 8. – № 3. – P. 241–246.
335. Schlyter F. Semiochemical diversity in practice: Antiattractant semiochemicals reduce bark beetle attacks on standing trees — a first meta-analysis // *Psyche: A Journal of Entomology*. – 2012. – V. 2012. – № 1. – P. 268621.
336. Schultheis E. H., Berardi A. E., Lau J. A. No release for the wicked: enemy release is dynamic and not associated with invasiveness // *Ecology*. – 2015. – V. 96. – № 9. – P. 2446–2457.
337. Schwarzländer M., Hinz H. L., Winston R. L., Day, M. D. Biological control of weeds: an analysis of introductions, rates of establishment and estimates of success, worldwide // *BioControl*. – 2018. – V. 63. – P. 319–331.
338. Scrimgeour C. M., Gordon S. C., Handley L. L., Woodford J. A. T. Trophic levels and anomalous $\delta^{15}\text{N}$ of insects on raspberry (*Rubus idaeus* L.) // *Isotopes in Environmental and Health Studies*. – 1995. – V. 31. – P. 107–115.
339. Sehlmeier S., Wang L., Langel D., Heckel D. G., Mohagheghi H., Petschenka G., Ober D. Flavin-dependent monooxygenases as a detoxification mechanism in insects: new insights from the arctiids (Lepidoptera) // *PLoS One*. – 2010. – V. 5. – № 5. – P. e10435.
340. Semenina E. E., Tiunov A. V. Trophic fractionation ($\Delta^{15}\text{N}$) in Collembola depends on nutritional status: a laboratory experiment and mini-review // *Pedobiologia*. – 2011. – V. 54. – P. 101–109.
341. Servedio M. R., Van Doorn G. S., Kopp M., Frame A. M., Nosil P. Magic traits in speciation: 'magic' but not rare? // *Trends in Ecology & Evolution*. – 2011. – V. 26. – № 8. – P. 389–397.
342. Sharma I., Thakur A., Sharma A., Singh N., Kumar R., Sharma A. Plant secondary metabolites. – Singapore: Springer, 2022. – P. 329–353.
343. Shaw R. H., Seiger L. A. Japanese knotweed // B: R. Van Driesche, B. Blossey, M. Hoddle, S. Lyon и R. Reardon. Biological control of invasive plants in the eastern United States. USDA Forest Service Publication, 2002. – P. 413.

344. Shawky E. M., Elgindi M. R., Ibrahim H. A., Baky M. H. The potential and outgoing trends in traditional, phytochemical, economical, and ethnopharmacological importance of family *Onagraceae*: A comprehensive review // Journal of Ethnopharmacology. – 2021. – V. 281. – P. 114450.
345. Shi J., Stahl M., de Vos R. C., Tielbörger K., Verhoeven K. J., Macel M. Metabolomic profiling reveals shifts in defenses of an invasive plant // Biological Invasions. – 2023. – V. 25. – P. 3293–3306.
346. Siemann E., Rogers W. E. Genetic differences in growth of an invasive tree species // Ecology Letters. – 2001. – V. 4. – P. 514–518.
347. Siemann E., Rogers W. E., Dewalt S. J. Rapid adaptation of insect herbivores to an invasive plant // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. – 2006. – V. 273. – № 1602. – P. 2763–2769.
348. Silfverberg H. Bladminor på jättebalsamin (*Impatiens glandulifera*) i Finland // Sahlbergia. – 2004. – V. 9. – № 2. – S. 144.
349. Simon J. C., d'Alencon E., Guy E., Jacquin-Joly E., Jaquier J., Nouhaud P. et al. Genomics of adaptation to host-plants in herbivorous insects // Briefings in Functional Genomics. – 2015. – V. 14. – № 6. – P. 413–423.
350. Singer M. C., Parmesan C. Lethal trap created by adaptive evolutionary response to an exotic resource // Nature. – 2018. – V. 557. – P. 238–241.
351. Singer M. S., Rodrigues D., Stireman III J. O., Carrière Y. Roles of food quality and enemy-free space in host use by a generalist insect herbivore // Ecology. – 2004. – V. 85. – № 10. – P. 2747–2753.
352. Sirka V. H., Jakovljevic K., Mihailovic N., Jovanovic S. Heavy metal accumulation in invasive *Reynoutria × bohemica* Chrtek & Chrtková in polluted areas // Environmental Earth Sciences. – 2016. – V. 75. – № 11. – P. 1.
353. Smith R. W., Whittaker J. B. Factors Affecting *Gastrophysa viridula* Populations (Coleoptera: Chrysomelidae) in Different Habitats // Journal of Animal Ecology. – 1980. – V. 49. – № 2. – P. 537–548.
354. Smith R. W., Whittaker J. B. The influence of habitat type on the population dynamics of *Gastrophysa viridula* Degeer (Coleoptera: Chrysomelidae) // Journal of Animal Ecology. – 1980. – P. 225–236.

355. Stammer H. J. Studien an Symbiosen zwischen Käfern und Mikroorganismen. II. Die Symbiose des *Bromius obscurus* L. und der *Cassida*-Arten (Coleoptera: Chrysomelidae) // Zeitschrift für Morphologie und Ökologie der Tiere. – 1936. – S. 682–697.
356. Steward R. A., Epanchin-Niell R. S., Boggs C. L. Novel host unmasks heritable variation in plant preference within an insect population // Evolution. – 2022. – V. 76. – № 11. – P. 2634–2648.
357. Steward R. A., Fisher L. M., Boggs C. L. Pre-and post-ingestive defenses affect larval feeding on a lethal invasive host plant // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2019. – V. 167. – № 4. – P. 292–305.
358. Stiling P. D., Brodbeck B. V., Strong D. R. Foliar nitrogen and larval parasitism as determinants of leafminer distribution patterns on *Spartina alterniflora* // Ecological Entomology. – 1982. – V. 7. – № 4. – P. 447–452.
359. Strauss S. Y., Webb C. O., Salamin N. Exotic taxa less related to native species are more invasive // Proceedings of the National Academy of Sciences. – 2006. – V. 103. – № 15. – P. 5841–5845.
360. Stricker Bohl K., Stiling P. Release from herbivory does not confer invasion success for *Eugenia uniflora* in Florida // Oecologia. – 2014. – V. 174. – P. 817–826.
361. Sun B. F., Xiao J. H., He S. M., Liu L., Murphy R. W., Huang D. W. Multiple ancient horizontal gene transfers and duplications in lepidopteran species // Insect Molecular Biology. – 2013. – V. 22. – № 1. – P. 72–87.
362. Sun K. K., Yu W. S., Jiang J. J., Richards C., Siemann E., Ma J. et al. Mismatches between the resources for adult herbivores and their offspring suggest invasive *Spartina alterniflora* is an ecological trap // Journal of Ecology. – 2020. – V. 108. – P. 719–732.
363. Szewczyk K. Phytochemistry of the genus *Impatiens* (Balsaminaceae): A review // Biochemical Systematics and Ecology. – 2018. – V. 80. – P. 94–121.
364. Tallamy D. W., Ballard M., D'Amico V. Can alien plants support generalist insect herbivores? // Biological Invasions. – 2010. – V. 12. – P. 2285–2292.
365. Tan M., Le Q. EfficientNet: Rethinking model scaling for convolutional neural networks // International Conference on Machine Learning. – 2019. – V. – P. 6105–6114.

366. Thellung A. Pflanzenwanderungen unter dem Einfluß des Menschen // Beiblatt zu den Botanischen Jahrbüchern. – 1915. – V. 53. – № 116. – S. 37–66.
367. Thomas C. D., Ng D., Singer M. C., Mallet J. L. B., Parmesan C., Billington H. L. Incorporation of a European weed into the diet of a North American herbivore // *Evolution*. – 1987. – V. 41. – № 4. – P. 892–901.
368. Thompson J. N. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of offspring in phytophagous insects // *Entomologia Experimentalis et Applicata*. – 1988. – V. 47. – № 1. – P. 3–14.
369. Thompson J. N., Pellmyr O. Evolution of oviposition behavior and host preference in Lepidoptera // *Annual Review of Entomology*. – 1991. – V. 36. – № 1. – P. 65–89.
370. Tian D., Tooker J., Peiffer M., Chung S. H., Felton G. W. Role of trichomes in defense against herbivores: comparison of herbivore response to woolly and hairless trichome mutants in tomato (*Solanum lycopersicum*) // *Planta*. – 2012. – V. 236. – P. 1053–1066.
371. Tian Z., Chen L., Chen G., Wang J., Ma C., Zhang Y. et al. Effect of host shift on the gut microbes of *Bactrocera cucurbitae* (Coquillett) (Diptera: Tephritidae) // *Frontiers in Microbiology*. – 2023. – V. 14. – P. 1264788.
372. Tokhtar V., Groshenko S. Differentiation of the climatic niches of the invasive *Oenothera* L. (subsect. *Oenothera*, *Onagraceae*) species in the Eastern Europe // *Advances in Environmental Biology*. – 2013. – V. 8. – № 10. – P. 529–531.
373. Underwood N., Rausher M. D. The effects of host-plant genotype on herbivore population dynamics // *Ecology*. – 2000. – V. 81. – № 6. – P. 1565–1576.
374. 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.
375. Valladares G., Lawton J. H. Host-plant selection in the holly leaf-miner: does mother know best? // *The Journal of Animal Ecology*. – 1991. – V. 60. – № 2. – P. 227–240.

376. Valverde P. L., Fornoni J., Núñez-Farfán J. Defensive role of leaf trichomes in resistance to herbivorous insects in *Datura stramonium* // Journal of Evolutionary Biology. – 2001. – V. 14. – № 3. – P. 424–432.
377. Van Kleunen M., Fischer M. Release from foliar and floral fungal pathogen species does not explain the geographic spread of naturalized North American plants in Europe // Journal of Ecology. – 2009. – V. 97. – № 3. – P. 385–392.
378. Vanderklift M. A., Ponsard S. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}\text{N}$ enrichment: a meta-analysis // Oecologia. – 2003. – V. 136. – № 2. – P. 169–182.
379. Vanderzant E.S., Pool M.C., Richardson C.D. The role of ascorbic acid in the nutrition of three cotton insects // Journal of Insect Physiology. – 1962. – V. 8. – № 3. – P. 287–297.
380. Vasas A., Orbán-Gyapai O., Hohmann J. The Genus *Rumex*: Review of traditional uses, phytochemistry and pharmacology // Journal of Ethnopharmacology. – 2015. – V. 175. – P. 198–228.
381. Vasilyeva N.V., Papchenkov V.G. Mechanisms of influence of invasive *Bidens frondosa* L. on indigenous *Bidens* species // Russian Journal of Biological Invasions. – 2011. – V. 2. – P. 81–85.
382. Vertacnik K.L., Linnen C.R. Evolutionary genetics of host shifts in herbivorous insects: insights from the age of genomics // Annals of the New York Academy of Sciences. – 2017. – V. 1389. – № 1. – P. 186–212.
383. Vervoort A., Jacquemart A.L. Habitat overlap of the invasive *Impatiens parviflora* DC with its native congener *I. noli-tangere* L. // Phytocoenologia. – 2012. – V. 42. – № 3–4. – P. 249–257.
384. Videla M., Valladares G., Salvo A. A tritrophic analysis of host preference and performance in a polyphagous leafminer // Entomologia Experimentalis et Applicata. – 2006. – V. 121. – № 2. – P. 105–114.
385. Vidican R., Mihăiescu T., Pleșa A., Mălinaș A., Pop B.A. Investigations Concerning Heavy Metals Dynamics in *Reynoutria japonica* Houtt.-Soil Interactions // Toxics. – 2023. – V. 11. – № 4. – P. 323.
386. Vieira G.D.S., de Sousa N.M., Rocha B., Fonseca A.U., Soares F. A Method for the Detection and Reconstruction of Foliar Damage caused by Predatory Insects // IEEE

- 45th Annual Computers, Software, and Applications Conference (COMPSAC). – 2021. – P. 1502–1507.
387. Vilà M., Maron J.L., Marco L. Evidence for the enemy release hypothesis in *Hypericum perforatum* // *Oecologia*. – 2005. – V. 142. – P. 474–479.
388. Vinogradova Y., Kuklina A., Ryabchenko A. Taxonomic Characteristics of Vegetative Organs for Invasive Species of *Reynoutria* Hook // *Agrobiodiversity for Improving Nutrition, Health and Life Quality*. – 2021. – V. 5. – № 1. – P. 160–168.
389. Vogel H., Musser R.O., Paz Celorio-Mancera M. de la. Transcriptome Responses in Herbivorous Insects Towards Host Plant and Toxin Feeding // *Annual Plant Reviews*. – 2014. – P. 197–233.
390. Voigt D., Hosoda N., Schuppert J., Gorb S. On the laboratory rearing of green dock leaf beetles *Gastrophysa viridula* (Coleoptera: Chrysomelidae) // *Insect Science*. – 2011. – V. 18. – P. 379–384.
391. Walker L.R., Smith S.D. Impacts of invasive plants on community and ecosystem properties // *Assessment and Management of Plant Invasions*. – New York, NY: Springer New York, 1997. – P. 69–86.
392. Wang Y., Ma Y., Zhou D.S., Gao S.X., Zhao X.C., Tang Q.B., van Loon J.J. Higher plasticity in feeding preference of a generalist than a specialist: Experiments with two closely related *Helicoverpa* species // *Scientific Reports*. – 2017. – V. 7. – № 1. – P. 17876.
393. Wang Y., Siemann E., Wheeler G.S., Zhu L., Gu X., Ding J. Genetic variation in anti-herbivore chemical defences in an invasive plant // *Journal of Ecology*. – 2012. – V. 100. – № 4. – P. 894–904.
394. War A.R., Buhroo A.A., Hussain B., Ahmad T., Nair R.M., Sharma H.C. Plant defense and insect adaptation with reference to secondary metabolites // *Co-evolution of Secondary Metabolites*. – 2020. – P. 795–822.
395. War A.R., Taggar G.K., Hussain B., Taggar M.S., Nair R.M., Sharma H.C. Plant defence against herbivory and insect adaptations // *AoB Plants*. – 2018. – V. 10. – № 4. – P. ply037.

396. Webb S.C., Hedges R.E.M., Simpson S.J. Diet quality influences the $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ of locusts and their biochemical components // *Journal of Experimental Biology*. – 1998. – V. 201. – P. 2903–2911.
397. Wei S.J., Song W., Cao L.J., Chen J.C., Guo W.J., Li H.J., ... Wen J.B. Deciphering genomic arms race between the chemical defense of a tree and counter-defense of insect herbivores // Preprint. – 2024.
398. Welte C.U., de Graaf R.M., van den Bosch T.J.M., Op den Camp H.J.M., van Dam N.M., Jetten M.S.M. Plasmids from the gut microbiome of cabbage root fly larvae encode SaxA that catalyses the conversion of the plant toxin 2-phenylethyl isothiocyanate // *Environmental Microbiology*. – 2016. – V. 18. – P. 1379–1390.
399. Wen Z., Rupasinghe S., Niu G., Berenbaum M.R., Schuler M.A. *CYP6B1* and *CYP6B3* of the black swallowtail (*Papilio polyxenes*): adaptive evolution through subfunctionalization // *Molecular Biology and Evolution*. – 2006. – V. 23. – № 12. – P. 2434–2443.
400. WFO. World Flora Online [Электронный ресурс]. – 2023. – URL: <http://www.worldfloraonline.org> (дата обращения: 19.12.2023).
401. Whittaker J.B., Ellistone J., Patrick C.K. The dynamics of a chrysomelid beetle, *Gastrophysa viridula*, in a hazardous natural habitat // *The Journal of Animal Ecology*. – 1979. – P. 973–986.
402. Williams I.S. Slow-growth, high-mortality – a general hypothesis, or is it? // *Ecological Entomology*. – 1999. – V. 24. – № 4. – P. 490–495.
403. Williams V.R.J., Sahli H.F. A comparison of herbivore damage on three invasive plants and their native congeners: Implications for the enemy release hypothesis // *Castanea*. – 2016. – V. 81. – № 2. – P. 128–137.
404. Williamson M., Fitter A. The varying success of invaders // *Ecology*. – 1996. – V. 77. – № 6. – P. 1661–1666.
405. Witt A.B.R. et al. A preliminary analysis of the costs and benefits of the biological control agent *Dactylopius opuntiae* on *Opuntia stricta* in Laikipia County, Kenya // *BioControl*. – 2020. – V. 65. – № 4. – P. 515–523.
406. Wolfe L.M. Why alien invaders succeed: support for the escape-from-enemy hypothesis // *The American Naturalist*. – 2002. – V. 160. – № 6. – P. 705–711.

407. Wright S. Evolution in Mendelian populations // *Genetics*. – 1931. – V. 16. – № 2. – P. 97.
408. Wu S., Li C., Zhou Y., Xiao F., Liu D., Wang Y. Invasive plants have higher resistance to native generalist herbivores than exotic noninvasive congeners // *Environmental Entomology*. – 2023. – V. 52. – № 1. – P. 81–87.
409. Wybouw N., Dermauw W., Tirry L., Stevens C., Grbic M., Feyereisen R., Van Leeuwen T. A gene horizontally transferred from bacteria protects arthropods from host plant cyanide poisoning // *eLife*. – 2014. – V. 3. – P. 39.
410. Wybouw N., Pauchet Y., Heckel D.G., Van Leeuwen T. Horizontal gene transfer contributes to the evolution of arthropod herbivory // *Genome Biology and Evolution*. – 2016. – V. 8. – № 6. – P. 1785–1801.
411. Wybouw N., Zhurov V., Martel C., Bruinsma K.A., Hendrickx F., Grbić V., Van Leeuwen T. Adaptation of a polyphagous herbivore to a novel host plant extensively shapes the transcriptome of herbivore and host // *Molecular Ecology*. – 2015. – V. 24. – № 18. – P. 4647–4663.
412. Xing B., Yang L., Gulinuer A., Ye G. Research progress on horizontal gene transfer and its functions in insects // *Tropical Plants*. – 2023. – V. 2. – № 1. – P. 11–12.
413. Xu M., Mu X., Zhang S., Dick J.T., Zhu B., Gu D., Hu Y. A global analysis of enemy release and its variation with latitude // *Global Ecology and Biogeography*. – 2020. – V. 30. – № 1. – P. 277–288.
414. Yamaguchi M., Matsuyama S., Yamaji K. Oxalic acid as a larval feeding stimulant for the pale grass blue butterfly *Zizeeria maha* (Lepidoptera: Lycaenidae) // *Applied Entomology and Zoology*. – 2016. – V. 51. – P. 91–98.
415. Yamaguchi T., Noge K., Asano Y. Cytochrome P450 *CYP71AT96* catalyses the final step of herbivore-induced phenylacetonitrile biosynthesis in the giant knotweed, *Fallopia sachalinensis* // *Plant Molecular Biology*. – 2016. – V. 91. – № 3. – P. 229–239.
416. Yang F.-Y., Saqib H.S.A., Chen J.-H., Ruan Q.-Q., Vasseur L., He W.-Y., You M.-S. Differential Profiles of Gut Microbiota and Metabolites Associated with Host Shift of *Plutella xylostella* // *International Journal of Molecular Sciences*. – 2020. – V. 21. – № 17. – P. 6283.

417. Yoon S., Read Q. Consequences of exotic host use: impacts on Lepidoptera and a test of the ecological trap hypothesis // *Oecologia*. – 2016. – V. 181. – P. 985–996.
418. Young M.D., Wakefield M.J., Smyth G.K., Oshlack A. Gene ontology analysis for RNA-seq: accounting for selection bias // *Genome Biology*. – 2010. – V. 11. – № 2. – P. R14.
419. Yu Q.-Y., Fang S.-M., Zhang Z., Jiggins C.D. The transcriptome response of *Heliconius melpomene* larvae to a novel host plant // *Molecular Ecology*. – 2016. – V. 25. – № 19. – P. 4850–4865.
420. Yuan Y., Li L., Zhao J., Chen M. Effect of Tannic Acid on Nutrition and Activities of Detoxification Enzymes and Acetylcholinesterase of the Fall Webworm (Lepidoptera: Arctiidae) // *Journal of Insect Science*. – 2020. – V. 20. – № 1. – P. 8.
421. Zaemdzhikova G., Doychev D., Glogov P. New records for distribution of *Phytoliriomyza melampyga* (Loew, 1869) (Diptera: Agromyzidae) and its host plants in Bulgaria // *ZooNotes*. – 2021. – V. 189. – P. 1–3.
422. Zhang J., Ju R.T., Pan H., Pan S.F., Wu J. Enemy-free space is important in driving the host expansion of a generalist herbivore to an inferior exotic plant in a wetland of Yangtze Estuary // *Biological Invasions*. – 2019. – V. 21. – P. 547–559.
423. Zhang S., Shu J., Xue H., Zhang W., Zhang Y., Liu Y., ... Wang H. The gut microbiota in camellia weevils are influenced by plant secondary metabolites and contribute to saponin degradation // *mSystems*. – 2020. – V. 5. – № 2. – P. 10–1128.
424. Zhang Z.J., Pan X.Y., Blumenthal D., van Kleunen M., Liu M., Li B. Contrasting effects of specialist and generalist herbivores on resistance evolution in invasive plants // *Ecology*. – 2018. – V. 99. – № 4. – P. 866–875.
425. Zhao L., Chen J., Jones W.A. Transcription profiling of guanine nucleotide binding proteins during developmental regulation and pesticide response in *Solenopsis invicta* (Hymenoptera: Formicidae) // *Open Access Insect Physiology*. – 2012. – V. 4. – P. 31–39.
426. Zhong H., Li F., Chen J., Zhang J., Li F. Comparative transcriptome analysis reveals host-associated differentiation in *Chilo suppressalis* (Lepidoptera: Crambidae) // *Scientific Reports*. – 2017. – V. 7. – P. 13778.

427. Zhou W., Rousset F., O'Neill S. Phylogeny and PCR-based classification of *Wolbachia* strains using *wsp* gene sequences // Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences. – 1998. – V. 265. – P. 509–515.
428. Zhou Z., Rahman Siddiquee M.M., Tajbakhsh N., Liang J. UNet++: a nested U-Net architecture for medical image segmentation // In: Stoyanov D., et al. (eds.) DLMIA/ML-CDS-2018. LNCS, vol. 11045, Springer, Cham. – P. 3–11.
429. Zimmermann K., Topp W. Anpassungserscheinungen von Insekten an Neophyten der Gattung *Reynoutria* (Polygonaceae) in Zentraleuropa // Zoologische Jahrbücher Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere. – 1991. – V. 118. – S. 377–390.
430. Zou J., Rogers W.E., Siemann E. Increased competitive ability and herbivory tolerance in the invasive plant *Sapium sebiferum* // Biological Invasions. – 2008. – V. 10. – P. 291–302.

Приложение 1

Гербарные образцы *I. glandulifera*, *I. noli-tangere* и *I. parviflora* из
Цифрового гербария МГУ (Серегин, 2024) с листовыми минами.

Дата сбора	Место сбора (данные географической этикетки)	Ссылка	Штрихкод
<i>Impatiens glandulifera</i> Royle (из 140 образцов)			
1.8.2008	Московская область, Одинцовский район, Семеново	https://plant.depo.msu.ru/moodle/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen-id%3D136086601%5D	MHA0055 626
22.9.2013	Германия, г. Бремен, центральная часть Городского парка, близ оз. Эммазее, лесной участок, край дорожки.	https://plant.depo.msu.ru/moodle/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen-id%3D122562788%5D	MW07829 51
<i>Impatiens noli-tangere</i> L. (из 549 образцов)			
Ключевые метаданные (дата сбора, первый коллектор) неясны, неполные или отсутствуют, Дата сбора указана интервалом: июнь - июль		https://plant.depo.msu.ru/moodle/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen-id%3D8918640%5D	MW04344 32
27.7.1987	Латвийская ССР. Гулбенский район. В 2 км к северо-востоку от Бломе. В зарослях кустарников.	https://plant.depo.msu.ru/moodle/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen-id%3D8918432%5D	MW04344 19

1903	Эстония? Ключевые метаданные (дата сбора, первый коллектор) неясные, неполные или отсутствуют	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D8918384%5D	MW04344 16
12.7.1972	Рязанская обл. Спасский р-н. Близ д. Аграфеновка. Сырая лесная дорога.	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D8918944%5D	MW04344 51
7.7.1988	Тульская область, Щекинский р-н, м.-з. "Ясная Поляна", "Источек" № 28, берег 2-го болота	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D144548506%5D	TUL00772 2
16.7.1990	Тульская область, Щекинский р-н, м.-з. "Ясная Поляна", "Елочки за Чепыжом", лес	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D144548472%5D	TUL00772 0
8.8.1946	Рузский р-н, Московской области. 4-ый квартал. На берегу озера Глубокое у истока речки М. Истры	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D8920240%5D	MW04345 32
24.7.1960	Московская обл. Звенигородская биостанция МГУ. В кустах около пруда (Нижняя дача). В 12 км. к ю-з. от гор. Звенигород.	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D8920400%5D	MW04345 42

6.8.1981	Московская обл. Ленинский р-н. Знаменское. Гидрофитное разнотравье в ольшанике по рч. Битца у тропы от дворца к конюшням ниже плотины.	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D136087264%5D	MHA0055 665
29.7.1923	Ивановская область	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D8920800%5D	MW04345 67
24.7.1920	Тамбовская область, Знаменский район	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D8921072%5D	MW04345 84
26.7.1953	Московская область, Серпуховский район	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D136087400%5D	MHA0055 673
6.9.1968	Мордовия, Симкинское лесничество, кордон 100, на берегу р. Суры, среди ив, ольхи	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D8921824%5D	MW04346 31
4.7.1885	Украина	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D8918064%5D	MW04346 64

13.9.1930	Еврейская автономная область Д. ВОСТОК, БИРОБИДЖАН. Пихтово- смеш. тайга на О склон. Шукты-Пакт. на Таймен — горн. тропе в сырых местах	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D3274086%5D	MW01110 73
25.8.1992	Кемеровская область, Кузнецкий Алатау, ср. теч. р. Баянзас (Кожухта). Пихтач вдоль дороги.	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D182485181%5D	KUZ00613 9
26.7.1909	Камчатка. Щапино	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D3274598%5D	MW01110 54
9.9.2008	Краснодарский край, Адлерский район, левый берег р. Мзымта в 6 км ниже пос. Красная Поляна, галечник по руч. Галион 2- й (у устья).	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D80860966%5D	MW06920 51
20.8.1937	Западный Кавказ. Г. Псеашхо. Буковый лес. Заросли на полянах	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D80860982%5D	MW06920 52
17.8.2012	Камчатский край, Быстринский район	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d =	MW09559 90

		P&openparams = %5Bopen-id%3D195480185%5D	
	Западная Европа	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen-id%3D122562856%5D	MW07829 55
12.8.1910	Loc. Etruria. — Prov. di Firenze: Vallisumbrosae (Vallombrosa), locis umbrosis humidis, alt. 960 m., solo humoso-siliceo.	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen-id%3D122563077%5D	MW07829 68
<i>Impatiens parviflora</i> Dc. (из 206 образцов)			
10.8.1956	Московская обл. Химкинский р-н, АБС МГУ "Чашниково". Сырой склон оврага у ручья в 1 км вост. лабораторий.	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen-id%3D8922512%5D	MW04347 01
7.8.1991	Московская область, Пушкинский р-н, близ пос. Акулово. Учинское водохранилище. Вдоль дороги в елово-березовом лесу по берегу	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen-id%3D8922560%5D	MW04347 04

1.8.1994	Москва. Воробьевы горы. Московский университет. Во дворе Биологического факультета, в тенистом месте на отвалах траншеи.	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D8922576%5D	MW04347 05
1.8.1994	Москва. Воробьевы горы. Московский университет. Во дворе Биологического факультета, в тенистом месте на отвалах траншеи.	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D8922592%5D	MW04347 06
28.8.2016	Московская область, Серпуховский район	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D136013928%5D	MHA0021 633
10.8.2018	Ярославская область, Брейтовский район	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D156530624%5D	MW10570 79
15.7.2001	Тамбовская обл., Уметский р-н. Пос. Умет. По обочине дороги в тенистом месте	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D8922816%5D	MW04347 20
18.8.1958	Средняя Азия и Казахстан, Западный Тянь-Шань и Каратау (МЗ) (Киргизия)	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D101433313%5D	MW08531 56

8.07.1936	Средняя Азия и Казахстан, Северный и Центральный Тянь-Шань (М4) (Казахстан)	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D101433381%5D	MW08531 60
6.08.1957	Средняя Азия и Казахстан, Северный и Центральный Тянь-Шань (М4) (Казахстан)	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D101433415%5D	MW08531 62
23.08.200 8	Средняя Азия и Казахстан, Джунгарский Алатау и Тарбагатай (М5) (Казахстан)	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D101433653%5D	MW08531 76
16.9.2007	Ю. Польша, ЮЗ окрестности Кракова, Вольский лес, в лесу на Паненьских скалах, у ручья	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D122562753%5D	MW07985 05
22.9.2013	Германия, г. Бремен, южная часть Городского парка, край лесного участка.	https://plant.depo.msu.ru/module/itempublic?d = P&openparams = %5Bopen- id%3D122563111%5D	MW07829 69

Серегин А. П. (ред.) Цифровой гербарий МГУ: Электронный ресурс. – М.: МГУ, 2024. – Режим доступа: <https://plant.depo.msu.ru/> (дата обращения 04.04.2024).

Приложение 2

Средние площади повреждений, оставленных имаго и личинками *Gastrophysa viridula* на шести парах растений в эксперименте по выявлению пищевых предпочтений. В каждом эксперименте участвовало пять жуков и он длился шесть часов.

Растение 1	Средняя ($\pm$ SD) площадь повреждения растения 1	Растение 2	Средняя ($\pm$ SD) площадь повреждения растения 2	Объем выборки
Имаго				
<i>Rumex confertus</i>	$0,7 \pm 0,65$	<i>Rumex obtusifolius</i>	$0,67 \pm 1,07$	38
<i>Rumex confertus</i>	$1,15 \pm 1,1$	<i>Reynoutria sachalinensis</i>	$0,2 \pm 0,3$	36
<i>Rumex confertus</i>	$1 \pm 1,17$	<i>Reynoutria \times bohemica</i>	$0,23 \pm 0,17$	28
<i>Rumex obtusifolius</i>	$0,91 \pm 1,21$	<i>Reynoutria sachalinensis</i>	$0,24 \pm 0,2$	40
<i>Rumex obtusifolius</i>	$1 \pm 1,19$	<i>Reynoutria \times bohemica</i>	$0,76 \pm 0,69$	43
<i>Reynoutria sachalinensis</i>	$0,27 \pm 0,32$	<i>Reynoutria \times bohemica</i>	$0,31 \pm 0,3$	37
Личинки				
<i>Rumex confertus</i>	$0,62 \pm 0,68$	<i>Rumex obtusifolius</i>	$1,33 \pm 0,85$	22

<i>Rumex confertus</i>	$0,2 \pm 0,28$	<i>Reynoutria sachalinensis</i>	$0,45 \pm 0,62$	33
<i>Rumex confertus</i>	$0,54 \pm 0,79$	<i>Reynoutria \times bohemica</i>	$0,60 \pm 0,68$	25
<i>Rumex obtusifolius</i>	$1,03 \pm 0,61$	<i>Reynoutria sachalinensis</i>	$0,97 \pm 0,86$	48
<i>Rumex obtusifolius</i>	$1,08 \pm 0,71$	<i>Reynoutria \times bohemica</i>	$0,58 \pm 0,98$	10
<i>Reynoutria sachalinensis</i>	$0,69 \pm 0,72$	<i>Reynoutria \times bohemica</i>	$0,30 \pm 0,19$	6

Приложение 3

Дифференциально экспрессируемые гены и их идентификация по базе данных NCBI. Приведено наилучшее совпадение (с минимальным значением E-значения). Указано среднее значение и стандартное отклонение числа транскриптов нормализованного на глубину прочтения.

Описание	<i>Reynoutria bohemica</i>	<i>Rumex confertus</i>	<i>Rumex obtusifolius</i>
на <i>Rey. ×bohemica</i> и <i>Rum. confertus</i> значимо выше, чем на <i>Rum. obtusifolius</i>			
сАМР-специфическая 3',5'-циклическая фосфодиэстераза-подобная [<i>Leptinotarsa decemlineata</i>]	111,7 ± 10,2	318,5 ± 380,2	0,0 ± 0,0
бета-интегрин [<i>Scylla serrata</i>]	94,5 ± 71,5	39,4 ± 28,6	0,0 ± 0,0
белок, содержащий домен фибронектина типа III 3А [<i>Anoplophora glabripennis</i>]	72,6 ± 43,4	187,4 ± 111,0	0,0 ± 0,0
белок органического катионного транспортера [<i>Tribolium castaneum</i>]	301,4 ± 35,6	50,2 ± 21,8	0,0 ± 0,0
субъединица 2С комплекса WASH [<i>Electrophorus electricus</i>]	71,3 ± 49,8	83,4 ± 54,7	0,0 ± 0,0
гамма-саркогликан [<i>Anoplophora glabripennis</i>]	705,0 ± 547,5	152,7 ± 70,2	0,0 ± 0,0
большая дефензин 3 [<i>Crassostrea gigas</i>]	137,1 ± 104,3	1254,0 ± 303,6	0,0 ± 0,0
неохарактеризованный белок [<i>Leptinotarsa decemlineata</i>]	295,7 ± 261,2	156,0 ± 59,0	0,0 ± 0,0

нет совпадений*	73,1 ± 79,8	60,9 ± 29,3	0,0 ± 0,0
нет совпадений*	292,0 ± 241,5	175,9 ± 164,8	0,0 ± 0,0
на <i>Rey. ×bohemica</i> и <i>Rum. obtusifolius</i> значительно выше, чем на <i>Rum. confertus</i>			
27 кДа гемолимфатический гликопротеин-подобный [<i>Leptinotarsa decemlineata</i>]	336,3 ± 166,0	0,0 ± 0,0	190,1 ± 195,5
белок unc-80 гомолог [<i>Anthonomus grandis</i>]	45,4 ± 5,1	0,0 ± 0,0	96,8 ± 23,3
SHC-трансформирующий белок 1 [<i>Aethina tumida</i>] или гистондеацетилаза 6 [<i>Dendroctonus ponderosae</i>]	88,5 ± 67,0	0,0 ± 0,0	78,9 ± 61,5
нейральный кадгерин [<i>Aethina tumida</i>]	2076,8 ± 2982,9	0,0 ± 0,0	108,4 ± 77,9
белок с цинковым пальцем ZFP2-подобный [<i>Aethina tumida</i>]	97,9 ± 48,5	0,0 ± 0,0	188,2 ± 35,3
GTP-связывающий белок Rhes [<i>Diabrotica virgifera virgifera</i>]	111,2 ± 39,9	0,0 ± 0,0	670,2 ± 320,5
субъединица mu комплекса AP-2 [<i>Diabrotica virgifera virgifera</i>]	90,0 ± 29,1	0,0 ± 0,0	79,5 ± 58,2
4-кумарат-КоА-лигаза 1-подобная [<i>Leptinotarsa decemlineata</i>]	421,9 ± 139,0	0,0 ± 0,0	122,9 ± 117,2
нет совпадений*	138,4 ± 102,6	0,0 ± 0,0	263,7 ± 239,2

нет совпадений*	159,7 ± 104,3	0,0 ± 0,0	125,8 ± 21,1
на <i>Rey. ×bohémica</i> значимо выше, чем на <i>Rum. confertus</i> и <i>Rum. obtusifolius</i>			
лигаза убиквитина Hscw [<i>Tenebrio molitor</i>]	67,4 ± 35,5	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
металл-транспортер CNM3 [<i>Eleginops maclovinus</i>]	283,9 ± 130,2	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
вирус, подобный <i>Chuvirus</i> [<i>Lampyrus noctiluca</i>]	4027,6 ± 4254,3	1,7 ± 0,6	0,7 ± 0,6
член семейства G с доменом гомологии плекстрина 5 [<i>Tenebrio molitor</i>]	309,9 ± 265,8	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
субъединица Ssrp1 комплекса FACT [<i>Diabrotica virgifera virgifera</i>]	275,8 ± 251,4	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
неохарактеризованный LOC111691826 [<i>Anoplophora glabripennis</i>]	79,9 ± 68,5	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
белок организации транспорта и аппарата Гольджи 1 [<i>Bacillus rossius redtenbacheri</i>]	42,7 ± 12,1	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
гуанин-нуклеотид-связывающий белок G(s) альфа-субъединица [<i>Diabrotica virgifera virgifera</i>]	100,9 ± 24,8	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0
белок, связывающий ядерные нуклеиновые кислоты, C1D-подобный [<i>Anoplophora glabripennis</i>]	196,5 ± 120,8	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0

белок, связывающий интроны, Aquarius-подобный [<i>Leptinotarsa decemlineata</i>]	$41,0 \pm 16,4$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$
гидролаза изоформа L5 убиквитина на карбокси-концевом участке [<i>Anneissia japonica</i>]	$231,9 \pm 248,3$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$
фактор, ассоциированный с DDB1 и CUL4, 5 [<i>Diabrotica virgifera virgifera</i>]	$176,9 \pm 16,3$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$
неохарактеризованный белок CG3556 [<i>Dendroctonus ponderosae</i>]	$40,1 \pm 11,6$	$0,0 \pm 0,0$	$0,0 \pm 0,0$
на <i>Rum. confertus</i> и <i>Rum. obtusifolius</i> значимо выше, чем на <i>Rey. ×bohemica</i>			
серин/треонин-протеинфосфатаза 2A, 56 кДа регуляторная субъединица гамма изоформа-подобная [<i>Coccinella septempunctata</i>]	$0,0 \pm 0,0$	$80,9 \pm 50,3$	$249,5 \pm 235,6$
субъединица Ssrp1 комплекса FACT [<i>Diabrotica virgifera virgifera</i>]	$0,0 \pm 0,0$	$144,5 \pm 119,1$	$322,6 \pm 163,4$
белок, связанный с Ras, Ral-a [<i>Aethina tumida</i>]	$0,0 \pm 0,0$	$70,9 \pm 19,8$	$38,6 \pm 7,2$
серин/треонин-протеинкиназа ТВК1 [<i>Cylas formicarius</i>]	$0,0 \pm 0,0$	$254,3 \pm 39,1$	$453,9 \pm 290,7$
гидролаза изоформа L5 убиквитина на карбокси-концевом участке [<i>Anneissia japonica</i>]	$0,0 \pm 0,0$	$239,2 \pm 141,5$	$463,2 \pm 424,9$

белок с доменами PH и SEC7 [<i>Diorhabda carinulata</i>]	0,0 ± 0,0	84,5 ± 16,0	112,9 ± 84,9
тенсин-1 [<i>Anoplophora glabripennis</i>]	0,0 ± 0,0	109,9 ± 68,2	194,2 ± 57,7
неохарактеризованный белок ZC262,2-подобный [<i>Anoplophora glabripennis</i>]	0,0 ± 0,0	45,5 ± 7,8	59,2 ± 21,9
нет совпадений*	0,0 ± 0,0	117,0 ± 52,4	194,5 ± 72,5
нет совпадений*	0,0 ± 0,0	177,5 ± 85,8	347,6 ± 251,9
на <i>Rum. confertus</i> значимо выше, чем на <i>Rum. obtusifolius</i> и <i>Rey. ×bohémica</i>			
изовалерил-КоА дегидрогеназа, митохондриальная [<i>Vespula pensylvanica</i>]	0,0 ± 0,0	241,3 ± 253,9	0,0 ± 0,0
акзотактин (ахо) [<i>Tenebrio molitor</i>]	0,0 ± 0,0	32,0 ± 11,3	0,0 ± 0,0
инозитол полифосфат-5-фосфатаза В (INPP5B) [<i>Nanorana parkeri</i>]	0,0 ± 0,0	126,4 ± 15,3	0,0 ± 0,0
рецепторная гуанилатциклаза Guc76C-подобная [<i>Aethina tumida</i>]	0,0 ± 0,0	75,6 ± 72,2	0,0 ± 0,0
фактор инициации трансляции CBP80/20-зависимый [<i>Cydia amplana</i>]	0,0 ± 0,0	224,0 ± 93,1	0,0 ± 0,0
клеточный поверхностный гликопротеин 1-подобный [<i>Leptinotarsa decemlineata</i>]	0,0 ± 0,0	297,1 ± 135,6	0,0 ± 0,0

frizzled-2 [<i>Anoplophora glabripennis</i>]	0,0 ± 0,0	71,0 ± 57,5	0,0 ± 0,0
геномная сборка [<i>Dicrocoelium dendriticum</i>]	0,0 ± 0,0	778,7 ± 520,8	1,0 ± 1,0
геномная сборка [<i>Apteryx australis mantelli</i>]	0,0 ± 0,0	38,1 ± 14,4	0,0 ± 0,0
неохарактеризованный LOC111518069 [<i>Leptinotarsa decemlineata</i>]	0,0 ± 0,0	31,5 ± 12,1	0,0 ± 0,0
неохарактеризованный LOC130453311 [<i>Diorhabda sublineata</i>]	0,0 ± 0,0	33,0 ± 3,7	0,0 ± 0,0
нет совпадений*	0,0 ± 0,0	288,3 ± 167,3	0,3 ± 0,6
нет совпадений*	3,0 ± 1,0	14771,0 ± 23677,3	3,0 ± 1,7
нет совпадений*	0,0 ± 0,0	313,3 ± 374,1	0,0 ± 0,0
нет совпадений*	0,0 ± 0,0	35,6 ± 7,7	0,0 ± 0,0
нет совпадений*	0,7 ± 0,6	5626,8 ± 4875,9	1,3 ± 1,2
на <i>Rum. obtusifolius</i> значимо выше, чем на <i>Rum. confertus</i> и <i>Rey. ×bohemica</i>			
белок кожных секретов xP2-подобный [<i>Leptinotarsa decemlineata</i>] или хеликаза SRCAP-подобная [<i>Anoplophora glabripennis</i>]	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	1169,5 ± 1378,7

протонный канал OtopLc-подобный [<i>Zophobas morio</i>]	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	46,9 ± 26,3
белок с кластеризованными митохондриями, гомолог (clu) [<i>Tenebrio molitor</i>]	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	955,8 ± 659,9
ретикулон-4-связывающий белок 1, митохондриальный-подобный [<i>Diabrotica virgifera virgifera</i>]	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	236,7 ± 65,6
белок NipSnap [<i>Drosophila ananassae</i>]	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	198,6 ± 66,9
рецептор кальцитонин-ген-связанного пептида типа 1 [<i>Tribolium castaneum</i>]	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	40,0 ± 15,2
патронин [<i>Anoplophora glabripennis</i>]	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	191,6 ± 83,5
белок c-ets-1-A-подобный [<i>Diorhabda sublineata</i>]	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	107,4 ± 60,3
белок FAM91A1 [<i>Diorhabda sublineata</i>]	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	30,4 ± 12,6
валцикловир-гидролаза [<i>Anthonomus grandis grandis</i>]	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	35,0 ± 13,6
предполагаемый транскрипционный фактор GATA 22 [<i>Capsella rubella</i>]	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	1955,8 ± 3223,4
глутаматдекарбоксилаза [<i>Leptinotarsa decemlineata</i>]	7,3 ± 6,0	0,0 ± 0,0	194,0 ± 170,5
неохарактеризованный LOC130891955 [<i>Diorhabda carinulata</i>]	0,0 ± 0,0	0,0 ± 0,0	46,1 ± 2,9

*отсутствие последовательностей с E-значением <10⁻⁴

Приложение 4

Средние площади повреждений, оставленные имаго и личинками *Altica oleracea* на различных парах растений в эксперименте по выявлению пищевых предпочтений. В каждом эксперименте участвовало пять жуков и он длился шесть часов.

Растение 1	Средняя ($\pm$ SD) площадь повреждения растения 1	Растение 2	Средняя ($\pm$ SD) площадь повреждения растения 2	Объем выборки
Имаго				
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,58 \pm 0,36$	<i>Epilobium montanum</i>	$0,08 \pm 0,12$	67
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,45 \pm 0,26$	<i>Epilobium adenocaulon</i>	$0,05 \pm 0,09$	11
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,27 \pm 0,18$	<i>Oenothera biennis</i>	$0,00 \pm 0,01$	7
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,67 \pm 0,26$	<i>Oenothera rubricaulis</i>	$0,04 \pm 0,05$	21
<i>Epilobium montanum</i>	$0,10 \pm 0,10$	<i>Epilobium adenocaulon</i>	$0,07 \pm 0,09$	21
<i>Epilobium montanum</i>	$0,64 \pm 0,66$	<i>Oenothera rubricaulis</i>	$0,02 \pm 0,03$	12
<i>Oenothera biennis</i>	$0,15 \pm 0,30$	<i>Oenothera rubricaulis</i>	$0,15 \pm 0,27$	15
Личинки				

<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,70 \pm 0,75$	<i>Epilobium montanum</i>	$0,15 \pm 0,25$	46
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,36 \pm 0,24$	<i>Epilobium hirsutum</i>	$0,07 \pm 0,10$	13
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,83 \pm 0,69$	<i>Epilobium adenocaulon</i>	$0,36 \pm 0,50$	19
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,47 \pm 0,33$	<i>Oenothera biennis</i>	$0,01 \pm 0,02$	9
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,52 \pm 0,35$	<i>Oenothera rubricaulis</i>	$0,06 \pm 0,08$	9
<i>Epilobium montanum</i>	$0,62 \pm 0,77$	<i>Epilobium adenocaulon</i>	$0,36 \pm 0,32$	24
<i>Oenothera biennis</i>	$0,05 \pm 0,19$	<i>Oenothera rubricaulis</i>	$0,15 \pm 0,13$	26

Приложение 5

Средние площади повреждений, оставленных имаго *Bromius obscurus* на различных парах растений в эксперименте по выявлению пищевых предпочтений. В каждом эксперименте участвовало пять жуков и он длился шесть часов.

Растение 1	Средняя ($\pm$ SD) площадь повреждения растения 1	Растение 2	Средняя ($\pm$ SD) площадь повреждения растения 2	Объем выборки
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,06 \pm 0,03$	<i>Epilobium montanum</i>	$0,00 \pm 0,00$	8
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,07 \pm 0,04$	<i>Epilobium hirsutum</i>	$0,00 \pm 0,00$	12
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,80 \pm 0,42$	<i>Epilobium adenocaulon</i>	$0,04 \pm 0,08$	8
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,15 \pm 0,07$	<i>Oenothera biennis</i>	$0,01 \pm 0,02$	8
<i>Chamaenerion angustifolium</i>	$0,24 \pm 0,14$	<i>Oenothera rubricaulis</i>	$0,05 \pm 0,06$	8
<i>Epilobium montanum</i>	$0,19 \pm 0,31$	<i>Epilobium hirsutum</i>	$0,00 \pm 0,00$	12
<i>Epilobium hirsutum</i>	$0,02 \pm 0,03$	<i>Epilobium adenocaulon</i>	$0,05 \pm 0,03$	8
<i>Epilobium hirsutum</i>	$0,00 \pm 0,00$	<i>Oenothera rubricaulis</i>	$0,01 \pm 0,02$	8
<i>Epilobium hirsutum</i>	$0,00 \pm 0,00$	<i>Oenothera biennis</i>	$0,07 \pm 0,10$	8

<i>Epilobium montanum</i>	$0,05 \pm 0,04$	<i>Epilobium adenocaulon</i>	$0,18 \pm 0,27$	8
<i>Epilobium montanum</i>	$0,20 \pm 0,20$	<i>Oenothera biennis</i>	$0,01 \pm 0,02$	8
<i>Epilobium montanum</i>	$0,48 \pm 0,46$	<i>Oenothera rubricaulis</i>	$0,05 \pm 0,04$	8
<i>Epilobium adenocaulon</i>	$0,06 \pm 0,09$	<i>Oenothera biennis</i>	$0,40 \pm 0,20$	4
<i>Epilobium adenocaulon</i>	$0,14 \pm 0,14$	<i>Oenothera rubricaulis</i>	$0,09 \pm 0,07$	8
<i>Oenothera biennis</i>	$0,08 \pm 0,14$	<i>Oenothera rubricaulis</i>	$0,08 \pm 0,13$	8